

Curso 2011/12  
**CIENCIAS Y TECNOLOGÍAS/36**  
I.S.B.N.: 978-84-15910-36-7

**PATRICIA ARRANZ ALONSO**

**Descripción de la selección y uso del hábitat  
de los Zifios de Blainville (*Mesoplodon densirostris*)  
y de Cuvier (*Ziphius cavirostris*) en la isla de El Hierro.  
Propuestas de conservación**

**Directores**

**NATACHA AGUILAR SOTO  
ALBERTO BRITO HERNÁNDEZ  
PETER TELDBERG MADSEN  
MARK JOHNSON**



**SOPORTES AUDIOVISUALES E INFORMÁTICOS**  
**Serie Tesis Doctorales**

*A mis padres,*

*y a mi tía Carmen*

---

## AGRADECIMENTOS

Una vez redactada la tesis doctoral llega el momento de hacer una lectura retrospectiva para abordar el último pero no menos importante apartado; por ser probablemente el que todo el mundo lee y también por ser el que brinda la oportunidad de mostrar gratitud a todas aquellas personas que han contribuido, de una u otra manera, a la realización de este maratónico trabajo.

En primer lugar, mi agradecimiento va dirigido a mi directora de tesis, Natacha Aguilar Soto quien se merece muchas y buenas palabras, por confiar plenamente en mi y embarcarme en un extraordinario proyecto, por impulsar con tanta pasión la investigación marina en El Hierro y por su firme compromiso científico y humano que ha permitido no sólo sacar esta tesis adelante sino también formarme como investigadora. En segundo lugar, quiero mostrar mi más sincera gratitud a mis co-directores de tesis: Alberto Brito, que con su generosidad y paciencia como docente, y admirable conocimiento del mar canario ha contribuido enormemente a enriquecer esta tesis; Peter Madsen, por contagiarme el interés por la bioacústica y realizar excelentes críticas constructivas al presente trabajo y Mark Johnson, por su inestimable labor de orientación y asesoramiento, tanto en el procesamiento de los datos como en la preparación de manuscritos, así como por todo el tiempo y conocimientos que ha dedicado a mi formación.

Es un placer dar las gracias a aquellas personas que me apoyaron en la etapa inicial de mi carrera investigadora, por la confianza que depositaron en mi, entre ellos, Enric Massutí del Instituto Español de Oceanografía, Santiago Hernández-León y May Gómez de la Universidad de Las Palmas de Gran Canaria, Jacinto Barquín de la Universidad de La Laguna y Jonathan Gordon de la Universidad de Sant Andrews.

Le debo un agradecimiento cordial a Luciano Valenzuela, Vicky Rowntree y Jon Seger por su hospitalidad y disponibilidad para introducirme en el fascinante mundo de los isótopos estables durante mi estancia en la Universidad de Utah. A David Borchers y Martin Cox por su amabilidad y fundamental aportación estadística en los análisis realizados en la Universidad de Sant Andrews. A Manolo Carillo por su atenta y productiva colaboración aportando muestras de tejidos de cetáceos varados y a Miguel Ángel Rodríguez por su curiosidad insaciable en esta tesis y contribución al estudio del patrimonio natural herreño.

---

---

Todo mi agradecimiento para mis compañeros en la Universidad de Las Palmas de Gran Canaria por su amistad durante aquellos maravillosos años en el campus de Tafira, en especial a Ico, Marta y Claire, e incluyo también a Fernanda quien hizo la vida fuera de casa más amena. Mil gracias a mis compañeros de doctorado en la Universidad de La Laguna, Cristel, Jacobo, Andrea y Alejandro por su apasionada dedicación en la ardua tarea de recopilación de datos. Estoy igualmente en deuda con todos aquellos que han participado en las campañas de investigación a lo largo de estos años, en especial con Agus, Tuca, Marta Bayona, Marta Tobeña, Paqui, Iván, Cristina, Marta Guerra, Jana, Ane, María, Silvia, Sara, Rita, Raúl, Dani, Germà y muchos otros que, con esfuerzo y buen humor, contribuyeron a hacer el trabajo de campo más llevadero. En particular, quiero agradecer a Beatriz y Lucía su aportación en la evaluación de los detectores acústicos y a Tom Hurst y Keith Reinemann por hacer posible su uso. Gracias a Line y Nienke por su leal amistad y por compartir agradables horas de trabajo y aprendizaje mutuo. Quiero dedicar mi más franco agradecimiento a Víctor, Severo, Elio, Juan, Luisa, Karol, Fernando, Domingo, Mateo, la tripulación del B/E La Bocaina y Adela por su apoyo logístico en distintas fases de la investigación.

Esta tesis no habría sido posible sin la gran inspiración y apoyo que he recibido de mi familia, empezando por mi madre, una fuente inagotable de amor y comprensión; mi abuela Pilar, un soporte incondicional y vitalicio, Vicente un ejemplo de lucha y voluntad y mis tíos Cristina y Fonco por la gran dedicación y esfuerzo con los que constantemente me han guiado en la vida. Con mucho cariño agradezco a mi gran familia Arranz el entrañable y cálido espíritu familiar con el que continuamente me han honrado. El sentimiento de gratitud y admiración más profundo va dedicado a mis abuelos Eugenia y Arturo, por nutrirme siempre con gran mimo y ternura, a mi tía Carmen, por sus palabras de aliento y a mi tía Concha, por sus sabios consejos. Especial agradecimiento a Eugenia Pastor, Marga, Salomé, Toni y Carme Egea por la imperecedera amistad personal que me han ofrecido a lo largo de todos estos años.

Finalmente Iván, extraordinario compañero de viaje y mejor amigo, gracias por enseñarme con amor tanto de la vida y apoyarme con paciencia y cariño todo este tiempo.

---

---

# ÍNDICE

RESUMEN.....	I
SUMMARY.....	V
CAPÍTULO 1 - Antecedentes	
1.1 BREVE DESCRIPCIÓN DEL MARCO GEOGRÁFICO, OCEANOGRÁFICO Y BIOLÓGICO DEL ESTUDIO.....	1
1.1.1 El archipiélago canario.....	1
1.1.2 La isla de El Hierro.....	2
1.2 LAS ESPECIES DE ESTUDIO.....	5
1.2.1 Familia Ziphiidae.....	6
1.2.2 El Zifio de Blainville .....	8
1.2.3 El Zifio de Cuvier .....	10
1.2.4 Distribución .....	12
1.2.5 Comportamiento de buceo.....	17
1.2.6 Estado de conservación.....	20
1.2.7 Factores de amenaza.....	22
CAPÍTULO 2 - Variaciones circadianas en el uso del hábitat por el zifio de Blainville en El Hierro	
2.1 INTRODUCCIÓN.....	37
2.2 MÉTODOS.....	43
2.2.1 Ciclo de buceo.....	44
2.2.2 Comportamiento de alimentación.....	48
2.2.3 Ecos del fondo marino y de los organismos.....	49
2.2.4 Datos oceanográficos e hidroacústicos.....	56
2.3 RESULTADOS.....	57
2.3.1 Preferencias de alimentación día-noche.....	59
2.3.2 Altura de alimentación.....	62
2.3.3 Eco-índice y actividad de alimentación.....	67
2.3.4 Datos oceanográficos e hidroacústicos.....	70
2.4 DISCUSIÓN.....	72
2.4.1 Gestión del tiempo y ciclo de buceo.....	73
2.4.2 Estrategia circadiana de alimentación.....	75
2.4.3 Selección de presas.....	77
2.4.4 Uso del hábitat.....	79
CAPÍTULO 3 - Estrategia de comunicación en aguas profundas del zifio de Blainville	
3.1 INTRODUCTION.....	82
3.2 METHODS.....	85
3.2.1 <i>Data collection</i> .....	85
3.2.2 <i>Data analysis</i> .....	86
3.2.3 <i>Acceleration rate during rasps and buzzes</i> .....	90
3.3 RESULTS.....	91
3.3.1 <i>Differences between rasps and buzzes</i> .....	92
3.3.2 <i>Characteristics of rasps and whistles</i> .....	94
3.3.3 <i>Occurrence of rasps and whistles</i> .....	98
3.4 DISCUSSION.....	103

---

---

CAPÍTULO 4 - Selección del hábitat de la Fam. Ziphiidae: muestreos visuales por punto desde costa	
4.1 INTRODUCCIÓN.....	111
4.2 MÉTODOS.....	113
4.2.1 Registro de datos visuales.....	113
4.2.2 Formulación del modelo.....	117
4.2.3 Selección y evaluación del modelo.....	119
4.3 RESULTADOS.....	120
4.4 DISCUSIÓN.....	125
CAPÍTULO 5 - Selección del hábitat de la Fam. Ziphiidae: muestreos acústicos estratificados con sistemas de grabación autónomos	
5.1 INTRODUCCIÓN.....	129
5.2 MÉTODOS.....	134
5.2.1 Diseño del muestreo.....	134
5.2.2 Registros acústicos.....	138
5.2.3 Procesado de las señales.....	136
5.2.4 Rango potencial de detección .....	143
5.2.5 Estima de la tasa de detección .....	148
5.2.6 Pruebas estadísticas.....	148
5.3 RESULTADOS.....	149
5.3.1 Parámetros físico-químicos.....	149
5.3.2 Tasa de detección .....	154
5.4 DISCUSIÓN.....	156
CAPÍTULO 6 - Diseño de un Área Marina Protegida para zifios en la isla de El Hierro	
6.1 INTRODUCCIÓN.....	163
6.1.1 Importancia del área para los zifios.....	164
6.1.2 Vulnerabilidad.....	165
6.1.3 AMP como herramienta de gestión.....	166
6.1.4 Objetivos .....	168
6.2 MÉTODOS.....	169
6.2.1 Hábitat crítico para los zifios en El Hierro.....	169
6.2.2 Criterios de integración.....	170
6.3 RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	177
6.3.1 Diseño del AMP .....	177
6.3.2 Evaluación de los criterios de integración.....	180
6.3.3 Estatus de protección.....	194
6.3.4 Medidas de gestión.....	196
6.3.5 Mitigación de la contaminación acústica.....	196
6.3.6 Mitigación de colisiones.....	198
6.3.7 Conservación de especies protegidas y del ecosistema marino .....	199
6.3.8 Programa de seguimiento y vigilancia.....	202
CONCLUSIONES.....	I
CONCLUSIONS.....	VII
APPENDIX I.....	XIII
REFERENCIAS	

*Sections written in english are in italic*

---

---

## RESUMEN

La familia Ziphiidae es la segunda en número de especies dentro del orden Cetáceos pero de forma sorprendente todavía se desconocen aspectos básicos acerca de la ecología de la mayor parte de los zifios. La falta de conocimiento acerca de la distribución y uso del hábitat de estos cetáceos de buceo profundo limita el desarrollo de medidas para mitigar impactos humanos en sus poblaciones. Los zifios son altamente vulnerables al impacto de ciertos tipos de contaminación acústica, tal y como se ha evidenciado en varias mortandades masivas relacionadas con fuentes sonoras de alta intensidad. Uno de los retos que conlleva el estudio de su distribución es la limitada tasa de detección visual, y en menor grado, acústica de estas especies. La presente tesis se enfrenta a estos retos de forma multidisciplinar, gracias a la oportunidad de investigación que ofrece la existencia de poblaciones residentes de zifios de Cuvier y de Blainville (*Ziphius cavirostris* y *Mesoplodon densirostris*) cerca de la costa de la isla de El Hierro (Canarias). Los objetivos principales del trabajo son los siguientes: *i)* estudiar el comportamiento de buceo y alimentación, el uso del hábitat y la ecología trófica del zifio de Blainville, identificando patrones que influyeran su selección del hábitat; *ii)* relacionar los patrones de buceo con los mecanismos de comunicación implicados en la coordinación de los pequeños grupos sociales del zifio de Blainville, y diferenciar vocalizaciones relacionadas con la alimentación y la comunicación; *iii)* desarrollar modelos de distribución de las poblaciones de zifios en aguas de El Hierro, para identificar sus preferencias en cuanto a la selección de hábitat, y relacionarlas con el comportamiento de alimentación observado en los animales; *iv)* utilizar los resultados para el diseño científico de un Área Marina Protegida en El Hierro para conservar las poblaciones de zifios residentes en la Isla.

---

Los principales avances metodológicos que aporta la presente tesis son los siguientes:

I. El análisis y cuantificación de los ecos generados por los chasquidos de ecolocalización emitidos por los zifios, al reflejarse en el fondo marino y en organismos en la columna de agua, registrados en marcas DTAG. Estos ecos permiten describir de forma simultánea el entorno biofísico que rodea a los zifios mientras se alimentan, contribuyendo a interpretar de forma única las decisiones de estos depredadores marinos en el contexto del hábitat.

II. El desarrollo de una modificación a los métodos analíticos “Distance” tradicionales, para estudiar, a partir de datos de avistamientos realizados desde un punto fijo en la costa, la influencia de la profundidad sobre la distribución de los zifios en El Hierro.

III. El uso de una serie de sistemas autónomos de grabación DMON colocados en boyas de deriva para realizar un muestreo acústico estratificado y estudiar la selección del hábitat de los zifios en El Hierro.

Las principales contribuciones científicas que aporta la presente tesis son las siguientes:

I. La colocación de 14 marcas acústicas no invasivas DTAG a zifios de Blainville, para el estudio de su comportamiento de buceo, alimentación y comunicación social. El análisis de los registros acústicos muestra lo siguiente: *i)* Los zifios de Blainville se alimentan en aguas mesopelágicas y bentopelágicas profundas, a distancias de tan solo cinco m del fondo marino. La caza se produce siempre a profundidades mayores de 200 m y principalmente entre 500 y 900 m. La alimentación bentopelágica se da a lo largo de toda la columna de agua (385-1326 m) y predomina a profundidades por debajo de la capa de reflexión profunda. La alimentación mesopelágica se da principalmente en los niveles medios e inferiores de la capa de reflexión, coincidiendo con la zona del mínimo de oxígeno en la columna de agua, y se adapta solo parcialmente a las migraciones circadianas de la capa. De noche, estos zifios comienzan a alimentarse a una profundidad media de 258 m (168-873), mientras que de día lo hacen a 479 m (276-589). *ii)* La estrategia de estos zifios parece dirigida a explotar presas distribuidas en estratos



---

de profundidad estables y posiblemente con una capacidad de movimiento limitada en relación a un depredador que respira aire. Esta estrategia les permite mantenerse dedicando tan solo un 18 % de su tiempo a la obtención de alimento, pero por otro lado, requiere de la captura de un gran número de presas por inmersión y por tanto implica realizar inmersiones de larga duración. En ellas, estos cetáceos de mediano tamaño desafían sus límites de buceo aeróbico y presumiblemente por ello precisan de largos periodos de recuperación, que representan en torno al 64 % del tiempo en su ciclo de buceo. *iii)* La comunicación mediada por sonido entre los zifios de Blainville se da exclusivamente a profundidad ( $> 170$  m). Se han identificado dos tipos de vocalizaciones aparentemente destinadas a la comunicación social: “rasp”, series rápidas de chasquidos de frecuencia modulada, similares a los zumbidos pero con diferentes propiedades acústicas y contexto de emisión; y silbidos tonales cortos y con armónicos, con una frecuencia fundamental media de 12 kHz, que son emitidos a profundidades de hasta 900 m, las mayores registradas en cualquier animal.

II. Se realizaron 1789 observaciones de grupos de zifios desde tierra, cuya identificación específica fue confirmada en 859 casos desde una embarcación. La localización de los avistamientos se utilizó para crear un modelo predictivo de densidad de avistamientos en relación a la profundidad del fondo, mediante un estimador de máxima verosimilitud. Los resultados muestran la preferencia de los zifios por emerger preferentemente entre las cotas batimétricas de 500 y 1200 m, coincidiendo con el talud insular.

III. La preferencia de los zifios por la zona del talud fue confirmada mediante un muestreo acústico estratificado. Se registraron 245 h de sonidos con sistemas autónomos de grabación DMON suspendidos a 200 m de profundidad desde boyas a la deriva, localizadas entre las cotas batimétricas de los 500 y 3000 m. La tasa de detección de chasquidos de zifios fue mayor sobre el talud respecto a la llanura abisal cercana.

IV. La coincidencia de los resultados obtenidos con los métodos acústico y visual destaca la importancia del talud insular para la alimentación de los zifios en El Hierro. La consistencia de

---

estos resultados en dos de las tres vertientes de la Isla justificó la extensión del modelo predictivo de densidad de avistamientos a todo el perímetro de El Hierro, de características batimétricas similares, utilizando sistemas de información geográfica. A ello se unió un modelado del alcance espacial de distintas fuentes de posible impacto antrópico, para diseñar con base científica una propuesta de Área Marina Protegida para zifios en El Hierro. El área propuesta se extiende hasta la cota batimétrica de 3000 m en torno a la Isla e incluye una zona de amortiguamiento hasta 50 nmi para fuentes intensas de sonido antrópico.

---

## SUMMARY

The Ziphiidae is the second largest family in the order Cetacea but still surprisingly little is known about the basic ecology of most ziphiids. This lack of knowledge about the distribution and habitat use of beaked whales impedes the development of measures to mitigate human impacts. Beaked whales are specially vulnerable to certain types of acoustic pollution, as evidenced by several mass strandings related to high intensity anthropic sound sources. One of the main difficulties challenging distribution studies of ziphiids is the limited visual, and in lesser degree, acoustic, detection rate of these species. This study confronts these challenges using a multidisciplinary approach, enabled by the research opportunity provided by the existence of year-round coastal populations off El Hierro (Canary Islands) of two species of ziphiids: Cuvier's and Blainville's beaked whales (*Ziphius cavirostris* and *Mesoplodon densirostris*). The main objectives of this work are the following: *i*) to study the diving and foraging behaviour, use of habitat and trophic ecology of Blainville's beaked whales, identifying parameters which influence habitat selection in this species; *ii*) to relate diving patterns and communication mechanisms implied in the coordination of the small social groups of Blainville's beaked whales, distinguishing foraging and communicative vocalizations; *iii*) to develop distribution models of the ziphiid populations off El Hierro, identifying preferences in habitat and relating these with the foraging behaviour of the species; *iv*) to apply the results in the scientific design of a Marine Protected Area for beaked whales off El Hierro, to protect the resident populations off the Island.

The main methodological contributions of this thesis are the following:

I. Analysis and quantification of echoes produced by the clicks of tagged whales reflected by the seafloor and by organisms in the water column recorded in DTAGs, enabled concomitant quantification of the foraging behaviour of the whales and the biophysical environment around them.

---

II. An adaptation of the traditional distance sampling methods to study the effect of water depth on the distribution of beaked whales off El Hierro, using a large database of observations gathered from land.

III. Using an array of drifting buoys equipped with autonomous recorders to perform a stratified acoustic survey of beaked whales to study their habitat preferences off El Hierro.

The main scientific contributions of this thesis are:

I. Acoustic and movement recording, suction-cup attached DTAGs were deployed 14 times on Blainville's beaked whales to study their diving, foraging and social behaviour, showing that: *i)* Blainville's beaked whales forage on mesopelagic and deep benthopelagic prey, as close as 5 m from the seafloor. Hunting occurs deeper than 200 m and mainly between 500 and 900 m depth. Benthopelagic foraging occurs throughout the range of foraging depths (385-1326 m) and constitutes the large majority of foraging when whales are deeper than the deep scattering layer. Mesopelagic foraging occurs mainly in the medium and lower levels of this layer, or just below it, coinciding well with the oxygen minimum layer and adapts only partially to the diel migration of mesopelagic organisms to shallow waters. These whales start foraging at a mean depth of 258 m (168-873) at night and 479 m (276-589) during the day. *ii)* The strategy of beaked whales seems to involve targeting prey distributed in reliable depth strata and likely with limited movement capacity relative to a breath-holding mammalian predator. This enables Blainville's beaked whales to sustain themselves investing only 18% of their time in hunting. However, exploiting this niche requires capturing many prey and thus performing long dives. These dives defy the aerobic dive limit of these medium sized whales and presumably require long recovery times which account for 64% of the time budget of this species. *iii)* Sound-mediated communication between Blainville's beaked whales is concentrated at depth with no sounds produced shallower than 170 m. Two types of sounds with apparent communicative function were identified: "rasps" and whistles. "Rasps" are discrete series of fast repetition FM clicks resembling foraging buzzes but

---

with different acoustic properties and context of emission; whistles are short and with harmonics, with a mean fundamental frequency of 12 kHz and were produced at depths down to 900 m, the deepest recorded for any animal.

II. Beaked whale sightings (1789) were gathered during land-based surveys. These were identified to species level from a research boat in 859 cases. The location of the sightings was used to create a predictive model of density of beaked whale sightings, in relation to the seafloor depth, using a maximum likelihood estimator. Results show a preference of beaked whales for surfacing at seafloor depths of 500 to 1500 m, coinciding with the island slope.

III. The preference of the whales for the slope off El Hierro was confirmed by a depth-stratified passive acoustic survey. Autonomous recorders DMON with programmed detectors for beaked whales clicks were deployed from drifting buoys at 200 m depth in locations with seafloor depths between 500 and 3000 m, resulting in 245 h of recordings. The detection rate of beaked whale clicks was higher in the slope than in the nearby abyssal plain.

IV. The coincidence of the results of the acoustic and visual methods employed here highlights the importance of the insular slope for beaked whales foraging off El Hierro. Based on this, the predictive model of density of sightings was extrapolated using GIS to the full perimeter of the Island, which has a similar bathymetric pattern. The resulting predicted distribution of the whales was combined with a GIS model of the spatial signature of different sources of potential human impact on beaked whales. This enabled the design of a Marine Protected Area for the conservation of beaked whales off El Hierro, extending to the 3000 m bathymetric contour and with a 50 nm buffer zone for intense sources of anthropogenic noise.

---

# CAPÍTULO 1

## Antecedentes

### **1.1 BREVE DESCRIPCIÓN DEL MARCO GEOGRÁFICO, OCEANOGRÁFICO Y BIOLÓGICO DEL ESTUDIO**

#### **1.1.1 El archipiélago canario**

El archipiélago canario se localiza entre las coordenadas 27° 37'-29° 25' Norte y 13° 20'-18° 10' Oeste, a unos 100 km de la costa africana. El Archipiélago se extiende a lo largo de 500 mil km<sup>2</sup> y está constituido por edificios volcánicos independientes, de los cuales siete forman islas mayores y seis son islotes pequeños. Canarias se encuentra en el trayecto de la rama descendente del giro sub-tropical oriental del Atlántico Norte, conocida como la corriente fría de Canarias. Las islas constituyen obstáculos a esta corriente y a los vientos dominantes, los alisios del noreste, lo que genera un complejo sistema hidrográfico mesoescalar en el que destaca la formación de: *i*) remolinos al sur y oeste de las islas centrales y occidentales y *ii*) estelas cálidas de aguas encalmadas en las áreas de sotavento de las islas, principalmente de las más altas (Barton *et al.*

1998). Dentro de la estabilidad térmica de las aguas que bañan al Archipiélago (min. 17 °C en febrero y máx. 25 °C en septiembre) existe un gradiente creciente de temperatura desde las islas orientales a las occidentales, que puede alcanzar los 3 °C de diferencia durante los meses de verano. Esta diferencia se debe en gran parte al afloramiento de aguas frías en la costa africana, que además genera un cierto gradiente de productividad y altera el carácter de aguas oligotróficas, característico de la zona oceánica en la que se enclava el Archipiélago, mediante la penetración rápida de masas de agua en forma de filamentos (Barton *et al.* 2004, García-Muñoz *et al.* 2005). De este modo las islas orientales presentan mayores niveles de productividad marina que las occidentales (Barton *et al.* 1998, Basterretxea *et al.* 2000). Estos gradientes ambientales y la heterogeneidad a nivel insular creada por los procesos hidrográficos dan lugar a una notable diversidad de hábitats ocupados por una elevada biodiversidad (Aguilera *et al.* 1994, Brito *et al.* 2002, Moro *et al.* 2003). Además, el origen volcánico del Archipiélago condiciona la existencia de grandes profundidades cerca de la costa de las Islas, especialmente en aquellas de más reciente formación (Clift y Acosta 2005), lo que permite que los organismos epipelágicos oceánicos y los profundos (pelágicos y bentopelágicos) migradores se encuentren integrados en gran medida en los procesos ecológicos de los ecosistemas litorales (Aguilera *et al.* 1994). En general, destaca que en los escarpados taludes de las islas confluyen especies características de los distintos hábitats, como se ha observado en otros lugares con una similar geomorfología, tales como Hawái (Mauchline y Gordon 1991, Reid *et al.* 1991, Gordon *et al.* 1995, Herring 2002).

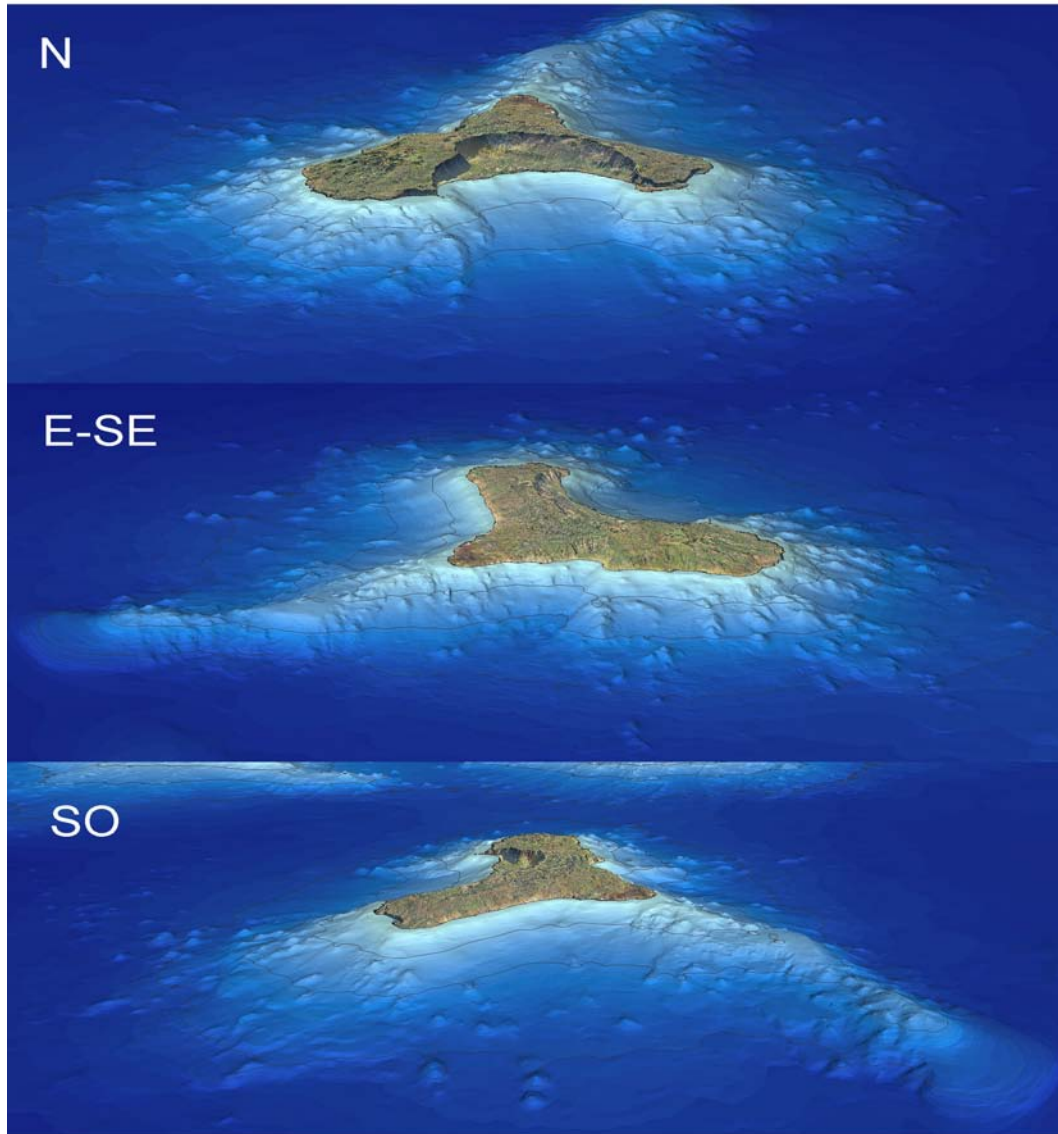
---

### 1.1.2 La isla de El Hierro

La isla de El Hierro es la más joven (1,2 m.a), pequeña (270 km<sup>2</sup>) y meridional del archipiélago canario (Guillou *et al.* 1996). Como resultado de su pasado geológico, y fruto de deslizamientos gigantes, la Isla presenta una característica morfología trilobular con vertientes orientadas al N, E-SE y SO (Gee *et al.* 2001a,b, Acosta *et al.* 2004). El deslizamiento gigante de la vertiente N de la Isla es el más reciente de toda Canarias (15 mil años de antigüedad), y dio lugar a la gran bahía de El Golfo (Figura 1.1A). La bahía de Las Playas se formó por dos deslizamientos gigantes diferenciados, que originaron igualmente un escarpe de gran altura y acusada pendiente en la vertiente E-SE de la Isla (Figura 1.1B). El deslizamiento de El Julan formó la bahía de Las Calmas, en la vertiente SO de la Isla, y sus restos se extienden hasta profundidades superiores a los 3000 m (Figura 1.1C). Las secciones submarinas de los rift SE y NW tienen una longitud de 15 y 16 km, respectivamente, una anchura de 26 km y alcanzan los 3100 m de profundidad. El tercer rift, que recorre el eje N-S de la Isla, también llamado cordillera Sur, es quizá el más conocido, por representar una zona de gran interés para la pesca y el buceo y por la reciente actividad volcánica que ha registrado (Carracedo *et al.* 2012). Este escenario resulta en una orografía submarina de gran pendiente (>30°) alrededor de toda la Isla, donde en muchos puntos se alcanzan los 1000 m de profundidad a menos de 1 milla náutica de la costa (Gee *et al.* 2001a,b).

---





**Figura 1.1** Visión tridimensional de la geomorfología submarina de El Hierro en las diferentes vertientes de la Isla. Vertiente N, El Golfo, vertiente E-SE, Las Playas, vertiente SO, Las Calmas. Fuente: CIMA 2011.

Por ser la más alejada del continente africano, El Hierro presenta las aguas más oligotróficas, cálidas y salinas del Archipiélago (Barton *et al.* 1998). La temperatura media anual se sitúa en torno a los 21,5 °C, un valor que ha ido en alza durante las últimas décadas, como consecuencia del cambio climático. La altitud de la Isla (1501 m, Carracedo *et al.* 2001) ofrece una zona al abrigo del viento y corriente dominantes, que transcurren desde el nordeste, dando lugar a una estela de agua encalmada en la vertiente suroeste, que se extiende kilómetros mar adentro; esta zona es conocida como El Mar de Las Calmas. La estela es una extensa masa de agua en gran medida aislada de la dinámica general, que se encuentra sometida a una fuerte insolación y por ello es más cálida y presenta una mayor estratificación térmica que las aguas circundantes. Las zonas de cizalladura del viento, al O y SE de la bahía de Las Calmas, delimitan la estela de agua cálida y es posible que en ellas se produzcan fenómenos oceanográficos de tipo mesoescalar (remolinos, afloramientos superficiales, etc.). La salinidad sigue un patrón similar al de la temperatura, registrándose los máximos en la zona de El Mar de Las Calmas a finales de verano (37 ‰), mientras que los mínimos se registran en invierno (36,5 ‰) (datos ULL no publicados).

Además de por la intensa confluencia de especies oceánicas y neríticas, ya señalada en relación con las grandes profundidades cerca de la costa, la biodiversidad marina herreña se diferencia por su mayor componente de afinidad tropical con respecto al resto del Archipiélago.

---

Por otra parte, la buena conservación del medio marino de El Hierro favorece la existencia de comunidades equilibradas y con una presencia destacada de grandes depredadores, normalmente diezmos en otras áreas menos conservadas (Falcón *et al.* 1996, Planes *et al.* 2008, Arranz *et al.* 2011b).

En El Hierro se han citado un total de 15 especies de cetáceos, seis de ellas de buceo profundo, como son el zifio de Blainville (*Mesoplodon densirostris*), el zifio de Cuvier (*Ziphius cavirostris*), el zifio de Gervais (*Mesoplodon europaeus*), el calderón de aleta corta (*Globicephala macrorhynchus*), el cachalote (*Physeter macrocephalus*) y el cachalote pigmeo (*Kogia breviceps*). Se trata quizá del único lugar del mundo donde las especies de cetáceos que se observan con más frecuencia son zifios, cuyas características se describen a continuación.

## 1.2 LAS ESPECIES DE ESTUDIO

### 1.2.1 Familia Ziphiidae

El orden Cetáceos presenta actualmente 86 especies pertenecientes a los subórdenes Mysticetos y Odontocetos. Dentro de los cetáceos odontocetos, la familia Ziphiidae aparece en el registro fósil a principios del Mioceno (23-16 m.a) y, como el resto de los cetáceos, fue muy abundante a mediados de ese periodo, llegando a presentar 14 géneros (Muizon 1991).

Actualmente los zifios constituyen la segunda familia con mayor número de especies dentro de los cetáceos, con 21 especies conocidas repartidas en seis géneros (Pitman 2002).

Los zifios presentan un cuerpo hidrodinámico, robusto y lateralmente comprimido, sin apenas diferenciación entre cabeza, tórax y abdomen. Presentan un rostro prominente, así como dos surcos gulares relacionados con su método de alimentación por succión (Heyning 2002). La aleta dorsal es relativamente pequeña y está situada en una posición retrasada, en el tercio posterior del cuerpo, ya que el tórax y el abdomen son relativamente alargados en comparación con la cola, que es corta. La aleta caudal es grande y apuntada, con escotadura caudal pequeña o, por lo general, inexistente debido a la localización distal de la vertebra caudal. Las aletas pectorales son pequeñas y de tipo primitivo, en las que los huesos proximales (radio y ulna) son más alargados que los distales (falanges). Estas aletas se pliegan en concavidades axilares durante el buceo para reducir la resistencia hidrodinámica (Heyning 2002). Un carácter distintivo de los zifios es la morfología de la dentición y su situación en la mandíbula inferior. La evolución de los dientes en los zifios, en la que la posición apical representa la forma primitiva, ha tendido hacia la reducción y desplazamiento hacia una posición proximal. Este hecho ha resultado en una extraordinaria diversidad de diseños y ubicaciones dentales en la familia. La dentición en la mandíbula superior es vestigial o totalmente ausente, mientras que en la inferior la mayor parte de las especies conservan un solo par de dientes, que sobresalen de las encías únicamente en los

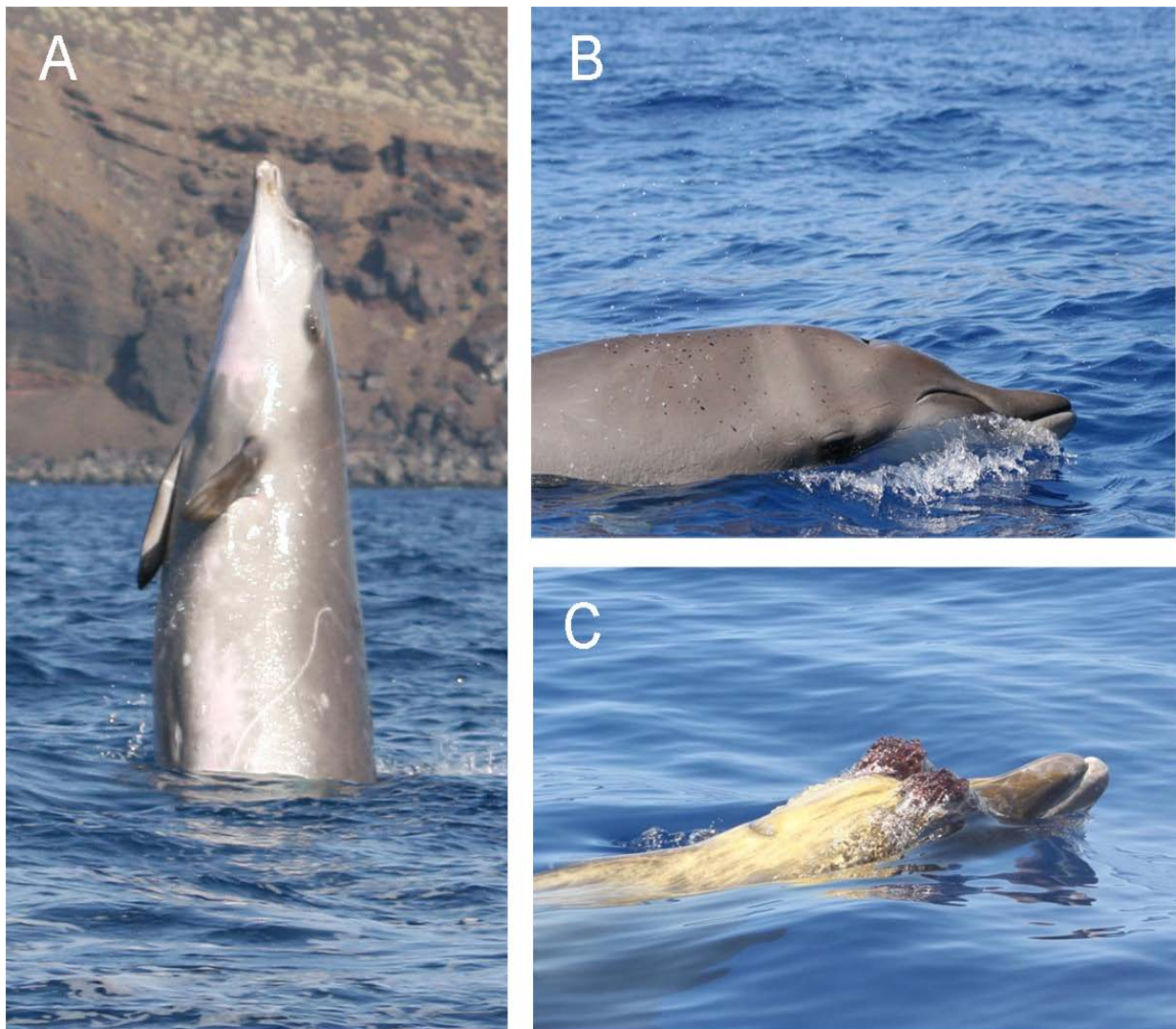
machos adultos y en los que suelen fijarse crustáceos cirrípedos del género *Conchoderma*. Este dimorfismo sexual podría estar relacionado con el comportamiento social de los zifios, ya que es frecuente observar individuos con cicatrices de tipo lineal en el cuerpo, producidas por dientes de otros machos. Estas cicatrices son más numerosas en el sexo masculino, posiblemente debido a luchas por el acceso a las hembras (McLeod 2005). También son frecuentes las características cicatrices redondas causadas por mordidas del pequeño tiburón cigarro *Isistius plutodus* (A. Brito *com. pers.*).

### 1.2.2 El Zifio de Blainville

El zifio de Blainville (*Mesoplodon densirostris*) (Figura 1.2) fue descrito por Henri de Blainville en 1817 a partir de un fragmento óseo procedente de la mandíbula superior. Este hueso resultó ser extremadamente denso y de ahí su nombre *densirostris*, del latín “rostro denso”. Es un zifio de tamaño mediano, que presenta una longitud media de 4,5 m, y se le atribuye un peso máximo de unos 1000 kg (Mead 1989).

Esta especie presenta una coloración marrón grisácea similar en ambos sexos, que puede oscurecerse con la edad. Suelen tener manchas marrones o amarillentas en el cuerpo, que corresponden a diatomeas epizooicas. Los machos adultos presentan un par de dientes ubicados

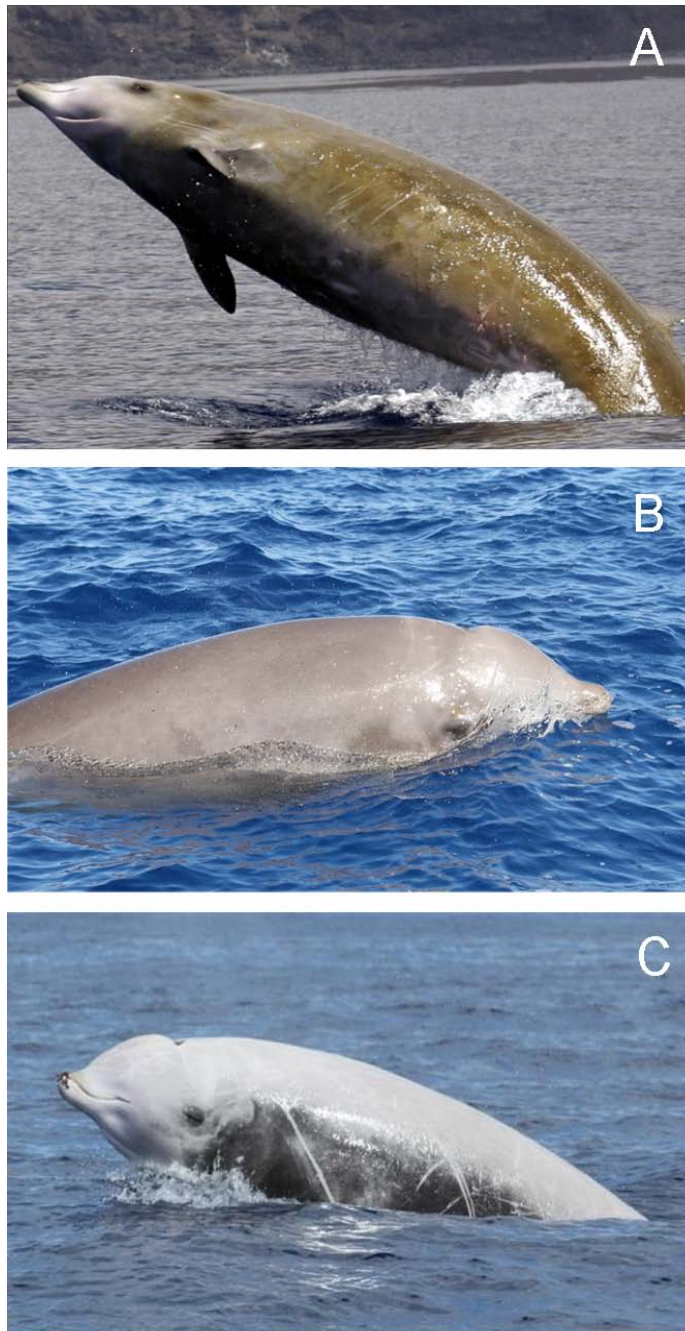
en la parte media de la mandíbula inferior, la cual se encuentra fuertemente curvada de manera que los dientes llegan a sobresalir por encima del rostro (Pitman 2002) (Figura 1.2C).



**Figura 1.2** Zifio de Blainville (*Mesoplodon densirostris*). (A) Posible ejemplar de macho subadulto según la fuerte curvatura de su mandíbula inferior y las numerosas cicatrices. Se aprecian los pliegues gulares y las pequeñas aletas pectorales. (B) Posible hembra y (C) macho adulto. Fuente: I. Domínguez (A), C. Reyes (B) y L.A. Khyn (C), con el permiso de la Viceconsejería de Medio Ambiente del Gobierno de Canarias. Imágenes disponibles en el catálogo de fotoidentificación de zifios cetabase ([www.cetabase.info](http://www.cetabase.info)).

### 1.2.3 El Zifio de Cuvier

El zifio de Cuvier (*Ziphius cavirostris*) (Figura 1.3) fue descrito por George de Cuvier en 1823 y representa la única especie del género. La talla máxima registrada es de 7 m, siendo la hembra mayor que el macho, y su peso puede alcanzar los 3000 kg (Heyning 1989). La cabeza es relativamente pequeña, con un rostro corto y robusto, y una característica depresión al inicio del espiráculo. El patrón de coloración dominante es el gris o marrón con tonalidades más oscuras en el dorso. Primero la cabeza y luego el resto del cuerpo se aclaran mucho con la edad, llegando al blanco en los machos adultos. Como en el caso del zifio de Blainville, la presencia de diatomeas en el cuerpo otorga a esta especie, en muchos casos, un color marrón-verdoso (Figura 1.3A). La aleta dorsal puede adoptar distintas morfologías, desde triangular hasta en forma de hoz y, como en el resto de los zifios se encuentra situada en el tercio posterior del cuerpo. Los machos adultos presentan un par de dientes, de sección oval, situados en el extremo anterior de la mandíbula inferior. Estos dientes son utilizados en luchas intraespecíficas y puede que en el cortejo, de modo que con la edad aumenta el número de cicatrices, principalmente en los machos.



**Figura 1.3** Zifio de Cuvier (*Ziphius cavirostris*) en la isla de El Hierro. (A) Posible macho subadulto, (B) hembra adulta y (C) macho adulto. Fuente: N. Aguilar Soto (A), C. Aparicio (B) y N. Oría (C) con el permiso de la Viceconsejería de Medio Ambiente del Gobierno de Canarias. Imágenes disponibles en el catálogo de fotoidentificación de zifios cetabase ([www.cetabase.info](http://www.cetabase.info)).

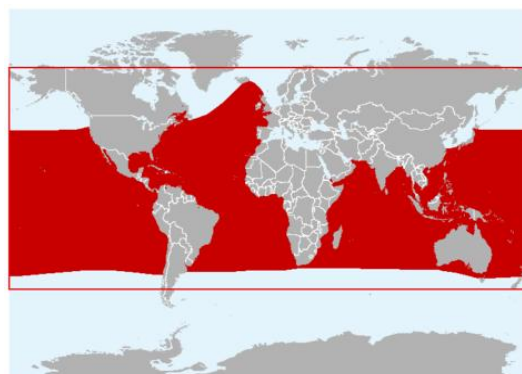


### 1.2.4 Distribución

La familia Ziphiidae engloba especies oceánicas de hábitos de buceo profundo. De muchas de las especies se carece de información detallada acerca de su distribución, ya que gran parte de la información disponible procede exclusivamente de individuos varados. Algunas especies tan sólo se conocen por restos óseos encontrados en diferentes puntos del planeta y nunca han sido observadas vivas (Mead 2002, Van Helden *et al.* 2002). En otros casos, su conocimiento se ha visto favorecido porque se capturaron con fines comerciales, como por ejemplo el zifio calderón del norte (*Hyperoodon ampullatus*), el zifio de Baird (*Berardius berardii*), el zifio de Cuvier y el zifio de Blainville (Jefferson *et al.* 1993). La escasa información existente en torno a esta familia se debe, principalmente, a que los zifios son especies que pasan fácilmente desapercibidas. Ésto se relaciona con que permanecen la mayor parte del tiempo bajo el agua, en inmersiones profundas (Hooker 1999, Tyack *et al.* 2006, Arranz *et al.* 2011a), presentan un comportamiento discreto en superficie (Barlow 1999, Aguilar Soto 2006) y habitan, generalmente, en zonas alejadas de costa.

El zifio de Blainville presenta la distribución más amplia de las especies del género *Mesoplodon*, y se encuentra en aguas templadas y tropicales de todos los océanos (Jefferson *et al.* 2008) (Figura 1.4) (Tabla 1.1) pero es raro en el Mediterráneo, donde ha sido citado sólo en la parte occidental (Jefferson *et al.* 2008). Puede que se trate de la especie más común dentro del

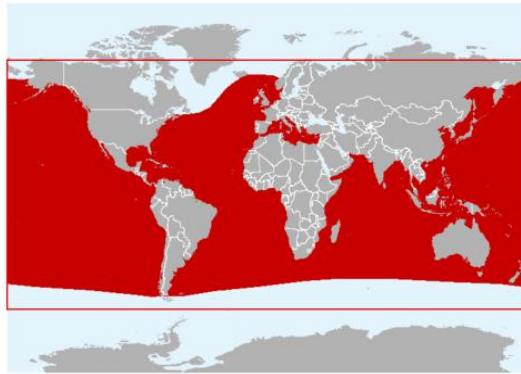
género (Pitman 2009). Se conocen al menos tres zonas geográficas que albergan poblaciones residentes (Bahamas, Hawái y Canarias).



**Figura 1.4** Distribución del zifio de Blainville. La especie presenta un límite de distribución en el norte en Islandia, Japón y norte de Estados Unidos. En el sur se extiende hasta Ciudad del Cabo, Tasmania, sur de la Isla Norte de Nueva Zelanda y Uruguay. Fuente: IUCN 2011.

El zifio de Cuvier es la especie más cosmopolita de la familia, se distribuye por todos los océanos, a excepción de las aguas polares (Leatherwood y Reeves 1983, Rice 1998, Heyning y Mead 2009) (Figura 1.5) (Tabla 1.1). Es el único zifio que se avista regularmente en el Mediterráneo y sólo en la parte oriental (Politi *et al.* 1994). Se considera la especie más común y abundante de la familia, a pesar de que raramente se ve en el mar (Taylor *et al.* 2008). Su distribución, como la de la mayoría de los zifios, se conoce principalmente por varamientos (Heyning 1989). No se han analizado variaciones regionales en su abundancia, sin embargo parece ser especialmente común en el Pacífico tropical (Barlow *et al.* 2006, Jefferson *et al.* 1993, Heyning 1989). Su distribución se conoce particularmente bien en aguas japonesas, donde fue

capturado por los balleneros durante años, y se distribuye preferentemente a profundidades mayores a 1000 m (Heyning 1989). La especie es frecuente en los archipiélagos de Hawái, Bahamas y Canarias. Estudios realizados en Hawái y en el mar de Liguria indican que la especie muestra una preferencia de distribución en torno a las cotas batimétricas de los 1300 y 2000 m (Baird *et al.* 2006, Moulins *et al.* 2007).



**Figura 1.5** Distribución del zifio de Cuvier. La especie presenta un límite de distribución al norte en Massachusetts, las islas Shetland, el Mediterráneo, las islas Aleutianas y el norte del Golfo de Alaska; al sur en Tierra del Fuego, Cabo de Hornos, Tasmania, la isla Sur de Nueva Zelanda y las islas Chatham. Fuente: IUCN 2011.

Canarias representa uno de los lugares con mayor diversidad de especies pertenecientes a la familia Ziphiidae, se han citado seis de las 21 especies de zifios reconocidas en la actualidad. Cuatro de ellas han sido avistadas en el mar y dos citadas por el varamiento de ejemplares (Tabla 1.1). El zifio de Blainville es la especie que probablemente se avista con mayor frecuencia en el Archipiélago. Ha sido avistado en todas las Islas (Carrillo *et al.* 1998) y se han registrado varamientos en La Palma (Carrillo y López-Jurado 1998, Martín y Carrillo 1999), Fuerteventura y

Lanzarote (Vonk y Martín 1988, Martín *et al.* 1995, Martín y Carrillo 1999, Carrillo *et al.* 2002). En El Hierro existe una población residente estimada en alrededor de 60 individuos (Aparicio 2008, Aguilar Soto *et al.* 2010). En el resto de las Islas su distribución y abundancia no han sido estudiadas, pero es posible que existan poblaciones similares, aunque no se observan zifios con tanta asiduidad como en El Hierro, excepto quizás en el sur de Fuerteventura. El zifio de Cuvier es la especie de la familia de la que se han registrado más varamientos en Canarias (Martín *et al.* 1992, Martín y Carrillo 1992). Ha sido avistada en todas las Islas (Politi *et al.* 1996, Ritter 1996) y se ha documentado la existencia de una población residente en El Hierro estimada en alrededor de 40 individuos (Aparicio 2008, Aguilar Soto *et al.* 2010).

Otras especies de zifios citadas para Canarias son: el zifio de Gervais (*Mesoplodon europaeus*), el zifio calderón boreal (*Hyperoodon ampullatus*), el zifio de True (*Mesoplodon mirus*) y el zifio de Sowerby (*Mesoplodon bidens*) (Vonk y Martín 1988). En el caso del zifio de Gervais, existen registros de varamientos en las islas de Lanzarote, Fuerteventura, Tenerife y El Hierro (Vonk y Martín 1988, Martín *et al.* 1990, Martín y Carrillo 1992, Martín *et al.* 1995, Carrillo y Martín 1999, Excmo. Cabildo Insular de El Hierro informe no publicado) y ha sido avistado en Tenerife, Gran Canaria y noroeste de Lanzarote (Carrillo y Martín 1999, SECAC datos no publicados). El zifio calderón boreal se ha avistado ocasionalmente en Gran Canaria, Tenerife y La Gomera (Carrillo datos no publicados, Ritter datos no publicados) y existe un varamiento

---

registrado en la isla de Fuerteventura. Los zifios de Sowerby y de True no se han observado vivos en Canarias y su cita se limita al varamiento de un ejemplar de zifio de Sowerby en Lanzarote (SECAC datos no publicados) y dos de zifio de True en las costas de Fuerteventura (Vonk y Martín 1988, Martín y Carrillo 1992), aunque existe cierta incertidumbre sobre la correcta identificación de estos dos últimos ejemplares.

**Tabla 1.1** Distribución general y tipo de cita de las especies de zifios registradas en Canarias. V: varamiento, A: avistada. Referencias: 1:Aguilar Soto 2006, 2:Arranz *et al.* 2008, 3:Fais *et al.* 2010, 4:Reyes *et al.* 2011, 5:Excmo. Cabildo Insular de El Hierro datos no publicados, 6:Vonk y Martín 1988, 7:Martín *et al.* 1990, 8:Martín *et al.* 1992, 9:Martín y Carrillo 1992, 10:Martín *et al.* 1995, 11:Ritter 1996, 12:Politi *et al.* 1996, 13:Carrillo *et al.* 1998, 14:Carrillo y López-Jurado 1998, 15:Martín y Carrillo 1999, 16:Carrillo y Martín, 1999, 17:Carrillo *et al.* 2002, 18:SECAC datos no publicados, 19:Ritter datos no publicados.

Especie	Nombre común	Distribución	Cita en Canarias		Referencia
			V	A	
<i>Ziphius cavirostris</i>	Zifio de Cuvier	Aguas tropicales, subtropicales y templadas	+	+	1,2,3,4,9,10 11,12
<i>Mesoplodon densirostris</i>	Zifio de Blainville	Aguas tropicales, subtropicales y templadas	+	+	1,2,3,4,6,8,11 13,14,15,17
<i>Mesoplodon europaeus</i>	Zifio de Gervais	Aguas tropicales y subtropicales Atlántico N	+	+	5,6,7,9,10 16
<i>Mesoplodon mirus</i>	Zifio de True	Aguas subtropicales y templadas Atlántico N, S e Indico S	+	-	6,9
<i>Mesoplodon bidens</i>	Zifio de Sowerby	Aguas templadas y subárticas Atlántico N	+	-	18
<i>Hyperoodon ampullatus</i>	Zifio calderón boreal	Aguas templadas y subárticas Atlántico N	+	+	18,19

### 1.2.5 Comportamiento de buceo

Son varias las especies de cetáceos con adaptaciones que les permiten bucear a profundidad. Entre ellas destacan, por sus capacidades para llevar a cabo apneas prolongadas, los cachalotes (*Physeter macrocephalus*) que alcanzan los 2000 m de profundidad (Watkins *et al.* 1993), los narvales (*Monodon monoceros*) que pueden realizar inmersiones hasta los 1900 m (Heide-Jørgensen 2009), y los calderones de aleta corta (*Globicephala macrorhynchus*) que descienden a profundidades superiores a los 1000 m (Aguilar Soto *et al.* 2008). No obstante, los zifios son, hasta la fecha, las especies que realizan, de media, los buceos de mayor duración y profundidad de todo el reino animal. Los valores máximos (115 min y 2832 m, Schorr *et al.* 2011) son comparables al cachalote y a los observados de forma ocasional en los elefantes marinos (*Mirounga* spp.) (Le Boeuf *et al.* 1988, Watkins *et al.* 1993, DeLong y Stewart 1991, Hindell *et al.* 1991, Tyack *et al.* 2006, Aguilar Soto 2006).

La primera descripción del comportamiento de buceo de un miembro de la familia Ziphiidae fue realizada para el zifio calderón boreal (*Hyperoodon ampullatus*). Hooker y Baird (1999) demostraron que puede alcanzar los 1453 m de profundidad en inmersiones de hasta 70 min de duración. Otras especies de zifios estudiadas, como los zifios de Cuvier y de Blainville, realizan inmersiones a profundidades de hasta 1800 y 1330 m y de 84 y 61 min de duración máxima, respectivamente (Tyack *et al.* 2006, Aguilar Soto 2006, Arranz *et al.* 2011a), aunque

---

recientemente se han observado buceos de más de 2000 m de profundidad y 115 min de duración en el zifio de Cuvier (Schorr *et al.* 2011). Posiblemente como consecuencia de la realización de buceos tan prolongados a profundidad, los zifios realizan series de buceos someros de menor duración que intercalan entre los buceos profundos (Hooker y Baird 1999, Tyack *et al.* 2006, Arranz *et al.* 2011a). La duración y profundidad de estos buceos someros varía para las diferentes especies. El zifio calderón boreal realiza series, de hasta 80 minutos de duración, de buceos cortos con una duración y profundidad medias de 9 min y 120 m, respectivamente (Hooker y Baird 1999). En el caso del zifio de Cuvier, las series de buceos someros tienen una duración media de 63 min, en las que llevan a cabo una media de 2 buceos someros de 15 min de duración y 221 m de profundidad máxima (Tyack *et al.* 2006). El zifio de Blainville realiza series de 92 min de duración media que contienen una media de 6 buceos someros, con una duración y profundidad máximas de 9 min y 71 m, respectivamente (Aguilar Soto 2006, Tyack *et al.* 2006).

Se cree que en los zifios las series de buceos someros podrían tener una función de recuperación de la deuda de oxígeno acumulada en las inmersiones profundas. Tyack *et al.* (2006) estimaron que el límite aeróbico del buceo "ADL" (Kooyman 1980, definido como: tiempo hasta que se observa un incremento significativo del ácido láctico en sangre, que indica el uso de metabolismo anaeróbico) para el zifio de Cuvier y de Blainville es de 33 y 25 minutos, respectivamente. Dado que la duración media de los buceos profundos de ambas especies dobla el

tiempo estimado de ADL, los mismos autores concluyeron que deben utilizar metabolismo anaeróbico durante los buceos profundos de alimentación. El metabolismo anaeróbico es menos eficiente que el aeróbico (se produce 18 veces más ATP por catabolismo aeróbico de la glucosa que por vía anaeróbica) y genera metabolitos tóxicos, como el ácido láctico, que deben ser eliminados en presencia de oxígeno (Kooyman 2002). Castellini *et al.* (1988) estudiaron focas de Weddell, que normalmente realizan inmersiones dentro de su ADL, pero ocasionalmente lo exceden en buceos profundos y largos. Tras estos buceos realizan inmersiones someras de recuperación, en las que los autores detectaron una disminución progresiva del lactato. En los zifios, los buceos someros también podrían tener una función de recuperación, algo que no había sido observado antes en cetáceos. Mientras que los zifios de Cuvier y de Blainville necesitan periodos prolongados de recuperación entre inmersiones profundas, de 63 y 92 minutos en promedio respectivamente, los cachalotes, que también realizan inmersiones de gran duración y profundidad, permanecen en promedio tan sólo 9 minutos en superficie (Watwood *et al.* 2006).

El incremento de la capacidad para almacenar oxígeno en el cuerpo es considerado un factor esencial en la habilidad de los mamíferos buceadores para realizar apneas prolongadas (Kooyman 2002). Los mamíferos buceadores almacenan la mayor parte del oxígeno asociado a la mioglobina. Así, el volumen de oxígeno almacenado es directamente proporcional a la masa muscular. Una mayor masa corporal, además, se relaciona con un menor consumo metabólico

---



relativo, dado que la tasa metabólica por unidad de masa tiende a descender al incrementarse ésta. De este modo, los animales de mayor tamaño dispondrán de una mayor reserva de oxígeno durante el buceo y un menor consumo relativo (Castellini *et al.* 1992, Kooyman *et al.* 1983, Schreer y Kovacs 1997). Asumiendo de forma simplista que éste sea el caso en zifios y cachalotes, es sorprendente cómo los zifios han evolucionado con mecanismos que les permiten realizar buceos, en promedio, de mayor duración y profundidad que los cachalotes, que presentan una masa corporal entre 2 y 15 veces superior a los zifios, según las especies. Ésto explica los largos periodos de recuperación de los zifios, probablemente necesarios para procesar el ácido láctico acumulado (Tyack *et al.* 2006), no observados en especies de buceo profundo de mayor tamaño, como los cachalotes.

### **1.2.6 Estado de conservación**

El zifio de Cuvier y el zifio de Blainville se encuentran clasificados dentro del Catálogo Nacional de Especies Amenazadas (BOE nº 46 2011) en la categoría de “Protección especial”. En relación a los convenios de conservación internacionales, ambas especies se incluyen en el Anexo II del Convenio de Berna (1979) y en la Lista Roja de la IUCN (2011), donde las catalogan como “de preocupación menor” en el caso del zifio de Cuvier y como “insuficientemente conocida” para el zifio de Blainville (Tabla 1.2). La carencia de datos relativos a la abundancia de las poblaciones de estas especies a nivel global y los escasos datos disponibles de poblaciones locales dificultan la

valoración de su estado de conservación. El Hierro es uno de los tres lugares del mundo, junto a Bahamas y Hawaï, donde se han realizado estimas de abundancia de los zifios de Blainville y de Cuvier (Aparicio 2008, Aguilar Soto *et al.* 2010, Reyes *et al.* 2011). Estos estudios son importantes desde el punto de vista de su conservación, pues permiten hacer un seguimiento de las poblaciones y detectar posibles impactos antrópicos.

**Tabla 1.2** Categorías de conservación para las especies de zifios citadas en Canarias en los diferentes catálogos y convenciones, regionales, nacionales e internacionales vigentes en el año 2012. NC: no contemplada, PE: protección especial, PM: preocupación menor, DI: datos insuficientes. Canarias: Catálogo Canario de especies protegidas, BOC nº 112 2010; España: Catálogo Español de Especies Amenazadas, BOE nº 46 2001; Berna: Convención de Berna sobre la Conservación de la Vida Silvestre y Hábitats Naturales, CETES nº104 1979; Bonn: Convención sobre la Conservación de Especies Migratorias de Animales Silvestres 1979; Hábitats: Directiva sobre la conservación de los hábitats naturales y de la fauna y flora silvestres, DO L 206 1992; CITES: Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres 1973; IUCN: Lista roja de especies amenazadas 2011.

Especie	Presencia	Canarias	España	Berna	Bonn	Hábitats	CITES	IUCN
<i>Ziphius cavirostris</i>	Habitual	NC	PE	II	-	IV	II	DI
<i>Mesoplodon densirostris</i>	Habitual	NC	PE	II	-	IV	II	DI
<i>Mesoplodon europaeus</i>	Habitual	NC	PE	III	-	IV	II	DI
<i>Mesoplodon mirus</i>	Raro	NC	PE	II	-	IV	II	DI
<i>Mesoplodon bidens</i>	Raro	NC	NC	II	-	IV	II	DI
<i>Hyperoodon ampullatus</i>	Raro	NC	PE	II	II	IV	I	DI

### **1.2.7 Factores de amenaza**

En Canarias se han registrado, en los últimos veinte años, al menos 21 varamientos de zifios con signos de mortalidad por causas antrópicas (Carrillo y Tejedor 2004). Las poblaciones de zifios en Canarias presentan una gran fidelidad territorial, son de pequeño tamaño y presentan una tasa de renovación lenta (Aguilar Soto *et al.* 2010, Reyes *et al.* 2011), por ello, la exposición a impactos repetidos o prolongados en el tiempo puede tener consecuencias para su conservación en el Archipiélago. A continuación, se presentan una serie de factores de riesgo actuales y potenciales para la conservación de las poblaciones de zifios en Canarias, en general, y en la isla de El Hierro en particular.

#### *1.2.7.1 Contaminación acústica*

El ruido es un tipo de contaminación del medio marino (ICES 2005, OSPAR 2009) y sus niveles, procedentes tanto de emisiones puntuales como crónicas, no han dejado de aumentar en los últimos 50 años (Hildebrand 2005). Se considera que las principales fuentes de contaminación acústica marina son el tráfico de embarcaciones, los sonares navales, las explosiones militares o de construcción, las exploraciones sísmicas de hidrocarburos o geológicas, las construcciones de infraestructuras costeras y marinas, y la investigación marina. El ruido tiene la capacidad de enmascarar las vocalizaciones producidas por mamíferos y otros taxones de fauna marina y, por tanto, de reducir el rango al que los animales pueden realizar eficientemente las funciones

biológicas mediadas por señales acústicas (Watkins *et al.* 1985, Richardson *et al.* 1995, McCauley y Duncan 2001, Aguilar Soto *et al.* 2006).

Además de este impacto de pérdida de calidad acústica del hábitat, el ruido puede causar otros efectos en los cetáceos. Se han observado reacciones en el comportamiento, tales como alteraciones de las tasas de vocalización o cambios en la distribución de los animales (Finley *et al.* 1990, Tyack *et al.* 2011), e incluso daños fisiológicos y físicos, tanto auditivos, con pérdidas temporales o permanentes de audición (Southall *et al.* 2007), como sobre otros sistemas, llegando a tener efectos letales (Weilgart 2007, Parsons *et al.* 2008, Fernández *et al.* 2005). Los zifios han demostrado ser especies altamente sensibles al sonido, con casos de mortandades masivas coincidiendo con el uso de fuentes intensas de sonido (por ejemplo, sonares militares) y cambios en la conducta natural de individuos expuestos a diferentes fuentes de sonido antrópico. Se describen a continuación las principales fuentes de sonido que pueden constituir una amenaza para estas especies.

### Sonares militares

Dentro de la contaminación acústica es especialmente grave el impacto que los sonares navales producen en los zifios (Frantzis *et al.* 1998, Jepson *et al.* 2003, Brownell *et al.* 2004, Taylor *et al.* 2004, Parsons *et al.* 2008). A pesar de que no tienden a varar en grupo de forma natural, se han producido numerosos varamientos masivos de zifios en distintos lugares del mundo,

---

coincidiendo con la realización de maniobras militares en las que se utilizaron sonares de media frecuencia y otras fuentes de sonido intenso, como explosiones submarinas. Los zifios varados en estas circunstancias atípicas presentan consistentemente cuadros anatómo-patológicos similares, con embolias grasas y gaseosas que provocan múltiples hemorragias internas, no presentes en zifios varados por otras causas (Fernández *et al.* 2005, revisión de D'Amico *et al.* 2009). En este tipo de varamientos las especies involucradas han sido principalmente zifios de Cuvier, seguidos por zifios de Blainville, zifios de Gervais y, de forma ocasional, otras especies de cetáceos (Simmonds y López-Jurado 1991, Martín *et al.* 2004, Fernández *et al.* 2005, revisados en D'Amico *et al.* 2009).

La especial sensibilidad de los zifios a este tipo de sonidos se ha relacionado con su gran capacidad para el buceo, que podría situarlos al límite de sus posibilidades fisiológicas (Tyack *et al.* 2006). Una de las hipótesis más extendidas entre la comunidad científica es que la exposición a los sonares u otros ruidos intensos puede desencadenar un cambio en el comportamiento de buceo de los zifios, con consecuencias letales para los individuos (Cox *et al.* 2006). Estudios recientes apoyan esta hipótesis y muestran que zifios expuestos de forma experimental a bajas intensidades de este tipo de sonidos (~140 dB re 1  $\mu$ Pa) dejan de alimentarse y abandonan el área con un comportamiento de buceo inusual (Tyack *et al.* 2011). La similitud entre los sonidos tonales de media frecuencia de los sonares y las vocalizaciones de potenciales depredadores de los

zifios, como las orcas, se ha propuesto como un posible factor desencadenante de los cambios en los patrones de inmersión (Tyack *et al.* 2006, Tyack *et al.* 2011). Las características del medio físico y la localización de los animales respecto a la costa y a la fuente de emisión, en el momento de la exposición, podrían jugar un papel clave en la ocurrencia de mortandades atípicas (D'Spain *et al.* 2006).

Canarias es una de las áreas del mundo en las que se ha registrado un mayor número de varamientos masivos de zifios coincidentes con el uso de sonares navales. Los varamientos se produjeron en las islas orientales del Archipiélago, donde se realizaban normalmente las maniobras militares hasta la declaración de una moratoria al uso de sonares (BOE nº 304 2007).

### Prospecciones sísmicas

Las prospecciones sísmicas se utilizan principalmente para la búsqueda de hidrocarburos, aunque también son aplicadas en la investigación geológica. Son, después de las explosiones, los sonidos más potentes y de mayor alcance espacial producidos por el ser humano en el mar (Nieukirk *et al.* 2004). Las prospecciones se realizan principalmente a lo largo de los márgenes continentales, desde donde el sonido viaja grandes distancias, siendo detectable a cientos de kilómetros y contribuyendo en gran medida a incrementar el ruido ambiente en los océanos (Nieukirk *et al.* 2004). Los efectos de este tipo de sonidos en los zifios han sido poco investigados, a pesar de que también se han registrado varamientos de estas especies coincidiendo con

---

actividades de exploración sísmica para investigación geológica (Gentry 2002, Malakoff 2002, Palacios *et al.* 2005). Se desconoce si los animales varados presentaron cuadros anatomo-patológicos similares a los varados coincidiendo con el uso de sonares navales.

Se ha observado que varias especies de cetáceos reaccionan comportamentalmente ante sonidos de prospecciones sísmicas a niveles de exposición mucho menores a los necesarios para infligir daño físico (Southall *et al.* 2007). Probablemente este tipo de contaminación afecta en mayor grado a las grandes ballenas, que utilizan para comunicarse un rango de frecuencias similar al producido en las prospecciones (Payne y Webb 1971). Sin embargo, también tiene la capacidad de afectar los procesos de comunicación y alimentación de un amplio rango de cetáceos odontocetos, incluidos los zifios (Gordon *et al.* 1998, Madsen *et al.* 2006, Lucke *et al.* 2009).

El Hierro es una zona en la que no se realizan prospecciones sísmicas de búsqueda de hidrocarburos, aunque sí se han realizado investigaciones acústicas geológicas. Sin embargo, la sísmica es un riesgo potencial para la población de los zifios herreña debido a la cercanía de la plataforma continental africana (<250 millas), donde sí se producen exploraciones sísmicas (BOE nº 20 2001, nº 69 2012), y al interés geológico del relieve submarino de la isla de El Hierro.

## Tráfico marítimo

El tráfico marítimo es la fuente de ruido de origen antrópico más común en los océanos (NRC 2003, 2005). Se estima que los niveles de ruido ambiental marino, en el rango de frecuencias por debajo de los 100 Hz, se ha incrementado en 15 dB re 1  $\mu$ Pa desde el año 1950 (unos 3 dB por década), debido al aumento del número y potencia de las embarcaciones (Ross 1987, Mazzuca 2001, Andrew *et al.* 2002). Aunque la mayoría del ruido de los barcos se encuentra en el rango de las bajas frecuencias (1-1000 Hz), Arveson y Venditis (2000) describen que alcanza también rangos ultrasónicos. El ruido producido por las embarcaciones tiene, por tanto, el potencial de interferir no sólo con las vocalizaciones de las grandes ballenas sino también con las de muchas especies de cetáceos odontocetos, incluyendo los zifios, que utilizan frecuencias medias para comunicarse y frecuencias altas, principalmente ultrasónicas, para alimentarse por ecolocalización.

Un estudio realizado por Aguilar Soto *et al.* (2006) muestra cambios significativos en el comportamiento de buceo y alimentación de un zifio de Cuvier coincidiendo con el paso de un buque cercano. Los autores muestran que éste provocó un incremento de 15 dB en el ruido ambiente, en las frecuencias ultrasónicas coincidentes con los chasquidos de los zifios. Aplicando la ecuación del sonar simplificada, estos 15 dB pueden enmascarar los chasquidos y reducir en más de la mitad el rango al que el zifio puede detectar ecos de presas para alimentarse, y en más

---



de un 80 % el rango de detección de las vocalizaciones con fines de comunicación. El buceo coincidente con el paso del barco tuvo un 50 % menos de capturas de presas que las registradas en los buceos normales, lo que, con las limitaciones inherentes a un pequeño tamaño muestral, se interpretó como una posible consecuencia de la alteración del ruido ambiente.

El tránsito de grandes buques en las aguas de El Hierro está restringido, debido a la designación de Canarias como Zona de Especial Sensibilidad para el tráfico marino por la Organización Marítima Internacional (IMO 2005). En consecuencia, el único tráfico de grandes embarcaciones relevante en la Isla es el de los ferries de transporte de pasajeros y mercancías, que operan desde el puerto principal (La Estaca). Los ferries, que llegan a El Hierro casi diariamente, son modelos convencionales y catamaranes de alta velocidad. Éstos últimos navegan a velocidades de crucero de hasta 35 millas náuticas por hora (nudos) y su firma acústica alcanza frecuencias más altas que las de los ferries convencionales, solapándose con el rango de frecuencias de las vocalizaciones de los zifios. Sin embargo, la fuente de ruido antrópico más común en El Hierro es el tráfico marino de pequeña eslora (embarcaciones de pesca y recreo), que se concentra cerca de la costa y sobre el talud de la Isla. Este tipo de tráfico es aún escaso en El Hierro y se considera un factor de impacto leve para los zifios, pero de incrementarse podría interferir con los mismos, tanto por la contaminación acústica como por riesgo de colisión.

### Sistemas acústicos de disuasión de cetáceos “pinger”

Otras evidencias de la sensibilidad de los zifios al ruido antrópico son indirectas, como el hecho de que los zifios parecen evitar los “pingers” más que otras especies de cetáceos (Carretta *et al.* 2008). Los “pinger” son dispositivos de emisión de sonidos que se utilizan en diferentes tipos de pesquerías para reducir la captura accidental de cetáceos o bien para ahuyentarlos cuando interaccionan con artes de pesca o con instalaciones de acuicultura en el mar (Barlow *et al.* 2003, Brotons *et al.* 2008, Carretta *et al.* 2008). Las frecuencias de los “pinger” se encuentran dentro del rango de las vocalizaciones de prácticamente todos los cetáceos odontocetos y se ha demostrado que, al menos algunos tipos de estos dispositivos, interfieren en sus funciones habituales de comunicación y alimentación (Watkins y Schevill 1975).

Un estudio realizado en California concluye que los zifios son especies particularmente sensibles a este tipo de sonidos, a juzgar por la reducción del 100 % de las capturas incidentales de zifios en redes portadoras de estos dispositivos, en comparación a la reducción de tan solo el 50% para el resto de los cetáceos (Carretta *et al.* 2008). En El Hierro se han utilizado ocasionalmente para intentar evitar que los delfines mulares (*Tursiops truncatus*) se acerquen a los pequeños palangres tradicionales, utilizados en la denominada “pesca del alto”, y se alimenten de peces capturados en los anzuelos. Los delfines mulares son muy adaptables y los “pinger” demostraron perder eficacia al poco tiempo del comienzo de su utilización. Ésto contrasta con la aparente

---

sensibilidad y falta de tolerancia de los zifios a los “pinger”, de forma que estos dispositivos representan un factor de amenaza para estas especies.

### Ecosondas

Las ecosondas son sistemas utilizados para la localización acústica del fondo marino y de la biomasa en la columna de agua. Pueden ser de muchos tipos, desde sencillas sondas comerciales, hasta complejos instrumentos para investigación marina. Operan típicamente en un rango de frecuencias medias-altas, variando su intensidad en función del alcance deseado (Moustier 2004). El rango de frecuencias de los chasquidos de los zifios coincide en gran parte con las frecuencias emitidas por las ecosondas comerciales.

En grabaciones propias realizadas en el área de distribución de los zifios en El Hierro, que es también una zona de pesca deportiva y profesional, se detectan regularmente los pulsos generados por ecosondas, intercalados con los chasquidos ultrasónicos de los zifios (ULL, datos no publicados). Aunque el carácter pulsado de estos sonidos probablemente limita su potencial para enmascarar las vocalizaciones de los zifios, su contribución al ruido ambiente en el rango ultrasónico reduce inevitablemente la calidad acústica del hábitat de los cetáceos. Los estudios de impacto de los ecosondas son escasos y la variedad de ecosondas existentes dificulta la extrapolación de los resultados a nivel general. Estudios recientes muestran que los zifios aparentemente no modifican su comportamiento vocal al ser expuestos a ecosondas de tipo

comercial (Vires 2011). Sin embargo, estos estudios se basan en un pequeño tamaño muestral, lo que limita la representatividad de los resultados y su capacidad de detectar efectos en los animales.

### 1.2.7.2 Colisiones

El tráfico marítimo constituye un riesgo de colisión y por tanto una causa de mortalidad directa para los cetáceos. Los zifios pasan muy poco tiempo en superficie (Aguilar Soto 2006, Tyack *et al.* 2006) y, por tanto, tienen un menor riesgo de colisión que otros cetáceos. Sin embargo, en los últimos 20 años han varado en Canarias seis zifios de Cuvier y un zifio de Gervais (*Mesoplodon europaeus*) con indicios de colisión con embarcaciones (Carrillo y Tejedor 2004, Carrillo y Taverna 2010). El incremento del número de colisiones con cetáceos en el Archipiélago, después de la entrada en funcionamiento de los ferries de alta velocidad, sugiere una relación directa entre la velocidad y el riesgo de colisión (Aguilar Soto *et al.* 2001).

Esta relación se ha establecido a nivel general (Laist *et al.* 2001), con la probabilidad de colisión aumentando progresivamente a velocidades por encima de los 10 nudos. Por este motivo, en algunas zonas, como el área protegida del banco de Stellwagen (USA), que constituye un hábitat crítico para la amenazada ballena franca del norte (*Eubalaena glacialis*), se han establecido zonas de exclusión de tráfico y de restricción de la velocidad de los buques a 10 nudos (Laist *et al.* 2001). Limitando la velocidad de las embarcaciones, dentro o en las proximidades de las zonas

---

críticas de distribución de los cetáceos, se puede reducir tanto las colisiones como la contaminación acústica producida por los barcos, que aumenta con la velocidad debido al efecto de la cavitación de las palas de la hélice (Arveson y Venditis 2000). En El Hierro, las líneas de transporte marítimo atraviesan una de las zonas más importantes de cría y alimentación conocidas para los zifios en Europa. No existen registros de varamientos de zifios con signos de colisión en la Isla, pero ello no implica necesariamente que no se estén produciendo colisiones (Faerber y Baird 2010).

### *1.2.7.3 Interacciones con la pesca*

Los zifios son capturados de forma accidental en pesquerías que utilizan redes artesanales y palangres de deriva en el Pacífico, Índico, Atlántico y Mediterráneo (Jefferson *et al.* 1993, Mora-Pinto *et al.* 1995, Van Waerebeek *et al.* 1988, 2009; Caldwell *et al.* 1971, Nortarbartolo di Sciara 1990, Forney y Kobayashi 2007, Carretta *et al.* 2008, Waring *et al.* 2009). Un análisis de las causas de mortandad de los zifios de Cuvier en relación a actividades humanas, realizado en Puerto Rico, mostró que más del 50% de los casos correspondían a enredos con redes o palangres (Mignucci *et al.* 1999).

En El Hierro está permitida la pesca con palangres de deriva a más de 12 millas de la costa (BOC nº 78 2007), lo que los sitúa normalmente fuera de la zona de mayor densidad de cetáceos. Sin embargo, en ocasiones se ha permitido la entrada de los palangreros en el mar territorial de la

Isla, además de que los palangres largados pueden derivar hacia la orilla. Se han encontrado en varias ocasiones restos de palangres cerca de la costa de El Hierro, y en una ocasión se tuvo constancia fotográfica de interacciones de los palangres con zifios, pues se detectó un anzuelo como los utilizados en los palangres de deriva clavado en la zona ocular de un zifio de Cuvier.

#### *1.2.7.4 Residuos sólidos: plásticos*

Los plásticos constituyen, dentro de la contaminación por residuos sólidos, la mayor amenaza para los cetáceos, debido al riesgo de ingestión o enredo y a su larga durabilidad en el medio (Secchi y Zarzur 1999). Los plásticos se encuentran frecuentemente en los contenidos estomacales de zifios varados (Walker y Coe 1990, Secchi y Zarzur 1999, Carrillo y Tejedor 2004, MacLeod *et al.* 2003). Estos materiales llegan a causar obstrucciones internas y quizás una falsa sensación de saciedad, pudiendo afectar a la función vital de la alimentación. La ecolocalización permite a los zifios discriminar la naturaleza de los objetos, sin embargo, se cree que el plástico podría ser succionado accidentalmente a la vez que la presa (Secchi y Zarzur 1999). En El Hierro, el discreto desarrollo de los núcleos urbanos costeros hace que la contaminación de residuos sólidos que se genera en la Isla sea relativamente baja. Aún así, los plásticos pueden viajar grandes distancias y alcanzar las aguas de El Hierro procedentes de otros lugares o de embarcaciones. También podrían suponer una mayor amenaza si se incrementara la población en la Isla sin una correcta planificación de los residuos.

---

#### 1.2.5.5 Contaminación química

La exposición a contaminantes es otra fuente de amenaza para los cetáceos, pudiendo reducir la capacidad reproductora de los animales, hacerlos más susceptibles a enfermedades o provocarles incluso la muerte (Tanabe *et al.* 1983). Los cetáceos odontocetos representan un grupo de riesgo dentro de los mamíferos marinos por ser depredadores superiores de la cadena trófica y sufrir, por tanto, un fenómeno de bioacumulación. Las poblaciones de cetáceos del Hemisferio Norte presentan en sus tejidos niveles elevados de productos organoclorados y metales pesados, posiblemente en relación al mayor desarrollo humano de esta parte del planeta (O'Shea 1999, Ross *et al.* 2000, Tanabe *et al.* 1983).

Los zifios se alimentan de organismos que habitan a profundidad pero no por ello se ven menos afectados por este tipo de contaminación. Kahn (2000) ha descrito un posible impacto de la extracción de minerales en cañones submarinos sobre los cetáceos de buceo profundo. Aparentemente estas actividades conllevan la fuga de líquidos contaminantes, que pueden afectar a peces, cefalópodos y otras especies de profundidad. Estas especies actuarían como vectores de los compuestos tóxicos, transfiriéndolos a depredadores superiores, como cachalotes y zifios, que habitualmente se alimentan en este tipo de hábitats (Kahn 2000).

### 1.2.5.6 Observación comercial de cetáceos

La actividad comercial de observación de cetáceos constituye en Canarias una oferta de ocio importante (Urquiola y Sevilla 1998, Hoyt 2001). La amenaza que representa esta actividad se deriva principalmente de la presencia de las embarcaciones y del ruido que éstas generan (Aguilar Soto *et al.* 2001). Los animales pueden variar su comportamiento natural de alimentación o comunicación en respuesta al acercamiento de los barcos. También la concentración de embarcaciones en torno a los animales puede producir un efecto acumulativo del ruido, llevando al enmascaramiento de sus vocalizaciones (Aguilar Soto 2006, Jensen *et al.* 2009).

En algunos lugares se han registrado efectos más drásticos; un trabajo en Australia describe la reducción de la tasa de supervivencia de las crías de delfín mular en una zona de observación comercial de cetáceos, con respecto a otra de control cercana (Bejder *et al.* 2006). A largo plazo, ligeras alteraciones del comportamiento podrían llevar al desplazamiento de los cetáceos de su hábitat. Ninguna de las 30 empresas dedicadas en Canarias a la observación comercial de cetáceos se encuentra en El Hierro, por lo que actualmente esta actividad no supone una amenaza para los cetáceos en la Isla. Además, los zifios pasan muy poco tiempo en superficie, normalmente menos del 8 % (Aguilar Soto 2006), por lo que no son especies fácilmente observables y por ello carecen de importancia desde el punto de vista de la observación comercial.

---



---

## CAPÍTULO 2

### Variaciones circadianas en el uso del hábitat por el zifio de Blainville en El Hierro

Capítulo publicado como:

*“Following a foraging fish-finder: diel habitat use of Blainville’s beaked whales revealed by echolocation”.*

Arranz, P. Aguilar Soto, N. Madsen, P.T., Brito, A., Bordes, F. Johnson, M.P. (2011).  
PloS ONE 6(12): e28353. doi:10.1371/journal.pone.0028353

#### 2.1 INTRODUCCIÓN

La distribución de los recursos tróficos es generalmente heterogénea, variando su composición y densidad en el espacio y en el tiempo (Pyke *et al.* 1977, Wilson *et al.* 1993). Para la mayoría de animales terrestres, el reto de encontrar alimento se restringe a dos dimensiones (Kane y Poulson 1976, Arditi y Dacorogna 1988), en las que existen referencias bióticas y abióticas que pueden ayudar en la ubicación de los recursos (Hölldobler 1980, Cartwright y Collet 1982). Los depredadores de aguas profundas, sin embargo, deben encontrar a sus presas en un

mundo tridimensional, en el que reina una casi total oscuridad, se da una elevada presión hidrostática y ofrece menos, o menos obvios, puntos de referencia. No obstante, en el océano profundo existen importantes factores de concentración de recursos. La mayor parte de la biomasa existente en el océano, por debajo de la capa fótica, se concentra en dos estratos de profundidad bien diferenciados: la capa de reflexión profunda (DSL) (Johnson 1948) y la capa del límite bentónico (BBL) (Marshall 1965).

Durante el día, la DSL tiende a ser una capa densa y bien definida, constituida principalmente por pequeños organismos, distribuidos a profundidades de entre 400 y 800 m; mientras que de noche, muchos organismos incrementan su actividad y se dispersan hacia capas superiores para alimentarse (Johnson 1948, Barham 1966). Las especies que habitan en la parte inferior de la DSL tienden a ser menos móviles y a no realizar, o hacerlo en menor grado, migraciones verticales durante la noche (Childress 1995, Salvanes y Kristoffersen 2001), lo que resulta en que una parte de la DSL presenta una estabilidad circadiana, en cuanto a que permanece a una profundidad similar día y noche.

La BBL se alza desde el fondo marino hasta aproximadamente 200 m de altitud sobre el mismo (Angel y Boxshall 1990), y concentra una gran parte de la biomasa existente en aguas abisales (1000-3500 m de profundidad). En general, los organismos asociados al fondo son menos activos que los pelágicos, y el nivel de actividad tiende a reducirse al incrementarse la

profundidad. Por ello, en general puede asumirse que los organismos de la BBL en aguas profundas tenderán a presentar una capacidad de movimiento limitada (Drazen y Seibel 2007).

La DSL y la BBL constituyen fuentes de recursos tróficos para una variedad de especies, incluyendo depredadores de alto nivel como los mamíferos marinos (Watanabe *et al.* 2003, Benoit-Bird *et al.* 2004). Sin embargo, la abundancia de presas existente en esas capas debe equilibrarse con el coste de transporte necesario para alcanzarlas, especialmente en aquellas especies que respiran aire y que poseen un tiempo de inmersión limitado (Kooyman 1989, Butler 2001). La capa migratoria de la DSL es explotada por varias especies de mamíferos marinos de pequeño tamaño en aguas someras, durante la noche (Watanabe *et al.* 2003, Benoit-Bird *et al.* 2004, Aguilar Soto *et al.* 2008). Este comportamiento permite a los depredadores minimizar los costes de transporte, pero reduce a la mitad el tiempo de alimentación, porque limita el acceso a las presas al periodo nocturno.

Otras especies de pinnípedos y cetáceos odontocetos han desarrollado la capacidad de realizar inmersiones en apnea de larga duración y a gran profundidad, que les permiten acceder a la DSL e incluso a la BBL tanto de día como de noche (Thompson *et al.* 1998, Costa 2003). Algunas de estas especies combinan la captura de diferentes tipos de presas a distinta profundidad, incluso en el mismo buceo (Aguilar de Soto *et al.* 2008, Hindell *et al.* 1991), sin embargo, existe poca información acerca de los factores que guían en la selección de recursos a

---

estos depredadores de alto nivel. Ésto es debido, en gran parte, a la dificultad de muestrear su comportamiento y el entorno biofísico que los rodea de forma simultánea y a una escala suficientemente detallada. Varios estudios relacionan los movimientos de depredadores con características oceanográficas del área que influyen en la productividad, a escalas de kilómetros y días (McConnell *et al.* 1992, Waring *et al.* 2001, Biuw *et al.* 2007). Sin embargo, la resolución espacial y temporal de estos estudios es insuficiente para describir patrones de alimentación específicos en los depredadores, definidos por la distribución instantánea de los recursos locales (Sims *et al.* 2008).

Por otro lado, las marcas que incorporan sensores para el registro de los movimientos de los animales, así como de sonidos o imágenes del entorno, son capaces de mostrar, con una gran resolución, dónde y cuándo encuentran los depredadores el alimento (Davis *et al.* 1999, Wilson *et al.* 2002, Johnson *et al.* 2009, Aguilar Soto *et al.* 2008), aunque aportan poca información acerca de la extensión espacial de los recursos. La información relativa a los encuentros con presas potenciales se obtienen de las imágenes, o, en el caso de marcas digitales de grabación acústica, como las DTAG (Johnson y Tyack 2003), de las señales acústicas específicas que producen los cetáceos para la búsqueda y captura del alimento (Johnson *et al.* 2004, Madsen *et al.* 2005b). La comparación de estas señales en cachalotes, calderones y zifios, alimentándose en hábitats similares, demuestra que la profundidad a la que estos cetáceos se alimentan es muy variable,

incluso dentro de una misma inmersión, y sugiere que probablemente acceden a una gama de recursos que fluctúan a una escala espacial y temporal pequeña (Aguilar Soto *et al.* 2008, Watwood *et al.* 2006, Tyack *et al.* 2006).

La dificultad que representa el relacionar el comportamiento de alimentación de los animales con parámetros bióticos del hábitat, ha quedado demostrada recientemente. Hazen *et al.* (2005) combinaron datos relativos a la biomasa existente en la columna de agua, obtenidos con una ecosonda, con detecciones acústicas de zifios de Blainville (*Mesoplodon densirostris*), concluyendo que estos animales se distribuyen preferentemente en zonas donde la DSL presenta una mayor biomasa. Sin embargo, considerando la misma zona y época de estudio, la profundidad a la que se encuentra la DSL (400-600 m) es menor a la profundidad de alimentación de los zifios (700-1100 m) según datos registrados mediante marcas colocadas en los zifios (Tyack *et al.* 2011). Esta aparente contradicción sugiere que, o bien los métodos utilizados para el muestreo de las presas carecen de la resolución apropiada, o que existe una relación ecológica más compleja, entre los zifios y la DSL, que requiere de un muestreo con mayor resolución y simultáneo, del comportamiento del depredador y la distribución de sus presas. Este problema de escala se acentúa en entornos que presentan un gran variabilidad, como por ejemplo, zonas de batimetría escarpada en torno al talud continental, montes submarinos o

islas oceánicas, que son hábitat frecuentes de depredadores de buceo profundo (Davis y Fargion 1998, Waring *et al.* 2001).

En este trabajo se utiliza una técnica novedosa para el estudio de la ecología trófica de los zifios de Blainville, que permite el muestreo simultáneo del comportamiento del depredador y del entorno que lo rodea. Los zifios producen series de chasquidos de ecolocalización para la búsqueda a distancia de presas, intercaladas por zumbidos, que indican intentos de captura (Johnson *et al.* 2004). Las marcas acústicas colocadas en los zifios registran tanto los sonidos de ecolocalización producidos por los animales para alimentarse, como ecos de estos sonidos procedentes del fondo marino y de organismos en la columna de agua (Johnson *et al.* 2004, Madsen *et al.* 2005b).

Estos datos, generados por la propia ecosonda del animal, representan una oportunidad única para indagar acerca de las técnicas que utilizan los depredadores de buceo profundo para encontrar el alimento, y una conexión directa entre el entorno biofísico, en el contexto de la capacidad sensorial del propio animal, y su comportamiento de alimentación. Utilizando datos procedentes de 14 marcajes de zifios de Blainville en El Hierro, se muestra cómo estos animales concentran su actividad trófica en la DSL, principalmente en la parte más profunda de la misma, y en la BBL, a menudo explotando ambas capas en una misma inmersión, de una forma que no siempre es evidente a partir del perfil de buceo. Finalmente, se exploran las implicaciones

ecológicas del comportamiento de estos depredadores con respecto a su selección de presas y del hábitat.

## 2.2 MÉTODOS

Se utilizaron marcas digitales de adherencia por ventosas tipo DTAG (Johnson y Tyack 2003) para el registro de datos acústicos y de movimiento de zifios de Blainville, en campañas de investigación realizadas desde 2003 a 2010 en aguas de El Hierro. Para localizar a los zifios se utilizó un punto de observación situado en un acantilado costero, mientras que el marcaje y la fotoidentificación de los individuos se realizaron utilizando una pequeña embarcación neumática de 4,5 m de eslora. Las marcas se colocaron en el lomo de los cetáceos utilizando una vara de carbono de seis m de longitud.

Las marcas pesan unos -20 g en el agua y miden 20 x 10 x 3,5 cm, representando menos del 0,6 % del área de la sección transversal frontal de un zifio de Blainville. Wilson *et al.* (1986) demostraron que marcas de tipo no invasivo con áreas de sección transversal en torno al 2,3-10 % del área de sección transversal de pingüinos africanos (*Spheniscus demersus*) no modificaban su comportamiento de alimentación y buceo, mientras que sistemas de mayor tamaño sí lo hacían. Las marcas utilizadas en el presente estudio se encuentran muy por debajo del área de sección transversal relativa de los sistemas de menor tamaño utilizados por Wilson *et al.* (1986), y por lo

---

tanto se asume que ejercen un mínimo efecto en el comportamiento de los cetáceos. El marcaje puede ejercer un pequeño impacto en el animal debido al acercamiento de la embarcación y al contacto inicial de las ventosas con la piel. Se realizó un seguimiento visual del comportamiento de los cetáceos en el momento del marcaje y las reacciones de los animales comprendieron: alteración de la dirección e incremento de la velocidad de natación, e incremento de la distancia entre los miembros del grupo. Los grupos marcados que se siguieron visualmente desde tierra, recuperaron un comportamiento normal tan pronto como la embarcación de marcaje se separó del grupo. Para reducir el potencial impacto, únicamente se marcaron individuos adultos y subadultos no acompañados por crías y se realizaron un máximo de tres intentos de marcaje (aproximación de la embarcación a menos de 100 m de los animales) para un mismo grupo y día. Los zifios marcados fueron identificados mediante fotografías de sus patrones de cicatrices. La dificultad en el reconocimiento de los individuos en el momento del marcaje, dio lugar a que cuatro de los animales se marcaran más de una vez en diferentes años (Tabla 2.1). El impacto del remarcaje se considera bajo, debido al largo intervalo temporal entre marcajes (mínimo 1 año) y a la fijación superficial y de corta duración de la DTAG (máximo 18 h).

### 2.2.1 Ciclo de buceo

Las marcas registraron datos de profundidad y orientación de los animales en tres ejes, rotación “roll”, cabeceo “pitch” y rumbo “heading” (Figura 2.1), con una frecuencia de muestreo

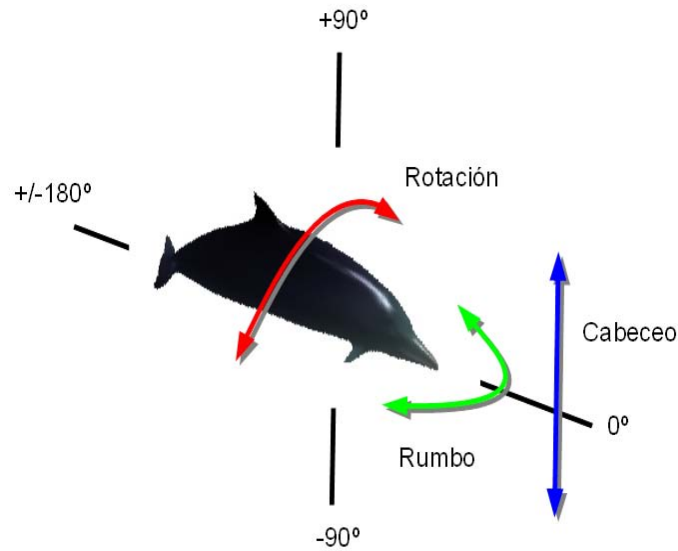
---



de 50 Hz que fue reducida a 5 Hz para su análisis. Los datos acústicos se tomaron, según el año, con uno o dos hidrófonos muestreando a frecuencias de 96 kHz (en 2003) y 192 kHz (de 2004 en adelante) (Johnson *et al.* 2006).

**Tabla 2.1** Estadísticas de 50 buceos de alimentación registrados en 14 marcas colocadas a 9 zifios de Blainville en El Hierro. Las cinco últimas columnas representan promedios con el rango entre paréntesis. Individuo: código individual según cetabase ([www.cetabase.info](http://www.cetabase.info)); Fecha: año, mes y día del marcaje; Dur.: duración del marcaje, en horas; FD: número de buceos de alimentación completos; FDF: número de FD en los que se registraron ecos del fondo; FD dur.: duración de los FD, en minutos; FD prof. máx.: profundidad máxima de los FD, en metros; SOC prof.: profundidad a la que los animales comienzan a ecolocalizar, en metros; Búsqueda: tiempo transcurrido desde el inicio hasta el fin de la emisión de chasquidos en cada buceo, en minutos; Zumbidos: número de zumbidos emitidos por buceo.

Individuo	Fecha	Dur. (h)	FD/FDF	FD dur. (min)	FD prof. máx. (m)	SOC prof. (m)	Búsqueda (min)	Zumbidos (n)
MdH1	2003-10-11	12,5	5/3	51(40-57)	616(616-616)	414(183-566)	26(18-31)	26(12-44)
	2005-10-21	4,1	3/2	50(48-51)	671(597-790)	475(457-492)	22(22-22)	24(20-28)
	2008-05-16	18,4	7/7	48(33-65)	911(491-1330)	408(179-873)	28(21-38)	35(18-49)
MdH15	2003-10-25	2,6	2/2	47(45-48)	774(732-815)	426(416-434)	25(23-27)	23(20-27)
MdH22	2004-10-13	9,5	4/3	44(34-55)	1003(715-1311)	473(448-499)	28(23-33)	32(25-37)
	2005-10-21	2,8	1/0	47(47-47)	616(616-616)	520(520-520)	21(21-21)	18(18-18)
	2008-10-15	18,0	7/2	44(23-57)	710(472-963)	340(193-560)	23(9-32)	21(4-34)
MdH6	2005-10-4	6,9	3/3	57(51-62)	914(869-953)	518(513-524)	25(22-29)	29(23-37)
	2008-05-15	2,0	2/2	48(44-52)	781(779-784)	389(326-454)	24(20-27)	23(19-27)
MdH43	2005-10-12	8,6	4/4	45(39-52)	833(674-1011)	505(482-540)	25(25-26)	43(37-53)
MdH74	2008-05-21	1,6	1/1	47(47-47)	807(807-807)	419(419-419)	20(20-20)	11(11-11)
MdHC1	2088-05-27	6,2	2/2	58(52-64)	932(840-1024)	461(435-486)	27(24-31)	34(32-37)
MdHX33	2010-05-26	2,9	1/1	48(48-48)	925(925-925)	503(503-503)	22(22-22)	34(34-34)
MdH86	2010-06-10	15,3	8/8	41(31-51)	834(784-915)	353(169-517)	22(16-29)	18(12-29)

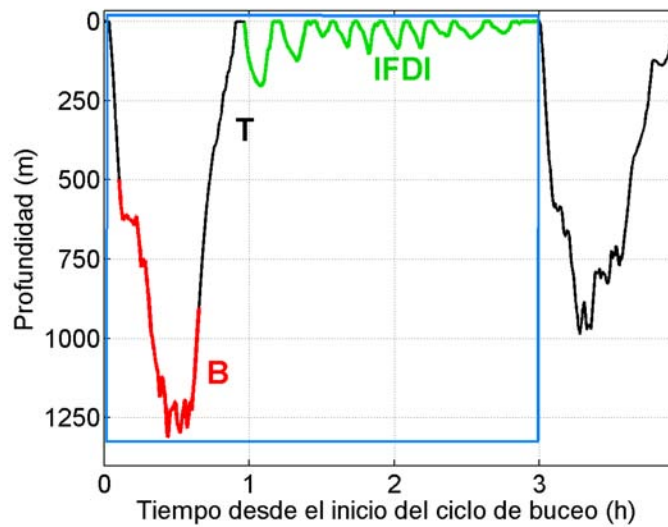


**Figura 2.1** Ejes de rotación utilizados para determinar la orientación de los animales en relación a los datos tomados por la marca, el dibujo corresponde a un zifio de Blainville realizado por WHOI.

Las grabaciones acústicas se examinaron auralmente y por inspección visual utilizando espectrogramas (ventana Hann de 512 muestras y FFT de 1024 puntos) de secciones consecutivas de 20 s de sonido, para localizar los zumbidos y el comienzo y final de la fase vocal de las inmersiones. Los zumbidos se consideran intentos de captura de presas (Johnson *et al.* 2004, Miller *et al.* 2004), mientras que el inicio y fin de las vocalizaciones (chasquidos) en los buceos indican la fase de búsqueda de presas mediada por ecolocalización (Watwood *et al.* 2006, Tyack *et al.* 2006). Los chasquidos individuales se identificaron utilizando un detector de chasquidos

supervisado (un filtro de banda con un umbral seleccionado manualmente) para el análisis posterior de los ecos.

En base a estas señales acústicas y a los perfiles de inmersión, el ciclo de buceo se dividió en tres fases: *i) transporte dentro de buceos*: tiempo transcurrido en silencio, desde que el animal abandona la superficie hasta el inicio de la fase de ecolocalización (SOC), más el tiempo transcurrido desde que cesa de ecolocalizar (EOC) y alcanza de nuevo la superficie, *ii) búsqueda*: tiempo transcurrido desde el SOC hasta el EOC en una inmersión de alimentación, es decir, el tiempo de ecolocalización, *iii) intervalo entre buceos de alimentación* (IFDI): tiempo invertido en la superficie o en inmersiones someras realizadas entre las profundas de alimentación (Figura 2.2). Para determinar el tiempo invertido por los animales en cada una de las fases de buceo se analizaron únicamente los ciclos de buceo completos, es decir, que contenían una inmersión de alimentación más el IFDI siguiente.



**Figura 2.2** Ciclo de buceo de un zifio de Blainville (recuadro azul) en el que se indica la fase de transporte (T), búsqueda de alimento (B) e intervalo entre buceos de alimentación (IFDI).

### 2.2.2 Comportamiento de alimentación

Para determinar la posible existencia de variaciones de tipo circadiano en el comportamiento de alimentación de los animales, se compararon entre buceos realizados de día y de noche los siguientes parámetros: *i*) profundidad del SOC, *ii*) profundidad del primer zumbido, *iii*) número de zumbidos, *iv*) profundidad máxima de los zumbidos y *v*) proporción de tiempo dedicado a la búsqueda de alimento y transporte. Las inmersiones se consideraron diurnas o nocturnas, en función de si el SOC se produjo antes o después del ocaso local. Las comparaciones se realizaron aplicando un test ANOVA anidado, siendo el factor principal la variación día o

noche y el factor secundario el individuo. La importancia relativa de los factores se estimó utilizando el coeficiente parcial eta-cuadrado ( $p\eta^2$ ) (Cohen 1977).

Para identificar posibles ajustes circadianos en la profundidad de alimentación de los animales, se compararon, para el día y la noche y a intervalos de 50 m, el porcentaje del tiempo de búsqueda total invertido en cada profundidad, el número de zumbidos y la tasa de zumbidos (es decir, el número de zumbidos en cada intervalo de profundidad dividido por el tiempo invertido en el mismo intervalo). Estas comparaciones se realizaron en datos procedentes de cuatro de las marcas, colocadas en tres individuos, en las que se registraron varios buceos de día y de noche. Las distribuciones de los parámetros analizados indican la profundidad a la que los zifios buscan y encuentran presas y la tasa de encuentro de éstas. Las distribuciones diurnas y nocturnas de cada parámetro se compararon de forma independiente mediante el test de Kolmogorov-Smirnov.

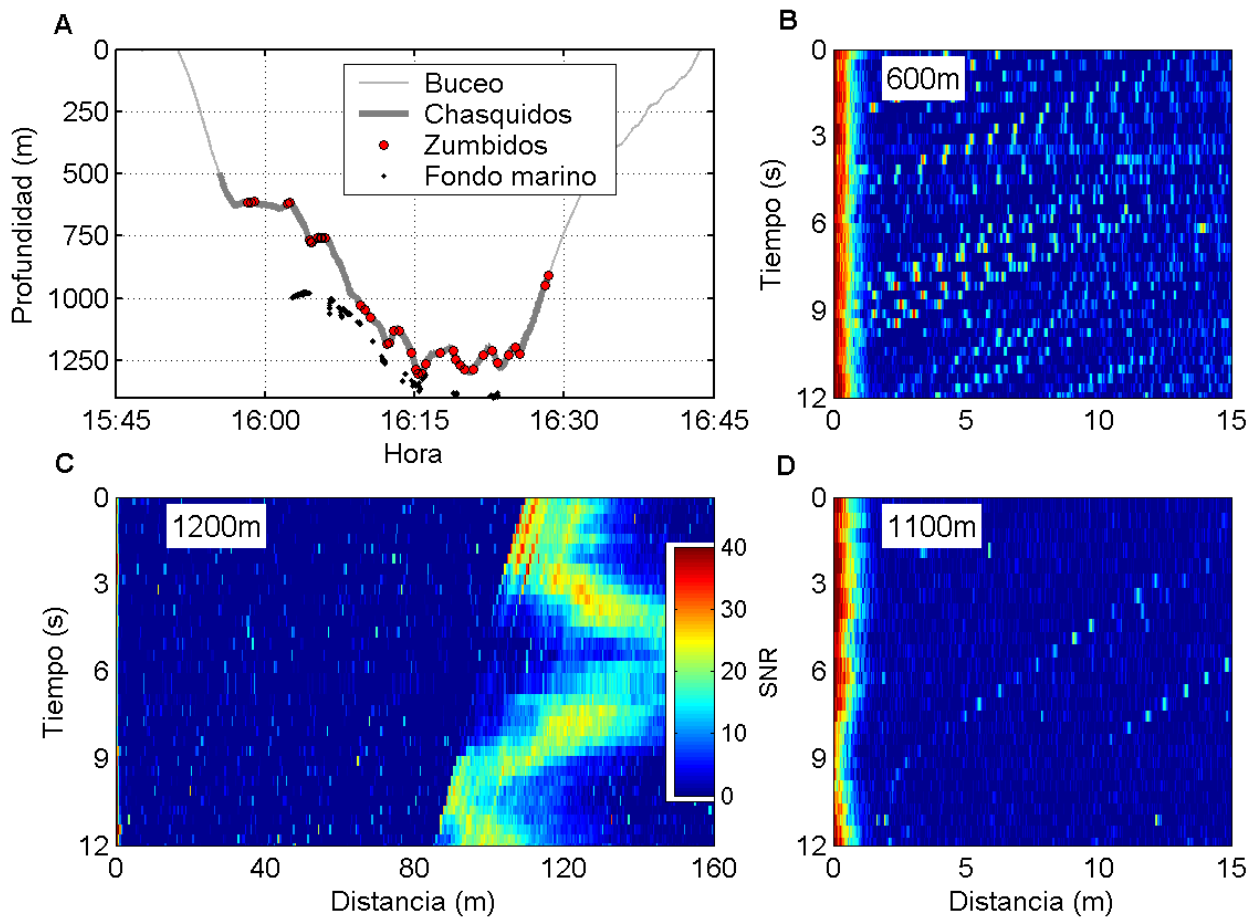
### **2.2.3 Ecos del fondo marino y de los organismos**

En prácticamente todas las marcas se registraron ecos procedentes del fondo marino y de organismos presentes en la columna de agua cercanos al zifio, ensonificados por los chasquidos del propio animal (Figura 2.3). Los ecos se identificaron visualmente utilizando ecogramas, generados como gráficos de barras apiladas horizontalmente (Figuras 2.3 y 2.4). Cada barra

---

corresponde al espectrograma de un segmento de sonido de duración determinada, registrado tras la emisión de cada chasquido. Los sonidos fueron previamente filtrados para eliminar ruido de baja frecuencia (*sensu* Johnson *et al.* 2004). La frecuencia de corte del filtro se estableció en el límite inferior del rango de frecuencias con mayor energía (-10 dB desde la frecuencia pico) de los chasquidos de los zifios de Blainville (27 kHz) (Johnson *et al.* 2006).

Los ecos del fondo marino aparecen en los ecogramas (Figura 2.3C), con un retraso temporal respecto a los chasquidos que corresponde al tiempo de ida y vuelta (TWT) del sonido desde el animal marcado al fondo marino más cercano. En algunos casos ocurre que el fondo se encuentra tan lejos que el tiempo necesario para recibir el eco es superior al intervalo entre dos chasquidos consecutivos. En estos casos pueden recibirse tras un chasquido ecos del fondo originados por chasquidos previos, lo que puede provocar errores en la determinación de la distancia del animal con respecto al fondo (Figura 2.4). Para identificar el eco que corresponde a cada chasquido se utilizan las ligeras variaciones del intervalo entre chasquidos (ICI) (~0,2-0,4 s), que determinan que solo la secuencia de ecos auténtica aparezca alineada respecto a los chasquidos. Las secuencias de ecos no alineadas representan ecos procedentes de chasquidos previos a cada uno de los chasquidos alineados en el eje *y* (Figura 2.4).

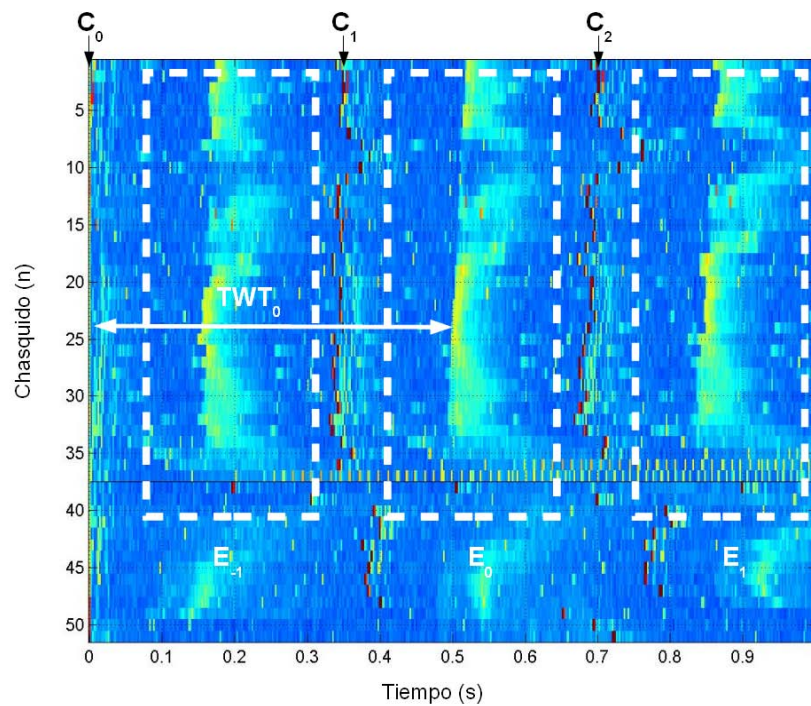


**Figura 2.3** (A) Ciclo de buceo de una hembra de zifio de Blainville (MdH22, marcada el 10/03/04) en el que se muestran la fase vocal del buceo (línea gruesa gris), la localización de los zumbidos (círculos rojos) y del fondo marino (círculos negros). (B,D) Ecogramas que representan un rango de 15 m e indican la distancia desde el zifio hasta los organismos que reflejan los ecos de chasquidos consecutivos. La coloración de los ecos corresponde a la relación señal-ruido del eco. En estos ejemplos, los recuentos de ecos son de 198 ecos/60 chasquidos (B) y 6 ecos/35 chasquidos (D). Las líneas rojas en la parte izquierda de las gráficas son los chasquidos emitidos por el zifio. (C) Ecograma representando un rango de 150 m en el que se observan reverberaciones del fondo marino, que se encontraba entre 90-120 m del zifio.

El TWT fue estimado para cada uno de los ecos del fondo recibidos en la marca utilizando un detector de energía supervisado (resolución  $< 500 \mu\text{s}$ ) y fue transformado en altura del animal sobre el fondo marino (que de aquí en adelante se denomina simplemente “altura”), multiplicando  $1/2$  del TWT por la velocidad media del sonido en el agua, integrada a lo largo de la distancia. Dado que la velocidad del sonido varía con la diferencia de temperatura en la columna de agua, para resolver en conjunto la distancia y la velocidad integrada del sonido se utilizó un algoritmo iterativo de conversión de TWT a distancia. Se realizaron los cálculos varias veces a partir de una estima inicial fija de la velocidad del sonido ( $1500\text{m/s}$ ). El perfil de la velocidad del sonido requerido por este algoritmo, se obtuvo mediante el lance de un CTD hasta  $1300 \text{ m}$  de profundidad en el área de estudio y se extrapoló a mayores profundidades, asumiendo una salinidad y temperatura constantes a partir de  $1300 \text{ m}$ .

La profundidad del fondo marino se estimó añadiendo a la profundidad del animal, según datos de la marca, su altura sobre el fondo en el mismo momento. Se descartaron ecos procedentes de la superficie del mar, identificados claramente porque la distancia obtenida a la superficie reflectante coincidía con la profundidad del zifio.





**Figura 2.4** Ejemplo de ecograma creado en Matlab 6.5.1, para analizar los ecos reflejados por el fondo marino. Se alinean verticalmente en el tiempo 0 un total de 45 chasquidos consecutivos. Tras cada uno de ellos se representa en horizontal una línea de color correspondiente al espectrograma de un s de sonido a partir de la emisión de cada chasquido (chasquido 0 o  $C_0$ ). En el espectrograma se observa con colores brillantes los sonidos de mayor amplitud, y con azules los niveles de sonido más bajos. Dado que el intervalo entre chasquidos de los zifios (ICI) es de 0,2 a 0,4 s, la ventana temporal utilizada (1 s) muestra el chasquido alineado y los siguientes chasquidos que han sido producidos a en el siguiente segundo. Éstos se observan en el espectrograma como dos líneas verticales rojas en torno a los 0.4 (chasquido 1 o  $C_1$ ) y 0.7 s (chasquido 2 o  $C_2$ ). Cada línea horizontal también incluye los ecos causados por la reflexión de los chasquidos en el fondo marino. Los ecos aparecen en el eje x de abscisas con un retraso temporal, con respecto al chasquido  $C_0$  que originó el eco, correspondiente al TWT y proporcional a la distancia entre el fondo marino y el animal. Cuando el ICI es menor al TWT de los ecos, porque el animal se encuentra lejos del fondo, pueden observarse ecos de otros chasquidos (ver texto). En este ejemplo, la única secuencia de ecos alineada a los chasquidos  $C_0$  es  $E_0$  ( $T_0$  correspondiente entre 410 y 475 m de distancia al fondo). Sin embargo, la línea de ecos más cercana a  $C_0$  es  $E_{-1}$ , que corresponde a ecos producidos por chasquidos previos.

La menor intensidad acústica de los zumbidos (unos 20 dB más baja que la de los chasquidos) (Madsen *et al.* 2005b) impidió que se detectaran ecos de fondo procedentes de estos sonidos. Por ello, la altura del zifio durante los intentos de captura de presa fue estimada utilizando datos de ecos de chasquidos cercanos a los zumbidos, hasta un máximo de 60 s de diferencia, corrigiendo los resultados por la diferencia en la profundidad del animal, entre el momento en que se recibió el eco del fondo y se emitió el zumbido. La variación media de la profundidad del fondo registrada 60 s antes o después de la emisión de los zumbidos fue de 9 m, lo que indica que el error derivado de esta aproximación es bajo.

Los ecos de organismos en la columna de agua se registraron a distancias de hasta 20 m del animal marcado y su ocurrencia varió, desde series de ecos discretos hasta intervalos con gran abundancia de ellos (Figura 2.3B,D). La identificación manual de las secuencias de ecos procedentes de organismos ha sido realizada anteriormente (Madsen *et al.* 2005b, Jones *et al.* 2008), aunque el método resulta poco fiable cuando la densidad de ecos es alta. En este análisis se utilizó un método automático para cuantificar el número de ecos en función de la profundidad, basado en un detector de nivel sonoro recibido. Se tomaron diez muestras sucesivas, cada una de 1 ms de duración, del sonido recibido tras cada chasquido, contando a partir del quinto ms para evitar efectos del propio chasquido. Las muestras de sonido corresponden, por tanto, a distancias de entre 3,75 y 11,25 m del animal. Estas muestras fueron tratadas con un filtro Butterworth de

seis polos, de paso de la banda de frecuencias entre 25 y 50 kHz, correspondiente al rango en el que se concentra la mayor parte de la energía de los chasquidos del zifio de Blainville. El nivel sonoro recibido RMS (raíz media cuadrática o “root mean square”) de cada una de las diez muestras se comparó con el nivel RMS de una muestra instantánea del ruido ambiente en la marca, de 10 ms, tomada justo antes del mismo chasquido y filtrada de la misma manera. Esta comparativa proporcionó una estima de la relación señal-ruido (SNR) en cada ms analizado tras cada chasquido. Se consideró que aquellas muestras con un  $SNR \geq 6$  dB incluían un eco. El número de ecos fue normalizado a intervalos de 50 m de profundidad, según el número de chasquidos emitidos en cada intervalo, para producir una medida nominal de ecos por chasquido en cada intervalo de profundidad. Dos de las marcas, sumando un total de 12 inmersiones, fueron excluidas del análisis por presentar niveles elevados de ruido de flujo del agua que enmascararon los ecos, posiblemente debido a una ubicación caudal de la marca en los animales.

El método de recuento de ecos automático se validó comparando los resultados con recuentos realizados mediante inspección visual de ecogramas en un subgrupo de datos. Los resultados de ambos métodos se correlacionaron positivamente (correlación de Spearman  $\rho=0,80$ ,  $p<0,05$ ,  $n=953$  chasquidos, 422 ecos con el método visual y 296 ecos con el método automático). El método automático produjo sistemáticamente recuentos más bajos que el método visual,

---

posiblemente porque el primero presenta un umbral de detección y una ventana temporal más conservadores (-6 dB y 1 ms, respectivamente).

El número de ecos detectados a partir de una serie de chasquidos variará en función del número de organismos ensonificados y de su capacidad de reflejar el sonido, así como del tiempo que cada organismo permanece dentro del alcance del haz direccional de ecolocalización del zifio. Este último factor depende del tipo de organismos ensonificados y también de los movimientos del animal marcado, que varían a lo largo de la inmersión. Por tanto, los recuentos de ecos obtenidos con este método no son una estima directa del número de organismos que el zifio encuentra, sino una medida relativa de la densidad de organismos en la columna de agua.

### **2.2.4 Datos oceanográficos e hidroacústicos**

El muestreo hidroacústico se realizó con una ecosonda SIMRAD EK-60 splitbeam no calibrada, con una frecuencia de 38 kHz y un ángulo de apertura de 7,2 °. Los pulsos emitidos (“ping”) fueron de 2kW y 1024  $\mu$ s de duración, con un intervalo de muestreo de 0,196 m. El ruido ambiente (aproximadamente -129 dB re 1  $\mu$ Pa) fue estimado de forma automática por la ecosonda según el algoritmo de De Robertis y Higginbottom (2008), utilizando la potencia de muestreo mínima y segmentos de 20 pulsos horizontales con 10 m de alcance. El volumen medio de energía acústica (dB re 1 m), considerado como una medida logarítmica del volumen de

energía reflejada (MacIennan *et al.* 2002), fue estimado de 0 a 1000 m de profundidad y visualizado, después de aplicar el factor de corrección relativo al ruido ambiente, mediante ecogramas.

Los perfiles de la velocidad del sonido y de la concentración de oxígeno en la columna de agua fueron registrados con un sensor de conductividad, temperatura y profundidad (CTD) modelo RBR XR-620. El CTD fue largado a una velocidad de 1 m/s hasta una profundidad de 1300 m.

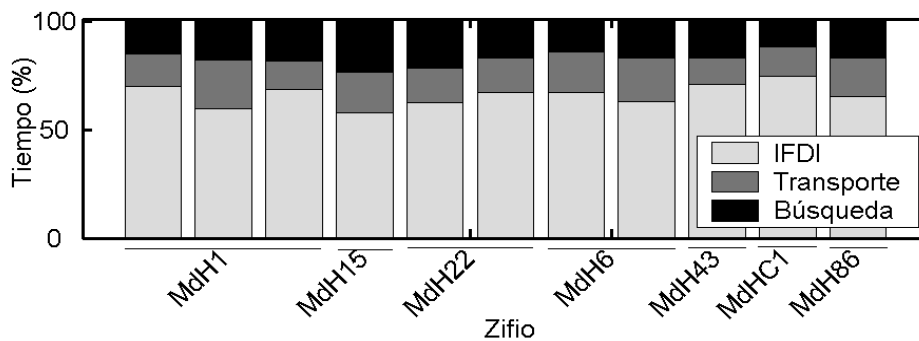
## 2.3 RESULTADOS

Se registraron un total de 111,4 horas de datos acústicos y de movimiento en 14 marcas colocadas a nueve animales, que incluyeron 50 inmersiones de alimentación y 33 ciclos de buceo completos (Tabla 2.1). Los zifios de Blainville realizan inmersiones profundas y de larga duración, siendo en promedio la profundidad máxima 833 m (472-1330 m) y la duración 48 min (23-65 min). Los zifios empiezan a ecolocalizar a una profundidad media de 425 m (169-873 m), después de un descenso en silencio de aproximadamente 4 min de duración (1-11 min). Estos animales cesan de ecolocalizar a una profundidad media de 712 m (273-1027 m) y realizan ascensos en silencio de una duración media de 19 min (9-35 min). La suma de las fases de descenso y ascenso en silencio resulta en una duración media de la fase de transporte de 23 min

---

(12-33 min). La fase de búsqueda tiene una duración media de 24 min (9-38 min) (Figura 2.5) durante la cual los zifios producen un promedio de 27 zumbidos (4-53 zumbidos).

Entre inmersiones profundas consecutivas, los zifios pasan una media de 92 min (4-188 min) realizando series de buceos a menor profundidad, durante los que permanecen en silencio, por lo que estos buceos no se consideran relacionados con la alimentación (Tyack *et al.* 2006). Así, los zifios de Blainville dedican un 18 % de su tiempo al transporte en las inmersiones profundas, un 18 % a la búsqueda y adquisición de presas mediante ecolocalización y un 64 % a realizar inmersiones someras, entre buceos profundos (Figura 2.5). Una vez iniciada la fase de búsqueda en los buceos, los zifios invierten un promedio de tan sólo dos min (0,6-3,1 min) antes de realizar el primer intento de captura de presa.



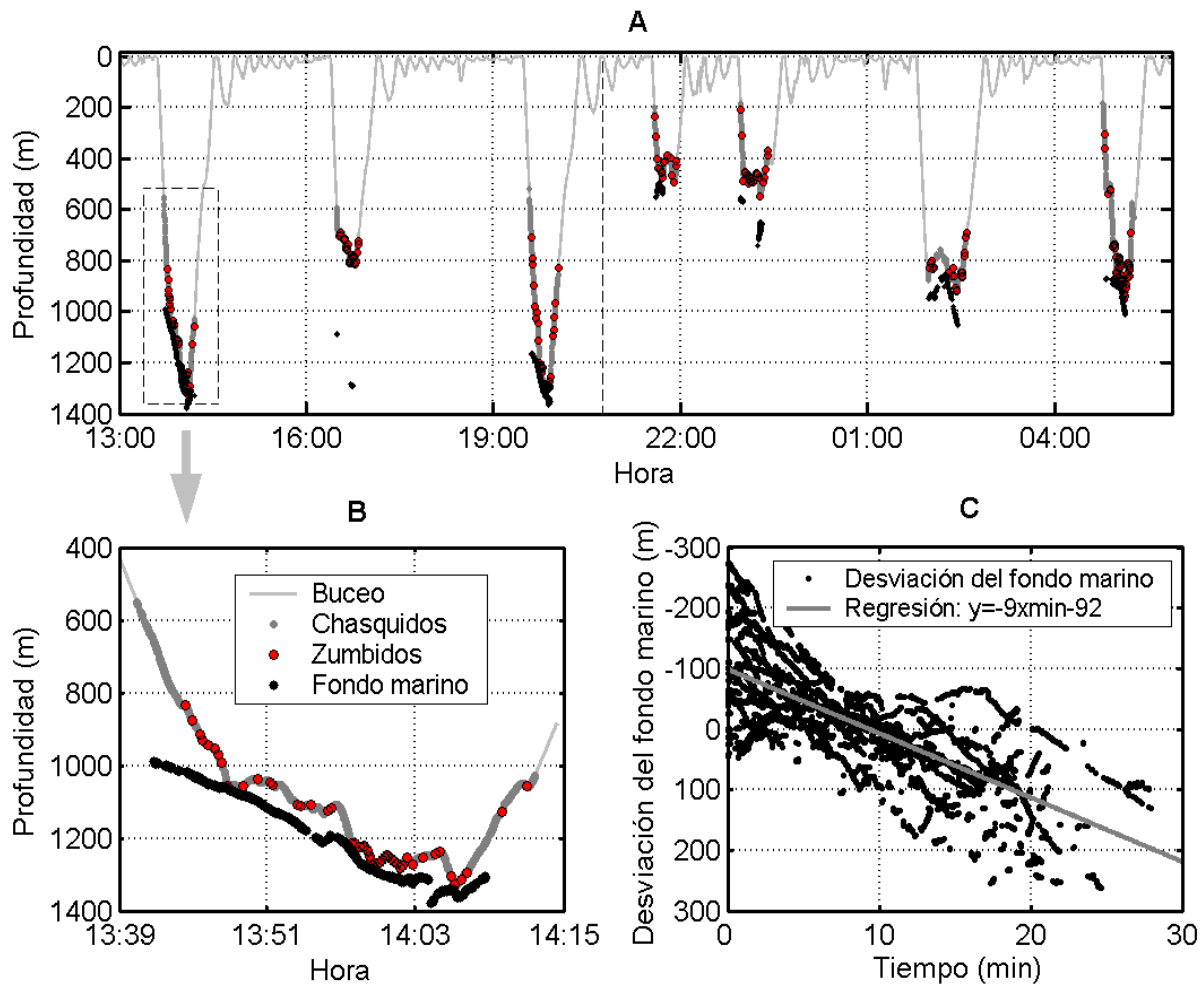
**Figura 2.5** Ciclo de buceo registrado en 11 marcas colocadas en siete animales diferentes que realizaron como mínimo dos buceos completos. Las barras representan la proporción del tiempo invertido: entre buceos de alimentación (IFDI) (gris claro), en transporte en silencio entre la superficie y las profundidades de alimentación en los buceos (gris oscuro) y buscando alimento por ecolocalización (negro).

### 2.3.1 Preferencias de alimentación día-noche

Se realizaron comparaciones circadianas en datos registrados en 11 de las marcas, correspondientes a 9 individuos que realizaron como mínimo dos inmersiones completas. Estos registros incluyeron un total de 73 h y 46 inmersiones (de las cuales 15 h y 12 inmersiones fueron nocturnas). Los análisis indican que los zifios empiezan a emitir chasquidos (es decir, a buscar presas) y zumbidos (realizar intentos para capturarlas) a una profundidad significativamente menor durante la noche que durante el día (Figura 2.6A, 2.9E y 2.10A).

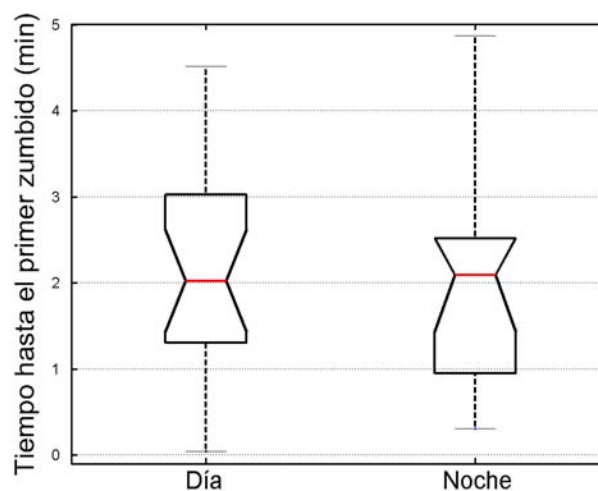
La profundidad media a la cual los zifios empiezan a emitir chasquidos (SOC) durante el día es de 479 m (276-589), significativamente más profunda que los valores nocturnos, 258 m (168-873) (ANOVA anidado,  $p=0,001$ ,  $\eta^2=0,55$  para los factores circadianos y  $p=0,42$ ,  $\eta^2=0,37$  para los individuales). La profundidad media del primer zumbido se sitúa entorno a los 755 m (563-1027) durante el día y a 572 m (273-904) durante la noche (ANOVA anidado,  $p=0,005$ ,  $\eta^2=0,57$  para los factores circadianos y  $p=0,08$ ,  $\eta^2=0,50$ , para los factores individuales). Debido a que tanto la profundidad a la que los zifios empiezan a ecolocalizar como la profundidad del primer zumbido, cambian por igual de día y de noche, existe poca variación en el tiempo invertido buscando presas antes de emitir el primer zumbido tanto de día, 2,1 min (0,04-4,5), como de noche, 1,9 min (0,3-4,9) (Test de Wilcoxon,  $p=0,53$ ,  $n=46$  buceos) (Figura 2.7).

---



**Figura 2.6** (A) Ciclo de buceo de un macho de zifio de Blainville (MdH1, marcado el 16/05/08). Las líneas grises gruesas indican la fase vocal de los buceos (ecolocalización) y los círculos rojos representan los intentos de captura de presas (zumbidos). Los puntos negros muestran la localización del fondo marino y la línea vertical a las 20:45h indica el ocaso local. El zifio se acercó al fondo marino en la mayor parte de los buceos, a pesar de que buceó a un amplio rango de profundidades. (B) Vista detallada de parte del primer buceo cuando el animal sigue el fondo marino para alimentarse. (C) Desvío de la profundidad del fondo marino, en función del movimiento de los animales, a lo largo de la duración de la fase vocal del buceo. El desvío corresponde a la profundidad del fondo marino en un momento dado menos la profundidad media del fondo marino en el mismo buceo. La pendiente negativa de la línea de regresión indica la tendencia de los animales a alimentarse a favor de la pendiente del fondo.





**Figura 2.7** Tiempo medio, en minutos, invertido en la búsqueda de presas antes de la emisión del primer zumbido, durante la noche y el día, respectivamente. Las líneas indican los valores extremos de la distribución, las muescas representan una estima robusta de la incertidumbre en torno a las medias, a efectos de comparación entre cajas.

A pesar de que los zifios empiezan a alimentarse en aguas más someras de noche, no se han detectado variaciones circadianas significativas en la distribución del tiempo de búsqueda, o en la tasa de zumbidos, en relación a la profundidad, en ninguno de los 3 individuos analizados. Estos animales fueron los únicos que realizaron varios buceos de día y de noche y, por tanto, en los que se pudieron comparar estos parámetros a nivel individual (15 buceos de día y 12 buceos de noche). El análisis de la distribución del porcentaje de zumbidos realizados en función de la profundidad en buceos nocturnos y diurnos muestra diferencias significativas en uno de los individuos (Test de Kolmogorov-Smirnov,  $n=15$  intervalos de profundidad de 50 m,  $p=0,01$  para esa marca). Sin embargo, no existen indicios de variaciones circadianas en la profundidad

máxima de los zumbidos, el número de zumbidos por inmersión o el tiempo asignado en las diferentes fases de transporte y alimentación. En resumen, los zifios buscan y encuentran presas a un mayor rango de profundidades de noche, pero hacen uso de los recursos tróficos profundos tanto de día como de noche.

### **2.3.2 Altura de alimentación**

La presencia de ecos del fondo marino en los registros es evidente en 13 de las 14 marcas colocadas (la única marca sin ecos de fondo registró tan solo una inmersión) y en 40 de las 50 inmersiones de alimentación completas registradas (Tabla 2.1, Figura 2.6A). Considerando todas las marcas, la profundidad del fondo marino estimada en base a estos ecos varía de 414 a 1425 m, con un valor medio de 885 m. La altura de los zifios sobre el fondo varía de 5 a 535 m y es de 127 m en promedio.

Utilizando un intervalo de extrapolación de 60 s, fue posible estimar la altura de los zifios y la profundidad del fondo sobre el que éstos se alimentan, en torno al 64% del tiempo de ecolocalización. Los ecos del fondo se hacen más débiles y difíciles de detectar a medida que aumenta la altura del animal sobre el fondo y, por ello, aparecen algunos intervalos sin ecos, posiblemente debido a que el animal se encontraba en una zona de gran profundidad, que impidió detectar el fondo. También es posible que el fondo marino se detecte con mayor facilidad

cuando los zifios se encuentran orientados hacia abajo, ya que en ese caso es más probable que el haz de ecolocalización se dirija hacia el fondo. Esta hipótesis ha sido contrastada comparando el ángulo medio de cabeceo de los zifios en el momento en que se registraron los ecos de fondo, con el ángulo medio registrado durante toda la fase vocal (Test de Wilcoxon,  $p < 0,001$  para medianas iguales,  $n=11228$  chasquidos con ecos y  $55155$  chasquidos en total). El test indica que en torno al 70 % de los chasquidos con ecos de fondo coinciden con un ángulo de cabeceo negativo del animal (un animal inclinado hacia abajo tiene un ángulo de inclinación  $< 0^\circ$ ), mientras que el ángulo durante la fase vocal es más o menos simétrico, en torno a  $0^\circ$ .

En las inmersiones para las que fue posible estimar de forma fiable la profundidad del fondo marino, se aprecia que los zifios, a menudo, descienden a favor de la pendiente del fondo a la vez que se alimentan cerca de este (Figura 2.8). Para comprobar si ésto se trata de un comportamiento estereotipado, se estimó la pendiente del fondo durante los desplazamientos de los zifios, en términos de metros de cambio de profundidad por minuto. La conversión de esta medida a una más convencional, en metros por metro, requiere de la estima de la velocidad del zifio en relación al fondo, que no puede estimarse con precisión a partir de datos de la marca, ya que se desconoce la velocidad de la corriente de agua en la que nada el zifio (Johnson y Tyack 2003). Agrupando todas las inmersiones en las que se registraron ecos de fondo y restando a cada valor de profundidad el valor de la profundidad media del fondo de la misma inmersión, la

---

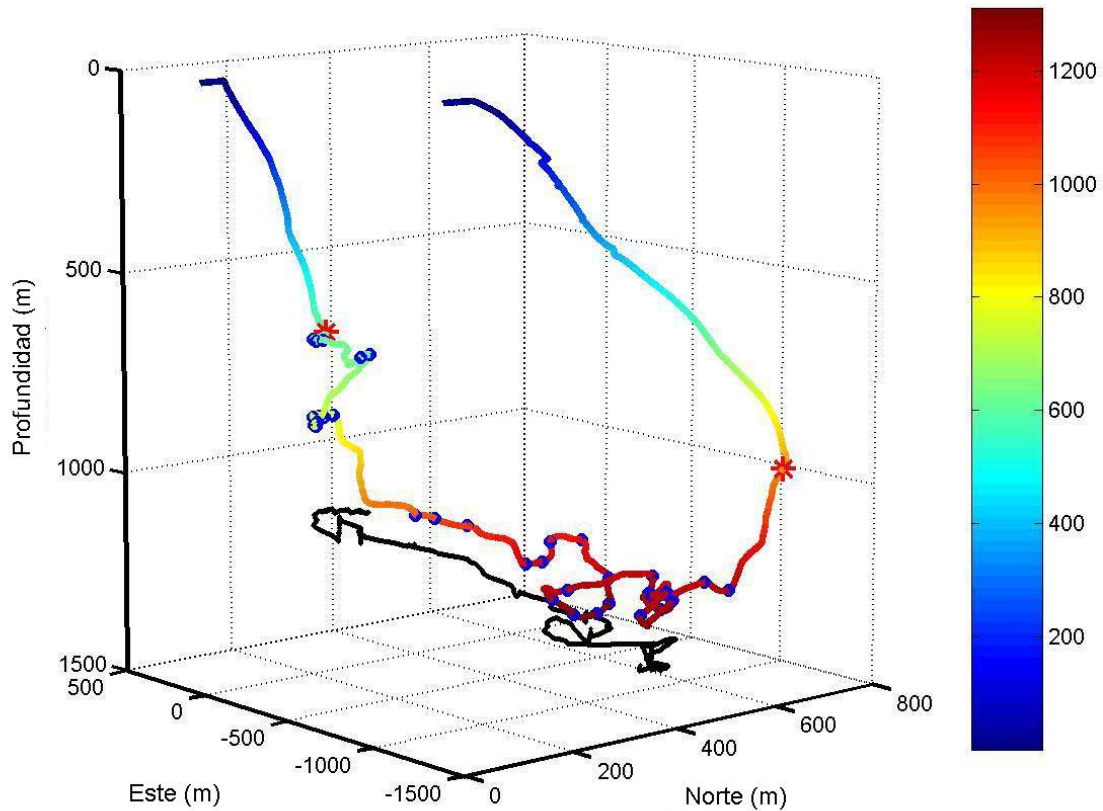
pendiente del fondo resultó en  $-9$  m/min (correlación de Spearman,  $\rho=0,68$ ,  $p<<0,001$ , 40 inmersiones con al menos 5 registros de profundidad por buceo,  $n=6142$  registros de profundidad del fondo) (Figura 2.6C). La regresión individual de los datos para cada inmersión indicó una pendiente del fondo negativa en las 40 inmersiones, confirmando la hipótesis de que los zifios nadan de forma rutinaria siguiendo la pendiente del fondo marino hacia abajo, mientras se alimentan (Figura 2.8). A consecuencia de la detección discontinua de los ecos del fondo marino, solo fue posible estimar la altura de los zifios para 535 de los 974 zumbidos registrados (55 %). Los zumbidos, para los que la altura sobre el fondo marino fue cuantificable, presentaron un valor medio de altura de 139 m (5-507), similar a la altura media registrada en los chasquidos usuales (537 m) y fueron realizados a una profundidad media de 815 m (309-1326).

En estos zumbidos se observan dos tendencias generales: hasta una profundidad de 900 m, que incluye la mayor parte de los zumbidos, los zifios se alimentan a un amplio rango de alturas sobre el fondo marino, incluyendo aguas mesopelágicas, aunque principalmente a menos de 250 m sobre este. A mayor profundidad, la alimentación se produce exclusivamente en los primeros 200 m sobre el fondo. Como se muestra en la Figura 2.9E, no se encuentran evidencias de alimentación mesopelágica a profundidades mayores de 900 m. Es posible que este tipo de alimentación se restrinja a aguas más someras y también que algunos de los zumbidos sin ecos sean mesopelágicos. Los zumbidos sin ecos de fondo tienden a ocurrir a menor profundidad

media, 696 m (359-1288 m), que los zumbidos con ecos de fondo, pero no se producen necesariamente con un ángulo de inclinación positivo (el ángulo de inclinación medio en los 60 s en torno a esos zumbidos fue 0). Ésto sugiere que posiblemente el fondo se encontraba fuera del rango de detección durante la producción de la mayoría de esos zumbidos y que por tanto fueron realizados en el dominio mesopelágico. Siguiendo la definición de la capa del límite bentónico (BBL), que se extiende 200 m sobre el fondo marino (Marshall 1965), el 78 % (n=420) de los zumbidos con una altura estimable se producen en la BBL, y son indicadores de alimentación bentopelágica.

Estos zumbidos son realizados en un amplio rango de profundidades, entre 385 y 1326 m, lo cual sugiere que los zifios seleccionan activamente esa capa para alimentarse en lugar de una profundidad específica. Esta hipótesis se confirmó comparando la variación de la profundidad y de la altura de los zifios en los zumbidos con altura estimable, utilizando un procedimiento de remuestreo ("bootstrap", Efron 1979), consistente en generar 1000 muestras elegidas al azar de entre esos zumbidos. El rango intercuartílico (RI) de la altura (125 m) fue menor al RI de la profundidad (197 m) (Test de Wilcoxon  $p \ll 0,001$  en 1000 muestras de RI). De los zumbidos bentopelágicos, más de la mitad, 57 % (n=240), fueron registrados a menos de 100 m de fondo marino, mientras que el 18 % (n=74) se produjo a más de 150 m de él, cerca del límite superior de la BBL, donde la distinción entre alimentación bento y mesopelágica es más difusa.

---



**Figura 2.8** Perfil de buceo en 3D de un zifio de Blainville en relación al fondo marino. Los ejes indican profundidad, distancia hacia el Este y distancia hacia el Norte, en metros. La barra de color indica la profundidad del animal, también en metros. Los asteriscos rojos señalan el inicio y final de la fase de ecolocalización, durante la que el zifio busca alimento. Los círculos azules indican los zumbidos, o intentos de captura de presas, que se producen a diferentes profundidades a lo largo de la columna de agua y cerca del fondo marino.

### 2.3.3 Eco-índice y actividad de alimentación

Los ecos de organismos en la columna de agua, tal y como se detectan en las grabaciones, fueron más abundantes entre los 500 y 750 m de profundidad, tanto de día como de noche (Figura 2.9A, día: 12 marcas y 31 inmersiones, noche: 3 marcas y 6 inmersiones). Los recuentos del número de ecos por intervalo de profundidad decrecieron durante la noche, como mínimo entre los 350 y 900 m, rango en el que ambos tipos de datos se encontraron disponibles (Test de Wilcoxon,  $p < 0,001$  para igualdad de medianas,  $n=13$  intervalos de profundidad). Los recuentos a menos de 500 m de profundidad durante el día y 200 m de profundidad durante la noche, se basan en pocos chasquidos y por tanto podrían ser poco representativos. La distribución de ecos durante el día se encuentra correlacionada de manera positiva con dos indicadores del esfuerzo de alimentación de los animales: la distribución del tiempo de búsqueda (es decir, de emisión de chasquidos) y la proporción de zumbidos (correlación de Spearman  $\rho=0,49$ ,  $p=0,01$ ,  $n=20$  intervalos de profundidad para el tiempo de búsqueda y  $\rho=0,46$ ,  $p=0,02$ ,  $n=20$  intervalos de profundidad para la proporción de zumbidos) (Figura 2.9A-C).

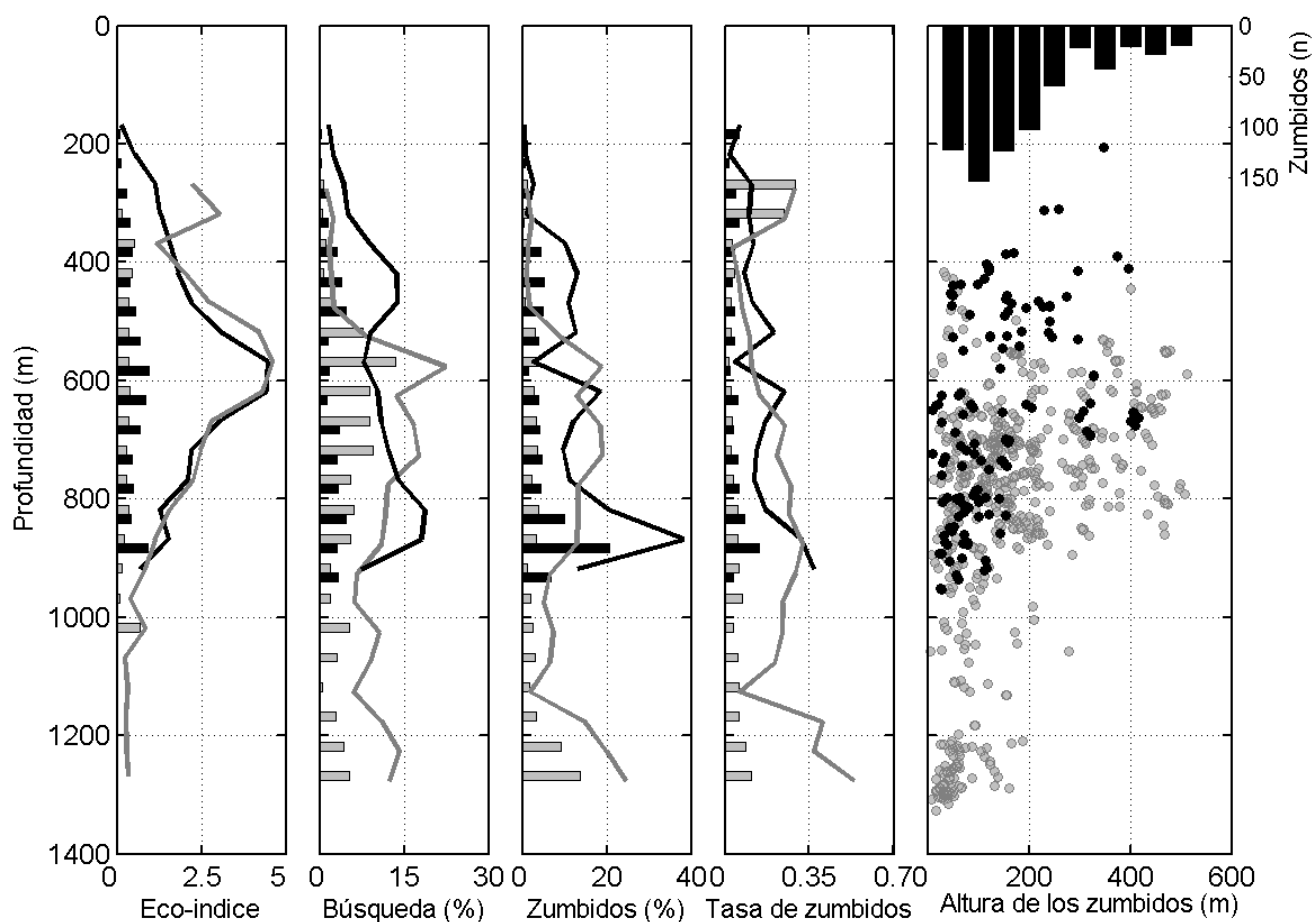
Los mismos indicadores se correlacionan en menor medida con los recuentos de ecos realizados en inmersiones nocturnas (correlación de Spearman  $\rho=0,42$ ,  $p=0,06$ ,  $n=15$  intervalos de profundidad para el tiempo de búsqueda y  $\rho=0,32$ ,  $p=0,12$ ,  $n=15$  intervalos de profundidad

---

para la proporción de zumbidos). Los mayores recuentos de ecos durante la noche se registran unos 150 m más profundos que la profundidad del máximo de esfuerzo de búsqueda de alimento.

De este modo, la actividad trófica durante el día se concentra en torno a las profundidades a las que se registra un mayor número de ecos y justo por debajo, mientras que por la noche, la mayor parte de la actividad se concentra por encima y por debajo de la profundidad con mayor número de ecos. El número de zumbidos y el tiempo invertido en cada intervalo de profundidad se encuentran estrechamente correlacionados, tanto en inmersiones diurnas como nocturnas (correlación de Spearman  $\rho=0,87$ ,  $p<0,001$ ,  $n=16$  intervalos de profundidad de noche y  $\rho=0,97$ ,  $p<0,001$   $n=21$  intervalos de profundidad de día), lo que resulta en una tasa relativamente constante de zumbidos (número de zumbidos por minuto e intervalo de profundidad) a lo largo de la columna de agua (Figura 2.9D).

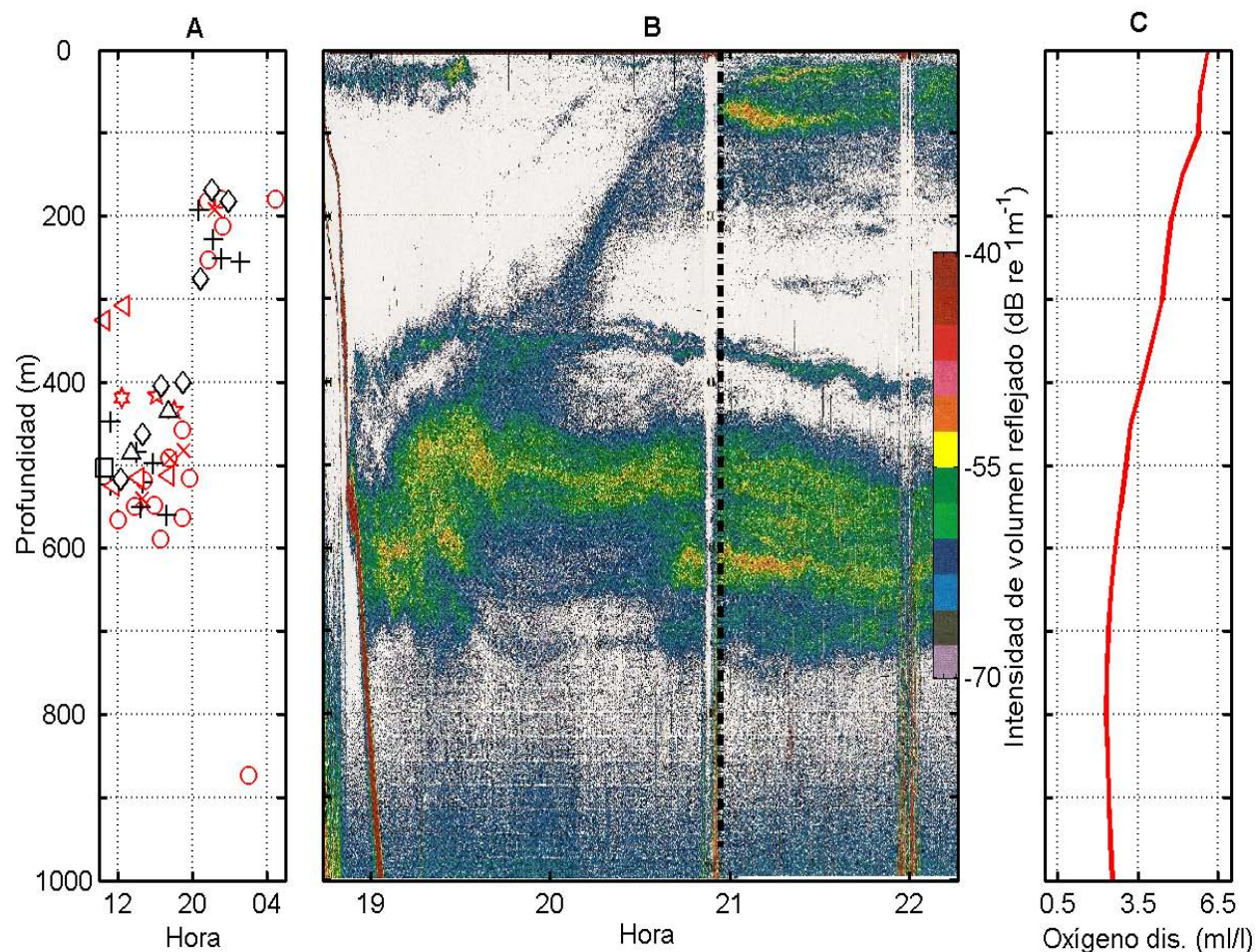




**Figura 2.9** Distribución en profundidad de: (A) Ecoíndice, indicativo de la densidad relativa de organismos en la columna de agua (B) Proporción de tiempo invertido en ecolocalización, (C) Proporción de zumbidos emitidos, (D) Tasa de alimentación (zumbidos por minuto). Las líneas y las barras corresponden a la media y desviación estándar, respectivamente, de las distribuciones de cada parámetro para buceos diurnos (gris) y nocturnos (negro). Estos gráficos representan datos promediados para todos los buceos registrados en las marcas a intervalos de 50 m, menos en el caso del ecoíndice, que no fue posible cuantificarlo en dos de las marcas (6 buceos) por presentar niveles elevados de ruido de flujo del agua sobre la marca. (E) Profundidad y altura sobre el fondo marino de los animales, coincidiendo con la emisión de cada zumbido registrado dentro de los 60 s de la recepción de un eco de fondo (puntos grises y negros para zumbidos producidos de día y de noche, respectivamente) e histograma del número de zumbidos emitidos a cada altura sobre el fondo, en intervalos de 50 m (barras negras superiores).

### **2.3.4 Datos oceanográficos e hidroacústicos**

Los datos hidroacústicos indican la existencia de una capa estable de organismos mesopelágicos a profundidad (DSL), tanto de día como de noche, entre los 500 y 750 m (Figura 2.10B), comparable, a grosso modo, con los recuentos de ecos registrados en las marcas (Figura 2.9A). Al atardecer, es evidente la migración de una parte de los organismos de la DSL hacia aguas epipelágicas, constituyendo una segunda capa más fina pero igualmente densa de organismos, que se extiende desde la superficie hasta los 200 m de profundidad. Esta capa no aparece en los registros de los zifios ya que éstos raramente ecolocalizan a <200 m. Los registros del CTD muestran una disminución de la concentración de oxígeno con la profundidad, alcanzando un mínimo de 2,22 ml/l a 811 m, aproximadamente la mitad de la concentración existente en la superficie (Figura 2.10C). A mayores profundidades y hasta la profundidad máxima de registro (1000 m), la concentración aumenta ligeramente y de forma gradual, hasta alcanzar los 2,45 ml/l.



**Figura 2.10** (A) Profundidad de inicio de la ecolocalización en los zifios ( $n=9$  individuos, identificados mediante diferentes símbolos y colores) registrada en 50 buceos de alimentación realizados a diferentes horas del día. (B) Perfil acústico realizado por la ecosonda del barco, en el que se muestra la distribución en profundidad de la biomasa en el área de estudio, durante la transición día-noche. La escala de color indica la intensidad de los ecos en  $\text{dB re } 1\text{m}^{-1}$ . La línea discontinua indica el ocaso local y las zonas rojas corresponden a los ecos generados por el fondo marino. La migración circadiana de la capa de reflexión es evidente. Las bandas blancas corresponden a pérdidas de la recepción de la señal acústica, por burbujas de aire producidas por maniobras de la embarcación. (C) Perfil de la concentración de oxígeno disuelto ( $\text{ml/l}$ ) en la misma área.

## 2.4 DISCUSIÓN

Las decisiones tróficas de los depredadores marinos que respiran aire giran en torno a la localización de una cantidad suficiente de alimento en un tiempo de inmersión limitado, maximizando la relación entre la energía adquirida y el oxígeno consumido (Butler 2001, Wilson *et al.* 2002). A pesar de los retos que implica para los mamíferos marinos el alimentarse a profundidad, más de 20 especies han evolucionado como depredadores superiores para acceder y obtener alimento en el océano profundo. Las aguas profundas constituyen uno de los mayores ecosistemas del planeta, y ofrecen una gran variedad de hábitat, con recursos tróficos distribuidos de forma heterogénea. Los buceadores de profundidad deben equilibrar los gastos de transporte relacionados con el acceso a esos recursos tróficos, frente al valor calórico, abundancia y facilidad de captura de los mismos (Costa 2003). Las soluciones a este problema varían en función de las capacidades de buceo y de caza de las diferentes especies (Costa y Williams 1999, Aguilar Soto *et al.* 2008), pero también en función de la disponibilidad instantánea de presas, según la percibe el animal (Sims *et al.* 2008). El presente estudio aporta una descripción detallada del uso del hábitat por un mamífero de buceo profundo, realizada utilizando información única relativa a la localización de organismos en la columna de agua y del fondo marino, generada por el propio animal mediante ecolocalización.

### 2.4.1 Gestión del tiempo y ciclo de buceo

Los zifios de Blainville realizan inmersiones de alimentación de gran duración y profundidad en relación a su tamaño corporal (~3-4,5 m) (Tyack *et al.* 2006, Baird *et al.* 2006). Los resultados del presente estudio son consistentes con descripciones previas, realizadas en base a un menor número de individuos (Tyack *et al.* 2006) o utilizando marcas sin sensores acústicos (Baird *et al.* 2006), confirmando el comportamiento de buceo estereotipado de la especie. Es probable que la realización de inmersiones tan prolongadas implique una considerable acumulación de lactato en los tejidos (Tyack *et al.* 2006). En consecuencia, estos cetáceos invierten tan sólo un tercio de su tiempo en inmersiones de alimentación y, dentro de las mismas, tan sólo la mitad del tiempo en la búsqueda y captura de presas. La otra mitad es invertida en desplazamientos silenciosos entre la superficie y las capas de alimentación.

En comparación, los cachalotes dedican un 70-90 % del tiempo de los buceos profundos a la búsqueda y captura de presas, a pesar de que se alimentan a profundidades similares a los zifios (Watwood *et al.* 2006). Ésto es principalmente debido a que los zifios realizan ascensos prolongados en silencio, en los que avanzan en una dirección oblicua hacia a la superficie (Tyack *et al.* 2006), mientras que los cachalotes ascienden casi verticalmente desde la profundidad en la que se alimentan (Watwood *et al.* 2006). Sumando los prolongados intervalos entre buceos profundos, los zifios de Blainville invierten menos de un tercio del tiempo del que invierten los

---

cachalotes en buscar alimento (68 % cachalotes, 18 % zifios). Esta aparente mayor eficiencia trófica de los zifios probablemente refleja variaciones en los requerimientos tróficos de estas especies, de muy diferente tamaño corporal, así como la mayor capacidad de buceo de los cachalotes, con una masa corporal que les permite alargar su tiempo en profundidad. Los zifios parecen haberse adaptado a explotar un recurso estable en el océano profundo, que implica la realización de buceos de extremada duración para el tamaño corporal de esta especie, y que por tanto requieren de largos periodos de recuperación.

El corto periodo de tiempo invertido por los zifios en alimentarse, junto con el hecho de que sólo inician la búsqueda de presas a profundidad, donde encuentran la primera presa en menos de dos minutos desde que empiezan a ecolocalizar, sugiere que los zifios acceden a recursos distribuidos en estratos verticales estables. Así mismo, probablemente utilizan otro tipo de referencias, además de la ecolocalización, que les guían en la búsqueda de presas, como por ejemplo, la profundidad. Por otra parte, este tipo de recursos permiten satisfacer los requerimientos energéticos de estos depredadores de alto nivel invirtiendo tan solo cuatro horas de caza al día. La dependencia por este tipo de recursos debe condicionar la distribución de los zifios de Blainville a hábitat específicos donde éstos se encuentren disponibles.

A continuación, se explora en detalle qué es lo que revelan los datos registrados en las marcas, acerca de la distribución de organismos en la columna de agua y de las decisiones tróficas de los zifios de Blainville.

### **2.4.2 Estrategia circadiana de alimentación**

La detección de ecos procedentes del fondo marino, en la mayor parte de los buceos de alimentación, indica que los zifios de Blainville se alimentan tanto en aguas mesopelágicas como bentopelágicas, llegando a alimentarse a tan solo cinco m del fondo. Este comportamiento de alimentación parece dirigido a explotar dos concentraciones estables de biomasa en el océano profundo. La mayor parte de los intentos de captura de presas en el dominio mesopelágico coinciden, a grosso modo, con la parte inferior de la DSL (500-850 m)(Figura 2.9A,E). Por otro lado, los zifios se alimentan cerca del fondo a un amplio rango de profundidades y parece que los organismos bentopelágicos constituyen su única fuente de alimento por debajo de los 900 m. La escarpada batimetría de los fondos submarinos de El Hierro ofrece una gran variabilidad de condiciones en un pequeña escala espacial, encontrándose las isóbatas de 1000 y 2000 m a tan solo 1,3 km de distancia. Esta heterogénea topografía permite a los zifios de Blainville alternar entre la captura de presas meso y bentopelágicas incluso en una misma inmersión (por ejemplo, tercer buceo de la Figura 2.6A). Es posible que las decisiones tróficas de los animales vengan determinadas por el tipo y abundancia de presas que encuentran en ambos dominios a lo largo de

---

la inmersión, como se ha sugerido para transiciones tróficas similares observadas en otros mamíferos marinos (Hindell *et al.* 1991).

La altura de alimentación de los zifios sobre el fondo marino ha sido estimada en este trabajo utilizando un método que es fiable aun existiendo una gran variabilidad batimétrica, y que no requiere de la localización horizontal de los animales, ni de mapas batimétricos de gran resolución. Sin embargo, este método no siempre permite estimar la altura de los zifios, por ejemplo, debido a la orientación del animal o la lejanía del fondo marino. Ésto puede llevar a infravalorar la proporción de alimentación de tipo mesopelágico que realizan estos animales. No obstante, aunque todos los zumbidos sin ecos del fondo fueran mesopelágicos, como mínimo un 43% de los zumbidos (420/974) se producen en el dominio bentopelágico, y muchas inmersiones contienen zumbidos en ambas categorías, lo que confirma la importancia para los zifios de Blainville de alimentarse en ambos dominios.

Durante el día, la mayor parte de los zumbidos mesopelágicos se producen en, y por debajo, de la profundidad de mayor abundancia de ecos procedentes de organismos en la columna de agua. Los zifios se alimentan principalmente de las capas medias e inferiores de la DSL (Figura 2.9 y 2.10B), que suelen albergar a especies que depredan sobre organismos mesopelágicos situados en capas superiores (Salvanes y Kristoffersen 2001).



Durante la noche, los zifios inician la búsqueda de alimento a menor profundidad (Figura 2.10A) y se alimentan preferentemente unos 150 m por encima de la capa principal de la DSL, lo que indica una cierta adaptación del esfuerzo trófico a la migración nocturna de la misma (Figura 2.10B). Sin embargo, durante la noche los zifios también se alimentan a profundidad, presumiblemente de organismos mesopelágicos no migradores, o migradores parciales, y de organismos bentopelágicos (Figura 2.9).

Como resultado, existe una pequeña variación circadiana en la profundidad máxima de los buceos, en la gestión del tiempo a lo largo del ciclo de buceo y en la distribución del esfuerzo de alimentación en relación a la profundidad. A primera vista, el hecho de no concentrar el esfuerzo en la zona de mayor densidad de ecos, e incluso atravesarla para alimentarse a mayor profundidad, es aparentemente contradictorio con las teorías de optimización trófica que predicen el ahorro de coste de transporte. Sin embargo, un análisis más detallado del comportamiento de búsqueda de los zifios sugiere que éstos priorizan la captura de ciertos tipos de presa, independientemente de la biomasa existente en la columna de agua.

### **2.4.3 Selección de presas**

La obtención de energía para un depredador depende no sólo de la tasa de adquisición de presas, sino también del coste de capturarlas y del contenido calórico de las mismas (Pyke *et al.*

---

1977). Por lo general, el contenido calórico y las capacidades de locomoción de los organismos tienden a reducirse en especies bentónicas, en comparación a las pelágicas, y al aumentar la profundidad. Ésto es aplicable tanto en el mar, en general, como en la DSL en particular (Drazen y Seibel 2007, Seibel *et al.* 1997).

Durante el día, los zifios de Blainville estudiados en el Hierro concentran el esfuerzo de alimentación en los niveles medios e inferiores de la DSL, coincidiendo con la capa del mínimo oxígeno (OML) (Figura 2.10). La OML es una región generalmente dominada por organismos con una baja tasa metabólica, como resultado de una adaptación a la baja concentración de oxígeno disponible (Drazen y Seibel 2007, Levin y Atkinson 2003) y posiblemente con poca capacidad de movimiento en relación a un depredador que respira aire. Por el contrario, los organismos que habitan en niveles superiores de la DSL presentan, por lo general, tasas metabólicas más elevadas, por lo que son más activos, especialmente aquellos que migran hacia aguas epipelágicas durante la noche. Las especies migradoras tienden a permanecer aletargadas durante el día, pero se vuelven muy activas por la noche, cuando se desplazan a aguas epipelágicas (Salvanes y Kristoffersen 2001). Por ello, estas especies son probablemente más capaces de realizar escapes sostenidos, en respuesta al ataque de depredadores (Childress 1995, Childress y Nygaard 1973).

Esta presumible capacidad de evasión de las presas explica por qué los zifios no se alimentan a menos de 200 m de profundidad de noche, a pesar de la gran concentración de biomasa registrada cerca de la superficie por la ecosonda del barco (Figura 2.10B). Los zifios de Blainville no parecen perseguir a sus presas durante grandes distancias y tienden a acercarse a ellas a poca velocidad (Madsen *et al.* 2005b), lo cual apoya la idea de que realizan una selección de presas que individualmente cuestan poco de capturar, a pesar de que acceder a ellas implica un incremento en el coste de transporte. Es probable que estas presas más lentas presenten un bajo contenido calórico a nivel individual, lo cual explica que los zifios traten de capturar un número elevado por inmersión (~30), pero satisfacen los requerimientos energéticos de los zifios de Blainville en tan sólo cuatro horas de caza al día.

#### **2.4.4 Uso del hábitat**

Los zifios de Blainville se alimentan de presas pertenecientes a los dominios mesopelágico y bentopelágico profundo, y toman decisiones en el transcurso de los buceos. Los zifios empiezan a ecolocalizar por encima de la DSL y, en ocasiones, continúan alimentándose en la misma, probablemente capturando presas que permanecen aletargadas en la OML durante el día y organismos no migradores, o que realizan migraciones de tipo parcial durante la noche. En otras ocasiones, los zifios descienden por debajo de la DSL y se acercan al fondo marino, para buscar presas cerca de éste, a medida que lo recorren cuesta abajo. En ambos casos, los zifios empiezan a

---

buscar presas meso o bentopelágicas en aguas relativamente someras, y es posible que solo apuesten por la búsqueda de presas bentopelágicas más profundas, si no encuentran suficiente alimento a menor profundidad.

A menudo, el hábitat bentopelágico en el talud de islas oceánicas y montes submarinos presenta concentraciones de biomasa, ya que estos fondos funcionan como ecotonos, donde los dominios pelágicos y bentónicos se superponen. En estas zonas, los organismos mesopelágicos entran en contacto con el fondo marino mezclándose con, y sirviendo de alimento a, especies bentopelágicas y bentónicas (Mauchline y Gordon 1991). No hay datos sobre la productividad de las aguas profundas de El Hierro, pero la abrupta topografía de la Isla (Gee *et al.* 2001a) sugiere que podrían estar produciéndose este tipo de fenómenos a escala local. Esto explicaría la presencia de una población estable de zifios de Blainville en una zona con aguas superficiales típicamente oligotróficas (Barton *et al.* 1998), que de otro modo, sería poco probable que pudiera sustentar a un grupo de depredadores endotérmicos de alto nivel.

El comportamiento de alimentación descrito aquí para el zifio de Blainville, podría ser específico de la población residente en El Hierro, adaptado a las condiciones topográficas de la Isla. Sin embargo, esta especie ha sido citada en islas oceánicas y márgenes continentales de otras regiones tropicales y subtropicales (Baird *et al.* 2006, Claridge 2006), que presentan características batimétricas similares a las de El Hierro. En las tres áreas subtropicales del mundo donde se han

encontrado poblaciones residentes de cualquiera de las 21 especies de zifios, el zifio de Blainville es la especie que tiende a encontrarse en aguas más cercanas a la costa (Claridge 2006, McSweeney *et al.* 2007).

Ello sugiere que el uso del hábitat descrito en el presente trabajo y la aparente preferencia de esta especie por zonas de batimetría escarpada, podrían explicar el patrón de distribución de la especie, a escala global. Esta información es de especial consideración en la planificación de actividades, como por ejemplo maniobras navales o prospecciones sísmicas, que se han relacionado con varamientos masivos de zifios (Malakoff 2002, Jepson *et al.* 2003). Sin embargo, el coste y complejidad de los estudios de zifios en aguas oceánicas dan lugar a un fuerte sesgo en el esfuerzo hacia el estudio de las poblaciones costeras, a las que el acceso es relativamente fácil. Dada la existencia de un gran número de especies de zifios y su presencia en todos los océanos, éstos deben probablemente ocupar también hábitats más allá del talud, algo que debe tenerse en cuenta al extrapolar los resultados de estudios costeros.

---

## CAPÍTULO 3

### Estrategia de comunicación en aguas profundas del zifio de Blainville

Capítulo publicado como:

*“No shallow talk: Cryptic strategy in the vocal communication of Blainville’s beaked whales”.*

Aguilar Soto, N., Madsen, P.T., Tyack, P.L., Arranz, P., Marrero, J., Fais, A., Revelli, E.,  
Johnson, M.P. (2011).

Marine Mammal Science doi: 10.1111/j.1748-7692.2011.00495.x

#### 3.1 INTRODUCTION

Animals that communicate must balance the fitness benefits inherent in signaling against the costs, such as energetic expenses related to signal production and increased risk of predation (Bradbury & Vehrencamp 1998). While Zahavi (1975) argues that the cost of signaling may be a critical part of sexual advertisement, animals are expected to minimize costs and maximize benefits for most other communication functions. The extensive evolution of mechanisms for crypsis (Ruxton 2009) suggests that the cost of being detected by predators may exert a substantial selection pressure on communication. Acoustic communication is widespread in marine mammals

that exploit the favorable sound transmission properties of water. Toothed whales use echolocation clicks to find food and navigate, and often produce a large number of dedicated communication vocalizations in the form of whistles and complex pulsed signals (e.g., Tyack 1986) mostly while socializing near the surface. Reports of marine mammals silencing in the presence of killer whales (*Orcinus orca*) (Thomas *et al.* 1987) suggest that vocalizing whales increase the risk of being detected acoustically by some larger delphinids that prey on many species of marine mammals (Jefferson *et al.* 1991). Among small marine mammals there seem to be at least two strategies to reduce this predation risk: acoustic crypsis and social defense against predation. The acoustic crypsis hypothesis proposed by Madsen *et al.* (2005a) and Morisaka and Connor (2007) notes that several delphinid species of the genus *Cephalorhynchus*, along with the porpoises and dwarf sperm whales, have converged on producing narrow-band high-frequency (NBHF) clicks for echolocation and communication (Dawson 1991, Clausen *et al.* 2010) at frequencies above the hearing sensitivity of killer whales. The social defense against predation hypothesis proposed by Norris & Dohl (1980) suggests that most other delphinids and sperm whales, which produce sounds easily detected by killer whales, may rely upon their social groups to detect and protect themselves against predation or reduce individual predation risk through dilution.

Little is known about acoustic communication or anti-predation strategies in the second largest family of the toothed whales, the deep-diving beaked whales (Ziphiidae). Deployments of

acoustic tags on Blainville's beaked whales (*Mesoplodon densirostris*) have indicated that these animals apparently are only vocally active at depth during foraging dives, where they emit numerous echolocation clicks (Johnson *et al.* 2004, Tyack *et al.* 2006) at frequencies within the hearing range of killer whales (Johnson *et al.* 2004, 2006; Szymanski *et al.* 1999). The behavior of these whales, foraging by echolocation at depth and spending very little time at the surface, has been interpreted as an adaptation to reduce predation by killer whales (Aguilar Soto 2006, Tyack *et al.* 2006, Baird *et al.* 2008) that have limited diving capabilities compared to beaked whales (Baird *et al.* 2005). However, this behavior is also consistent with the mesopelagic and bathypelagic niche of Blainville's beaked whales, which makes production of echolocation clicks unnecessary at shallower depths. Nonetheless, given that Blainville's beaked whales are social animals that live in small and cohesive associations, tending to surface and dive together (Claridge 2006, Aguilar Soto 2006), they would be expected to make communicative sounds especially near the surface to maintain social ties and coordinate activities, as is the case for short-finned pilot whales (Aguilar de Soto 2006) and sperm whales (Weilgart & Whitehead 1993).

The only apparently communicative signals recorded by any means from Blainville's beaked whales are a few burst pulse sounds at 1-6 kHz recorded from a stranded whale (Caldwell & Caldwell 1971), and a 1.5 s whistle and three burst pulses at 6-16 kHz recorded near a surface group of this species (Rankin & Barlow 2007). These few recordings indicate that Blainville's

---



beaked whales are capable of producing sounds near the surface, but little if anything is known about if and when dedicated communication signals are produced in this species. Here we set out to study the communicative behavior of Blainville's beaked whales in the context of their diving activity. Multi-sensor acoustic tags were placed on eight whales to record the sounds made by the tagged whale and others nearby, along with information about the activity and overall social context of the tagged whales. We identified two novel types of sound apparently dedicated to social communication: whistles and rapid series of clicks that we named rasps. Surprisingly, all rasps and whistles were recorded in deep dives at depths below 170 m, even though the whales spent only 40 % of their time at these depths. We discuss how deep sound communication may form part of a cryptic strategy in Blainville's beaked whales in which acoustic activity may be adapted to reduce predation risk.

## 3.2 METHODS

### 3.2.1 Data collection

Blainville's beaked whales were studied using suction-cup attached DTAGs (Johnson & Tyack 2003) that sample sound simultaneously with orientation and depth of the whale. Tags with a single hydrophone, used in 2003, had an acoustic sampling rate of 96 kHz and a -10 dB band-pass response from 500 Hz to 47 kHz. Stereo DTAGS, used since 2004, have two hydrophones

---

separated by 2.5 cm with a -10 dB response from 500 Hz to 81 kHz. Dynamic range was about 85 dB (2003) and 90 dB (2004+) at 30 kHz with respect to a 20 kHz noise bandwidth. None of the analyzed sounds came close to clipping the recording system. Non-acoustic sensors were sampled at 50 Hz and decimated to 25 Hz or 5 Hz for post-processing.

Data were collected during five field efforts performed from 2003 to 2008 off El Hierro (Canary Islands) (see Chapter 2 for details) resulting in 7 individuals sampled in 12 tag deployments (Table 3.1). We classified the whales following Claridge (2006) as: adult male (with exposed teeth and abundant scars), adult female (no exposed teeth, some markings and accompanied consistently by a young) and indeterminate (whales that could be sub-adult males without exposed teeth or adult/sub-adult females without associated young). Smaller animals were classified as calves or juveniles if they were  $< 1/2$  or  $2/3$  of the length of the adult, respectively.

### **3.2.2 Data analysis**

Tag data were analyzed using custom scripts in c 6.5.1 (Mathworks 2003). Acoustic data were evaluated both aurally and via spectrograms (512 FFT Hann window, 50 % overlap) to locate vocalizations produced by the tagged whale or by other nearby animals. Although beaked whales are the most frequently sighted species in the study area, groups of delphinids are occasionally

---

observed. Clicks from Blainville's beaked whales were identified and discriminated from dolphin clicks based on the temporal and spectral characteristics of Blainville's beaked whales clicks and on their production patterns (Johnson *et al.* 2006). Dolphin clicks and whistles in the recordings occurred consistently in bouts and were faint, making them readily distinguishable from Blainville's beaked whales sounds.

Three types of click sounds were identified from tagged whales: usual echolocation clicks, rapid series of clicks (buzzes) associated with prey capture attempts (Johnson *et al.* 2004), and audibly distinct burst-pulse sounds (which we named rasps).

Clicks from the tagged whales were differentiated from clicks made by nearby conspecifics using *i)* the received level and the angle of arrival of the vocalizations to the stereo hydrophones, and *ii)* the low-frequency energy associated with clicks produced by tagged whales, that is absent in clicks recorded in the far-field (Johnson *et al.* 2006, Johnson *et al.* 2009). The inter-click-interval (ICI) of clicks within rasps was measured using a supervised click detector, *i.e.*, an energy detector whose results were monitored manually by inspecting the envelope and spectrogram of the signal.

Occasional whistles were found in a context that indicated that they were produced by Blainville's beaked whales. The whistles were quite distinct in duration and production pattern

from delphinid whistles (see results) and were found at times when characteristic bouts of delphinid clicks and whistles were not audible. A subset of the Blainville's beaked whales whistles were classified as produced by the tagged whale as they were recorded with a consistent angle of arrival, similar to that of the tag whale clicks. A supervised contour extractor was used to parameterize the fundamental frequency of the whistles that were recorded with sufficient signal to noise ratio.

### **3.2.3 Acceleration rate during rasps and buzzes**

Rapid movements have been associated with rapid click series or buzzes in several echolocating species (Miller *et al.* 2004, Johnson *et al.* 2004, 2007; Aguilar Soto *et al.* 2008) including beaked whales, supporting the idea that these sounds represent prey capture attempts. To test for possible differences in the behavioral contexts of rasp and buzz production, we computed the RMS acceleration rate or jerk of tagged whales as a proxy for rapid motion while different types of sounds were produced. Acceleration rate was approximated by differentiating the signal from each axis of the three axis accelerometer, decimated to a 25 Hz sampling rate. The magnitude of the resulting 3-axis acceleration rate vector was computed at each sample and the RMS value of the magnitude was taken over the duration of each rasp and buzz.

**Table 3.1** Whale: tagged individual indicating its photo-ID catalogue code ([www.cetabase.info](http://www.cetabase.info)) and if it is: ♂ adult male, ♀ adult female; *Ind*: indeterminate or *young*. \*Male 4 did not have erupted teeth, but the pronounced bulging of the lower jaw clearly indicated its gender. Some whales were tagged more than once and in each tagging occasion they were given a different tag code. Tag code: formed by the last 2 digits of the year (2003 to 2008) and the Julian day of the tag deployment followed by a letter indicating the consecutive order of tag in the day. Group composition indicates the # *total* of whales and # of whales of each different size/gender class in the group. # Hours of acoustic tag record during day and night-time (before/after sunset). % time vocal: % of time spent in the vocal phase of the dives #Vocal dives: number of vocal dives recorded during the day and at night for each tag deployment and for each individual whale. The last four columns indicate the # of vocal dives containing rasp or whistles from tagged whales (*rasp*, *whist*) or from untagged conspecifics (*nt rasp*, *nt whist*) during the day and at nighttime; na: no data are available, *i.e.*, the tag deployment did not contain night dives.

Whale	Tag code	Group composition					# Hours day/ night	% time vocal	# Vocal dives day/night		# Vocal dives (day/night) with:			
		# Tot	♂	♀	Ind	Young					rasp	nt rasp	whist	nt whist
♂ 1 MDH1	03_284a	5	1	1	2	1	8 / 7.3	17	3 / 3	9 / 9	0/2	3/2	0/0	0/1
	05_294b	3	1	0	2	0	4.7 / 3		3 / 1		3/1	0/0	1/1	0/0
	08_137a	4	1	0	3	0	9 / 9.7		3 / 5		2/4	3/5	0/2	0/1
Ind 1 MdH15	03_298a	2	0	0	2	0	3 / 0	27	2 / 0		0/na	0/na	0/na	0/na
♀ 1 MdH22	04_287a	5	1	2	0	2	9.6 / 0	17	5 / 0	10 / 4	2/na	4/na	0/na	0/na
	05_294a	3	1	0	2	0	3 / 0		2 / 0		2/na	0/na	0/na	0/na
	08_289a	6	0	3	1	2	8.3 / 9.7		3 / 4		0/0	0/0	0/0	0/0
♂ 2 MdH6	05_277a	5	1	2	0	2	7 / 0	21	3 / 0	5 / 0	0/na	1/na	0/na	0/na
	08_136a	4	1	1	1	1	3 / 0		2 / 0		2/na	2/na	0/na	0/na
♀ 2 MdH43	05_285a	2-3	0	0	2-3	0	5 / 3.7	20	2 / 2		0/1	0/0	0/0	0/0
♂ 3 MdH74	08_142a	4	1	1	1	1	1.9 / 0	29	2 / 0		1/na	0/na	0/na	0/na
♂* 4 MdHC1	08_148a	2	0	0	2	0	6.2 / 0	15	2 / 0		0/na	1/na	0/na	0/na

### 3.3 RESULTS

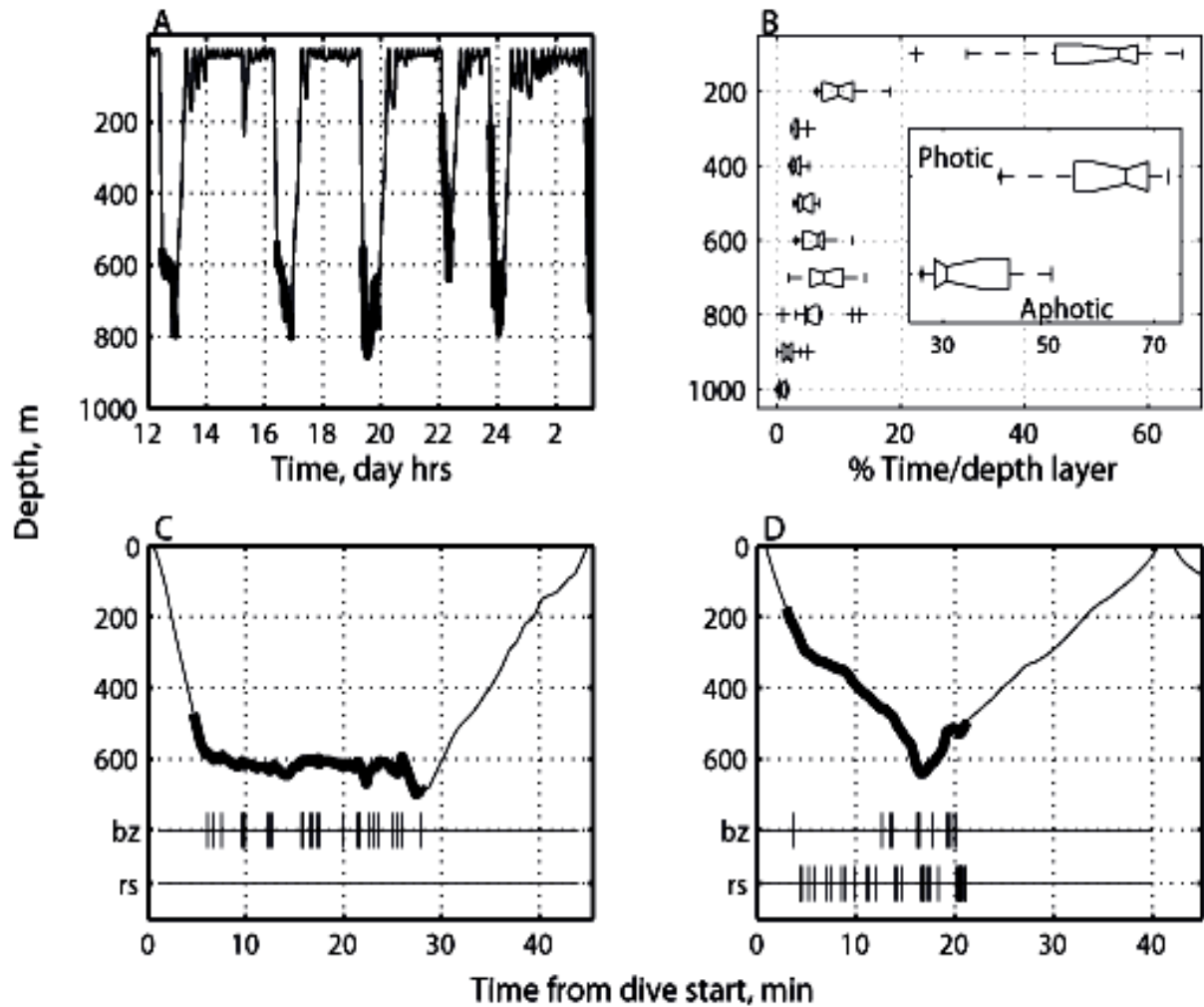
Tags provided a total of 102 h of combined acoustic and movement data, 69 of which were during the day (*i.e.*, before local sunset). Tagged whales were vocal during a mean of 18 % of the tag recordings and only vocalized when deeper than 170 m, during the vocal phase of 47 deep dives (*i.e.*, all dives deeper than 450 m) (Figure 3.1). The silence of the whales when shallower than 170 m is particularly striking given that Blainville's beaked whales spend some 60 % of their time shallower than this depth (Figure 3.1).

The most common vocalizations produced by all whales were series of frequency modulated (FM) echolocation clicks, interspersed with buzzes marking prey capture attempts (Johnson *et al.* 2004, 2006; Madsen *et al.* 2005b). In addition to these echolocation sounds, whales occasionally produced tonal whistles and short bouts of clicks with a repetition rate that resembled that of buzzes but with a markedly different aural impression. These click sequences (Figure 3.2) were tentatively distinguished from buzzes and named "rasps". In the following we first describe the acoustic characteristics of rasps and whistles and secondly their patterns of occurrence.

### 3.3.1 Differences between rasps and buzzes

Buzzes are composed of short unmodulated clicks that are easily distinguished from the longer frequency-modulated (FM) clicks in regular echolocation (Johnson *et al.* 2006). Analysis of rasp clicks from non-tagged whales received apparently on-axis in the tag (*sensu* Möhl *et al.* 2003, Johnson *et al.* 2006) showed that their characteristics were similar to those described for FM clicks and clearly different from those of buzz clicks. Working on the hypothesis that the audibly distinct rasps were composed of FM clicks rather than buzz clicks, we examined the click type in each high repetition click sequence recorded from tagged whales (n=1413) and untagged conspecifics (n=687). Click characteristics were compared against the duration and time-frequency (Wigner-Ville) distribution reported for FM and buzz clicks (Johnson *et al.* 2006). Classification of clicks from tagged whales was then checked with an additional spectral test.

The characteristics of clicks in sequences recorded from non-tagged whales vary widely, presumably depending on the aspect of the vocalizing whale with respect to the tag. Most of these sequences had at least some clicks that could be clearly classified as buzz or FM, but 7 % of sequences could not be classified due to low received level and likely off-axis recording aspect, and these were not included in further analysis.



**Figure 3.1** (A) Dive profile of a tagged Blainville's beaked whale showing with a thickened line the time during which the whale is vocally active. (B) Proportion of time spent by all tagged whales at each 100 m depth layer from 0 to 1000 m depth. The box shows the proportion of time spent in the photic and aphotic layers (shallower and deeper than 200 m depth, respectively) by all whales. (C,D) Occurrence of rasps and buzzes, noted as vertical lines, in a typical foraging dive with numerous buzzes and few or no rasps (C) and in a vocal dive with an atypical high number of rasps and less buzzes than average (D).



Having distinguished buzzes and rasps based upon their click properties, we tested whether rasps, like buzzes, were associated with increased movement, consistent with prey capture attempts (Miller *et al.* 2004). The RMS acceleration rate during rasps and buzzes from each tagged whale was compared to that during a control set of intervals starting 10 s before each rasp and buzz, and with the same duration. The acceleration rate during rasps (n=152) was similar to the acceleration rate during preceding control intervals for seven of the eight tag deployments containing rasps (Wilcoxon rank test, mean p=0.5, p>0.06 in seven cases and p=0.02 in one case). In contrast, the acceleration rate during buzzes (n=1261) was significantly higher than the acceleration rate both in preceding control intervals and during rasps (Wilcoxon rank test, all p<0.000004 and <0.006, respectively) in seven of the eight tag deployments with rasps. In one tag deployment on male 1, the tag was attached near the tail stock and recorded a similarly high acceleration rate signals during swimming in and out of buzzes. The same male was tagged on two other occasions and the difference in acceleration rate between buzzes and rasps was highly significant in those tag recordings.

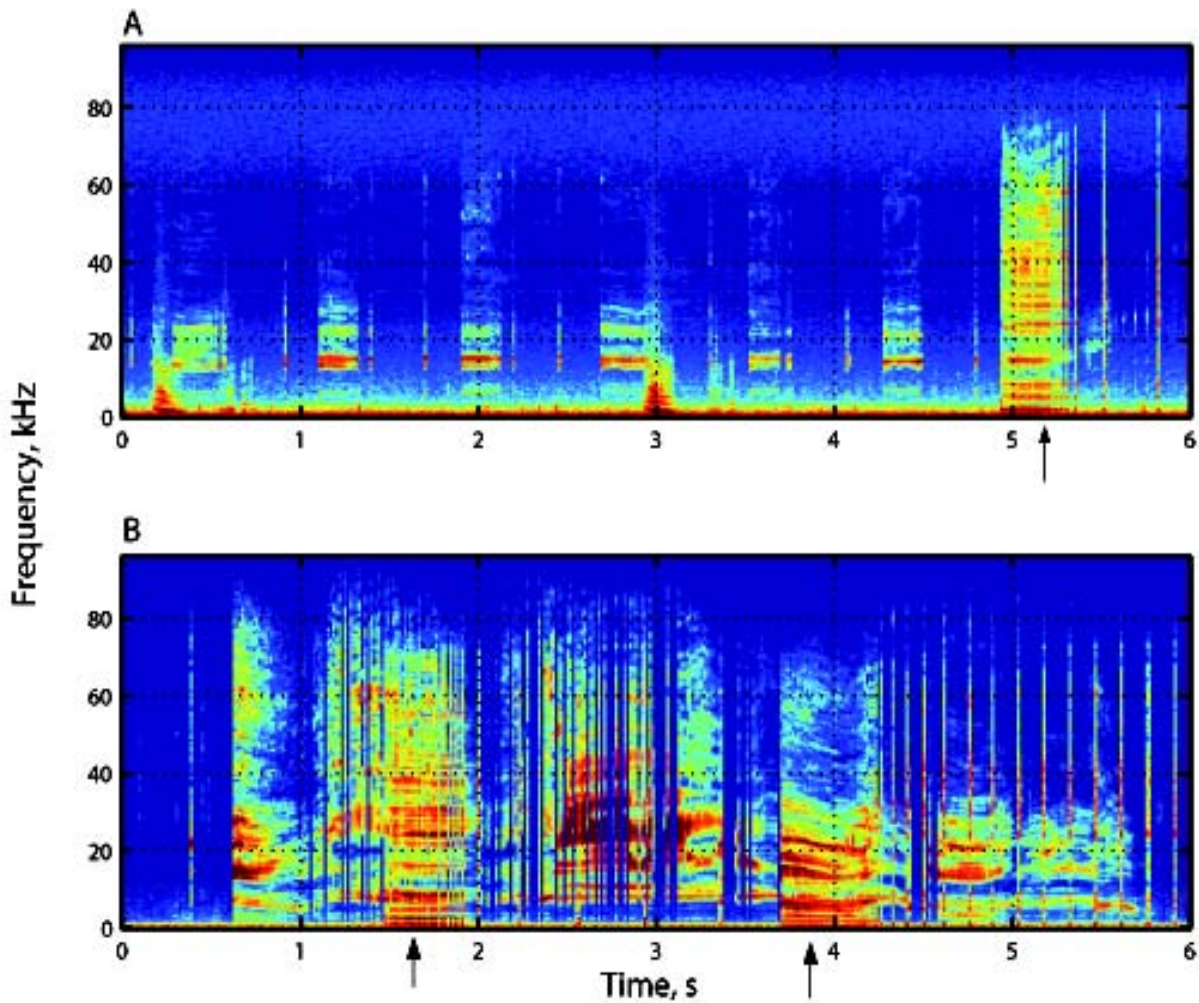
#### **3.3.2 Characteristics of rasps and whistles**

Rasps from tagged whales, averaged over individuals, had a median duration of 0.6 s and contained a median of 87 clicks (inter quartile range, IQR, 43 clicks, n=13130 clicks from 144

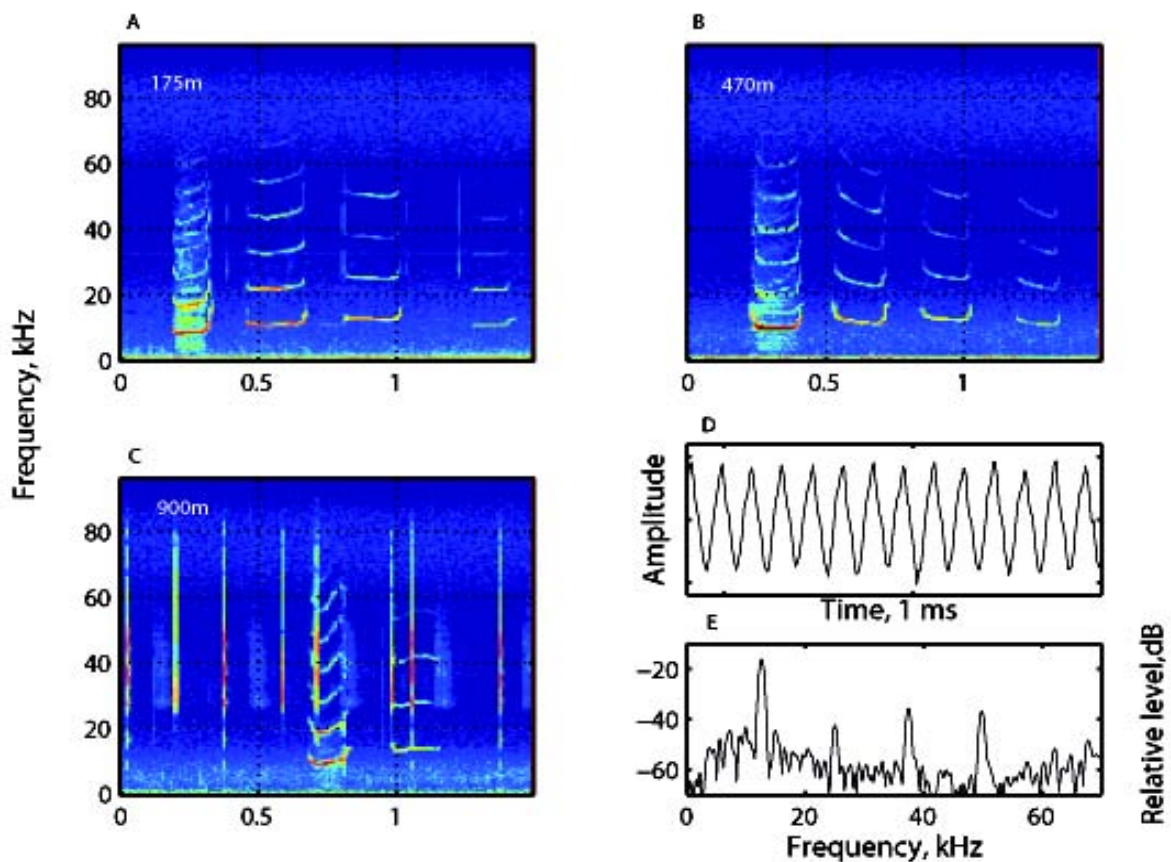
rasp for which clicks were easily detected). The median ICI was 5.3 ms (IQR 1.7 ms), with the ICI tending to be higher at the beginning of rasps. Rasps tended to occur as isolated bursts of clicks but we also recorded nine bouts of rasps, each lasting 2-11 s and composed of 3-18 accelerating series of clicks, similar to isolated rasps, interspersed by a few usual FM clicks with ICI up to 0.15 s. Individual rasp clicks did not appear to differ from regular FM clicks in duration, modulation or level, although precise comparison is complicated by on-animal recording effects in the case of clicks from tagged whales and continually varying recording aspect for clicks from untagged whales (Johnson *et al.* 2009).

Whistles recorded from tagged whales were highly stereotyped in duration (mean 0.2 s, SD 0.03) and frequency (Figure 3.3), with little frequency modulation: the 5-95 percentiles of whistle fundamental frequency averaged 11.4 and 13.4 kHz, respectively. The same percentiles were 11.8 and 13 kHz in 19 whistles from untagged whales recorded with enough signal to noise ratio. Whistles contained harmonics up to the limit of the tag recording bandwidth (about 80 kHz). The waveform and spectrum of whistles (Figure 3.3) were consistent with a tonal rather than burst-pulse sound. All tagged whale whistles occurred in seven short series lasting 0.5-1.8 s and containing 2-7 whistles each, separated by an average of 0.3 s of silence.

---



**Figure 3.2** (A) Spectrogram (Hamming 1024 FFT, 512 overlap) of a series of rasps from a non-tagged whale occurring right before the tagged whale (male 2) emits a rasp and starts regular clicking. (B) Spectrogram of a seeming vocal interaction occurring two minutes after the sounds in the upper panel, with clicks and rasps produced by the tagged whale and by very close conspecifics. Rasps from the tagged whale are indicated by arrows.



**Figure 3.3** (A-C) Spectrograms (1024 Hamming, 512 overlap) of three series of stereotypical whistles produced by a tagged Blainville’s beaked whale (male 1). The depth of the whale at the time is indicated in each panel. The whistles produced at 900m depth coincided with clicks from two untagged whales and bottom echoes produced by these clicks. (D) Waveform of 1ms of the second whistle in B showing that the signal is a continuous tone. (E) Spectrum (1024 FFT) of 2 ms of the same whistle showing the harmonics of the whistle as peaks in the relative received level.

The RMS received level at the tag of the first whistle in each series tended to be higher than that of the following whistles, with a mean difference of 6 dB (-3 to 18 dB). The source level (SL) of all focal whistles, back-calculated from the signal at the tag assuming spherical spreading over the 2 m separation between the tag and the sound source, ranged from 123-149 dB re 1  $\mu$ Pa

RMS at 1 m. The separation between the tag and the sound source was estimated from field photos of the tagged whale. This SL approximation does not consider any potential effects of the whale tissues close to the receiver, which may introduce a bias (Madsen *et al.* 2006).

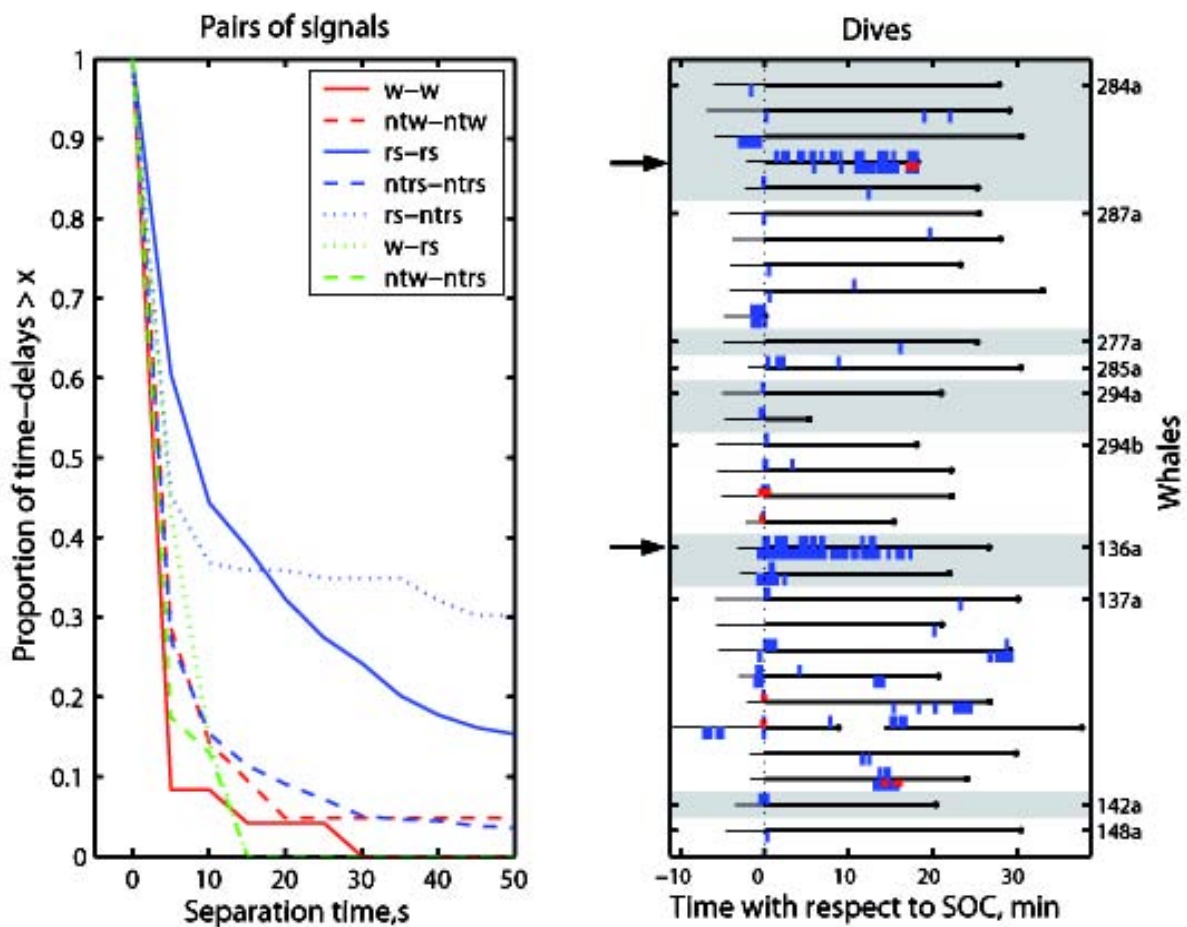
### 3.3.3 Occurrence of rasps and whistles

Rasps and whistles were recorded only during deep dives and the low number of dives from individual tagged whales makes it difficult to evaluate the factors that influence the production of these sounds. The individual with the longest cumulative tag record (three tags summing 42 h over 5 yr) is male 1 and all of the whistles were recorded in tag deployments on this whale. Whistles attributed to the tagged whale (n=28) were produced in four dives over two tag deployments, at a mean depth of 450 m (170-900 m). Whistles judged to be from untagged whales (n=23) were recorded at 500-700 m depth in two dives performed by the same male in two different tag attachments (Tables 3.1 & 3.2). All whistles recorded from the tagged whale occurred within one minute of the whale starting to produce usual echolocation clicks (start of clicking, SOC) in the descent of foraging dives. The few whistles recorded from untagged whales were dispersed throughout the vocal phase of the dive in which they were recorded. Whistles from tagged and untagged whales did not co-occur in a dive but were closely associated with rasps, with all whistles occurring within one minute of rasps (Figure 3.4).

Rasps were more common than whistles, being emitted by six of the seven tagged whales (Table 1) in 20 of the 47 dives in the data set. The mean depth of rasps ( $n=152$ ) from tagged whales was 494 m (170-900 m, per dive data in Table 3.2). Rasps from untagged whales ( $n=496$ ) were detected in 21 dives by 4 individuals at a mean tag depth of 560 m (180-1280 m). In total, 30 deep dives contained rasps from tagged or untagged whales. The time-delays between the nearest pairs of signals within a dive are shown in the survivor plot of Figure 3.4. More than 65 % of pairs of rasps performed within the same dive occurred within 10s of each other, whether the pairs were produced by tagged whales, untagged whales, or from tagged/untagged whales. Excluding two atypical dives with numerous rasps, which are discussed below, most dives contained only a few rasps and 75 % of the 88 rasps produced by tagged whales in these dives occurred in bouts within 2 min before or after SOC. Rasps from untagged whales also tended to associate with SOC of the tagged whale, with a median absolute delay of 3 min (IQR 12 min). Only in one dive were rasps recorded after the end of echolocation clicking during the ascent but these rasps ended within 2 min of the end of regular clicking. The silent ascents from deep-dives lasted on average 19 min (SD 4 min,  $n=40$  dives).

**Table 3.2** Number of rasps and whistles produced in dives containing these signals and mean depth of the tagged whales when these sounds were recorded with the range in parentheses. Whale and tag code: as in Table 1. Dive: consecutive number of dive containing rasps or whistles for each tag deployment. # Rasps and whistles from tagged animals (*rasps*, *whist*) and untagged animals (*nt rasps*, *nt whist*) and depth of the tagged whales at the time that these signals were recorded.

Whale	Tag	Dive	# rasp	# nt rasp	# whist	# nt whist	Depth rasp m	Depth nt rasp m	Depth whist m	Depth nt whist m
♂ 1	03_284a	1	0	1	0	0	-	410		
		2	0	3	0	0	-	677 (549-714)		
		3	0	22	0	0	-	391(297-507)		
		4	33	87	0	16	473 (268-640)	544(353-640))		521
		5	3	1	0	0	199 (198-200)	706		
	05_294b	1	2	0	0	0	551(549-553)	-		
		2	4	0	0	0	536(508-587)	-		
		3	7	0	19 (4s)	0	483(455-507)	-	464 (438-510)	
		4	2	0	4 (1s)	0	187 (184-188)	-	175	
	08_137a	1	2	1	0	0	592 (576-606)	1282		
		2	0	1	0	0	-	793		
		3	10	19	0	0	587 (530-843)	825(471-931)		
		4	7	16	0	0	243 (192-458)	279(180-408)		
		5	1	25	3 (1s)	0	171	478(446-541)	176	
		6	12	13	2 (1s)	0	828 (795-899)	497(358-900)	898 (898-899)	
7		0	3	0	0	-	789(765-825)			
8		3	21	0	7	593 (551-628)	602(502-707)		678	
♀ 1	04_287a	1	0	1	0	0	-	443		
		2	1	0	0	0	876	-		
		3	0	2	0	0	-	540(539-540)		
		4	1	1	0	0	738	560		
		5	11	6	0	0	463 (394-519)	442(402-528)		
	05_294a	1	1	0	0	0	509	-		
		2	2	0	0	0	477 (457-498)	-		
♂ 2	05_277a	1	0	1	0	0	-	810		
	08_136a	1	26	241	0	0	598 (324-740)	-		
		2	3	30	0	0	384 (370-400)	-		
♀ 2	05-285a	4	14	0	0	0	361 (232-713)	-		
♂ 3	08_142a	1	9	0	0	0	419 (371-452)	-		
♂* 4	08-148a	2	0	1	0	0	-	460		



**Figure 3.4** (A) Survivor plot of the time delays between pairs of consecutive signals recorded within each dive. Legend: w and rs and ntw and ntrs are whistles and rasps from tagged and untagged whales, respectively. The y-axis is the proportion of pairs of signals that are separated by at least the time in the x-axis. Most signals occurred within 7s of another signal irrespective of type. Whistles from tagged and untagged whales never coincided within a dive and are not plotted. (B) Occurrence of rasps and whistles from tagged or untagged whales in dives with either sound ( $n=30$ ). Each black horizontal line represents the time from the start of a dive to the end of the vocal phase. Four incomplete dives are plotted finishing as a dashed line. The vocal phase in each dive is indicated by a thicker line. Tag deployment ID is given on the right and time 0 is set to the start of regular clicking (SOC) in each dive. Blue and red bars above the dive line: rasps and whistles from tagged whales, respectively; blue and red bars below the dive line: rasps and whistles from untagged whales, respectively. All tagged whales whistles occur near SOC. Two dives marked with an arrow are atypical in that they contain a very large number of rasps.



Two atypical dives (marked with an arrow in Figure 3.4B) contained many rasps from tagged and untagged whales (3 and 2 times more rasps from tagged whales, and 3 and 8 times more rasps from untagged whales, than the maximum in any other dive). These atypical dives also contained the lowest number of foraging buzzes of any dive performed by the same whale (12 and 22 buzzes, when the median number of buzzes per dive of the two whales was 26 and 27, respectively). Rubbing sounds indicating physical contact among whales were not detected in atypical dives. Apart from these two atypical dives, the presence of rasps or whistles in a dive did not seem to affect foraging. The number of buzzes in dives with and without rasps in 10 tag deployments (*i.e.*, excluding the two deployments with atypical dives) was compared after removing from the buzz count of each dive the mean for all dives in the tag deployment and results were similar (Wilcoxon rank test  $p=0.4$ ,  $n=17$  and 22 dives with and without rasps, respectively).

In seven of the 47 vocal dives, the audio recording terminated due to a full memory before the end of the dive but after the tagged whales descended below 600 m depth. These incomplete dives were included in the analysis of presence/absence of tagged whale rasps/whistles because in all complete dives with these sounds, some rasps and whistles were recorded during the descent phase of the dive before the whale reached a depth of 600 m. Unless the occurrence pattern of rasps and whistles in the six incomplete dives is radically different from that in complete dives,

errors incurred by including incomplete dives in presence/absence analyses should be small. Incomplete dives increased the sample size of dives containing rasps and whistles from tagged whales by 20 % and 50 %, respectively.

### 3.4 DISCUSSION

Animals living in cohesive social groups need to communicate in order to coordinate their activities and maintain social ties (Bradbury & Vehrencamp 1998). Communication signals are transmitted using the most appropriate media available in the habitat of each species modulated by the risk of detection by predators. Blainville's beaked whales live in apparently small populations with site-fidelity (McSweeney *et al.* 2007, Baird *et al.* 2009, Schorr *et al.* 2009, Aguilar Soto *et al.* 2010), forming small groups that often dive synchronously and re-appear synchronously at the surface even after long foraging dives (Aguilar Soto 2006, Claridge 2006). These animals would appear then to have a strong need to communicate near the surface to orchestrate reunions and foster cohesion among group members. Whales are only able to see each other at relatively short ranges through seawater and even less in the deep ocean or at night. Beaked whales may separate by hundreds of meters both at the surface and when foraging (Zimmer *et al.* 2005, Aguilar Soto 2006), and sound is the only sensory cue available to maintain group cohesion at these distances. Surprisingly, we show here that Blainville's beaked whales that

---

live in small cohesive groups not only spend more than 80 % of their life in silence, both during day and night, but they seem to only vocalize during deep dives. The DTAGS used in this study had a recording bandwidth of 48 kHz or 80 kHz (used to collect 18 and 84 h of data, respectively) meaning that higher frequency vocalizations might be missed. However, tags on vocalizing animals have invariably recorded low frequency noise associated with sound production, irrespective of the frequency range of the sounds when recorded away from the animal (Tyack 1986, Johnson *et al.* 2009). The absence of any sounds that could indicate high frequency vocalizations in tagged whales suggest that these sounds do not occur and we conclude that all tagged whales were silent at depths shallower than 170 m.

In contrast with their silent near-surface behavior, Blainville's beaked whales are vocal at depth and emit apparent communication signals in the form of rasps and whistles at depths up to 900 m. These sounds are produced most often around the beginning of the vocal phase of deep dives, when the whales, after diving together, separate to forage at depth (Aguilar Soto 2006), suggesting that rasps and whistles might serve a coordinating function as whales disperse. During the vocal foraging phase of the dives the whales produce FM clicks and buzzes that, in addition to their echolocation function, may communicate positional and foraging information to nearby eavesdroppers, as reported in Hector's dolphins, sperm whales and bats (Barclay 1982, Dawson 1991, Madsen *et al.* 2002, Fenton 2003, Dechmann *et al.* 2009). Given the availability of

echolocation sounds at depth, it remains a puzzle what kind of additional information is transmitted by rasps and whistles and why this information is only necessary in some of the deep foraging dives.

The production of whistles and rasps in coincidence with the vocal foraging phase of dives may suggest a foraging function for these sounds, but this does not seem to be the most parsimonious explanation. Whistles have been described to serve for communication in many cetacean species (Tyack 1986) and the acoustic characteristics of whistles are not well suited for echolocation. Although rasps superficially resemble buzzes, their occurrence and the movement patterns of the tagged whales while producing rasps strongly suggest that they do not have a foraging function: rasps are not associated with an increase in acceleration rate while buzzes consistently are due to their involvement in prey acquisition attempts (Johnson *et al.* 2004). There are numerous buzzes throughout the vocal phase of foraging dives, but rasps are scarce (mean occurrence rate in complete dives is 2.5 rasps/dive *vs.* 23 buzzes/dive) and tend to occur early in dives about when whales begin regular clicking to search for prey. Rasps also often occur in bouts involving tagged and untagged whales. Thus, rasps do not correspond to the typical pattern of long-range prey search followed by a capture attempt (Madsen *et al.* 2005b), and both contextual and movement data suggest that the most likely function of rasps is communication.

---

Although rasps and whistles are produced at the start of, or during, the echolocation phase of foraging dives, vocal communication and the activities potentially related to it do not seem to interfere with foraging in most cases. However, two dives performed by two different whales contained numerous rasps including lengthy overlapping bouts of rasps from the tagged and nearby untagged whales. These dives also contained far fewer buzzes than did other dives by the same whales, indicating a reduced foraging rate. The atypical dives were performed by two adult males diving in groups with females and young. It is tempting to suggest that they might relate to courtship encounters or to agonistic interactions. Sexually dimorphic Blainville's beaked whales form harem-like social groups typically comprising one adult male and several females (Claridge 2006, McSweeney *et al.* 2007, Aguilar Soto *et al.* 2010), and inter-male combat is thought to produce the extensive scarring on adult males (Mead 1989, MacLeod 1998). No evidence was found in the tag sound recordings for direct physical contact during the atypical dives although a larger dataset would be required to evaluate this hypothesis.

The restriction of Blainville's beaked whales whistles to deep waters may help to explain why whistles are so rare (28 whistles from tagged whales in 102 tag-hours) in comparison with other odontocetes, such as dolphins, that often produce a cacophony of whistles. Whistle production requires more air than clicks (Ridgway & Carder 1988), given the three orders of magnitude greater duration of whistles (Elsberry 2003), and Blainville's beaked whales are vocal

at depths where a greatly reduced air-volume is available for sound production (Madsen *et al.* 2002). In the only two experiments that address tonal sound production at depth, Jensen *et al.* (2011) observed that pilot whales tended to produce shorter and lower amplitude whistles at depth while Ridgway *et al.* (2001) reported that only one of two belugas trained to whistle did so at a depth of 300 m. Here we show that Blainville's beaked whales can whistle at depths up to 900 m, which, to our knowledge, is the deepest whistle reported for any marine mammal. The influence of depth on whistle characteristics could not be tested because the majority of whistles were recorded between 400 and 500 m depth, where air volume varies less than 3 %. However, pressure effects may drive the uniformly short duration of Blainville's beaked whales whistles (0.2 s), less than half of the average whistle duration in other cetacean species (Rendell *et al.* 1999). A limited air volume may also cause the reduction in level of whistles produced in series. Ridgway *et al.* (2001) proposed that air recycling would be necessary to produce consecutive whistles at depth, but Blainville's beaked whales may choose instead to let whistles fade in amplitude within a series.

If the source level of rasps is similar to that of FM clicks, as it appears to be, rasps may serve for both intra- and inter-group communication. Whales vocalizing at depth may be audible to other deep receivers at substantial ranges, especially given the usual deep-water sound speed profile that tends to focus sound transmission in a deep water channel (Medwin & Clay 1998).

---

Blainville's beaked whales clicks have been detected at ranges of up to 6.5 km by bottom-mounted hydrophones in quiet conditions (Ward *et al.* 2008), showing that animals emitting these deep echolocation calls are far from cryptic. We often observe different groups of beaked whales foraging within the study area off El Hierro (some 70 km<sup>2</sup>) and all of this area is potentially within the active space of Blainville's beaked whales rasps. Acoustic signals are used to announce presence in territories by numerous animals of different taxa (Brenowitz 1982) and this may be one function of rasps requiring a different sound from the usual pattern of echolocation FM clicks. Restricting acoustic communication to deep dives seems to have little benefit for coordinating social interactions in Blainville's beaked whales groups. However, by only communicating at depth and performing long, silent ascents (Tyack *et al.* 2006), these whales reduce the risk of being intercepted by shallow water predators. Blainville's beaked whales live in small groups and so likely do not benefit from the social defenses against predation enjoyed by cetaceans living in larger associations (Norris & Dohl 1980). Silence at shallow depths may then be the best option to avoid predators such as killer whales that commonly prey on cetaceans (Jefferson *et al.* 1991).

Killer whales are shallow divers (Baird *et al.* 2005) with a cosmopolitan distribution that are known to prey on beaked whales (Notarbartolo di Sciara 1987) and have been observed in the study site off El Hierro. Although both rasps and whistles may be detectable by predators near the

surface, Blainville's beaked whales typically move a considerable horizontal distance during their prolonged silent ascents (Tyack *et al.* 2006). Thus, even though they broadcast their position during dives, it would be difficult for potential predators near the surface to track them acoustically. For Blainville's beaked whales that live in cohesive associations and coordinate their activities (Aguilar Soto 2006, Claridge 2006), keeping silent near the surface is an unexpected behavior and strikingly in contrast with that of other toothed whales. The development of such a cryptic strategy would be explained if relatively low levels of predation may have significant demographic consequences on the apparently small local populations of this deep-diving whale.



---

## CAPÍTULO 4

### Selección del hábitat de la Fam. Ziphiidae: muestreos visuales por punto desde costa

Capítulo enviado a publicar como:

*“A new method to study inshore whale cue distribution from land-based observations”.*

Arranz, P., Aguilar Soto, N., Borchers, D.L., Johnson, M.P., Cox, M.J.

Enviado a Marine Mammal Science.

#### 4.1 INTRODUCCIÓN

El reto que supone la detección visual de algunas especies de cetáceos dificulta los estudios de su distribución, así como de sus preferencias en la selección del hábitat, mediante métodos de muestreo tradicionales (Barlow *et al.* 1999). Este es el caso de especies que pasan una pequeña proporción del tiempo en superficie y que presentan un comportamiento aéreo inconspicuo, como los zifios (Barlow *et al.* 1999, Aguilar Soto 2006). Los muestreos visuales de estas especies basados en transectos lineales ofrecen tasas de encuentro típicamente bajas (Cañadas *et al.* 2005,

Barlow *et al.* 2006). La dificultad en los estudios de distribución limita, entre otras cosas, el desarrollo de medidas de mitigación espacial de actividades con impacto potencial en estos animales (Simmonds y López-Jurado 1991, Jepson *et al.* 2003).

Las aguas de El Hierro albergan poblaciones residentes de dos especies pertenecientes a la familia Ziphiidae, el zifio de Blainville (*Mesoplodon densirostris*) y el zifio de Cuvier (*Ziphius cavirostris*) (Aguilar Soto 2006), y ofrecen un escenario único donde pueden realizarse muestreos desde acantilados costeros para estudiar las preferencias de distribución de estos cetáceos. Sin embargo, las observaciones desde tierra ofrecen una visión sesgada de la distribución real de los animales, porque los objetos lejanos tienen una menor probabilidad de ser detectados que los más cercanos a los observadores. Los métodos de muestreo a distancia (“Distance”) afrontan este problema modelando la probabilidad de detección en función de la distancia al observador. Una asunción importante de estos métodos es que la densidad de animales es uniforme en torno a las unidades de muestreo (tanto si se trata de muestreos por líneas o por puntos, ver Buckland *et al.* 2001); esta uniformidad se consigue con el emplazamiento aleatorio de los muestreos. Cuando la densidad de los animales varía en función de parámetros del ambiente (como la profundidad del fondo marino) y las unidades de muestreo no se encuentran distribuidas al azar, la asunción de distribución uniforme de los animales se incumple. En este caso, la densidad de animales y la probabilidad de detección se confunden y no pueden ser separadas utilizando métodos

tradicionales de muestreo a distancia (Buckland *et al.* 2007). No obstante, utilizando el ángulo de las observaciones además de la distancia, es posible estimar tanto la función de detección como la función de probabilidad de densidad (pdf) de distribución de los animales (ver Marques *et al.* 2010, Cox *et al.* 2011). Estos autores realizan un modelado de la distribución de los animales en función de la distancia a una estructura de tipo lineal (Marques *et al.* 2010 carreteras y Cox *et al.* 2011 la superficie del mar), pero en muchas ocasiones las estructuras que influyen en la distribución de los animales no son lineales. El presente estudio extiende estos métodos y permite modelar la distribución de los animales, observados desde un punto en la costa, en relación a una estructura no lineal del entorno, como es la profundidad del fondo marino. En el medio marino, la profundidad es un factor que estructura diferentes hábitat, por ejemplo, la plataforma, el talud o la llanura abisal, y es relevante para entender la distribución de especies de buceo profundo, como los zifios, que a menudo se alimentan cerca del fondo (Arranz *et al.* 2011a).

## **4.2 MÉTODOS**

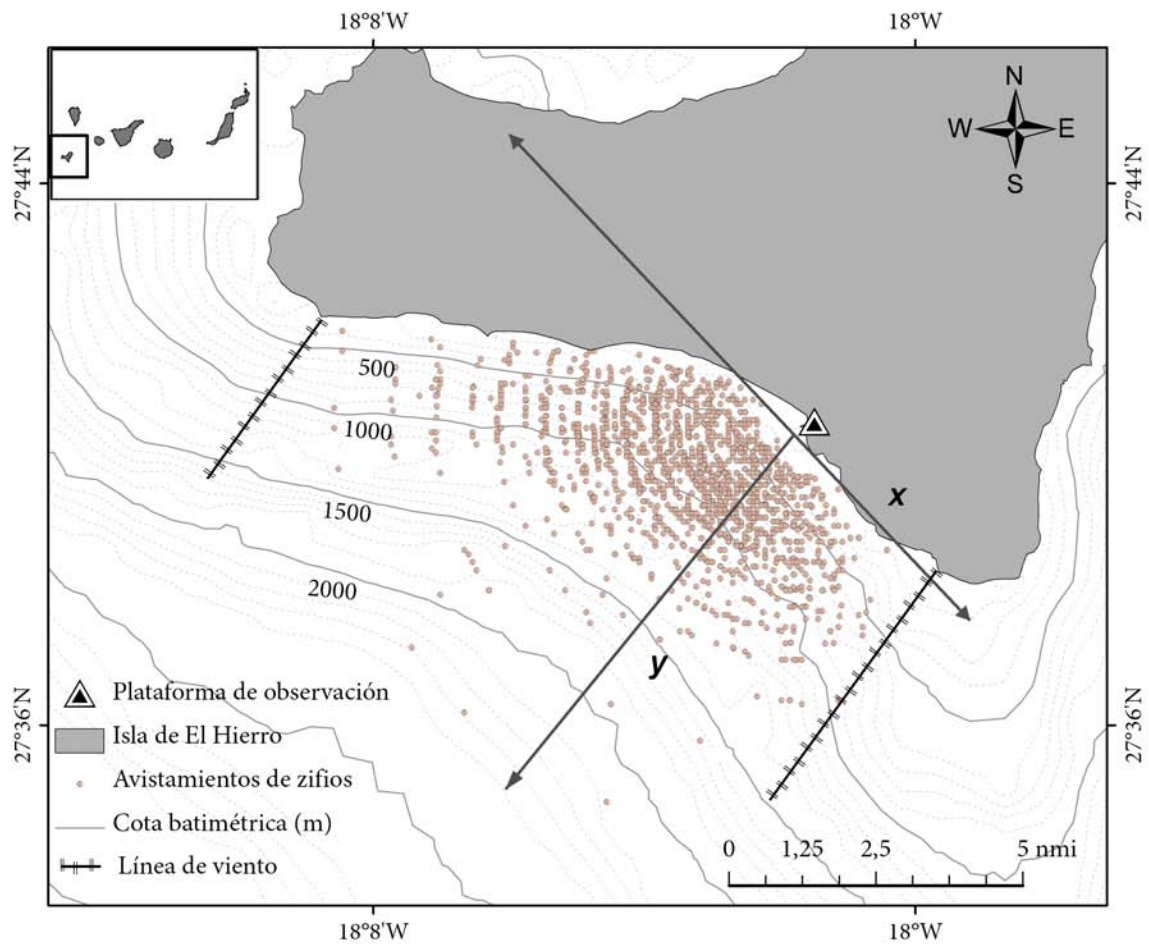
### **4.2.1 Registro de datos visuales**

De 2004 a 2010 se realizaron de forma estacional muestreos para la observación de zifios desde un punto localizado en la costa suroeste de la isla de El Hierro (27,675 ° N, 18,025 ° W). La plataforma de observación se situó en un acantilado a 119 m de altura sobre el nivel del mar

---

(Figura 4.1) y abarcó un campo de visión de 134 ° de ancho (160 °-294 ° de rumbo verdadero) y 39 km de longitud, cubriendo aguas costeras, de talud y abisales. El esfuerzo visual se realizó por un equipo de tres a cuatro observadores, en turnos rotativos de 30 min, con una posición de descanso/registro de datos cada 1,5 h. Los observadores cubrieron de forma homogénea diferentes sectores del área de estudio, utilizando prismáticos Fujinon 7\*50 y 15\*80 (aumentos\*diámetro de la lente), equipados con compás y retículas en los oculares para estimar el ángulo y la distancia radial a los avistamientos. La posición absoluta de los avistamientos fue estimada en coordenadas geográficas siguiendo el método descrito por Lerczak y Hobbs (1998), con la ayuda del programa Logtool (Johnson 2008). Un avistamiento fue definido como la observación de un grupo de zifios, es decir, uno o más zifios nadando en superficie con una estrecha asociación espacial y temporal (a menos de 500 m y dentro de un intervalo de 2 min). Para evitar introducir un sesgo derivado del seguimiento de los grupos –que pueden permanecer bajo el agua por periodos de 10 a 120 min entre emersiones sucesivas (Tyack *et al.* 2006)- no se intentó relacionar los avistamientos con los distintos grupos. Los zifios se diferenciaron fácilmente de otras especies de cetáceos presentes en el área, principalmente delfines mulares (*Tursiops truncatus*). Sin embargo, la distribución de los avistamientos no fue analizada a nivel específico para evitar errores derivados de la identificación de los avistamientos realizados a gran distancia. El uso de una embarcación permitió confirmar la especie en 864 de los avistamientos, 367 correspondieron a *M. densirostris* y 497 a *Z. cavirostris*.

El área de estudio es una gran bahía orientada hacia el suroeste, delimitada por los lados por las líneas de viento que se extienden desde el Sur y Oeste de la Isla y que definen una zona de sotavento, al resguardo de los vientos alisios del nordeste (Figura 4.1). Dado que la posición de estas líneas fluctúa en función de la dirección del viento, se tomaron diariamente, cada 30 min, demoras a los puntos más cercanos y lejanos de las mismas. Las demoras se utilizaron para estimar una posición media de las líneas de viento a lo largo del estudio (Figura 4.1). Dentro de la zona delimitada por estas líneas, el estado del mar fue generalmente 3 o inferior y por tanto adecuado para el avistamiento de los zifios.



**Figura 4.1** Avistamientos de zifios (círculos marrones) registrados en muestreos realizados de 2004 a 2010 desde una plataforma de observación (triángulo) situada en la costa suroeste de la isla de El Hierro. Se utilizó un sistema de coordenadas  $x$ ,  $y$  orientado tal y como se muestra en la figura, para definir la localización de los avistamientos en un espacio horizontal. Las líneas negras discontinuas corresponden a las líneas de viento que delimitan el área de muestreo por los lados.

### 4.2.2 Formulación del modelo

Se definió un sistema de coordenadas Cartesianas  $(x,y)$  en el que  $x$  representa la distancia al observador a lo largo de una línea lo más paralela posible a la costa, en dirección NW-SE, mientras que  $y$  es perpendicular a  $x$  hacia mar adentro, en dirección NE-SW (Figura 4.1). La profundidad en el punto de cada avistamiento  $z(x,y)$  fue considerada la variable explicativa del modelo de densidad de los avistamientos, mientras que la distancia radial  $r$ , entre el avistamiento y la plataforma de observación, fue considerada la variable explicativa del modelo de probabilidad de detección.

Se asumió que *i)* las profundidades de los avistamientos son muestras independientes procedentes de una función de densidad de probabilidad pdf  $\pi_z(z; \phi)$ , donde  $\phi$  es un vector de parámetros desconocidos y *ii)* los animales se distribuyen de manera homogénea en relación a la distancia a lo largo del eje  $x$ , independientemente de la profundidad del fondo marino. Dado que las cotas batimétricas no son paralelas al eje  $x$ , el cumplimiento de esta última asunción requirió de la integración numérica de la profundidad  $z$  y la distancia  $y$ , para crear un nuevo espacio lineal en el que  $z$  es uniforme a lo largo del eje  $x$ . De este modo, la pdf conjunta de la profundidad y distancia de los animales a lo largo del eje  $x$  es  $\pi_z(z,x;\phi)=\pi_z(z;\phi)\pi_x(x)=\pi_z(z;\phi)(2w_x)^{-1}$  donde  $w_x$  es la distancia máxima desde el observador en la dirección  $x$  considerada en el análisis.

---

Marqués *et al.* (2010) y Cox *et al.* (2011) ofrecen métodos para estimar la densidad de animales cuando ésta no es uniforme a lo largo del eje  $y$ , pero es independiente del eje  $x$ , y su pdf en el eje  $x$  es uniforme. Transformando las variables  $(y, x)$  a  $(z, x)$  para adaptar estos métodos al presente estudio, se obtuvo la ecuación:

$$\pi_{xy}(x,y) = \frac{\pi_z(z(x,y))}{2w_x} \left| \frac{\partial z}{\partial y} \right| \quad (1)$$

La probabilidad de detección se modeló únicamente en función de la distancia radial  $r$ , por lo que la probabilidad de que un avistamiento en  $(x,y)$  sea detectado puede considerarse simplemente  $g(r;\theta)$ , donde  $r = (\sqrt{x^2 + y^2})$  y  $\theta$  es un vector de parámetros desconocidos.

A la práctica, distancias más allá de una distancia radial  $w_r=12$  km fueron truncadas para obtener una estimación más robusta de la función de detección y por ello se definió  $g(r)=0$  para  $r>w_r$ . La probabilidad de detección esperada para un avistamiento a una distancia  $w_x$  en la dirección  $x$ , a cualquier lado del observador, y  $w_y$ , más adentro, fue estimada según la ecuación:

$$P = \int_0^{w_y} \int_{-w_x}^{w_x} p(\sqrt{x^2 + y^2}) \frac{\pi_z(z(x,y))}{2w_x} \left| \frac{\partial z}{\partial y} \right| \partial x \partial y \quad (2)$$

En base al modelo de la función de detección  $g(r;\theta)$  y de la función de densidad de avistamientos  $\pi_z(z;\phi)$ , se obtuvo el siguiente modelo de probabilidad, que define los parámetros  $\theta$  y  $\phi$  dadas las detecciones en los puntos  $(X,Y) = (x_1,y_1), (x_2,y_2), \dots, (x_n,y_n)$ :



$$L(\theta, \phi | X, Y) = \prod_{i=0}^n \frac{p(\sqrt{x^2 + y^2}) \frac{\pi_z(z(x_i, y_i))}{2w_x} \left| \frac{\partial z}{\partial y} \right|}{P} \quad (3)$$

Para evaluar el modelo de probabilidad se calcularon  $z(x, y)$  y  $\frac{\partial z}{\partial y}$  numéricamente utilizando una interpolación bilinear de la profundidad de los puntos de un grid de 500 m de resolución de pixel, obtenidos a partir del mapa batimétrico de Canarias, en el programa ArcMap 9.2 (ESRI Inc. 2003).

### 4.2.3 Selección y evaluación del modelo

Los parámetros del modelo se estimaron bajo las siguientes funciones de densidad de probabilidad: normal, beta, log-normal y uniforme para  $\pi_z(z; \phi)$  y half-normal para  $g(r; \theta)$ , utilizando el programa R (Development Core Team 2011). La selección del modelo que mejor se ajustó a los datos se realizó mediante el Criterio de Información de Akaike (AIC, Akaike 1973):

$$AIC = n \log \frac{\sum (obs_i - exp_i)^2}{n} + 2k \quad (4)$$

La bondad de ajuste de cada una de las distribuciones a los datos se evaluó mediante un test de ji-cuadrado (Kolmogorov-Smirnov para una muestra). La estima de los intervalos de confianza se realizó mediante el método de percentiles y un remuestreo no paramétrico (“bootstrap”, Efron 1979), utilizando el día como unidad de muestreo.

La distribución esperada de la densidad de avistamientos de zifios, en relación a la batimetría en el área de estudio, se representó utilizando el paquete de herramientas *Spatial Analyst* del programa ArcMap 9.2 (ESRI Inc 2003).

## 4.3 RESULTADOS

El muestreo visual comprendió un total de 1164 horas de esfuerzo repartidas en 175 días, cubriendo diferentes estaciones a lo largo de siete años de estudio. Se registraron un total de 1789 avistamientos de zifios desde la plataforma de observación costera, localizados entre las cotas batimétricas de los 190 y 2260 m. La tasa media de avistamiento fue de 1,5 por hora de esfuerzo, definida como dos o tres observadores muestreando el área de forma continua con prismáticos y con estado de mar 3 o inferior, en la mayor parte del área de estudio.

La ecuación de probabilidad (3) fue maximizada para estimar los parámetros  $\phi_1$ ,  $\phi_2$  y  $\theta_1$  que definen, respectivamente, la función de densidad de probabilidad de avistamientos de zifios a diferentes profundidades  $\pi_z(z;\phi)$  y la función de detección  $g(r;\theta)$ . Las estimas de estos parámetros para las distribuciones consideradas se recogen en la Tabla 4.1.

**Tabla 4.1** Estimaciones de los parámetros que definen la función de densidad de probabilidad de avistamientos respecto a la profundidad del fondo marino:  $\pi_z(z;\phi)$  y la función de detección:  $g(r;\theta)$ . Distribución: forma de la pdf de avistamientos respecto a la profundidad  $\pi_z(z)$ .  $\phi=(\phi_1,\phi_2)$ : parámetros de la pdf de la profundidad.  $\theta$ : parámetro de la función de detección. AIC: Criterio de Información de Akaike.  $\Delta AIC$ : diferencia de AIC respecto al modelo que presenta el menor AIC.  $\chi^2$ : nivel de significación  $p$  asociado al test de bondad de ajuste considerando avistamientos localizados en cotas batimétricas  $\leq 1400$  m.

Distribución	$\pi_z(z)$		$g(r)$	AIC	$\Delta AIC$	$\chi^2$ ( $z \leq 1400$ m)
	$\phi_1$	$\phi_2$	$\theta$			
Log-normal	7,3	0,7	2874,6	85883,5	0	$9,5 \times 10^{-14}$
Normal	1007,1	416,8	2924,9	85887,1	3,6	0
Beta	2,9	3,1	2869,1	85923,8	40,3	0
Uniforme	-	-	3040,7	86347,9	464,4	0

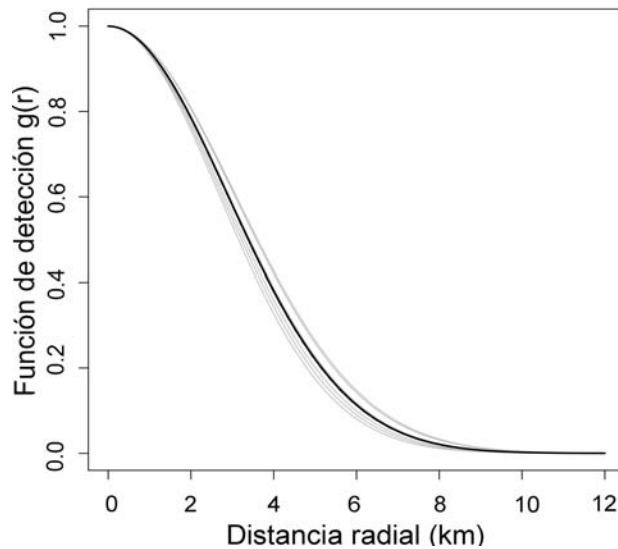
La distribución de densidad log-normal fue la seleccionada para la pdf  $\pi_z(z;\phi)$  ( $\Delta AIC=0,86$ )(Tabla 4.1); la siguiente con menor AIC fue la normal truncada ( $\Delta AIC=3,6$ ). La distribución de  $\pi_z(z;\phi)$  log-normal no cumplió el test de bondad de ajuste debido, en parte, a que el modelo se ajustó mal a los datos para profundidades menores a 700 m. La Tabla 4.2 muestra el coeficiente de variación (CV) e intervalo de confianza al 95 % de la pdf de las distribuciones  $\pi_z(z;\phi)$  y  $g(r;\theta)$ .

Los resultados del remuestreo no paramétrico indican que la función de detección estimada presenta poca variación y la probabilidad de detección decrece desde 1, a una distancia  $r=0$ , hasta 0,5 a un rango aproximado de  $\sim 4$  km (Figura 4.2). La Figura 4.3 muestra la pdf

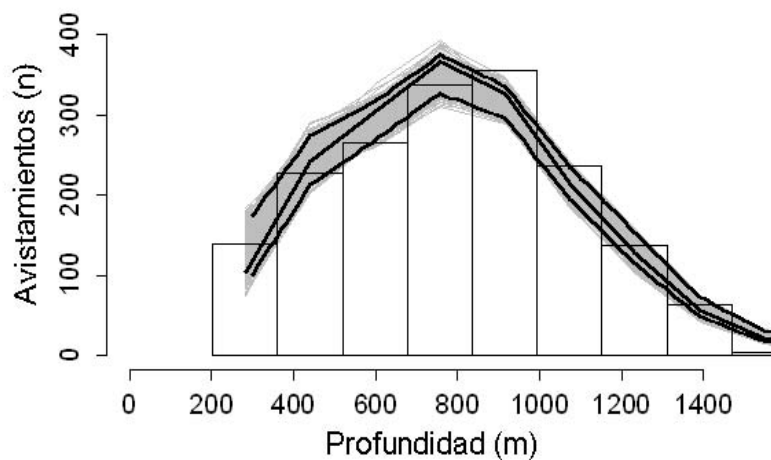
estimada para  $\pi_z(z;\phi)$  y evidencia que *i*) la mayor densidad de avistamientos de zifios, según los resultados del modelo predictivo, se concentra en torno a la cota batimétrica de los 850 m y *ii*) la mayor parte de los grupos emergen entre las cotas comprendidas entre los 500 y 1200 m de profundidad.

**Tabla 4.2** Estimaciones de los parámetros del modelo para la función log-normal de  $\pi_z(z;\phi)$  y la función half-normal de  $g(r;\theta)$ . Los coeficientes de variación (CV) de las estimaciones fueron aproximados mediante un método de remuestreo ( $n=1000$  replicas) y los intervalos de confianza al 95 % fueron estimados mediante percentiles.

Parámetro	Estima	CV	Intervalo de confianza (95 %)
Log-normal, $\phi_1$	7,28	0,02	(7,05-7,7)
Log-normal, $\phi_2$	0,66	0,1	(0,6-0,8)
Función de detección, $\theta$	2874,6	0,03	(2745,0-3104,9)

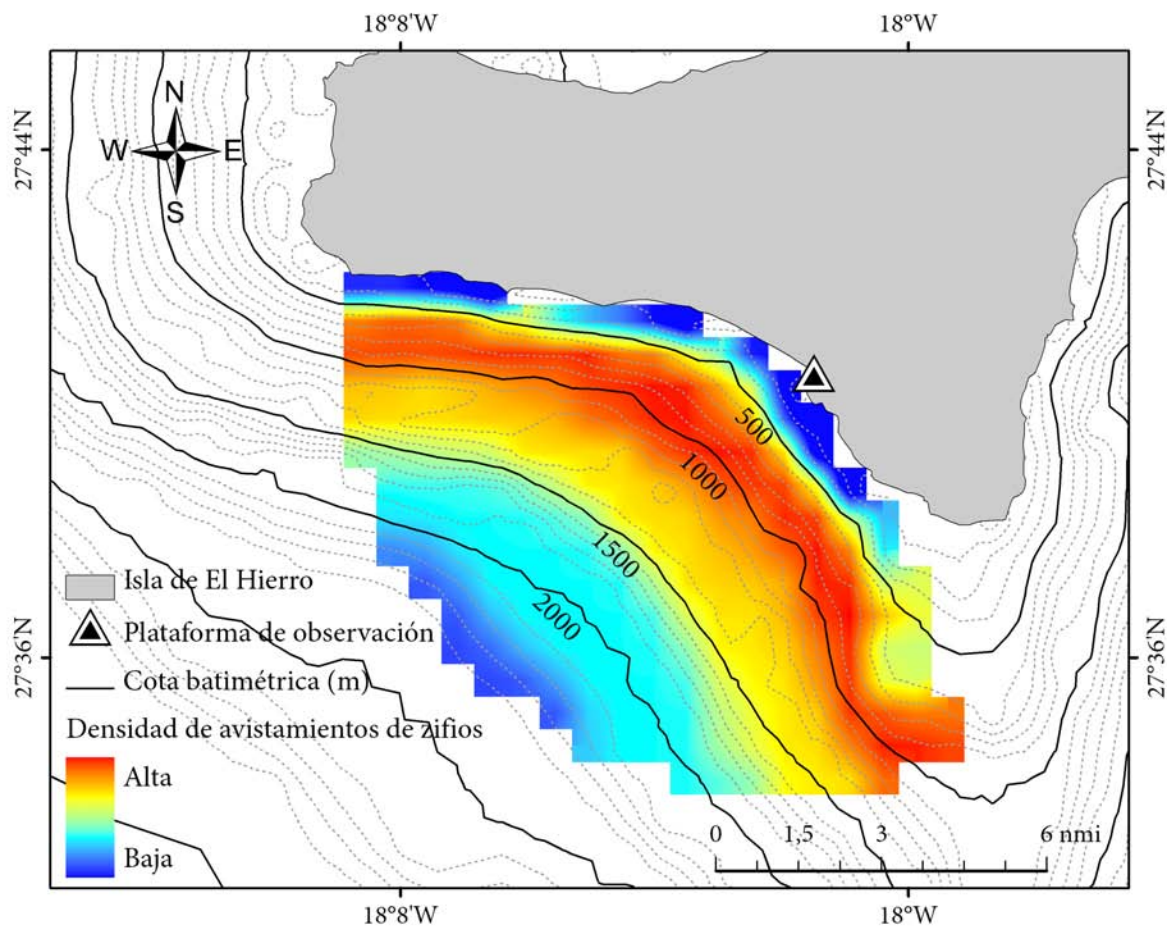


**Figura 4.2** Función de detección half-normal para los avistamientos de zifios. Las líneas grises representan las estimas del modelo resultante de cada remuestreo.



**Figura 4.3** Resultados del remuestreo para la distribución log-normal. El histograma muestra el número de avistamientos a cada profundidad. Las líneas negras corresponden al ajuste del modelo (línea central) e intervalos de confianza del 2,5 % and 97,5 % (líneas inferior y superior, respectivamente) calculados utilizando un método de remuestreo no paramétrico. La zona gris corresponde a las estimas de los parámetros obtenidas con el remuestreo ( $n=1000$ ).

La Figura 4.4 muestra la distribución predictiva de avistamientos de zifios en el área de estudio. Los resultados del modelo son válidos para el área comprendida desde la plataforma de observación hasta una distancia de 12 km (~6,5 nmi), distancia a la cual la probabilidad de detección visual se aproxima a 0 (Figura 4.2).



**Figura 4.4** Modelo predictivo de la distribución de densidad de avistamientos de zifios en relación a la profundidad, en el área de estudio. El modelo predice la mayor densidad de avistamientos en torno a la cota batimétrica de los 850 m.

#### 4.4 DISCUSIÓN

Los resultados del modelo predictivo coinciden con la profundidad máxima de las inmersiones de alimentación de los zifios de Blainville estudiados en la misma zona (833 m) y se encuentran dentro del rango batimétrico registrado durante los mismos (400-1400 m) (Arranz *et al.* 2011a). La estrategia de alimentación de los zifios de Blainville estudiados en El Hierro, que se alimentan de organismos tanto meso como bentopelágicos cerca del escarpado talud de la Isla y combinan la captura de ambos tipos de presas en una pequeña escala espacial y temporal (Arranz *et al.* 2011a), explica la coincidencia de ambos resultados. No hay datos disponibles acerca del comportamiento de alimentación de los zifios de Cuvier en la zona, pero hay datos de otras áreas de estudio que indican que esta especie también se alimenta tanto cerca del fondo marino como en la columna de agua (Woodside *et al.* 2006, Santos *et al.* 2007).

Varios estudios describen el solapamiento de especies de afinidades meso y bentopelágicas en el talud de islas oceánicas, generando enriquecimientos biológicos en aguas profundas (Mauchline y Gordon 1991, Reid *et al.* 1991, Gordon *et al.* 1995, Herring 2002). Es posible que este fenómeno en El Hierro determine una mayor disponibilidad de recursos asociados al talud insular en comparación al océano abierto, y sea aprovechado por los zifios para acceder a una amplia gama de recursos en un área reducida.

---

Cabe considerar que el número de avistamientos de zifios a una profundidad determinada no es necesariamente proporcional al número de grupos, ni por tanto individuos presentes en la misma. Por este motivo, es necesario incluir información suplementaria acerca de la tasa de emersión de los animales, y de cómo ésta varía con la profundidad, para realizar inferencias acerca de la distribución de las especies. El seguimiento visual de los grupos de zifios es complicado y, por ello, en este estudio no ha sido posible obtener información relativa a la tasa de emersión de los animales en función de la profundidad, pero el método podría extenderse para incorporar dicha información, por ejemplo de animales instrumentados con marcas multisensor en el mismo área (Johnson *et al.* 2004). En esta aplicación, el método ofrece un modelo predictivo de la distribución de los avistamientos de zifios en función de la profundidad, que puede considerarse indicativo de la selección de hábitat que realizan estos cetáceos en la zona.

Las tasas de encuentro de zifios aquí registradas son superiores a las obtenidas en otros estudios de poblaciones de zifios similares, en los que se utilizan transectos lineales desde embarcación (MacLeod y Zuur 2005, Barlow *et al.* 2006, Claridge 2006). Ésto podría ser debido a la existencia de una mayor densidad de animales en El Hierro o al incremento de la probabilidad de detección asociado al método de observación desde tierra, que permite cubrir visualmente un área de forma constante durante el tiempo suficiente para compensar los largos buceos de los zifios. En este estudio, la función de detección decrece al aumentar la distancia, tal y como cabría



esperar, sin embargo, es todavía del 50 % a unos 4 km del observador. Este rango supera al que se consigue en muestreos visuales convencionales de estas especies y únicamente es comparable al rango de detección de los muestreos acústicos (Zimmer *et al.* 2008, Marques *et al.* 2009, Ward *et al.* 2011).

Considerando la escarpada batimetría existente en el área de estudio (Gee *et al.* 2001a), el muestreo visual desde tierra permite cubrir una variedad de hábitat potenciales para los zifios y, por tanto, realizar inferencias acerca de su distribución en relación a la profundidad, aplicando el método aquí descrito. Sin embargo, debido a que la localización del punto de observación no ha sido elegida al azar, no pueden realizarse inferencias acerca de la distribución de los animales más que en el área cubierta por los observadores. Aplicando un diseño de localizaciones aleatorias para los observadores, podría inferirse la distribución de los animales en otras áreas, pero en cualquier caso, la inferencia en zonas más allá de la distancia máxima observable desde costa estaría basada en asunciones y no en datos empíricos.

En conclusión, este método es útil para investigar la distribución y selección del hábitat de los cetáceos en relación a variables medioambientales, utilizando observaciones realizadas desde costa. Con un desarrollo adecuado podría aplicarse a una variedad de estructuras lineales y no lineales del entorno. En combinación con un modelo de las tasas de emersión de las especies y cómo éstas varían con la profundidad, los resultados de este estudio permiten realizar inferencias

---

acerca de la distribución de las poblaciones costeras de zifios. En este caso, los resultados son indicadores de las zonas utilizadas preferentemente por los zifios de Blainville y de Cuvier en El Hierro, resultando en una preferencia aparente por el talud insular, y tienen una aplicación directa en la identificación de hábitat críticos en los que mitigar las actividades humanas de riesgo para estos animales.

---

## CAPÍTULO 5

### Selección del hábitat de la Fam. Ziphiidae: muestreos acústicos estratificados con sistemas de grabación autónomos

Capítulo en preparación para publicar como:

*“Study of the beaked whale habitat preferences using acoustic autonomous recorders in drifting buoys”.*

Arranz, P., Aguilar Soto, N., Johnson, M.P.

Para enviar a Journal of the Acoustical Society of America.

#### 5.1 INTRODUCCIÓN

Los métodos de detección acústica pasiva permiten la detección e identificación de diferentes especies de cetáceos que utilizan el sonido con fines de comunicación y/o alimentación (Mellinger y Barlow 2003, Barlow y Gisiner 2006, Zimmer *et al.* 2008, Marques *et al.* 2009). Estos métodos son especialmente útiles para el estudio de especies visualmente crípticas, como es el caso de los zifios, para los que es necesario desarrollar procedimientos complementarios a los visuales, que permitan determinar su distribución y abundancia de manera efectiva (Marques *et al.* 2009). En el caso de las especies consideradas en este trabajo, el zifio de Blainville (*Mesoplodon*

*densirostris*) y el zifio de Cuvier (*Ziphius cavirostris*), investigaciones realizadas muestran que pasan tan solo un 8 % de su tiempo en superficie (Aguilar Soto 2006), donde además presentan un comportamiento inconspicuo que dificulta su detección visual. Sin embargo, estos cetáceos son activos vocalmente durante una media del 18 % de su tiempo (Arranz *et al.* 2011a), produciendo de forma regular sonidos característicos de ecolocalización durante sus inmersiones de alimentación (Johnson *et al.* 2004, Madsen *et al.* 2005b, Tyack *et al.* 2006, Arranz *et al.* 2011a.). Ésto resulta en una mayor probabilidad de ser detectadas con medios acústicos que visuales.

Los zifios de Blainville producen en cada inmersión de alimentación alrededor de 5000 chasquidos de ecolocalización, para la búsqueda de presas a larga distancia, y unos 10000 chasquidos en los zumbidos relacionados con su captura (Madsen *et al. op. cit.*). Las características de los chasquidos han sido descritas para cinco de las 21 especies de zifios reconocidas en la actualidad (Dawson *et al.* 1998, Hooker y Whitehead 2002, Johnson *et al.* 2006, Zimmer *et al.* 2005, Gillespie *et al.* 2009, Wahlberg *et al.* 2011), lo cual permite su identificación en registros acústicos.

Los chasquidos producidos por el zifio de Blainville, el zifio de Cuvier y el zifio de Gervais (*Mesoplodon europaeus*) son muy similares. Los zifios son los únicos cetáceos para los que se conoce que produzcan chasquidos de frecuencia modulada. La modulación se da de forma ascendente y en la banda ultrasónica, entre 20 y 70 kHz, con frecuencias centrales de 38 a 45 kHz y con un ancho de banda de -10 dB entre 23-25 kHz (Johnson *et al. op. cit.*, Zimmer *et al. op. cit.*,

---

Gillespie *et al.* 2009). El nivel medio de emisión de los chasquidos de los zifios de Blainville se estima en el rango de los 200-220 dB re 1  $\mu$ Pa a 1 m (Johnson *et al.* 2004). Estos chasquidos modulados son de mayor duración (200-270  $\mu$ s) que los típicos chasquidos de delfínidos (20  $\mu$ s) y tienen un intervalo entre chasquidos más largo, de 0,27 a 0,37 s (Johnson *et al.* 2006, Zimmer *et al.* 2005, Gillespie *et al. op. cit.*). Los chasquidos son emitidos en la fase de alimentación de los buceos, con una duración media de entre 26 y 33 min, que se da entre periodos en silencio de 1,5 y 2 h, para el zifio de Cuvier y el zifio de Blainville, respectivamente. Estos periodos en silencio, corresponden a ascensos y descensos en silencio, dentro del buceo, y a periodos de recuperación entre buceos profundos de alimentación (Tyack *et al.* 2006, Arranz *et al.* 2011a, Aguilar Soto *et al.* 2011).

Los miembros de un mismo grupo de zifios tienden a sincronizar las inmersiones de alimentación, de modo que los periodos de vocalización y los de silencio coinciden, resultando en periodos relativamente largos en los que un grupo de zifios puede permanecer en total silencio (Aguilar Soto *et al. op. cit.*). Determinar con certeza la presencia o ausencia de zifios en un área determinada, por tanto, requiere de un periodo de escucha en la misma en torno a los 120-140 min (Arias *et al.* 2008, Zimmer *et al.* 2008). Los zifios proyectan los chasquidos en un haz de sonido muy direccional (Zimmer *et al. op. cit.*, Ward *et al.* 2008), siendo los chasquidos más intensos en el eje central del haz y perdiendo energía a medida que se alejan del mismo, lo que reduce la probabilidad de detección de los chasquidos no orientados hacia el receptor. Además,

---

los zifios solo vocalizan a más de 200 m de profundidad (Johnson *et al.* 2004, Arranz *et al.* 2011a, Aguilar Soto *et al.* 2011), lo cual puede resultar en una menor probabilidad de detección desde la superficie.

En conjunto, estos factores resultan en tasas de detección típicamente bajas para estas especies, cuando se realizan transectos desde embarcación con hidrófonos de arrastre (Boisseau *et al.* 2009, Gillespie *et al.* 2009, Fais *et al.* 2010). Los hidrófonos fijos al fondo marino funcionan como muestreos de punto fijo, con largos periodos de escucha que compensan por los periodos en silencio de los animales, lo que aumenta la probabilidad de detección. Ésta es favorecida además en hidrófonos fijos localizados en aguas profundas y, cuando se utilizan redes de estos hidrófonos, pueden realizarse estimas más precisas de abundancia (Marques *et al.* 2009, Moretti *et al.* 2010) y distribución de los zifios (Tyack *et al.* 2011, Hazen *et al.* 2011). Sin embargo, la infraestructura y coste asociados a la instalación de este tipo de hidrófonos determinan que, por lo general, su uso sea limitado (Mellinger *et al.* 2007).

Los detectores acústicos autónomos constituyen una alternativa de menor coste, que permite realizar muestreos con una buena resolución temporal y espacial, pudiendo ser instalados en una variedad de soportes tanto fijos como móviles (Mellinger *et al. op. cit.*, Van Opzeeland *et al.* 2008, Baumgartner y Fratantoni 2008, Arias *et al.* 2008). La versatilidad de estos dispositivos permite utilizarlos aislados (Arias *et al. op. cit.*) o en serie (Bayona *et al.* 2011),

mejorando nuestra capacidad de estimar la distribución y abundancia de los animales. Los DMON (Johnson *et al.* 2009) son sistemas de grabación autónomos y de banda ancha, que pueden ser programados para la detección e identificación de un amplio rango de señales acústicas, desde los 0,01 a los 160 kHz, por periodos de distinta duración, dependiendo de la frecuencia de muestreo utilizada.

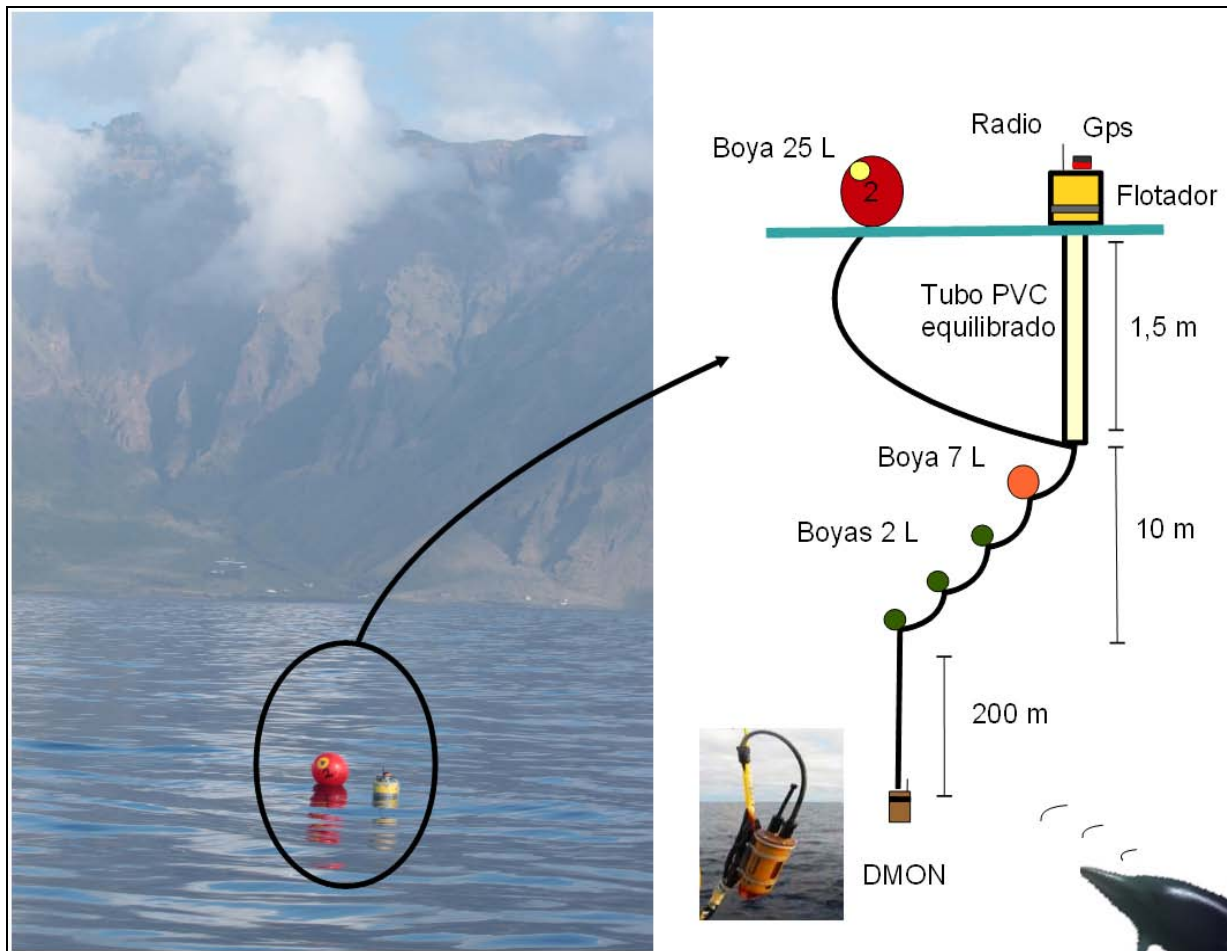
En el presente estudio se emplean estos detectores para indagar acerca de las preferencias de distribución y selección de hábitat del zifio de Cuvier y el zifio de Blainville en aguas de El Hierro, utilizando un muestreo acústico espacial estratificado, con replicas realizadas en dos vertientes de la Isla. Los resultados permiten validar el modelo predictivo de densidad de avistamientos de zifios en El Hierro, desarrollado a partir de observaciones de las mismas especies que se describe en el Capítulo 4. Las excepcionales condiciones para la investigación de zifios existentes en las aguas costeras de El Hierro permiten realizar este estudio de calibración de los métodos visual y acústico, lo que contribuye no solamente a un mayor conocimiento de la selección del hábitat de las especies en El Hierro, sino a mejorar los métodos de muestreo de zifios a nivel general.

## 5.2 MÉTODOS

### 5.2.1 Diseño del muestreo

Los registros acústicos se realizaron en mayo de 2011 en aguas costeras y oceánicas de El Hierro, en dos zonas de muestreo, al Este y al Sur de la Isla. En cada zona se utilizaron cuatro boyas de deriva equipadas con un sistema de grabación DMON, un transmisor de radio VHF, para su localización y, en dos de las boyas, un sistema de posicionamiento global (GPS), grabando datos horarios y de posición en un canal adicional del dispositivo. Los DMON se suspendieron de las boyas a una profundidad de 200 m (Figura 5.1), coincidiendo a grosso modo con la profundidad a la que los zifios empiezan a ecolocalizar (Arranz *et al.* 2011a). Las boyas se colocaron diariamente desde el amanecer hasta el atardecer, separadas aproximadamente 2 millas náuticas entre sí y en una línea perpendicular con respecto a la costa (Figura 5.2).

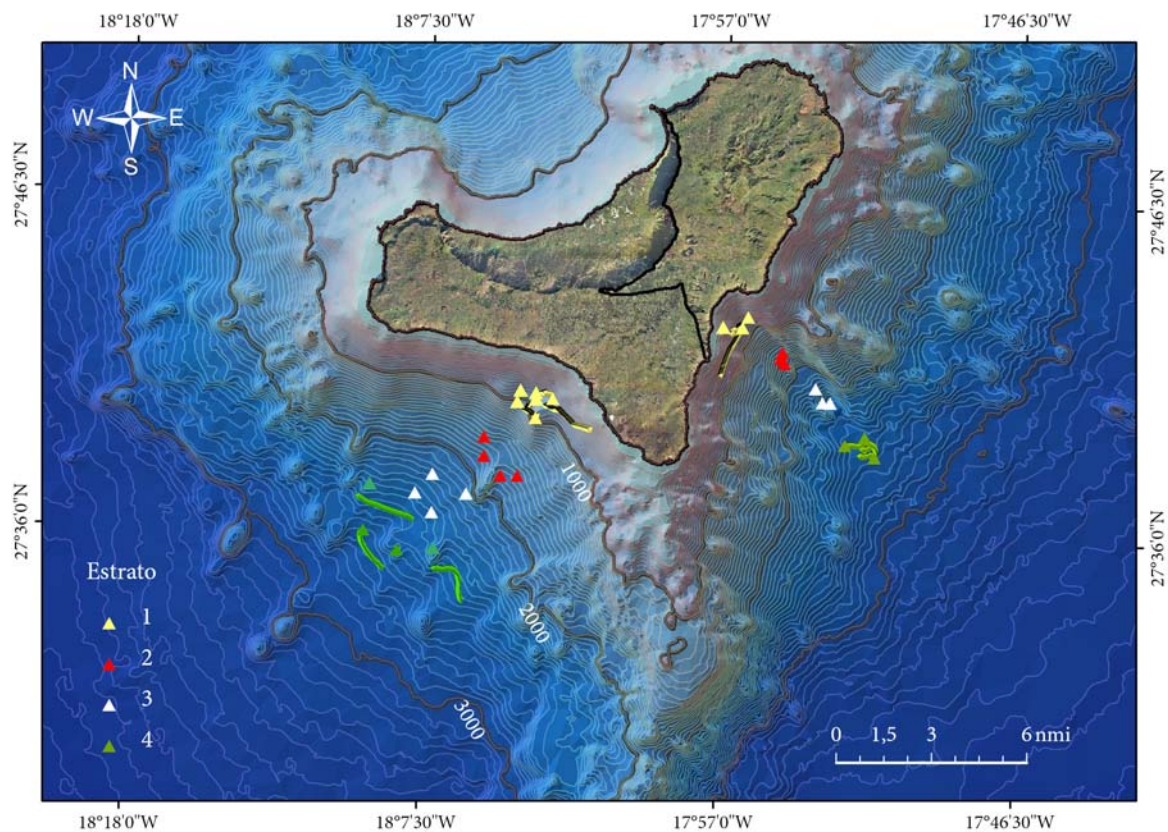




**Figura 5.1** Sistema autónomo de grabación DMON suspendido de una boya de deriva. La boya va equipada con un transmisor de VHF para su localización y recuperación, y con un GPS que almacena los datos en el DMON a través del cable de 200 m del que está suspendido el mismo. Se utiliza un sistema de 3+1 boyas sumergidas para reducir el ruido de rozamiento.

Se utilizó un diseño de muestreo espacial estratificado, de modo que la localización de las tres boyas más cercanas a costa coincidió, a grosso modo, con las zonas superior, media e inferior del talud insular, respectivamente, que comprende las cotas situadas entre los 200 y 2000 m, y que en El Hierro presenta una acusada pendiente (Gee *et al.* 2001a) (Figura 5.2). La cuarta boya se

situó sobre la falda insular, que comprende cotas entre los 2000 y 3000 m, y presenta una pendiente suave que da paso gradualmente a la llanura abisal (Gee *et al.* 2001a). El mismo diseño estratificado de muestreo se aplicó en ambas zonas de estudio (vertientes Este y Sur de la Isla).



**Figura 5.2.** Zonas de estudio al Este y Sur de El Hierro; localización inicial de los DMON (triángulos) y recorrido de los mismos (líneas), cuando éste fue registrado por el GPS de la boya.

La localización inicial y final de las boyas se registró cada día con el GPS del barco, para confirmar que se mantuvieron en el estrato de profundidad en el que fueron colocadas. Estas posiciones, inicial y final, se proyectaron en el programa ArcMap 9.2 (ESRI Inc. 2003), utilizando

el sistema Universal Transversal de Mercator (UTM). La profundidad en cada una de ellas se estimó a partir de un raster de tamaño de celda de 500 m de lado, creado a partir del mapa batimétrico de Canarias. El promedio de la profundidad de las posiciones inicial y final de cada día se consideró como la profundidad de cada una de las boyas durante la jornada.

Para confirmar que estos promedios eran representativos, se compararon con los obtenidos a partir de las profundidades de las localizaciones registradas por el GPS de la boya a lo largo del día. Esta comparativa se realizó para 11 de los 30 lances de boyas realizados, coincidiendo con las boyas que portaron GPS. Ambas distribuciones de profundidad se compararon mediante un test de rangos de Wilcoxon, que descartó la existencia de diferencias significativas ( $p=0,06$ ,  $n=11$ ). La influencia de la profundidad sobre la tasa de detección de chasquidos de zifios se estimó utilizando dos niveles de resolución: *i*) a nivel de cota batimétrica, con las tasas de detección a las profundidades medias a las que grabó cada DMON en los distintos días de muestreo; y *ii*) a nivel de cuatro estratos, que se plasman en la Figura 5.1, en los que se agruparon los DMON según la localización de las boyas durante las grabaciones.

### **5.2.2 Registros acústicos**

Los DMON contienen tres hidrófonos conectados a un circuito electrónico tolerante a la presión, todo ello encapsulado en una estructura de resina de poliuretano rellena de aceite mineral, para minimizar reflexiones acústicas y reducir el peso del dispositivo. Poseen una

---

respuesta acústica plana entre 100 Hz y 100 kHz y están especialmente diseñados para producir un bajo nivel de ruido electrónico, lo cual permite el registro de sonidos distantes de poca intensidad. En el presente estudio, los DMON fueron configurados para el registro continuo de señales acústicas de entre 0,1 y 55 kHz a través de un solo canal (un hidrófono), con una frecuencia de muestreo de 120 kHz, un ancho de banda de 55 kHz y una resolución de 16 bit.

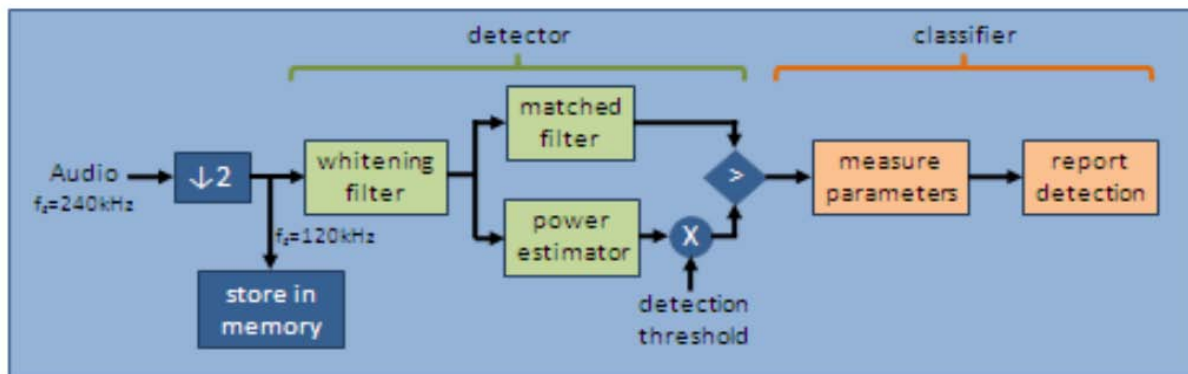
Los datos se comprimieron sin pérdida de información (“loss-less compression”) en formato binario y se almacenaron en archivos de 700 Mb de tamaño máximo dentro de la memoria no volátil del dispositivo. El volcado de la información a un disco duro externo se realizó diariamente a través de puerto USB. Los archivos se descomprimieron utilizando el algoritmo de asociación *ds3read*, ejecutable en el entorno MS-DOS del ordenador (Johnson *et al.* 2012) para convertirlos a archivos audio de formato .wav. Las detecciones se almacenaron en un archivo separado, en el que se recogió la hora de registro y otros parámetros relacionados.

### 5.2.3 Procesado de las señales

El procesado de las señales se realizó mediante el software Matlab 6.5.1 (Mathworks 2003) en dos etapas: la primera, realizada a tiempo real por el propio DMON, consistió en la detección automática de las señales acústicas, y la segunda, realizada una vez estas detecciones fueron descargadas al ordenador, consistió en la clasificación de las mismas (Figura 5.3). El detector de chasquidos se compuso de un filtro blanqueador de ruido, diseñado a partir de la densidad

espectral del ruido ambiente registrado en el área de estudio (Figura 5.4), y de un filtro tipo “match” adaptado a las señales de características similares a las de un chasquido típico de zifio de Blainville medido en su eje direccional (“on axis”), es decir, cuando el eje medio del haz de sonido del animal está dirigido hacia el receptor.

Debido a que los chasquidos de los zifios cambian mucho en la forma de onda y del espectro cuando no se reciben en el eje, el filtro tiene una capacidad limitada para detectar diferentes tipos de chasquidos. Sin embargo, dado que los chasquidos fuera de eje se reciben con menor intensidad, en el caso de animales lejanos solo se detectarán los chasquidos producidos en línea con el receptor. En el caso de animales cercanos, es muy probable que se detecten chasquidos emitidos en línea, dada la flexibilidad de movimientos de los zifios durante la fase de alimentación (Johnson *et al.* 2007) y también algunos chasquidos emitidos fuera del eje que alcancen el DMON con suficiente intensidad. Por todo ello se considera que la funcionalidad del filtro es adecuada para el estudio.



**Figura 5.3** Diagrama del proceso de detección de sonidos realizado a tiempo real por el DMON y la clasificación posterior de los mismos, adaptado de Hurst (2011). Incluye el proceso de filtrado, la evaluación de la similitud del sonido con un chasquido tipo, por el filtro tipo “match” y la estima de su potencia, y su clasificación final, según los parámetros definidos por el usuario.

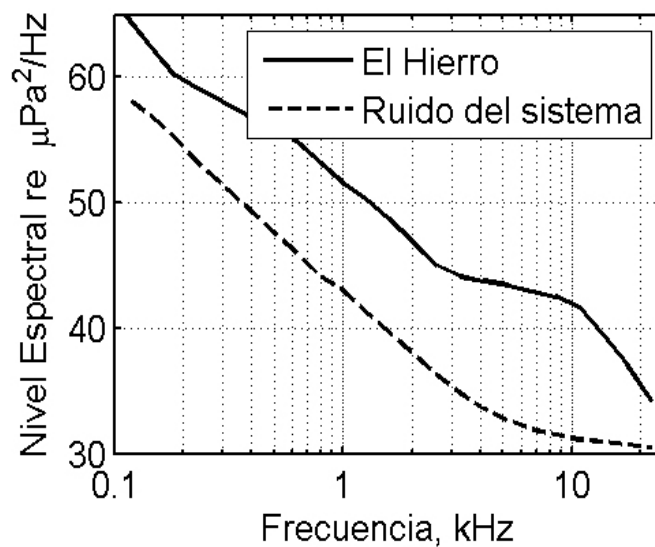
Una vez las detecciones son realizadas, pasan a la fase de clasificación, que utiliza varios parámetros registrados de forma automática por el DMON. Se produce, para cada detección, y tomando los 2 ms centrales de la misma, un valor correspondiente a la ganancia de procesado, indicativo del nivel de la señal recibida que el filtro tipo “match” puede extraer por encima del ruido ambiente. La ganancia de procesado que puede extraerse de un chasquido de zifio típico medido en el eje mediante el filtrado de la señal es de 9 dB re 1  $\mu$ Pa. También se realiza la estima de otros parámetros que pueden ser utilizados para reducir la probabilidad de falsos positivos o error tipo I en los resultados, como, por ejemplo, la duración del 60% de la energía del chasquido (Madsen y Wahlberg 2007) y el nivel recibido del mismo sobre el ruido ambiente.

Todos estos parámetros se combinan para asignar a las detecciones distintas clases, que reflejan el grado de similitud de la señal con el chasquido de un zifio, en escala decreciente de 1 a 5, en función del rigor con el que cumplen los diferentes parámetros (ganancia de procesado, duración, nivel respecto al ruido ambiente). Así, una vez se realiza la detección automática de los chasquidos con el filtro tipo “match”, se pasa a la clasificación de las señales, que se realiza aplicando umbrales de selección sobre su ganancia de procesado, duración y clase. Aquellas señales de clase 1 o 2, con una ganancia de procesado de como mínimo 5 dB y una duración del 60 % de la energía inferior a 200  $\mu$ s, se clasificaron como pertenecientes a una de las tres especies de zifios considerados en este estudio, el zifio de Cuvier, el zifio de Blainville y, eventualmente, el zifio de Gervais.

Estos umbrales se definieron a partir de la inspección visual del oscilograma y el espectrograma de 15000 detecciones de chasquidos realizada por varias personas, que determinaron si las características de cada chasquido se correspondían a las de un chasquido de zifio típico, en base a los parámetros descritos por Zimmer *et al.* (2005), Johnson *et al.* (2006) y Gillespie *et al.* (2009). Utilizando dichos umbrales se consiguió una proporción media de falsos positivos, es decir, de señales clasificadas erróneamente como pertenecientes a zifios, entre un 15 y un 33 % del total, dependiendo de si se consideraron sólo detecciones que se clasificaron manualmente como “seguro” no pertenecientes a chasquidos de zifios o también las que fueron

---

inciertas. La ocurrencia de falsos positivos en las detecciones se relacionó principalmente con la presencia de delfines en el área (Arranz *et al.* 2008). Considerando que el estudio se realizó en primavera, cuando en Canarias se incrementa de modo general la presencia de delfínidos en aguas oceánicas y costeras, se espera que la proporción de falsos positivos sea similar en torno a las diferentes boyas.



**Figura 5.4** Nivel de ruido ambiente y ruido del sistema de grabación de un DMON registrados en 2010 en la zona Sur de la isla de El Hierro, cerca de la superficie y a una distancia aproximada de 1 nmi de la costa. Ambos niveles tienden a confluir en torno al rango de frecuencias de los sonidos emitidos por los zifios (>20 kHz), dado que el ruido ambiente es bajo a estas frecuencias ultrasónicas.



### 5.2.4 Rango potencial de detección

La estima del área de muestreo cubierta por cada uno de los DMON, es decir, el rango útil de detección, podría realizarse a partir de los registros, utilizando métodos hiperbólicos para localizar la fuente emisora de los chasquidos (Ward *et al.* 2008). Sin embargo, para ello se requiere que el mismo chasquido sea registrado en un mínimo de tres detectores, lo cual es difícil considerando la direccionalidad del haz de sonido de los zifios ( $\sim 6^\circ$ - $11^\circ$  de amplitud, Zimmer *et al.* 2005, Ward *et al. op. cit.*) y la disposición lineal de las boyas en este estudio. Algunos autores utilizan una aproximación teórica para resolver este tipo de problemas y estiman el rango de detección de los receptores mediante la aplicación de la ecuación del sonar pasivo (Urick 1983):

$$SNR = SL - DL - TL - NL - 10 \log B + PG$$

donde SNR es la intensidad de la señal recibida con respecto al ruido ambiente; si el valor de SNR es superior al umbral especificado en el detector la señal será detectada. SL es el nivel de emisión en dB re 1  $\mu$ Pa a 1 m de la señal registrada en línea con el eje longitudinal del animal (“on-axis”); DL es el factor de atenuación del chasquido debido a la pérdida de direccionalidad del mismo cuando es registrado fuera del eje central de emisión; TL es la pérdida de señal debida a la transmisión, que depende de la distancia y de las propiedades fisico-químicas del agua, de las características del fondo marino, y del coeficiente de absorción del sonido, que se incrementa con la frecuencia de la señal, y se estima según la ecuación:

---

$$TL = 20 \log(r) * \alpha_f(r/1000)$$

NL es el nivel espectral del ruido ambiente local; B es el ancho de banda disponible para el procesamiento de la señal en el detector y PG son los 9 dB de la ganancia que se obtiene al procesar un chasquido en el eje con el filtro tipo “match”.

La mayoría de estos parámetros se conocen solo de manera muy aproximada en este estudio, y la aplicación de este método, por tanto, ofrecerá estimas poco precisas del rango de detección de los DMON. Admitiendo estas limitaciones, se ha realizado aquí una aproximación a los parámetros necesarios para extraer un rango útil de detección en El Hierro, según se describe a continuación:

i) El nivel umbral de SNR en el DMON se programó en 20 dB re 1  $\mu$ Pa, según la estima de Johnson *et al.* (2009) realizada a partir de medidas empíricas del ruido ambiente en la zona. Las medidas demuestran que este ruido no es de tipo gaussiano, sino que presenta colas que pueden semejar sonidos pulsados, por lo que se escogió un umbral alto, de 20 dB, en lugar de los 16 dB utilizados por Zimmer *et al.* (2008).

ii) La estima del TL requiere idealmente de modelos robustos realizados, por ejemplo, mediante el uso de herramientas analíticas como el programa *Kraken* (Perkins 1993). Aquí el valor TL ha sido estimado asumiendo una propagación esférica del sonido en un medio sin

barreras, por tratarse de aguas profundas y en base a los perfiles de velocidad del sonido a las profundidades de interés. Se ha considerado también un coeficiente de absorción específico del sonido  $\alpha_f$  a diferentes profundidades, para la frecuencia central de los chasquidos de ecolocalización de los zifios ( $f_c \sim 40$  kHz) (Johnson *et al.* 2004, 2006; Zimmer *et al.* 2005).

Los perfiles verticales de la velocidad del sonido se realizaron sobre las cotas batimétricas de 500 m (lance hasta 250 m en la columna de agua), 1200 y 2000 m (lances hasta 1000 m de profundidad) en la vertiente Sur de la Isla, y sobre la cota de 1200 m en la vertiente Este. Se utilizó un CTD modelo RBR XR-620, para el registro de la temperatura, salinidad y densidad del agua, con una frecuencia de muestreo de 6 Hz, es decir, para el registro de seis muestras por segundo, que fue largado desde la superficie a una velocidad de 1m/s. La velocidad del sonido a lo largo de la columna de agua se estimó utilizando el algoritmo internacional estándar UNESCO (Chen y Millero 1977) y se promedió a intervalos de 10 m. Los perfiles de la velocidad del sonido fueron comparados para las estaciones del CTD de 1200 y 2000 m utilizando la prueba de Kruskal-Wallis de análisis de la varianza por rangos para tres muestras.

El valor  $\alpha_f$  específico para la frecuencia de 40 kHz fue estimado según el algoritmo desarrollado por Ainslie y McColm (1998). Se utilizaron los valores de temperatura, salinidad y profundidad registrados por el CTD y un valor típico de pH=8, considerado normal para el área en esa época del año y profundidad (González-Dávila *com. pers.*). El coeficiente fue estimado

---

para cada estación del CTD a dos profundidades: 200 y 800 m, coincidiendo con la profundidad de los receptores (200 m) y con la media de la profundidad máxima de los buceos de alimentación de los zifios de Blainville estudiados en el área (~800 m, Arranz *et al.* 2011a). Ambos resultados fueron promediados para cada estación, de manera que se aproximó un valor  $\alpha_f$  entre los 200 y 800 m, rango dentro del cual los zifios producen la mayor parte de los chasquidos durante sus buceos de alimentación (Arranz *et al. op. cit.*).

*iii)* La estima del NL requiere de medidas empíricas del ruido ambiente local en relación a diferentes condiciones ambientales y su modelización espacial y temporal para las frecuencias de interés (Perkins 1993, Lurton 2002). En El Hierro, la calidad acústica de las aguas es elevada y el sonido ambiental, a las frecuencias ultrasónicas de los chasquidos de ecolocalización de los zifios, es tan bajo que resulta enmascarado por el ruido generado por el propio sistema de grabación (Figura 5.4). Este hecho limita la obtención de medidas de la diferencia entre el nivel de los chasquidos recibidos y el nivel de ruido ambiente (SNR). Sin embargo, considerando el escaso tráfico marítimo existente en las aguas de El Hierro, se puede realizar la sencilla asunción de que el ruido ambiente local, en el rango de frecuencias de interés, depende principalmente del estado del mar, y por tanto se puede aproximar utilizando las curvas de Knudsen (Knudsen *et al.* 1948).

Las curvas de Knudsen permiten predecir el nivel de ruido en el océano a frecuencias comprendidas entre 1 y 100 kHz, en función del estado del mar según la escala de Beaufort. Estas

curvas representan la densidad espectral de ruido en función de la frecuencia, en una escala logarítmica. Los registros acústicos se realizaron únicamente en días con buen estado de mar, <3 en la escala de Beaufort, siendo baja, por tanto, la contribución del viento y del oleaje al ruido ambiente. Dado que el estado del mar fue similar en todo el área de estudio para un mismo día, no se consideraron potenciales efectos de la variación del ruido ambiente en la tasa de detección de los diferentes DMON.

*iv)* Otros parámetros utilizados en la ecuación, como el nivel de emisión de los chasquidos (SL) o el grado de atenuación del SL debido a la pérdida de direccionalidad de los mismos (DL) requieren de la caracterización y modelado acústico de las señales emitidas por los zifios en el área (Johnson *et al.* 2004, Zimmer *et al.* 2005, Ward *et al.* 2008). En su lugar, se ha utilizado la aproximación del SL de Johnson *et al.* (2006) para los chasquidos de zifios de Blainville emitidos en línea. No se ha tenido en cuenta el DL, ya que en la estima del rango útil se ha considerado un chasquido tipo emitido en línea con el receptor. Se considera que la probabilidad de detectar algunos chasquidos en línea es alta, dado que la dirección en la que los zifios emiten chasquidos puede considerarse aleatoria durante los buceos. Para comprobarlo se utilizaron datos registrados con las marcas DTAG colocadas en nueve zifios de Blainville en El Hierro, según se describe en el Capítulo 2. El rumbo de los animales es registrado en la marca por magnetómetros situados de forma triaxial, que miden la orientación de la marca con respecto al eje magnético de la tierra, en

---

radianes (Johnson y Tyack 2003). Para cada uno de los chasquidos emitidos por los animales marcados en un total de 50 inmersiones de alimentación, se extrajo el valor del rumbo magnético y se transformó a grados sexagesimales.

### **5.2.5 Estima de la tasa de detección**

El número de chasquidos de ecolocación registrados por unidad de tiempo, es decir, la tasa de detección de chasquidos de zifios, se tomó como medida relativa del uso trófico del hábitat de las especies. La tasa de detección de chasquidos se calculó promediando el número de detecciones de zifios en cada uno de los DMON durante las horas de grabación de los mismos.

### **5.2.6 Pruebas estadísticas**

Se realizaron dos tipos de pruebas estadísticas:

*i)* En primer lugar, para detectar posibles diferencias entre zonas de muestreo en la tasa de detección de chasquidos en los diferentes estratos batimétricos, se utilizó un test ANOVA anidado, en el que se consideró como factor principal la variación Este o Sur y como factor secundario el estrato. Esta prueba permitió comprobar si ambas zonas presentaban una distribución similar de las tasas de detección en relación a los distintos estratos de profundidad, y si por tanto era posible la agrupación de los datos. La intensidad del efecto para cada uno de los factores se estimó mediante el coeficiente parcial eta-cuadrado ( $\eta^2$ ) (Cohen 1977).

ii) En segundo lugar, se analizó la variación en la tasa de detección de chasquidos en función del estrato batimétrico con los datos de ambas zonas agrupados, mediante el test de análisis de varianza de Kruskal-Wallis. Una vez realizado el test, se aplicó el método de Tukey-Kramer para identificar el o los estratos responsables de las diferencias.

## 5.3 RESULTADOS

Se registraron un total de 245 h de datos acústicos en nueve días de muestreo en El Hierro, repartidos en 12 registros y tres días de muestreo en la vertiente Este (113,7 h) y 18 registros y seis días en la Sur (131,3 h) (Figura 5.1, Tabla 5.1). En estos registros se realizaron un total de 39494 detecciones clasificadas como chasquidos de zifios: 29544 en la zona Este y 9950 en la Sur.

### 5.3.1 Parámetros físico-químicos

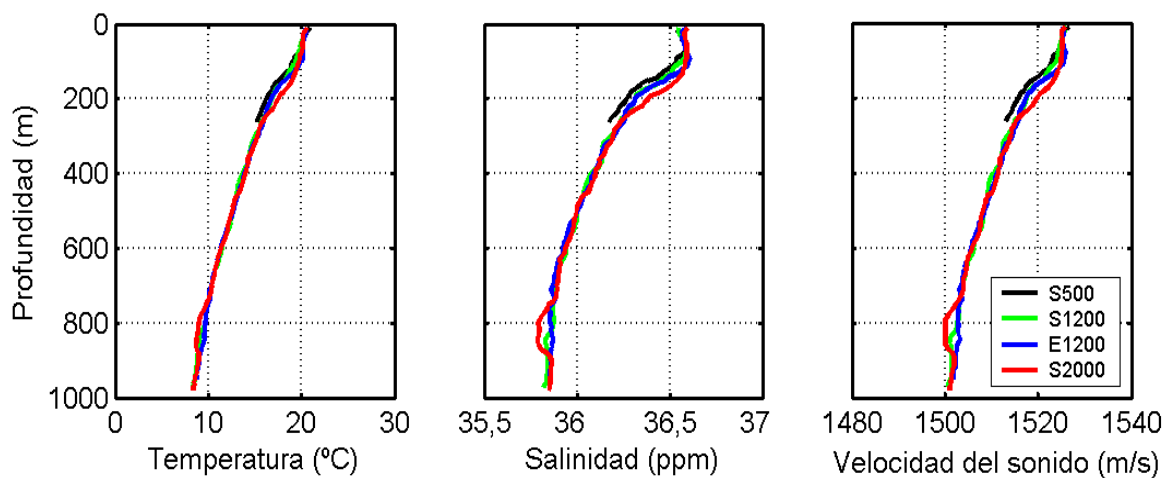
El rango de temperatura registrado en el área de estudio fue de 8,3 y 20 °, a 970 y 10 m de profundidad, respectivamente, mientras que la salinidad presentó unos valores comprendidos entre las 35,6 y 37,2 ppm, registrados a 850 y 90 m de profundidad, respectivamente (Tabla 5.2).

La velocidad del sonido en la columna de agua se relaciona con la temperatura y la presión, de modo que se localizó un pico máximo de 1526 m/s a 10 m de profundidad, en la estación realizada sobre la cota batimétrica de los 500 m, mientras que el mínimo, de 1499 m/s, se

---

detectó a 828 m de profundidad en la estación más oceánica (Figura 5.6). El perfil de la velocidad del sonido fue similar entre los 200 y 800 m de profundidad en las diferentes estaciones (Test de Kruskal-Wallis por rangos  $p=0,1$ ,  $n=100$ ) (Figura 5.6).

Las estimas del coeficiente de absorción del sonido presentaron valores similares en los diferentes puntos de muestreo, que estuvieron comprendidos entre los 9 y 11 dB/km, siendo éstos ligeramente superiores en los registros profundos (800 m) respecto a los someros (200 m) (Tabla 5.2). El nivel de ruido ambiente fue estimado, considerando un estado del mar 2, en torno a los 30 dB re 1  $\mu$ Pa, que coincide con el ruido del sistema a la frecuencia de interés (Figura 5.4).



**Figura 5.5** Perfiles de CTD realizados para el registro de la temperatura, salinidad y velocidad del sonido. Se realizaron en cuatro estaciones, tres de ellas en la vertiente Sur de la isla de El Hierro (S500, S1200 y S2000) y una cuarta en la vertiente Este (E1200).



**Tabla 5.1** Resumen de los registros acústicos por estrato batimétrico en cada una de las zonas de estudio. Estrato: región del talud o de la falda insular sobre la cual se situó el DMON. Profundidad: correspondiente a los DMON por estrato redondeada a la decena. Duración: total de las grabaciones por estrato. Detecciones: número total de detecciones de chasquidos clasificados como pertenecientes a zifios. Tasa de detección: media y rango del número de detecciones por hora de registro de cada DMON. Lances: replicas realizadas por estrato.

Zona	Estrato	Profundidad (m)	Duración (h)	Detecciones (n)	Tasa de detección (n/h)	Lances (n)
S	1	800(400-1000)	40,8	6226	162(1-528)	6
	2	1500(1350-1600)	31	2385	81(38-139)	4
	3	2100(2000-2210)	30,1	876	29(13-40)	4
	4	2500(2390-2610)	29,4	463	15(3-40)	4
E	1	710(550-780)	24,5	2165	86(25-147)	3
	2	1370(1320-1400)	29,1	24096	825(202-1730)	3
	3	1880(1600-1990)	29,7	2958	102(31-180)	3
	4	2560(2500-2600)	30,4	325	11(5-20)	3

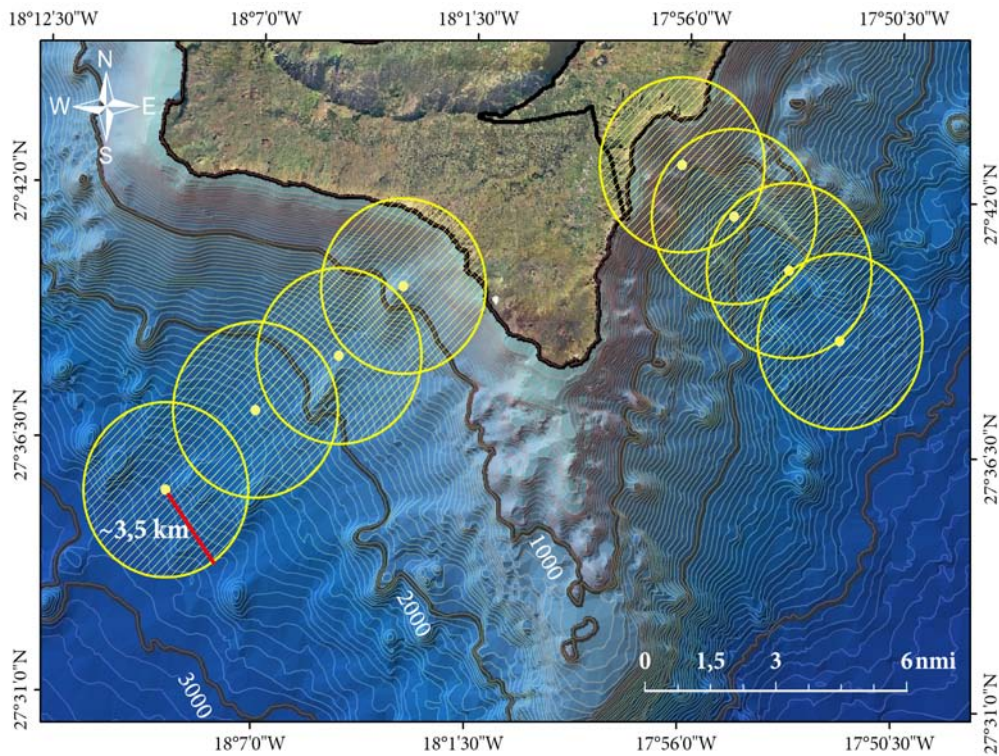
Aplicando la ecuación del sonar pasivo con los parámetros que se recogen en la Tabla 5.3, se obtuvo un rango útil de detección para un chasquido de zifio emitido en el eje de  $\sim 3,5$  km (SNR  $\sim 20,9$  dB) (Figura 5.8). La Figura 5.9 muestra el rumbo aleatorio que toman los zifios de Blainville durante la emisión de los chasquidos computado para 50 inmersiones de alimentación registradas en 14 marcajes realizados en El Hierro. Cada una de las 20 bandas corresponde a  $18^\circ$  sexagesimales y concentra alrededor del 5 % de los chasquidos.

**Tabla 5.2** Valores de temperatura y salinidad registrados a 200 y 800 m de profundidad en las cuatro estaciones. El coeficiente de absorción del sonido  $\alpha f$  fue estimado para una frecuencia de 40 kHz, correspondiente a la frecuencia central de los chasquidos emitidos por las especies de zifios estudiadas.

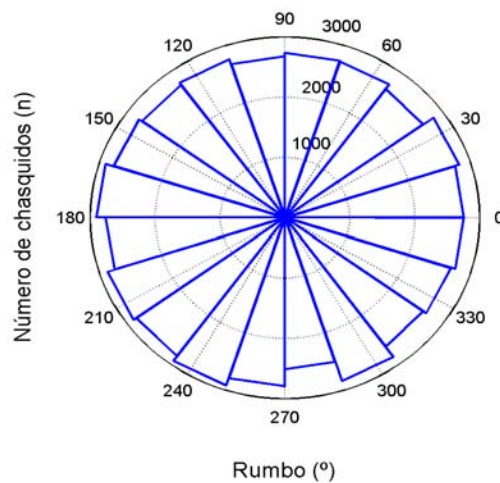
Zona	Estación	Profundidad (m)	T <sup>a</sup> (°)	Salinidad (ppm)	$\alpha 40$ kHz (dB re 1 $\mu$ Pa /km)
S	S500	200	16,1	36,5	10
	S1200	200	16,8	36,5	10
		800	9,5	35,7	10
	S2000	200	17,32	36,6	9
		800	8,86	35,6	11
E	E1200	200	16,7	36,5	10
		800	9,6	35,6	10

**Tabla 5.3** Parámetros utilizados en la ecuación del sonar pasivo para la estima de la SNR de un chasquido de zifio medido en el eje. Referencias 1:Johnson *et al.* 2004, 2:Zimmer *et al.* 2005, 3:Knudsen *et al.* 1948, 4:Zimmer *et al.* 2008.

Descripción	Símbolo	Valor	Unidades
Nivel de emisión <sup>1</sup>	SL	~200	dB rms re 1 $\mu$ Pa a 1 m
Frecuencia central <sup>1,2</sup>	$f$	~40	kHz
Ancho de banda de procesado	B	55	kHz
Nivel de ruido ambiente <sup>3</sup>	L	~30	dB re 1 $\mu$ Pa <sup>2</sup> /Hz
Ganancia del procesado <sup>4</sup>	PG	9	dB rms re 1 $\mu$ Pa
Coefficiente de absorción	$\alpha$	~10	dB re 1 $\mu$ Pa /km
Umbral del receptor	RT	20	dB rms re 1 $\mu$ Pa



**Figura 5.8** Rango de detección aproximado en torno a ~3,5 km (círculos amarillos) para un chasquido de zifio emitido en el eje, para cada uno de los DMON utilizados en el estudio.



**Figura 5.9** Rumbo tomado por los zifios de Blainville durante la emisión de 55155 chasquidos en 50 inmersiones de alimentación. Cada banda corresponde a 18 ° y concentra ~5 % de los chasquidos.

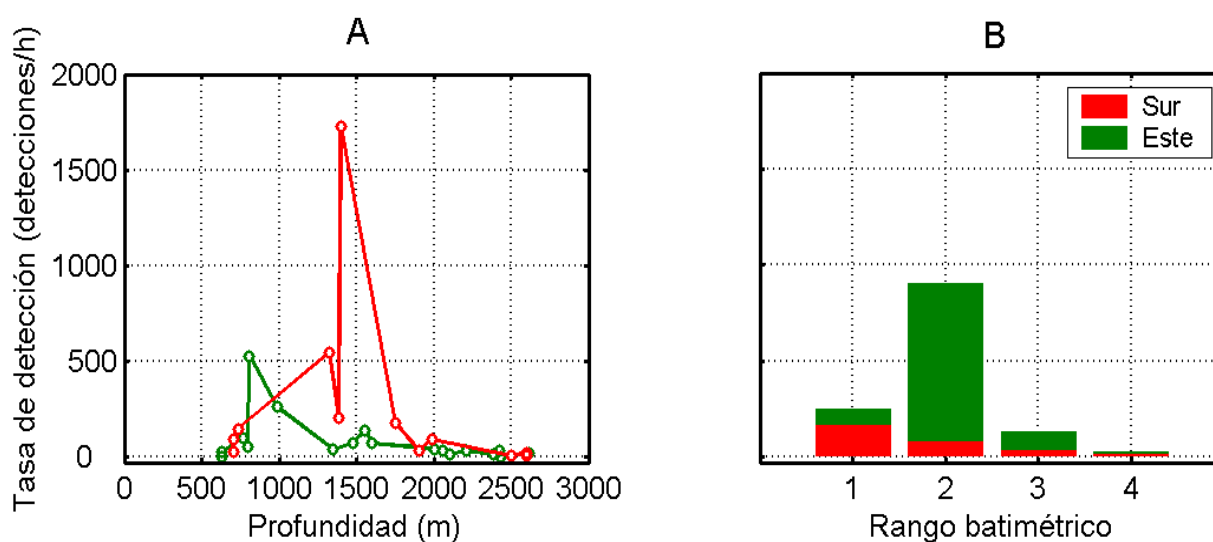
### 5.3.2 Tasa de detección

La tasa media de detección de chasquidos de zifios se presenta para cada una de las zonas de estudio en función de la profundidad media de registro de cada DMON (Figura 5.10A) y agrupando las grabaciones en el estrato batimétrico correspondiente (Figura 5.10B). En la zona Sur, la tasa de detección muestra su máximo en torno a los 1000 m y después disminuye, de manera gradual, al aumentar la profundidad. En la zona Este, la tasa de detección muestra un incremento hasta aproximadamente los 1500 m de profundidad, punto de inflexión a partir del cual decrece hasta situarse a niveles similares a los registrados en la zona Sur.

La tasa de detección media de chasquidos por estrato batimétrico refleja el mismo patrón (Figura 5.10B), aunque más acentuado a nivel general por la presencia de un valor excepcionalmente elevado en uno de los registros del segundo estrato de la zona Este (Tabla 5.1). La variación de la tasa de detección no fue significativa entre las zonas de estudio, aunque sí lo fue entre los estratos (ANOVA anidado,  $p=0,08$ ,  $p\eta^2=0,13$  para los factores Este y Sur y  $p=0,01$ ,  $p\eta^2=0,48$  para los estratos 1, 2, 3 y 4,  $n=30$ ). La ausencia de diferencias significativas entre zonas permitió agrupar los datos por estrato y analizar variaciones en la tasa de detección de los zifios con un mayor tamaño muestral. Los resultados del test de análisis de la varianza por rangos,

confirmaron la existencia de diferencias significativas en la tasa de detección de chasquidos entre los estratos (Test de Kruskal-Wallis  $p < 0,002$   $\eta^2 = 0,48$ ,  $n = 30$ ).

La comparación por pares de los rangos de la varianza de las tasas de detección de cada estrato indicó que el primer y segundo estratos presentaron rangos significativamente diferentes a los del cuarto estrato (Tukey-Kramer,  $n = 30$ ).



**Figura 5.10** Tasa de detección de chasquidos de zifios a distintas profundidades del fondo. (A) Tasa de detección en función de la profundidad media de grabación de cada DMON. (B) Tasa de detección media registrada en los estratos batimétricos 1 a 4 en las zonas Este (verde) y Sur (rojo) de la Isla. Las profundidades medias de las boyas colocadas en cada estrato son: 1: 710-800 m, 2: 1370-1500 m; 3: 1880-2100 m; 4: 2500-2560 m, respectivamente. Las profundidades muestreadas son mayores y menores, dado que el rango efectivo de detección en torno a cada DMON es de 3,5 km.

## 5.4 DISCUSIÓN

Una gran variedad de especies utiliza el sonido en el medio marino, para funciones vitales tales como el cortejo, comunicación, orientación o búsqueda y captura del alimento (Au 1993, Richardson *et al.* 1995, Tyack y Miller 2002, Montgomery *et al.* 2006). El conocimiento de las señales acústicas que producen diferentes cetáceos, ofrece la posibilidad de aplicar métodos de detección acústica pasiva para determinar su presencia, comportamiento o distribución (Schevill y Watkins 1962, Watkins *et al.* 1987, Noad *et al.* 2000, Croll *et al.* 2002, Parks y Tyack 2005, Johnson *et al.* 2004). Esta información puede contribuir a la identificación de hábitat críticos para las especies, por ejemplo, áreas de especial importancia para su reproducción (Clark y Clapham 2004), socialización (Norris *et al.* 1994) o alimentación (Burtenshaw *et al.* 2004, Parks *et al.* 2011).

Los métodos acústicos son especialmente útiles para realizar muestreos amplios en el espacio o en el tiempo, así como para el estudio de especies con una baja tasa de detección visual, como los zifios, que pasan la mayor parte del tiempo sumergidos (Hooker y Baird 1999, Aguilar Soto 2006). Los zifios son vocalmente activos durante un 18 % de su tiempo (Arranz *et al.* 2011a) y, aunque producen pocas vocalizaciones con fines exclusivos de comunicación (Aguilar Soto *et al.* 2011), emiten un gran número de chasquidos característicos para la ecolocalización de sus presas (Johnson *et al.* 2004, Madsen *et al.* 2005, 2007). La detección pasiva de las vocalizaciones

tróficas emitidas por estos cetáceos permite, por tanto, realizar estudios acerca de su distribución y selección del hábitat, asumiendo que se registrará una mayor tasa de detección de chasquidos en las zonas que los zifios seleccionan preferentemente para alimentarse.

En este estudio se utilizan sistemas de grabación acústica DMON distribuidos en diferentes hábitat de importancia potencial para la alimentación de los zifios, correspondientes al talud superior, medio e inferior y a la falda insular de la isla de El Hierro. Los resultados indican que los zifios de Cuvier y de Blainville muestran una preferencia por el talud insular, a profundidades de entre 800 y 1600 m, lo que concuerda con el comportamiento de alimentación del zifio de Blainville observado en la misma zona. El estudio se basa en que las condiciones de detección de los diferentes DMON fueron homogéneas, y, por tanto, puede asumirse que la proporción de chasquidos detectados, de los realmente emitidos por los animales en torno a ellos, fue la misma. En esas circunstancias, el número de detecciones de chasquidos registradas en cada tipo de hábitat debería depender solamente de la densidad de animales dentro del área cubierta por cada dispositivo.

Las condiciones de detección de los distintos DMON pueden variar en función de los diferentes factores incluidos en la ecuación del sonar pasivo, que determinarán si un chasquido es detectado por encima del umbral establecido en el sistema de recepción. Las condiciones de grabación de los distintos DMON pudieron verse afectadas por:

---

i) El ruido ambiente NL: que se considera homogéneo en todas las grabaciones, dado que se realizaron en condiciones similares de estado de la mar, y que El Hierro presenta un nivel muy bajo de tráfico marino.

ii) Las pérdidas en la intensidad de la señal asociadas a la transmisión del sonido en el medio TL: el perfil de velocidad del sonido presenta cambios cerca de superficie, dentro de la termoclina estacional (hasta 150 m de profundidad), donde el sonido se transmite a mayor velocidad, y a gran profundidad. El mínimo en la velocidad del sonido registrado a 850 m de profundidad, en la estación más alejada de costa (~2000 m), podría causar un canal sonoro (Ewing y Worzel 1948) a dicha profundidad. Sin embargo, se considera que estas variaciones no interfirieron significativamente en las grabaciones de los DMON, dado que éstos se situaron por debajo de la termoclina, a 200m, y que la mayor parte de los chasquidos de los zifios se emiten entre 200 y 800 m de profundidad.

iii) El nivel de emisión de los chasquidos de los zifios SL: afectará a la distancia a la que puedan ser detectados, aumentando ésta con el SL y disminuyendo con el ángulo de emisión respecto al receptor. Un chasquido emitido en el eje puede ser detectado a mayor distancia que uno emitido fuera del eje, porque se recibe con mayor intensidad. Conocer la proporción y nivel de emisión de los chasquidos emitidos fuera de eje a diferentes distancias es importante para estimar la función de detección, necesaria para realizar estimas de abundancia o densidad



absoluta (Marques *et al.* 2009). Sin embargo, no es indispensable en este estudio ya que el objetivo es la estima de la densidad relativa de animales en los distintos estratos. Dado que los zifios emiten chasquidos con un rumbo aleatorio (Figura 5.9), en sus frecuentes maniobras para capturar el alimento (Johnson *et al.* 2007), se considera que, independientemente de la localización de los animales, la probabilidad de detectar chasquidos en el eje es similar en los diferentes DMON. Debido a que los chasquidos no alineados se detectarán siempre a un rango menor que los emitidos en línea, la estima del rango útil de los DMON puede realizarse teniendo en cuenta únicamente chasquidos emitidos en el eje.

Este rango debe considerarse una medida relativa, ya que desconocemos el SL exacto de los chasquidos y se sabe que probablemente haya pequeñas variaciones en el SL de distintos chasquidos durante los buceos (Madsen *et al.* 2005b). Así, aunque el rango obtenido aquí coincide a grosso modo con el estimado por otros autores (Zimmer *et al.* 2008) no debe tomarse como una medida absoluta del rango máximo de detección de chasquidos de zifios de estos dispositivos. Lo importante es que el rango puede considerarse similar para los diferentes DMON, porque las condiciones del medio son homogéneas, siendo, por tanto, comparables las condiciones de detección en cada uno de ellos.

Utilizando 3,5 km como un valor puramente indicativo del rango útil de detección de los DMON en este estudio, se obtiene que el área de muestreo potencial en torno a cada uno de ellos

---

se solapa con la de DMON adyacentes (Figura 5.8). En estudios dedicados a obtener estimas de la abundancia o densidad absoluta de animales, será necesario utilizar métodos que tengan en cuenta este tipo de dependencia en los datos (Buckland 2006, Marques *et al.* 2009). Sin embargo, la superposición del rango de detección de varios DMON no debe influir en su tasa de detección relativa, mientras el área de muestreo cubierta por todos ellos sea homogénea.

En el estrato de muestreo más somero, el área cubierta es menor que en los demás, dado que las boyas se localizaron a ~ 2 km de la costa. Además, este estrato cubre la plataforma insular, que no se considera un hábitat potencial para los zifios, dado que su alimentación se realiza a más de 200 m de profundidad. A pesar de la diferencia en el área de muestreo cubierta en distintos estratos, cubriendo el primero estrato aproximadamente un 85 % del área que abarcan los demás en superficie, la tasa de detección en el estrato más somero es superior a la del estrato más profundo, lo cual refuerza la idea de que los zifios se concentran más en el talud que a mayores profundidades, en la falda insular. Diferencias en la geomorfología submarina entre las zonas Este y Sur de la Isla (Figura 5.2) podrían ser determinantes en el pequeño desfase observado en la profundidad del pico máximo de la tasa de detección en cada zona de estudio. La plataforma insular en la zona Este es casi inexistente y las cotas batimétricas están mucho más cercanas entre sí, mientras que la vertiente Sur presenta una pendiente más gradual.

Los resultados de este estudio coinciden con el modelo predictivo de la densidad de avistamientos de zifios presentado en el Capítulo 5. Este modelo, formulado en base a la localización de avistamientos realizados desde tierra, predice que los zifios emergen preferentemente entre las cotas batimétricas de 500 y 1200 m, sobre el talud insular, coincidiendo, a groso modo, con la profundidad media de los buceos de alimentación de los zifios de Blainville en la zona (Arranz *et al.* 2011a).

La hipótesis de partida de este estudio acústico establece que la distribución en superficie de los zifios viene determinada por la de su alimento en profundidad. Por tanto, la distribución espacial de las emersiones de los zifios debería seguir un gradiente similar al de la tasa de detección acústica, incrementándose la producción de chasquidos sobre la zona del talud insular. Los resultados de ambos muestreos, acústico y visual, coinciden, confirmando esta hipótesis y destacando la importancia del talud para la alimentación de los zifios en El Hierro. Sin embargo, la tasa de detección acústica de zifios en la falda de la Isla es aún importante, lo que indica la presencia de zifios también en aguas abiertas alejadas del talud. Estos zifios podrían pertenecer a ecotipos oceánicos o individuos transeúntes de las dos especies que mantienen poblaciones costeras residentes en El Hierro, los zifios de Cuvier y de Blainville, o bien a otras especies de zifios con distribución en aguas más profundas.

---

## CAPÍTULO 6

### Diseño de un Área Marina Protegida para zifios en la isla de El Hierro

Capítulo en preparación para publicar como:

“Scientific design of a marine protected area for beaked whales in El Hierro, Canary islands”.

Arranz, P., Aguilar Soto, N., Johnson, M.P.

Para enviar a Conservation biology.

#### 6.1 INTRODUCCIÓN

Los cetáceos, como depredadores de alto nivel, pueden considerarse especies indicadoras del estado de conservación de los ecosistemas marinos (Zacharias *et al.* 2001, Hoyt 2005) y juegan en ellos un papel clave como reguladores superiores “top-down” de diferentes procesos (Estés *et al.* 2006). Canarias, y particularmente El Hierro, es uno de los pocos lugares del mundo, junto a Bahamas y Hawaiï, donde se conoce la presencia de poblaciones costeras y coexistentes de dos especies de cetáceos de buceo profundo de la familia Ziphiidae: el zifio de Cuvier (*Ziphius cavirostris*) y el zifio de Blainville (*Mesoplodon densirostris*) (Aguilar Soto 2006, Aparicio 2008, Arranz *et al.* 2008, Claridge 2006, McSweeney *et al.* 2007). En estos lugares los zifios se alimentan

y reproducen a lo largo del año y su presencia apunta a que se trata de zonas de condiciones ambientales particulares e importancia ecológica en aguas profundas (Hooker y Gerber 2004).

### 6.1.1 Importancia del área para los zifios

El ecosistema marino de El Hierro sustenta poblaciones residentes de estos cetáceos, sumando unos cien individuos (Aparicio 2008, Aguilar Soto *et al.* 2010), durante todo el año. En conjunto, se ha estimado que podrían llegar a movilizar hasta dos toneladas de recursos diarias desde las aguas profundas hacia la superficie (Arranz *et al.* 2011a). Los zifios estudiados explotan dos concentraciones estables y abundantes de organismos asociados al talud de la Isla, pertenecientes a comunidades meso y bentopelágicas profundas, que satisfacen las necesidades energéticas de cada uno de estos grandes depredadores en tan sólo cuatro horas de caza al día (Arranz *et al. op. cit.*). La aparente eficiencia es un reflejo del coste que conlleva para estos cetáceos de tamaño medio realizar buceos profundos y de larga duración, entre los cuales los zifios requieren de largos periodos de recuperación (~1,5 h). La disponibilidad de recursos tróficos específicos durante todo el año condiciona la distribución de los zifios y probablemente explica la gran fidelidad territorial observada en las poblaciones de El Hierro, Bahamas y Hawái (Claridge 2006, McSweeney *et al.* 2007, Aparicio *op. cit.*, Aguilar Soto *et al. op. cit.*). Es destacable que las poblaciones de zifios en El Hierro no abandonaron las aguas de la Isla a raíz del vulcanismo marino activo entre Octubre de 2011 y Marzo de 2012 (Arranz *et al.* 2011c).

### 6.1.2 Vulnerabilidad

La aparente fidelidad territorial de los zifios estudiados podría incrementar la vulnerabilidad de las especies a perturbaciones antrópicas si no son lo suficientemente flexibles como para responder con una evitación espacial. Estas actividades pueden ser las que se realizan tradicionalmente cerca de la costa, con potencial de afectar a poblaciones de zifios costeras como las de El Hierro. Sin embargo, también son factores potenciales de impacto las actividades de tráfico marino, mineras, pesqueras o militares que se pueden desarrollar tanto cerca de la costa, sobre la plataforma, como en las aguas más profundas del talud, un hábitat identificado como de importancia para los zifios de Blainville y de Cuvier en varias zonas de distribución.

La vulnerabilidad de los zifios a impactos humanos ha quedado demostrada tanto en Canarias como en otros lugares del mundo, con casos registrados de colisiones con barcos (Carrillo y Tejedor 2004, Carrillo y Taverna 2010, Carrillo y Ritter 2010), varamientos masivos coincidentes con el uso de fuentes intensas de sonido (Simmonds y López-Jurado 1991, Malakoff 2002, Martín *et al.* 2004, Fernández *et al.* 2005, Palacios *et al.* 2005, D'Amico *et al.* 2009), o interacciones con pesquerías (Jefferson *et al.* 1993, Mora-Pinto *et al.* 1995, Van Waerebeek *et al.* 1988, 2009; Caldwell *et al.* 1971, Nortarbartolo di Sciara 1990, Forney y Kobayashi 2007, Carretta *et al.* 2008, Waring *et al.* 2009). Las poblaciones de zifios en El Hierro se encuentran protegidas frente a ciertos tipos de contaminación acústica, gracias a: *i*) la existencia de una moratoria al uso

---

de sonares navales a menos de 50 millas náuticas (nmi) de la costa de Canarias (BOE nº 304 2007) y *ii*) la Zona Marina de Especial Sensibilidad de Canarias (IMO 2005), que reduce el paso de grandes buques dentro de las 12 nmi de las Islas. Sin embargo, existen ciertos factores de amenaza que, aunque en la actualidad producen un impacto leve o nulo en las poblaciones de zifios, podrían convertirse en un problema más serio si se intensificaran y se realizaran sin una regulación apropiada. Estos factores se revisaron e introdujeron en el Capítulo 1 de la presente tesis.

### **6.1.3 AMP como herramienta de gestión**

Las Áreas Marinas Protegidas (AMP) son herramientas de gestión eficaces para el mantenimiento y mejora del buen estado de conservación de las poblaciones y comunidades marinas. En algunos casos, su establecimiento ha permitido la protección de hábitat críticos para los cetáceos (Hooker y Gerber 2004, Cañadas *et al.* 2005, Weilgart 2006, Hoyt 2011). Las AMP permiten realizar una gestión de los recursos basada en el ecosistema, valorando aspectos ecológicos, sociales y culturales del área, teniendo como prioridad la preservación de la integridad de los procesos naturales.

La población herreña no supera los 11000 habitantes (ISTAC 2011). Vive en pequeños asentamientos urbanos compatibilizando objetivos de conservación y bienestar social. Desde el

órgano de Gobierno de la Isla (Cabildo Insular) se defiende un modelo de desarrollo sostenible y un turismo de calidad, estrechamente asociados a la Economía Ambiental de la Isla. El Hierro ofrece una red de Espacios Protegidos que representa más del 50 % del territorio insular. Incluye dos Zonas de Especial Conservación (ZEC) marinas, en el Mar de Las Calmas y en Los Roques de Salmor, que forma parte de la Red Natura 2000 (BOE nº 221 2011), así como una Reserva Marina de Interés Pesquero (BOC nº 31 1996, BOE nº 30 1996), que aúna la conservación y el uso sostenible de los recursos naturales. La extracción pesquera se produce de forma equilibrada, en gran medida debido a la actuación de la Cofradía local de pescadores, Nra. Sra. de Los Reyes, que impulsó hace más de una década la creación de la Reserva Marina y la eliminación de artes de pesca poco selectivas en la Isla. Todo esto fomenta una política de desarrollo sostenible acorde con la naturaleza herreña, aunque también existen presiones económicas que deben ser satisfechas para que la sociedad apoye las iniciativas de conservación. En general, la propuesta de un AMP que englobe la isla de El Hierro sería bien aceptada si se realiza de forma dialogada y favorece la incorporación de los distintos sectores del público al proceso de creación.

La propuesta para el establecimiento de un AMP en El Hierro se basa en que contribuiría a la conservación de los hábitats, la biodiversidad y los procesos ecológicos de una zona de alta naturalidad, singularidad y representatividad. Esta Isla alberga no sólo poblaciones de zifios relevantes a nivel mundial, sino otras muchas especies y hábitats protegidos en distintos cuerpos

---



legales, tales como el Anexo II de la Directiva Hábitats europea (DO L 206 1992). El AMP de El Hierro contribuiría a la consolidación y ampliación de la red insular y canaria de espacios protegidos, así como al cumplimiento a nivel nacional de las agendas establecidas por la Directiva Hábitats, para incrementar la superficie de espacios protegidos dentro de la red Natura 2000.

### 6.1.4 Objetivos

La propuesta para la creación de un AMP en el entorno de El Hierro se centra en los siguientes objetivos: *i)* promover la conservación de las poblaciones de dos especies de cetáceos de buceo profundo residentes en aguas herreñas: el zifio de Cuvier (*Ziphius cavirostris*) y el zifio de Blainville (*Mesoplodon densirostris*), *ii)* preservar el singular ecosistema marino que alberga estas poblaciones, manteniendo su actual estado de naturalidad y favorecer la recuperación de su equilibrio tras el impacto de la erupción volcánica submarina en 2011, *iii)* contribuir a la conservación de otras especies protegidas que se distribuyen en el área, incluyendo dos consideradas críticas por la Unión Europea: el delfín mular (*Tursiops truncatus*) y la tortuga boba (*Caretta caretta*), catalogadas en el Anexo II de la Directiva Hábitats como especies para las que deben designarse áreas de protección. El trabajo que se presenta a continuación forma parte de la propuesta formulada por la Universidad de La Laguna al Gobierno Español en 2011, para el establecimiento de un AMP en el ámbito de la isla de El Hierro (Arranz *et al.* 2011b).

## 6.2 MÉTODOS

### 6.2.1 Hábitat crítico para los zifios en El Hierro

En los Capítulos 4 y 5 de esta tesis se describen en detalle las preferencias en la selección del hábitat de las dos especies de zifios estudiadas en las vertientes Sur y Este de la Isla. Dado que la tercera vertiente (Norte) presenta una geomorfología submarina similar (Gee *et al.* 2001a,b) y que en ella se han observado zifios fuera del esfuerzo de muestreo, se asume que los parámetros del modelo predictivo de densidad de avistamientos de estos cetáceos, desarrollado en el Capítulo 4, son extrapolables a nivel insular.

El hábitat crítico de las poblaciones de zifios de Blainville y de Cuvier en El Hierro se definió utilizando los valores resultantes de la función de densidad de probabilidad (pdf) que relaciona la densidad de avistamientos en superficie con la profundidad del fondo (Capítulo 4). Las inferencias realizadas a profundidades entre 2500 y 3000 m, donde la probabilidad de detección visual fue prácticamente nula y no se registró ningún avistamiento de zifio, se respaldaron mediante los resultados de los muestreos acústicos (Capítulo 5). Utilizando el programa ArcMap 9.2 (ESRI Inc. 2003) se seleccionaron del mapa batimétrico de El Hierro isóbatas inferiores a los 3000 m a intervalos de 50 m (herramienta *Extraer por atributo* del paquete *Spatial Analyst*). A la tabla de atributos del raster resultante se añadió un nuevo campo (opciones de la *Tabla de atributos*) con el valor de la pdf proporcionado por el modelo predictivo

---

correspondiente a cada isóbata. Esta capa se transformó a una de puntos (herramienta *Raster a Punto* del paquete *Conversiones*) que se utilizó para interpolar un nuevo raster, con una resolución de pixel de 500 m (herramienta IDW del paquete *Spatial Analyst*).

### **6.2.2 Criterios de integración**

La clasificación y selección de los espacios naturales protegidos en el Estado español se establece, según recoge la Ley 42/2007 del Patrimonio Natural y la Biodiversidad, en función de los bienes y valores a proteger, y de los objetivos de gestión a cumplir (BOE nº 299 2007). Dentro de estos espacios naturales se incluyen las Áreas Marinas Protegidas (AMP) para las que existe una norma de creación formal a nivel nacional: Real Decreto 1599/2011 de 4 de noviembre (BOE nº 294 2011). Esta norma promueve la declaración de nuevas AMP de competencia estatal, así como la inclusión de estas en la RAMPE (Red de Áreas Marinas Protegidas de España) en base al cumplimiento, por parte de dichos espacios, de los siguientes criterios de integración: representatividad, singularidad, importancia para especies amenazadas, naturalidad, vulnerabilidad, resiliencia, conectividad y productividad biológica. Adicionalmente, en nuestra propuesta se incluyeron el valor científico del área (como ámbito idóneo para la investigación), el grado de aceptación social y el grado de amenaza para las especies, según los criterios que recoge Hoyt (2011). La información relativa a cada uno de estos criterios se obtuvo a partir de datos

propios, de una revisión de la bibliografía disponible y mediante consulta a los principales grupos sociales implicados.

El grado de amenaza al que pueden encontrarse sometidos los zifios en el área fue estimado de manera objetiva, realizando un mapa de las actividades humanas que se producen o se han producido en la Isla o en el Archipiélago y que pueden ejercer un impacto negativo en estos animales (Aguilar Soto 2006, Carretta *et al.* 2008, Tyack *et al.* 2011). Las actividades consideradas incluyen fuentes de contaminación *i)* acústica y *ii)* no acústica, y son las siguientes: *i)* el tráfico de embarcaciones de pequeña eslora y de buques, las ecosondas comerciales, los sistemas de disuasión de cetáceos “pinger”, los sonares militares, las explosiones y las prospecciones sísmicas; *ii)* las colisiones, las interacciones con la pesca, los residuos sólidos, los residuos químicos y la observación comercial de cetáceos. Las características y efectos de las diferentes actividades se trataron en detalle en el Capítulo 1. Se incluyen sólo impactos directos, sin considerarse factores de tipo indirecto, como la sobrepesca, la alteración del hábitat o el cambio climático (Richardson *et al.* 1995, Hoyt 2011). A continuación, se describe el análisis realizado para la inclusión de los factores de tipo acústico en el mapa de riesgo y en segundo lugar el análisis de los factores no acústicos.

*i)* Para cada una de las fuentes de sonido de riesgo actual o potencial se definió su frecuencia y nivel de emisión (SL), en base a los valores útiles de los dispositivos utilizados en

---

Canarias o similares registrados en la literatura. Para cada una de las fuentes, se definió el nivel de sonido umbral que induce cambios en el comportamiento de estos animales. En ocasiones, fue complicado aportar un nivel umbral, debido a que la información disponible sobre los efectos de diferentes fuentes de contaminación acústica para estas especies es muy limitada, como por ejemplo en el caso de las prospecciones sísmicas o las explosiones submarinas. En estos casos es difícil establecer un umbral arbitrario considerando que estos sonidos concentran la mayor parte de energía a bajas frecuencias (Tabla 6.2), fuera del rango de frecuencia de las vocalizaciones de los zifios. Sin embargo, es necesario considerarlos como un factor de impacto dado que se han citado varamientos coincidiendo con la realización de ambas actividades (Gentry 2002, Martín y Carrillo 1992, Martín 2002). En el caso de los “pinger” se adoptó un umbral de 130 dB re 1  $\mu$ Pa, correspondiente al nivel elegido por Lurton y DeRuiter (2011) como umbral de respuesta de los zifios a sonidos similares, pulsados y de media frecuencia, producidos por ecosondas.

La intensidad del efecto de los diferentes factores de riesgo, es decir, el nivel relativo de amenaza que supone para las especies (normalizado en una escala de 1 a 10), fue estimada según se describe en la Figura 6.1.



**Figura 6.1** Intensidad del efecto, en una escala de 0 a 10, para diferentes actividades humanas (datos extraídos de Southall *et al.* 2007). RNO: Respuesta no observable.

Finalmente, se estimó el rango de efecto de los distintos factores, es decir, la distancia a la fuente de sonido a la cual un zifio reaccionará con cambios significativos en el comportamiento. Para ello se utilizó el nivel umbral de sonido que induce cambios en el comportamiento de los zifios, el nivel de sonido emitido por la fuente y su frecuencia. Se asumió, de forma simplista, una transmisión esférica del sonido en un medio sin barreras y en el que la velocidad es constante y se aplicaron las siguientes ecuaciones del sonar (Urick 1983):

$$RL = SL - TL$$

$$TL = 20\log(r) + af(r/1000)$$

donde  $RL$  es el nivel de intensidad acústica recibido por el zifio (representado por el nivel umbral),  $SL$  es el nivel de emisión de la señal acústica,  $TL$  es la pérdida de señal debida a la

transmisión,  $\alpha f$  es el coeficiente de absorción del sonido dependiente de la frecuencia ( $f$ ) y  $r$  es la distancia o rango desde la fuente de emisión, en metros. El efecto de la pérdida por absorción es importante para las frecuencias altas, como en el caso de los “pinger”, ecosondas y sonares, pero es despreciable para las frecuencias bajas en las que se concentra la mayor parte de la energía acústica de varias fuentes sonoras, como el tráfico marino, la sísmica o las explosiones; en estos casos se consideró  $TL=20\log(r)$ . El coeficiente de absorción específico del sonido ( $\alpha f$ ) fue estimado según el algoritmo desarrollado por Ainslie y McColm (1998), utilizando valores de temperatura y salinidad registrados en superficie en la vertiente Sur de la Isla, según se describe en el Capítulo 5, y un valor típico de pH=8, considerado normal para el área (González-Dávila *com. pers.*). En estas estimas no se tuvieron en cuenta posibles fenómenos de refracción de las ondas al propagarse en el medio o efectos acumulativos de la exposición de los animales al sonido.

El rango de efecto de la sísmica y de las explosiones submarinas no fue estimado porque no se dispone de datos relativos al umbral de reacción de los zifios a este tipo de ruido. En cualquier caso, la gran capacidad de transmisión de estos sonidos (Gordon *et al.* 1998, Nieukirk *et al.* 2004, Hildebrand 2009) implica que se requieren zonas de grandes dimensiones para mitigar su impacto (>100 nmi de radio o 100000 km<sup>2</sup>), distancias a las que los pulsos sísmicos son aún claramente detectables, pero probablemente no afectan a la fauna (Agardy *et al.* 2007, Hoyt

2011). La designación de áreas protegidas de gran extensión es más compleja, de modo que, por lo general, se establecen zonas de mitigación de 50 nmi en torno a las zonas de mayor densidad de cetáceos, para garantizarles cierta protección frente a estos sonidos (Engel *et al.* 2004, Weilgart 2006). De tal modo, y coincidiendo con la zona de exclusión de sonares establecida en la moratoria del Ministerio de Defensa en Canarias (BOE nº 304 2007), se tomó un radio de 50 nmi en torno a la Isla para establecer una zona periférica de protección ante fuentes intensas de ruido, incluyendo sonares, prospecciones sísmicas y explosiones submarinas.

La representación espacial de los diferentes factores de impacto en la Isla (Arranz *et al.* 2011b), junto con su rango de influencia e intensidad, sirvió de base para generar un mapa de riesgo utilizando la herramienta Protected Area Tools (*PAT*) (Schill y Raber 2008) en el programa ArcMap 9.2 (ESRI Inc. 2003). Esta herramienta permite estimar el efecto acumulado por los diferentes factores, integrando para cada uno de ellos su intensidad y rango de efecto mediante una función de decaimiento. La función de decaimiento de tipo cóncavo fue, de entre las disponibles (lineal, constante, cóncava o convexa), la que mejor se ajustó al comportamiento del sonido, ya que la función de la pérdida por transmisión en relación a la distancia es de tipo logarítmico.

*ii)* El riesgo por colisión con buques de transporte de pasajeros o mercancías, que llegan en poco número pero casi a diario a la Isla, fue el único factor de tipo no acústico considerado en

---



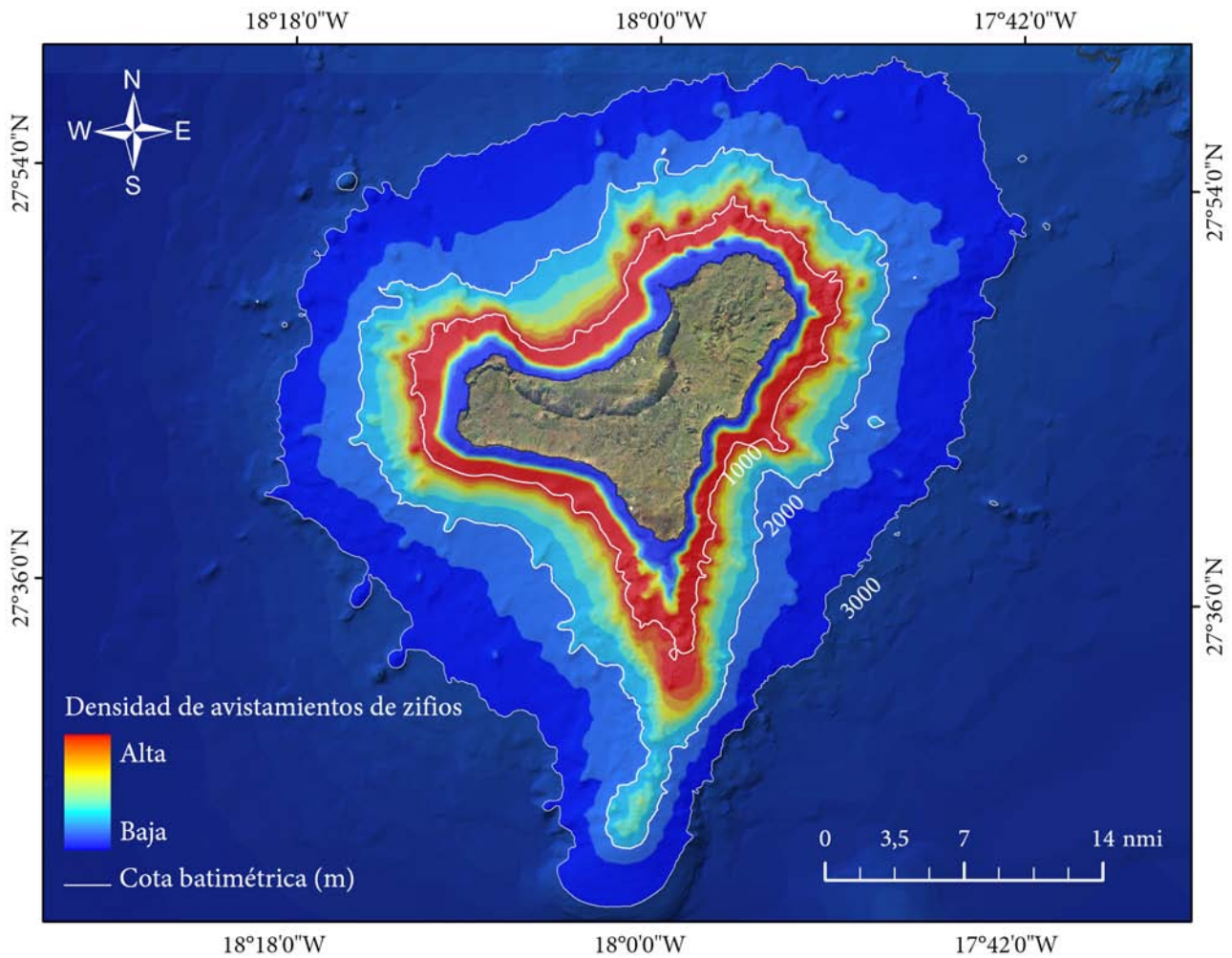
el estudio. La intensidad se estimó en función de la escala relativa proporcionada en la Figura 6.1. Para su localización, se utilizó información relativa a las rutas de entrada y salida de los ferries del puerto comercial, registrada con el sistema de identificación automática de buques “AIS” y ofrecida por [www.marinetraffic.com](http://www.marinetraffic.com). Se consideró un posible desvío de los ferries de 0,5 nmi de su ruta normal como medida del rango de efecto. Se eligió una función de decaimiento lineal por considerar que la probabilidad de colisión disminuye de forma proporcional al incremento de la distancia a la ruta. Las interacciones con las artes de pesca no se consideraron como una amenaza actual para los zifios en la Isla y, por tanto, no se incluyeron en el mapa de riesgo. A pesar de que se dispone de una evidencia fotográfica de la interacción de los zifios con las artes de palangre de deriva, este tipo de pesquería es muy rara en el ámbito de la Isla. En cuanto a los residuos plásticos y la contaminación química, el discreto desarrollo de los núcleos urbanos e industriales de El Hierro no justifica considerarlos como factores de amenaza en la actualidad. La observación comercial de cetáceos no es una actividad que se desarrolle actualmente en la Isla y, por tanto, se consideró sólo como un factor de amenaza potencial.

## 6.3 RESULTADOS Y DISCUSIÓN

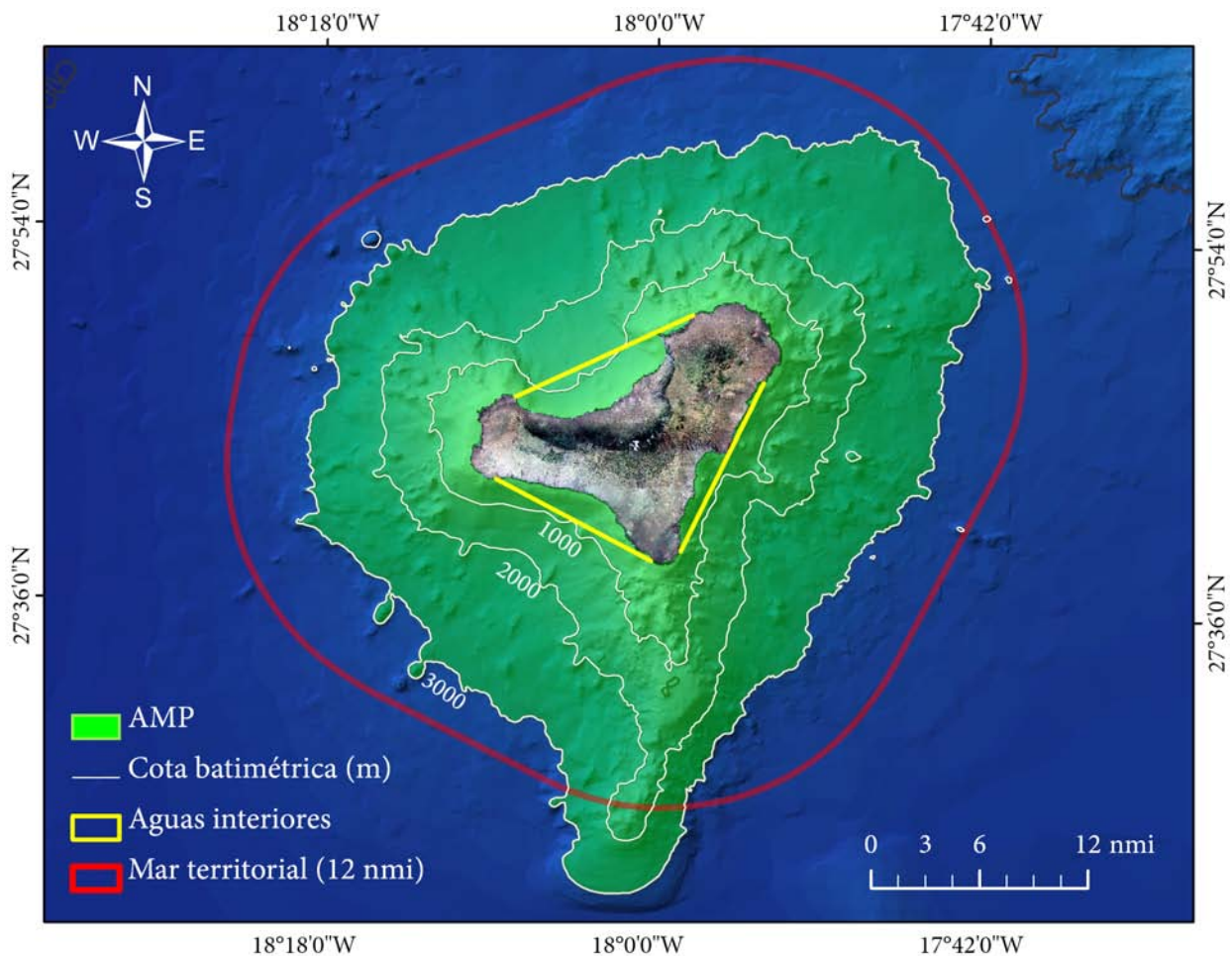
### 6.3.1 Diseño del AMP

El modelo espacial de la distribución de los zifios en El Hierro (Figura 6.2) representa el área de mayor densidad de avistamientos de zifios de Blainville y de Cuvier en el ámbito del AMP propuesta. El modelo predictivo es válido para aguas comprendidas desde la costa hasta la cota batimétrica de los 3000 m, ambas separadas por una distancia de unas 11 nmi.

La Figura 6.3 representa el área geográfica propuesta para su inclusión dentro del AMP, coincidiendo con el hábitat crítico para los zifios en El Hierro. La delimitación del AMP se ha establecido considerando la cota de los 3000 m de profundidad, que se corresponde con el límite exterior o falda del talud insular y la zona de distribución preferente de las poblaciones de zifios de Cuvier y de Blainville.



**Figura 6.2** Modelo predictivo de densidad avistamientos de zifios en El Hierro en función de la cota batimétrica, indicativo de las preferencias en la selección del hábitat de los animales. Se espera una mayor densidad de avistamientos entre los 500 y 1500 m de profundidad, sobre el talud insular.



**Figura 6.3** Delimitación del AMP propuesta para El Hierro, indicando las aguas interiores de competencia autonómica (línea amarilla) y las aguas del mar territorial (línea roja) hasta 12 nmi de la Isla (BOE nº 234 1977). El AMP se extiende desde la costa hasta la cota batimétrica de los 3000 m. El perímetro discurre en su mayor parte a una distancia entre 8 y 11 nmi de la costa. Se propone también una zona periférica de protección ante fuentes intensas de ruido antrópico, hasta 50 nmi de la costa de la Isla, no incluida en este mapa.

El área además incluye el hábitat de especies protegidas, como el delfín mular y la tortuga boba (Arranz *et al.* 2008). El AMP propuesta tiene una extensión de 1226,76 nmi<sup>2</sup> (millas náuticas cuadradas) y su equivalencia en hectáreas es de 220815,97. La superficie dentro de cada tipo de aguas jurisdiccionales españolas se detalla en la Tabla 6.1.

**Tabla 6.1** Superficie marina (nmi<sup>2</sup> y ha) del AMP propuesta.

	<b>nmi<sup>2</sup></b>	<b>ha</b>
Aguas interiores	59,16	10647,96
Mar territorial	1127,86	203014,13
Zona económica exclusiva	39,74	7153,88
Total	1226,76	220815,94

### 6.3.2 Evaluación de los criterios de integración

Dentro de los espacios naturales protegidos, las Áreas Marinas Protegidas (AMP) se designan para la protección de los ecosistemas, comunidades y elementos biológicos o geológicos del medio marino que, en razón de su rareza, fragilidad, importancia o singularidad, merecen una protección especial (BOE nº 299 2007). La propuesta para el establecimiento de un AMP en la isla de El Hierro se justifica por medio de los siguientes criterios de integración:

### 6.3.2.1 *Naturalidad*

El Hierro alberga el ecosistema marino menos humanizado del archipiélago canario y sus ambientes litorales se encuentran entre los más naturales del territorio nacional. La regulación de la extracción de los recursos marinos, liderada en gran parte por el propio sector pesquero de la Isla, ha permitido preservar el equilibrio y biodiversidad de su ecosistema marino (BOC nº 31 1996, nº 78 2007; BOE nº 30 1996). Los problemas de alteración de los ecosistemas litorales generados por la sobrepesca, que son comunes en otras islas del Archipiélago, como la degradación de las comunidades algales de los fondos rocosos por los erizos, no ocurren aquí (Clemente *et al.* 2009, 2010). Las poblaciones singulares de cetáceos y de aves marinas que residen o anidan en general un estado de conservación favorable, con escaso impacto antrópico. El Hierro, la isla más joven del Archipiélago, se encuentra todavía en fase de crecimiento y presenta episodios de vulcanismo activo como el registrado recientemente en la cordillera submarina que se extiende desde su vértice Sur.

### 6.3.2.2 *Singularidad*

La singularidad de El Hierro se debe a varios factores biológicos y geológicos

*i)* Constituye una de las áreas de cría y alimentación más importantes conocidas para los zifios de Blainville y de Cuvier a nivel mundial (Aguilar Soto *et al.* 2010, Reyes *et al.* 2011). Los zifios son especies emblemáticas en Canarias, dado que en el Archipiélago se han registrado

---

varias mortandades masivas relacionadas con maniobras navales (Simmonds y López-Jurado 1991, Martín *et al.* 2004, Fernández *et al.* 2005). A este respecto, Canarias es ya un referente internacional de mitigación espacial del impacto de los sonares navales, con una moratoria declarada a su uso a menos de 50 nmi del Archipiélago (BOE nº 304 2007).

*ii)* Posee las aguas más cálidas de Canarias y los ecosistemas con una mayor presencia de especies tropicales, constituyendo la principal puerta de entrada natural de especies termófilas.

*iii)* Registró una erupción submarina en 2011, que expulsó más de 145 millones de m<sup>3</sup> de lava en los seis meses en los que se mantuvo activa. Sus fondos presentan una geomorfología submarina que ofrece una gran variedad de hábitats y crea un efecto de ecotono, favoreciendo la coexistencia de especies de afinidades profundas y costeras, lo cual incrementa la singularidad de las comunidades bentónicas y pelágicas.

#### 6.3.2.3 Vulnerabilidad

La vulnerabilidad de la biodiversidad marina de El Hierro se debe a los siguientes aspectos:

*i)* Respecto a los zifios, estas especies han demostrado una alta sensibilidad al ruido antrópico. Los escasos datos poblacionales y de historia vital disponibles para estos cetáceos muestran que las poblaciones locales podrían ser vulnerables, debido a su pequeño tamaño y bajo

---

reclutamiento (Claridge 2006, McSweeney *et al.* 2007, Aparicio 2008, Aguilar Soto *et al.* 2010, Reyes *et al.* 2011). Las poblaciones residentes no suelen superar la centena de individuos y la tasa reproductiva media de los zifios de Blainville se estima en una cría cada tres años, lo que implica una renovación lenta de la población.

*ii)* Respecto a las comunidades marinas, El Hierro presenta una gran biodiversidad, pero con escasa biomasa. La elevada biodiversidad de El Hierro incluye numerosas especies protegidas de fauna marina, algunas tan vulnerables que se encuentran en peligro de extinción a nivel general, aunque conservan aún poblaciones saludables en la Isla. La riqueza específica es muy alta comparativamente, en función de las peculiares características geomorfológicas y oceanográficas. La escasez de biomasa responde a la oligotrofia de sus aguas, así como a la escasa superficie de la plataforma costera. Todo ello resulta en un ecosistema frágil, en el que el equilibrio ecológico se altera fácilmente. Este hecho ha quedado demostrado recientemente, por el gran impacto que produjo la erupción volcánica submarina de 2011 en el medio natural y social de la Isla.

#### *6.3.2.4 Resiliencia*

El ecosistema marino de El Hierro ha sido relativamente poco afectado por las actividades humanas y por ello presenta un gran potencial para la restauración. Se han realizado escasas alteraciones físicas del medio litoral y del medio marino, los puntos contaminantes son de poco volumen y están muy localizados, y existen ya infraestructuras para el manejo controlado de

---



residuos (Censo de vertidos del Gobierno de Canarias 2007, BOC nº 136 2008). Es destacable que una gran parte del perímetro costero de El Hierro está incluido en diversas figuras de protección regionales, nacionales e internacionales (Arranz *et al.* 2011b). Varios estudios demuestran que, a nivel general, los ecosistemas más intactos, estructurados y biodiversos tienen una mayor capacidad de recuperación frente perturbaciones (Worm *et al.* 2006). El Hierro posee un ecosistema marino bien estructurado, con presencia de grandes depredadores superiores, como tiburones y cetáceos, que evidencian la existencia de comunidades maduras y bien conservadas, en las que en ocasiones las especies presentan tallas medias superiores a las encontradas en otras islas del Archipiélago (Falcón *et al.* 1996). El elevado índice de naturalidad que presenta el ecosistema marino herreño le otorga una gran capacidad potencial de recuperación tras ser sometido a perturbaciones, como por ejemplo la erupción submarina que ha afectado recientemente a la Isla.

#### 6.3.2.5 Representatividad

El Hierro alberga tipos de hábitat y comunidades biológicas representativos del área marina canaria establecida en la Ley 41/2010 (BOE nº 317 2010), así como unidades geológicas representativas del vulcanismo reciente en islas oceánicas, como queda recogido en el anexo VIII de la Ley 42/2007, de 13 de diciembre, del Patrimonio Natural y la Biodiversidad (BOE nº 299 2007). Dentro de los hábitat representativos, en las costas y zonas sublitorales de El Hierro están

ampliamente representados dos tipos de hábitats protegidos en el Anexo I de la Directiva Europea Hábitats (DO L 206 1992): los campos de lava y excavaciones naturales, y las cuevas marinas sumergidas o semisumergidas. En cuanto a especies protegidas de fauna y flora marina silvestre, en aguas herreñas se han citado un total de 115 especies listadas en catálogos regionales, nacionales o internacionales de conservación (Arranz *et al.* 2011b). Están citadas en El Hierro 15 especies de cetáceos, todas ellas protegidas por la Directiva Hábitats. Tres de ellas presentan poblaciones estables a lo largo del año en aguas de la Isla: dos son especies pertenecientes a la familia Ziphiidae, el zifio de Cuvier y el de Blainville, clasificadas en la categoría de “protección especial” en el catálogo nacional de especies amenazadas, y la tercera es la única especie de delfínido catalogada en el Anexo II de la Directiva Hábitats, el delfín mular. A esto se suman cinco especies de tortugas, 14 de aves marinas, cinco de peces actinopterigios, 17 de invertebrados (dos crustáceos, seis moluscos, cinco equinodermos, tres cnidarios y un porífero) protegidas en listas regionales, nacionales e internacionales, y 63 especies de condriictios (tiburones, rayas y quimeras) en su mayoría incluidos en la Lista Roja de la IUCN (2011). La flora marina herreña está también representada en los catálogos de conservación de la naturaleza, con dos especies de fanerógamas y dos de algas protegidas.

#### 6.3.2.6 Importancia para especies amenazadas

El Hierro es una de las áreas más importantes conocidas para los zifios de Blainville y de Cuvier a nivel mundial (Aguilar Soto 2006, Aparicio 2008, Aguilar Soto *et al.* 2010, Reyes *et al.* 2011). La Isla es quizá el único lugar del mundo donde las especies de cetáceos más comúnmente observadas pertenecen a la Familia Ziphiidae. Junto a Bahamas y Hawaiï, es uno de los pocos lugares donde se han descubierto poblaciones residentes de estos cetáceos de buceo profundo (Aguilar Soto 2006, Claridge 2006, McSweeney *et al.* 2007). El talud ha sido identificado como un hábitat de gran importancia para la alimentación de estas especies en la Isla, porque alberga concentraciones de recursos tróficos a profundidades que favorecen el acceso de estos cetáceos a una variedad de presas en una pequeña escala espacial y temporal. Por otro lado, las aguas de El Hierro constituyen un hábitat crítico para el amenazado delfín mular, que presenta una población residente y reproductora (Tobeña *et al.* 2011). Son varias las especies de tortugas que encuentran alimento en el entorno marino de El Hierro, entre ellas la tortuga boba (*Caretta caretta*), la tortuga verde (*Chelonia mydas*) y la tortuga laúd (*Dermochelys coriacea*). El Hierro constituye una importante área de nidificación para varias especies de aves marinas protegidas, tal es el caso de la pardela chica (*Puffinus assimilis*), un endemismo macaronésico, el rabijunco etéreo (*Phaeton aethereus*), de origen tropical, siendo el único lugar de España en el que nidifica, o el charrán rosado (*Sterna dougallii*) que presenta poblaciones en regresión a nivel europeo y cuenta sólo con dos lugares de nidificación en territorio español. Las aguas de la Isla constituyen el hábitat de

cinco especies de peces osteíctios catalogadas bajo diferentes estatus de conservación: tal es el caso del tamboril espinoso (*Chilomycterus reticulatus*), la brota pintada (*Gaidropsarus guttatus*), el murión atigrado (*Gymnothorax bacalladoi*), el caballito de mar (*Hippocampus hippocampus*) y el romero capitán (*Labrus bergylta*). Los fondos herreños además constituyen el hábitat crítico para la amenazada langosta herreña (*Panulirus echinatus*), siendo el único lugar de Europa donde se encuentran poblaciones de cierta entidad.

#### 6.3.2.7 Conectividad

Se ha constatado que los zifios de Blainville y de Cuvier en El Hierro presentan poblaciones residentes y formadas por un pequeño número de individuos (Aparicio 2008, Aguilar Soto *et al.* 2010, Reyes *et al.* 2011). Se han descrito avistamientos de ambas especies en todas las islas del Archipiélago (Capítulo 1) y un estudio realizado recientemente en La Palma sugiere que podrían existir poblaciones de zifios similares a las encontradas en El Hierro (datos ULL no publicados). Se desconoce si los animales observados en las distintas Islas forman parte de una metapoblación a nivel archipelágico y, por tanto, existe un flujo genético entre ellas, o bien se trata de poblaciones aisladas con un menor grado de conectividad. Considerando la estructura social tipo harén poligínico y las luchas intraespecíficas de los machos por el acceso a las hembras, típicas de estas especies (Claridge 2006, Aparicio 2008, Reyes *et al.* 2011), es posible que exista un flujo genético entre distintas Islas, propiciado por la migración de individuos entre

---

grupos sociales (Reyes *et al.* 2011). Esta conectividad sí se ha constatado en el delfín mular, registrándose movimientos de los individuos entre islas vecinas (Tobeña *et al.* 2011).

Para otras especies de cetáceos El Hierro representa una escala en sus largas migraciones, tal es el caso del rorcual tropical (*Balaenoptera brydei*) o la yubarta (*Megaptera novaenglicae*); esta última se ha avistado en varias ocasiones en aguas de la Isla acompañada de cría (P. Arranz *obs. pers.*). El área marina propuesta incluye zonas de nidificación y tránsito de numerosas especies de aves marinas, incluidas en diferentes categorías de protección, y es zona de paso de cinco de las ocho especies de tortugas marinas que se conocen. El Hierro presenta las aguas más cálidas de Canarias y por ello es el punto de entrada de especies de afinidad tropical, que luego pueden llegar a expandirse al resto del Archipiélago, favorecidas por el progresivo calentamiento de las aguas (Brito *et al.* 2005).

#### 6.3.2.8 Productividad

El Hierro se enclava en una región oceánica, alejada de los procesos de afloramiento costeros saharianos. Por lo tanto, las aguas son pobres en nutrientes (oligotróficas) y poco productivas (Braun y Molina 1984, Barton *et al.* 1998). No obstante, debido a que el edificio insular se alza 1501 m sobre el mar desde el fondo marino, situado a 4000 m de profundidad (Gee *et al.* 2001b), y ofrece un frente de choque a los vientos dominantes (Alisios) y a la Corriente de Canarias, da lugar a un fenómeno conocido como “efecto masa de isla” (Doty y Oguri 1956). Este

fenómeno se asocia a una serie de procesos de mesoescala que pueden dar lugar a incrementos locales de la productividad, poco estudiados en El Hierro, pero posiblemente importantes, al igual que ocurre en otras islas del Archipiélago (Aristegui *et al.* 1999, Hernández-León 1991).

Por otra parte, es bien conocido que el talud de las islas oceánicas es determinante en la mezcla vertical y horizontal de las comunidades meso y bentopelágicas (Reid *et al.* 1991, Mauchline y Gordon 1991, Gordon *et al.* 1995) y a menudo genera zonas de enriquecimiento biológico en aguas profundas (Herring 2002). La acumulación de recursos cerca del talud en El Hierro es probablemente determinante de la existencia de poblaciones estables de zifios en una zona con aguas superficiales típicamente oligotróficas.

#### 6.3.2.9 *Valor científico*

La importancia científica de El Hierro se debe principalmente a los siguientes tres aspectos:

*i)* Presenta un gran valor para el estudio de los zifios debido a la cercanía a la costa de las poblaciones, localizadas además en aguas encalmadas. Ello ha permitido realizar estudios pioneros que han contribuido a aportar datos sobre la biología, ecología, distribución, estructura social y dinámica poblacional del zifio de Blainville y del zifio de Cuvier, resultando en un reconocimiento internacional de las investigaciones de cetáceos en El Hierro.

ii) La existencia de una serie histórica de datos que reúne más de 20 años de registros sobre las comunidades marinas costeras, así como el escaso impacto antrópico existente en la Isla, permiten generar múltiples estudios sobre la dinámica de comunidades en buen estado de conservación. Este escenario natural posibilita la evaluación de los cambios que se producen en el medio marino debidos a fenómenos locales, como el vulcanismo activo, o globales, como el cambio climático, aislándolos de efectos producidos por otros factores antrópicos, como la pesca o contaminación, que generan un impacto leve en la Isla.

iii) La erupción submarina registrada en El Hierro ha convertido la Isla en un laboratorio natural donde realizar estudios relacionados con la acidificación, la eutrofización del océano o los procesos de colonización y sucesión de las comunidades marinas.

#### *6.3.2.10 Grado de aceptación social*

La población de El Hierro es pequeña y por tanto existe un gran potencial para realizar un establecimiento consensuado de la figura de protección. La sociedad herreña conoce y defiende los valores naturales de la Isla, tanto en el medio terrestre como marino. También es consciente de que el turismo es uno de los motores económicos y que en gran medida es atraído por la buena conservación del mar. La propuesta cuenta con la aprobación de las administraciones locales y regionales, así como de las instituciones de carácter científico de la Comunidad Autónoma y de los principales sectores de usuarios implicados.

### 6.3.2.11 Grado de amenaza

Se desconoce la abundancia de las distintas especies de zifios a nivel global y ello limita la evaluación de su estado de conservación. Sin embargo, se han identificado actividades de origen antrópico que afectan de forma negativa a estos animales y que podrían constituir una seria amenaza para sus poblaciones. Canarias constituye una de las áreas con mayor número de varamientos masivos de zifios coincidentes con maniobras navales a nivel mundial.

Entre 1985 y 2004 se registraron un total de seis varamientos masivos en las Islas occidentales, donde se solían realizar estas maniobras hasta la entrada en vigor de la moratoria al uso de sonares navales (BOE nº 304 2007). En ellos se vieron involucrados un mínimo de 56 individuos pertenecientes a las especies de zifio de Cuvier, zifio de Blainville, zifio de Gervais (*Mesoplodon europaeus*) y zifio calderón boreal (*Hyperoodon ampullatus*) (Simmonds y López-Jurado 1991, Martín *et al.* 2004, Fernández *et al.* 2005, revisión en D'Amico *et al.* 2009).

En las islas de Tenerife y La Palma, situadas a unas 60 nmi al Noreste y Noroeste de El Hierro, respectivamente, se han registrado en los últimos veinte años al menos 21 varamientos de zifios con signos de mortalidad por causas antrópicas (Carrillo y Tejedor 2004). Las posibles causas de estos varamientos fueron: colisiones con embarcaciones, agresiones humanas, ingestión de plásticos y maniobras militares en las que se utilizaron cargas explosivas.

---



No existen registros de varamientos de zifios en El Hierro con signos de impacto antrópico, pero ello no implica que no se produzcan (Faerber y Baird 2010). De hecho, a pesar de que en la Isla existen poblaciones residentes de zifios muy cerca de la costa, en los registros históricos sólo consta el varamiento de tres individuos y dos de ellos corresponden a zifios de Gervais (*Mesoplodon europaeus*), especie que no ha sido avistada nunca en aguas herreñas. Ello sugiere que, incluso en los casos de muerte natural, los cuerpos de los zifios son arrastrados mar adentro o consumidos rápidamente por carroñeros.

Las Tablas 6.2 y 6.3 muestran el nivel de impacto y el rango de influencia de los distintos factores de amenaza considerados en este estudio. Los coeficientes de absorción del sonido utilizados para estimar el rango de influencia de los sonares navales, “pinger” y ecosondas fueron:  $\alpha_{3,5}=1$ ,  $\alpha_{11}=1$ ,  $\alpha_{50}= 13$  dB/km. El mapa de riesgo resultante de la combinación de los factores que en la actualidad constituyen o podrían llegar a constituir una amenaza para los zifios en la Isla se muestra en la Figura 6.4. Las amenazas potenciales de tipo acústico, como los sonares, las prospecciones sísmicas y las explosiones submarinas han sido consideradas en el establecimiento de una zona periférica de protección del AMP. Las de tipo no acústico, como las interacciones con la pesca, los residuos plásticos y químicos y la observación comercial de cetáceos se han considerado aplicando medidas de gestión específicas que se describen en la siguiente sección.

**Tabla 6.2** Factores de amenaza de tipo acústico actuales (A) y potenciales (P) sobre los zifios en El Hierro. La intensidad representa el nivel relativo de amenaza en una escala de 1 a 10 (Figura 6.1). El nivel de emisión (SL) y frecuencia corresponden a valores útiles registrados en la literatura para dispositivos utilizados en Canarias o similares. El nivel umbral corresponde al nivel sonoro para el que han sido observados cambios en el comportamiento de los zifios. El efecto corresponde al rango de influencia, en millas náuticas, para la fuente de sonido, estimado en base a los tres parámetros anteriores, según se describe en el texto. Los factores para los que no existe una referencia en la literatura del umbral de reacción de los zifios aparecen como ne.

Amenaza		Ocurrencia	Intensidad	Frecuencia (kHz)	SL (dB <sub>rms</sub> re 1 $\mu$ Pa a 1 m)	Umbral (dB <sub>rms</sub> re 1 $\mu$ Pa)	Efecto (nmi)
A	Barco pesquero	Baja	0 - 3 <sup>1</sup>	0,3 - 5 <sup>2-4*</sup>	145-180 <sup>2,4</sup>	136 <sup>1</sup>	0,08
	Buque	Baja	0 - 3 <sup>1</sup>	0,005 - 0,5 <sup>4*</sup>	198	136 <sup>1</sup>	0,6
	Ecosonda	Baja	1 <sup>5,6</sup>	50 <sup>‡</sup> [3 - 200] <sup>4</sup>	200 <sup>‡</sup> [150-220] <sup>4,5</sup>	~130 <sup>5+</sup>	0,48
	“Pinger”	Baja	5 <sup>7</sup>	11 [10 - 12] <sup>7</sup>	135 <sup>7</sup>	~130 <sup>5#</sup>	0
P	Sísmica	-	4 - 10 <sup>8,9?</sup>	0,005 - 0,3 <sup>10</sup>	256 <sup>10</sup>	ne	-
	Sonar	-	4 - 10 <sup>11,12</sup>	3,5 <sup>†</sup> [1,5-8] <sup>13,14</sup>	235 <sup>†</sup> [223->235] <sup>13,14</sup>	138 <sup>11</sup>	18
	Explosión	-	4 - 10 <sup>8</sup>	0,01 - 1 <sup>4</sup>	>269 <sup>4</sup>	ne	-

Referencias: 1:Aguilar Soto *et al.* 2006, 2:Barlet y Wilson 2002, 3:Erbe 2002, 4:Hildebrand 2009, 5:Lurton y DeRuiter 2011, 6:Vires 2011, 7:Carretta *et al.* 2008, 8:Southall *et al.* 2007, 9:Gentry 2002, 10:Greene y Moore 1995, 11:Tyack *et al.* 2011, 12:Fernández *et al.* 2005, 13:Zimmer *et al.* 2003, 14: D’Spain *et al.* 2006. Notas: \*Rango de frecuencias en el que se concentra la mayor parte de energía del ruido. ‡Frecuencia e intensidad útiles de las ecosondas utilizadas para la pesca en El Hierro, entre paréntesis rango general para estos dispositivos. +Valor elegido por Lurton y DeRuiter en base a las respuestas de los zifios a otras fuentes de sonidos de media frecuencia. #Adaptado de Lurton y DeRuiter (2011) por tratarse de sonidos pulsados de media frecuencia. ? La relación causa-efecto de la sísmica no ha sido comprobada, se han producido varamientos masivos de zifios coincidentes en el espacio y el tiempo con la realización de prospecciones sísmicas. †Frecuencia y nivel de emisión de los sonares utilizados en las maniobras relacionadas con los varamientos masivos de zifios en Bahamas, Grecia y Canarias.

**Tabla 6.3** Factores de amenaza no acústica de origen antrópico actual (A) y potencial (P) sobre los zifios en El Hierro. La intensidad representa el nivel relativo de amenaza en una escala de 1 a 10 (Figura 6.1). El efecto es el rango de influencia del factor, en millas náuticas.

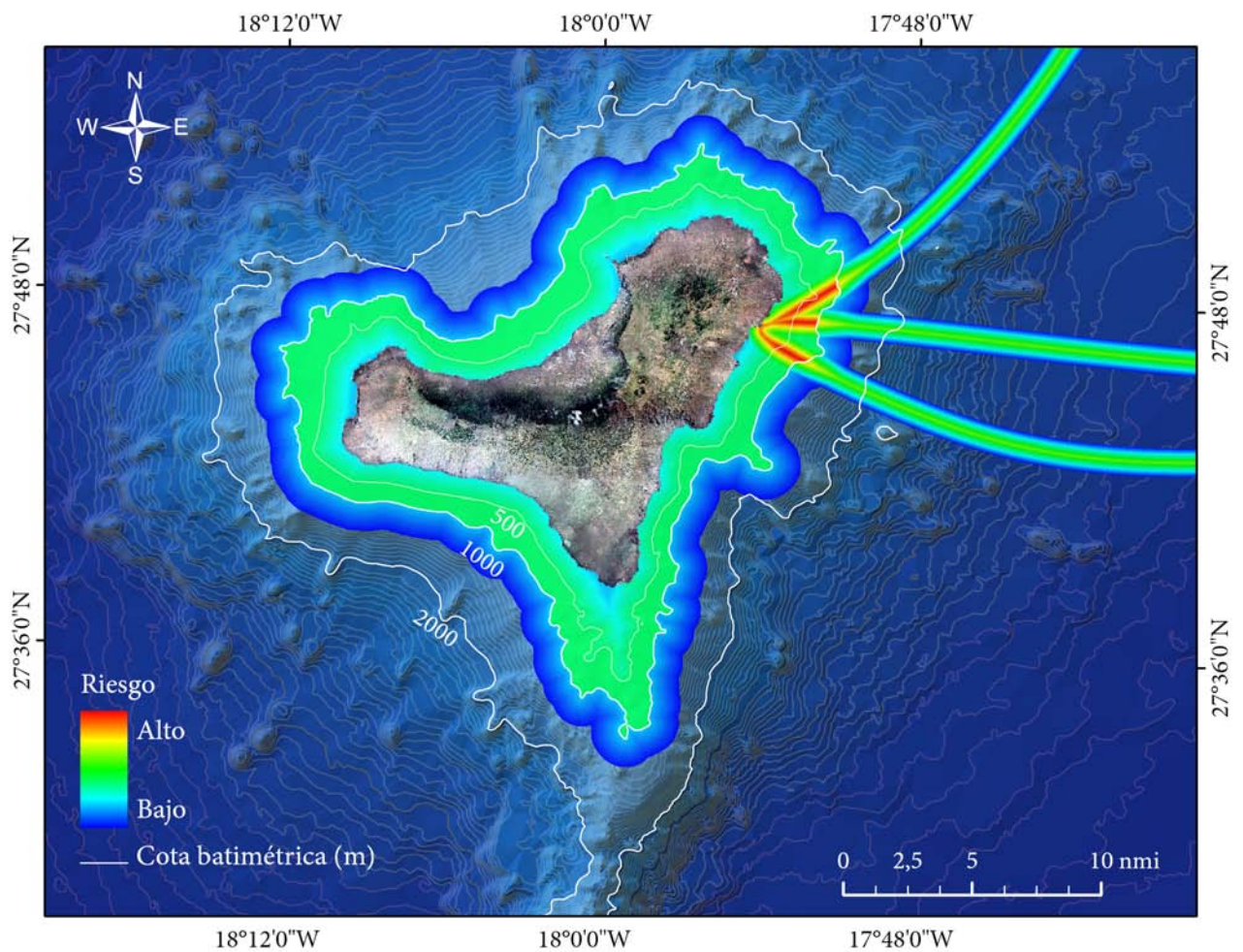
Amenaza		Ocurrencia	Intensidad	Efecto (nmi)
A	Colisiones	Baja	$10^{1-4}$	0,5*
P	Interacciones con la pesca	Baja	$8^{5-10}$	-
	Residuos sólidos	Baja	$1^{1,2,11,12}$	-
	Residuos químicos	Baja	$1^{13,14}$	-
	Observación comercial de cetáceos	-	$3 - 6^{3,15}$	-

Referencia: 1:Carrillo y Tejedor 2004, 2:Carrillo y Taverna 2010, 3:Aguilar Soto *et al.* 2001, 4:Laist *et al.* 2001, 5:BOC nº 78 2007, 6: Mora-Pinto *et al.* 1995, 7:Nortarbartolo di Sciara 1990, 8:Mignucci *et al.* 1999, 9:Forney y Kobayashi 2007, 10:Carretta *et al.* 2008, 11:Secchi y Zarzur 1999, 12:MacLeod *et al.* 2003, 13:Gobierno de Canarias 2007, 14:Kahn 2000, 15:Richardson *et al.* 1995. Nota: \*Posible desvío de un buque de su ruta habitual.

### 6.3.3 Estatus de protección

Las poblaciones de zifios residentes en las aguas de El Hierro, y el singular entorno que las alberga, forman parte de un ecosistema particular y frágil, en el que el equilibrio ecológico se puede alterar fácilmente. La diversidad biológica de las aguas de la Isla y los recursos naturales, culturales y científicos que ésta representa merecen la consideración de espacio natural protegido, según se define en la Ley Orgánica 42/2007, de 13 de diciembre, del Patrimonio Natural y la Biodiversidad (BOE nº 299 2007). En este contexto, los resultados del presente estudio

demuestran que las aguas de El Hierro cumplen con los criterios necesarios para su designación como AMP.



**Figura 6.4** Mapa de riesgo ambiental combinado, aunando ocurrencia, intensidad y rango de influencia de distintas actividades humanas que se realizan en El Hierro en la actualidad y que pueden afectar a los zifios. No se han incluido las amenazas potenciales, como los sonares o la sísmica.

#### **6.3.4 Medidas de gestión**

Según la Ley Orgánica 42/2007, es necesario desarrollar planes o instrumentos de gestión del AMP que establezcan, al menos, las medidas de conservación necesarias y las limitaciones de explotación de los recursos naturales que procedan (BOE nº 299 2007). La Tabla 6.4 recoge una serie de medidas mínimas a incluir en el plan de gestión del AMP, para garantizar el cumplimiento de los objetivos de conservación propuestos.

#### **6.3.5 Mitigación de la contaminación acústica**

La contaminación acústica ha sido identificada como un factor de impacto importante sobre los zifios. Se ha establecido una relación entre el uso de sonares militares y la ocurrencia de varamientos masivos de estas especies (D'Amico *et al.* 2009). Así mismo, varios varamientos de zifios coincidentes con prospecciones sísmicas de investigación geológica (en Galápagos, Aleutianas y California) sugieren que los zifios podrían ser también vulnerables ante el ruido de alta intensidad de los cañones de aire comprimido (Gentry 2002, Malakoff 2002, Palacios *et al.* 2005). Por último, los zifios parecen ser más sensibles que otras especies de cetáceos a los “pinger” (Carretta *et al.* 2008) y existen datos que indican una posible afección del ruido de grandes buques a la actividad de alimentación de los zifios (Aguilar Soto *et al.* 2006).

Debido a todo ésto, es necesario establecer medidas de control de las fuentes de contaminación acústica de alta intensidad, como las prospecciones sísmicas, los sonares o las explosiones submarinas, que aunque se dan de forma muy ocasional o nula actualmente en El Hierro, podrían constituir una seria amenaza para las poblaciones de zifios en la Isla de producirse sin una regulación apropiada. Este tipo de contaminación acústica llevó al Ministerio de Defensa a dictar una moratoria al uso de sonares a 50 nmi de las Islas Canarias (BOE nº 304 2007). En base a estos argumentos, se propone una zona periférica de protección para el AMP frente este tipo de actividades, ajustada a la delimitación de la moratoria, según se contempla en la Ley Orgánica 42/2007 (BOE nº 299 2007) relativo a las “Zonas Periféricas de Protección”.

**Tabla 6.4** Propuesta de medidas de gestión en función de los objetivos de conservación del AMP.

Medida propuesta	Objetivo de conservación
-Delimitación AMP hasta la cota de 3000 m	-Protección del hábitat de los zifios y otros cetáceos -Inclusión en el AMP del patrimonio geológico -Protección de la biodiversidad bentónica y pelágica
-Declaración de una zona periférica de protección hasta 50 nmi para regular el uso de fuentes intensas de sonido	-Prevención de impactos a los zifios tales como mortandades masivas
-Reducción de la velocidad del tráfico de buques al entrar al talud	-Reducción de la probabilidad de colisión en el área de mayor presencia en superficie de zifios
-Regulación del uso de pinger y ecosondas	-Mantener la calidad acústica del hábitat y eliminar posibles afecciones a los zifios

Además de para estas fuentes intensas de sonido, se proponen medidas de mitigación del ruido submarino producido por fuentes de menor intensidad, que afectan en la actualidad o han afectado recientemente, al ámbito marino de El Hierro, como son las ecosondas comerciales para la navegación costera y los sistemas acústicos tipo “pinger” de disuasión de cetáceos. Ambos tipos de dispositivos emiten a frecuencias que coinciden con las vocalizaciones de los zifios, por lo que es predecible que modifiquen el entorno acústico de los animales. Para reducir esta interferencia se propone un programa educativo de incentivado de la limitación voluntaria del uso de las ecosondas, ajustando su intensidad a la mínima requerida en cada caso. En cuanto a los “pinger”, su uso está muy limitado en El Hierro pero es importante controlarlo y evitarlo en lo posible. Un paso importante para ello es regularizar su uso, para que sea dependiente de la obtención de un permiso específico, así como mantener una base de datos de usuarios y de posibles pérdidas de los instrumentos.

#### **6.3.6 Mitigación de colisiones**

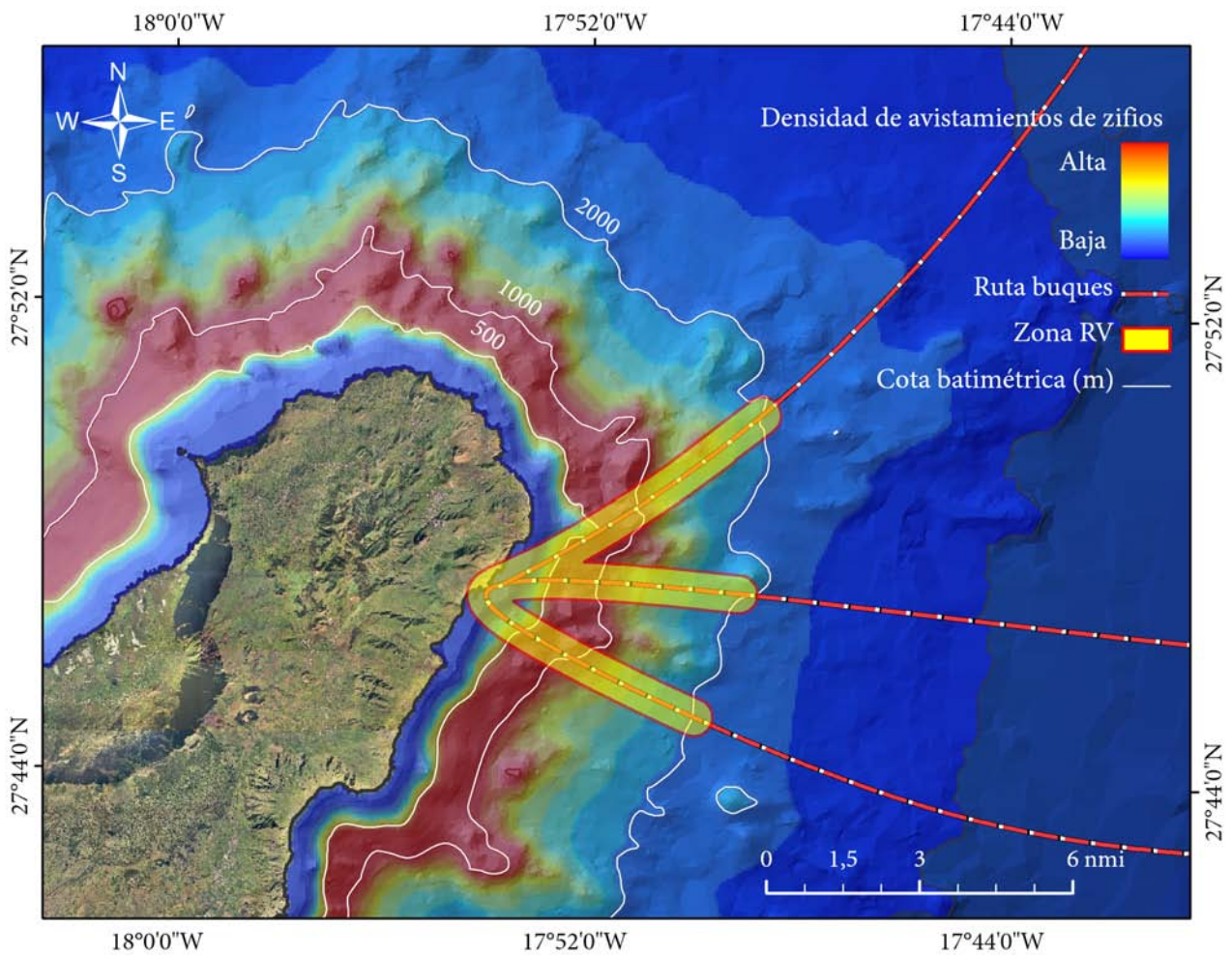
Otro factor de amenaza para los zifios son las colisiones con embarcaciones. Aunque se pueden dar colisiones con barcos de cualquier tamaño, las embarcaciones de pequeña eslora mantienen una mayor vigilancia ante obstáculos en el mar, dado que una colisión puede producir daños en el barco, mientras que una colisión con un zifio pasaría desapercibida para un buque de gran eslora. La probabilidad de colisión se incrementa con la velocidad y aumenta

significativamente a partir de 10 nudos (Laist *et al.* 2001). Por ello, se propone el ajuste de la velocidad de los grandes buques a un máximo de 10 nudos dentro de la zona de mayor densidad de zifios, entre los 2000 m de profundidad y la costa (Figura 6.5). Ésto implica reducir la velocidad durante cinco millas náuticas, lo que para un buque navegando normalmente a 20 nudos supone un incremento temporal alrededor de 15 min. Los ferries de transporte de mercancías y pasajeros que llegan a El Hierro tardan entre 2,5 y 4 h en los trayectos a Tenerife y a La Palma, incluyendo la carga y descarga, por lo que un incremento de 15 min supone entre un 6 y un 9 % del tiempo total del transporte.

### **6.3.7 Conservación de especies protegidas y del ecosistema marino**

Los delfines mulares se distribuyen en aguas costeras de la Isla (Arranz *et al.* 2008, Tobeña *et al.* 2011), donde a menudo tienen interacciones con la pesca. Una gestión adecuada de los recursos pesqueros, que garantice su sostenibilidad, reduciría también las interacciones entre los delfines y los pescadores. Por ello, se propone la designación de dos zonas de protección de la pesca en las puntas noreste y suroeste de la Isla, que complementen a la actual Reserva Marina de interés pesquero (BOE nº 30 1996, BOC nº 31 1996). Esta medida de gestión contribuiría, además, a alcanzar un estado de conservación favorable de las comunidades marinas bentónicas y pelágicas, así como de las especies protegidas presentes.





**Figura 6.5** Propuesta de zona de ajuste de la velocidad de grandes buques a 10 nudos (Zona RV), para reducir el riesgo de colisión con zifios y otros cetáceos o tortugas marinas en el AMP de El Hierro.

Las zonas de pesca controlada o libres de actividad pesquera permiten a los individuos de especies explotadas de peces e invertebrados alcanzar tallas grandes, incrementando su capacidad reproductiva. Tales zonas funcionan como centros reproductores, a partir de los cuales las larvas se dispersan y repueblan áreas circundantes, y también generan procesos migratorios de juveniles y adultos (“spillover”) por sobresaturación.

Así mismo, se propone el refuerzo de la normativa aplicable en relación al uso de las artes de palangre de deriva (BOE nº 183 2006 y BOC nº 4 2005), para que se limite a más de 12 millas de la costa. Esta medida reduciría las interacciones con las poblaciones de zifios residentes, favorecería la conservación de la tortuga boba, que sufre pescas accidentales y enredos con las líneas y anzuelos, y permitiría la recuperación de los janequines (*Isurus oxyrinchus* e *I. paucus*) (A. Brito *com. pers.*), que ejercen un importante papel regulador del ecosistema como depredadores de alto nivel. Finalmente, en previsión al desarrollo de actividades de observación comercial de cetáceos en El Hierro, se propone intensificar la regulación actual de la actividad (BOC nº 133 2000), desarrollando medidas estrictas para el acercamiento a los animales, de modo que la actividad se produzca de modo sostenible y se mitiguen posibles afecciones en los cetáceos.

Estas medidas se proponen sin perjuicio de la posible regulación de otras actividades en el plan de gestión del AMP que, sin estar recogidas aquí, pudieran disminuir el grado de naturalidad o calidad ambiental del medio marino herreño, o supongan una amenaza para los cetáceos, la biodiversidad o el patrimonio geológico.

### **6.3.8 Programa de seguimiento y vigilancia**

Por último, se insta a la elaboración de un programa de seguimiento y vigilancia del área con las siguientes líneas prioritarias: *i)* Evaluación y seguimiento de la tendencia poblacional de las especies de cetáceos presentes, con especial atención al zifio de Cuvier y de Blainville, y al delfín mular; *ii)* Monitorización del estado de calidad ambiental del área mediante la realización de muestreos antes y después de la creación del AMP de los niveles de contaminación acústica, química y de residuos sólidos de las aguas; *iii)* Seguimiento de la variación de los patrones de uso humano del área en el tiempo y el espacio, anticipando posibles amenazas para las especies; *iv)* Valoración del estado de las comunidades bentónicas en el litoral de la Isla, así como de las poblaciones de especies de peces e invertebrados marinos protegidas; *v)* Implementación de actividades de divulgación y sensibilización ambiental para la población, fomentando el uso responsable del área y la preservación y mejora de su estado actual de conservación.

---

## CONCLUSIONES

La presente tesis representa un estudio novedoso y multidisciplinar, que aporta avances significativos en el conocimiento de la ecología trófica de los zifios y de cómo ésta influencia su selección de hábitat y distribución. El estudio permite relacionar el comportamiento de alimentación del zifio de Blainville (*Mesoplodon densirostris*) con el entorno acústico que le rodea, según lo percibe a través de su propio sistema de sonar, para interpretar las decisiones tróficas de estos depredadores y entender su aparente preferencia por las zonas de talud. El estudio aporta nuevos métodos acústicos y visuales para el estudio de la distribución costera de los zifios de Blainville y de Cuvier (*Ziphius cavirostris*). Los resultados se integran para constituir la base científica de una propuesta de Área Marina Protegida para la conservación de las poblaciones residentes de ambas especies en El Hierro (Islas Canarias).

Las principales conclusiones obtenidas en esta tesis son las siguientes:

I. Los zifios de Blainville realizan descensos en silencio hasta alcanzar los ~200 m de profundidad, donde empiezan a ecolocalizar y encuentran alimento tan solo 2 min después de comenzar la búsqueda. Esta alta eficiencia indica que estos animales se alimentan de recursos abundantes distribuidos en estratos horizontales estables. Los zifios aprovechan dos agregaciones de biomasa existentes en el océano profundo: la capa de reflexión profunda (DSL) y la capa bentopelágica (BBL). Los ecos procedentes de organismos en la columna de agua y del fondo marino constituyen indicadores bióticos y abióticos para la localización de sus presas.

---

II. Los zifios de Blainville se alimentan de forma rutinaria cerca del fondo marino de El Hierro descendiendo, en la mayor parte de las inmersiones de alimentación, siguiendo la pendiente del talud. Estos cetáceos se alimentan tanto de organismos bentopelágicos, en un amplio rango de profundidades (300-1300 m), como en la DSL, principalmente en los niveles medios e inferiores de la misma, coincidiendo con la zona de concentración mínima de oxígeno, entre los 600 y 800 m de profundidad. Las decisiones tróficas de estos depredadores son influenciadas por las presas que encuentran durante los buceos, dictando si los zifios permanecerán en la DSL o descenderán a profundidades mayores, para alimentarse de organismos bentopelágicos.

III. Los zifios de Blainville adaptan solo parcialmente su comportamiento de alimentación a la migración circadiana de los organismos mesopelágicos. Durante la noche, empiezan a ecolocalizar a menor profundidad, presumiblemente en respuesta al desplazamiento de presas hacia aguas más someras. Sin embargo, a pesar de la migración hacia aguas epipelágicas de parte de la DSL durante la noche, estos cetáceos siempre se alimentan por debajo de los 200 m de profundidad y la captura de presas se realiza a profundidades medias similares tanto de día como de noche. Es decir, existe un desacople entre los máximos de biomasa en la columna de agua y la actividad trófica de los zifios. Este desacople es evidente en aguas epipelágicas y en profundidad. Los zifios concentran el esfuerzo de búsqueda y captura de presas a profundidades mayores que las del máximo de biomasa en la columna de agua (~550 m). En consecuencia invierten el 50 % del tiempo de las inmersiones en transporte entre la superficie y las capas de alimentación.

IV. La gran inversión temporal que implica el acceso a recursos más profundos podría ser rentable para los zifios si estos recursos ofrecieran una ganancia neta de energía superior a la de recursos más someros. Es posible que los organismos bentopelágicos y las especies que habitan en la zona del mínimo de oxígeno posean una menor capacidad de evitar depredadores, que los organismos pelágicos o de aguas más someras, por lo general de natación más activa. Es posible

---

que éstos últimos requieran de un mayor esfuerzo de captura de modo que, a pesar de contener más calorías por unidad de masa corporal, sean presas que ofrecen una menor ganancia de energía neta a los zifios.

V. Los zifios de Blainville se han especializado en explotar un nicho profundo, que les ofrece recursos estables y fiables que les sustentan dedicando tan solo cuatro horas de caza al día. Los zifios presentan un aparato bucal que no les permite ingerir presas de gran tamaño y el contenido calórico por unidad de masa corporal de los organismos tiende a disminuir con la profundidad. En conjunto, es probable que las presas posean un contenido energético medio o bajo, lo cual explica que los zifios necesiten capturar un gran número de presas por inmersión. Para ello es necesario extender la duración de los buceos, que probablemente desafían el límite de buceo aeróbico de estos cetáceos de mediano tamaño. Esto explica que inviertan tan solo un tercio de su tiempo en buceos de alimentación y más del 60 % del tiempo en largos periodos de recuperación entre los mismos.

VI. De forma sorprendente, fuera de los buceos de alimentación los zifios de Blainville permanecen en silencio, a pesar de que son animales que viven en grupos cohesivos que tienden a emerger de forma coordinada. En este estudio se identifican vocalizaciones producidas por los zifios de Blainville con una aparente función de comunicación, limitadas a unos pocos sonidos producidos a profundidad, asociados a la fase vocal de los buceos de alimentación. Estos sonidos incluyen silbidos, producidos a la mayor profundidad registrada en un mamífero, 900 m, y “rasps”, series rápidas de chasquidos de frecuencia modulada que pueden ser confundidos con los zumbidos e introducir errores en la cuantificación de la actividad trófica. Se diferencian porque: *i.* están constituidos por distintos tipos de chasquidos, *ii.* el contexto de emisión es diferente y *iii.* los “rasp” no se asocian a los típicos movimientos que realizan los zifios durante la captura de presas mediadas por zumbidos. Estos *rasps* tienden a ser emitidos de forma pareada por distintos animales en el grupo, coincidiendo principalmente con el momento en que los zifios se dispersan

---

---

para alimentarse, y por ello se considera que juegan un papel en la comunicación entre individuos dentro del grupo social. Sin embargo, el nivel de emisión de estos “*rasps*” es similar al de los chasquidos emitidos durante la ecolocalización, que pueden ser detectados a varios kilómetros, y por lo tanto también podrían tener una función de comunicación entre grupos.

VII. Los zifios son vocalmente activos solamente un 18 % de su tiempo, y pasan en superficie alrededor del 8 % del tiempo. Este comportamiento reduce la tasa de detección visual y acústica de estas especies, dificultando el estudio de su distribución con métodos tradicionales. Frente a la necesidad de desarrollar métodos que permitan estudiar la distribución de estas especies de forma eficaz, esta tesis ofrece dos nuevos avances metodológicos desarrollados con dicho propósito. Ambos métodos se basan en muestreos desde punto fijo, tanto visuales como acústicos, que permiten incrementar el tiempo de cobertura en un área discreta, favoreciendo así la detección de los zifios.

VIII. Las tasas de detección medias en El Hierro fueron de 1,5 avistamientos/h y 163 detecciones/h. Estas tasas de detección son mucho mayores que las obtenidas normalmente en transectos lineales convencionales de zifios, confirmando que El Hierro es una zona importante de concentración de estas especies y la efectividad de los métodos desarrollados. El método visual incorpora un desarrollo analítico novedoso de las observaciones desde tierra, para poder evaluar de forma simultánea la influencia del hábitat, sobre la distribución de los animales, así como la función de detección de los avistamientos en función de la distancia al observador. Combinado con un modelo de la tasa de emersión de los animales y de cómo ésta varía en función de la profundidad, este nuevo método permite realizar inferencias acerca de la distribución costera de las especies. Aquí, la aplicación de este método ofrece un modelo predictivo de la distribución de los avistamientos de zifios en superficie en función de la profundidad, indicativo de la selección del hábitat de las especies.

---

IX. Los resultados del modelo predictivo visual indican que los zifios, en El Hierro, emergen preferentemente en torno a las cotas batimétricas de 500 y 1200 m, sobre el talud insular. Esto coincide con la profundidad mínima y máxima del fondo marino registrada en los buceos de alimentación de los zifios de Blainville (400-1400m). Estos resultados han sido validados mediante técnicas de detección acústica pasiva, que también indican una mayor tasa de detección de zifios sobre el talud respecto a la llanura abisal. Es importante destacar que ambos métodos indican la presencia de zifios también en aguas oceánicas más allá del talud. Estos podrían pertenecer a ecotipos oceánicos, o individuos transeúntes, de las dos especies que mantienen poblaciones residentes costeras en El Hierro, o bien a otras especies de zifios con distribución en aguas más profundas. Esto último se basa en que uno de los dos varamientos registrados en la Isla corresponde a dos ejemplares de *Mesoplodon europaeus*, especie que nunca ha sido observada cerca de la costa herreña.

X. La preferencia por el talud de los zifios de Blainville se explica porque esta especie se alimenta de una mezcla de presas mesopelágicas y bentopelágicas, incluso en una misma inmersión. El talud favorece el solapamiento de ambos biotopos, lo que ofrece la oportunidad a los zifios de acceder a una amplia variedad de recursos tróficos en una escala espacial y temporal pequeña. No existen datos relativos al comportamiento de alimentación de los zifios de Cuvier en Canarias, pero se sabe que esta especie se alimenta también en profundidad y tanto cerca del fondo marino como en la columna de agua, lo que contribuye a explicar su distribución en el Hierro. La identificación aquí de las zonas de distribución preferente de los zifios en El Hierro ha permitido elaborar una propuesta para declarar las aguas de la Isla como AMP. La propuesta incluye medidas de mitigación espacial dirigidas a reducir el impacto de actividades antrópicas en las poblaciones de zifios de Blainville y de Cuvier residentes en la Isla.



---

XI. Este estudio demuestra que el talud es un hábitat de gran importancia para los zifios de Cuvier y de Blainville y contribuye a interpretar las preferencias de distribución de estas especies en zonas de talud o montes submarinos en otras partes del mundo. Dada la especial sensibilidad de los zifios al ruido antrópico y el incremento de las actividades humanas en el talud, tales como la pesca o explotaciones mineras, es importante considerar la aplicación de medidas de mitigación de las actividades humanas en estas áreas, hábitats potencialmente críticos para los zifios a nivel global.

---

## CONCLUSIONS

This thesis represents a novel multidisciplinary study aimed to learn about how the foraging ecology of beaked whales influences their selection of the habitat and their distribution. The study relates the foraging behavior of the whales with their auditory scene, provided by their own bio-echosounder, to interpret the trophic decisions of deep-diving Blainville's beaked whales (*Mesoplodon densirostris*) and understand their apparent preference for steep slopes. The study contributes new visual and acoustic methods to study the distribution of this species and of the Cuvier's beaked whales (*Ziphius cavirostris*). The results are applied to the scientific design of a Marine Protected Area for the resident populations of both species of beaked whales off El Hierro (Canary Islands).

The main conclusions of this thesis are:

I. Blainville's beaked whales find suitable prey after only 2 min from starting to search for prey. These whales forage during deep and long foraging dives and only start searching at 200 m depth, indicating that they feed on resources distributed in reliable vertical layers. They hunt on two aggregations of biomass in the deep ocean: the deep scattering layer (DSL) and the benthic boundary layer (BBL). These beaked whales are probably using biotic and abiotic indicators, such as echoes from organisms in the water column and the seabed, both for orientation and for the location of their prey.

II. Blainville's beaked whales forage routinely near the steep seafloor of El Hierro navigating in a downslope direction in most foraging dives. These whales feed on benthopelagic organisms, over a wide range of depths (300-1300 m), and within the medium and lower levels of the DSL, mainly coinciding with the minimum oxygen layer, between 600 and 800 m depth.

---

The trophic decisions of these predators are made probably in a dive-by-dive basis, choosing to forage in the DSL and in the shallower part of the BBL, or to dive deeper to capture deep-benthopelagic organisms, depending on which resources are encountered during the dives.

III. Blainville's beaked whales adapt only partially their foraging behaviour to the circadian migration of mesopelagic organisms. They begin to echolocate at shallower depths during the night than in daytime, presumably in response to the upwards migration of some of their prey. However, in spite of the migration of part of the DSL to the epipelagic zone, whales only forage deeper than 200 m, and prey captures occur at similar mean depths during day and night time. This lack of adaptation to the peaks of backscatter and hence organisms in the water column is also evident at depth. Whales concentrate their foraging effort deeper (~850 m) than the peak of maximum density of echoes in the water column (~550 m). Consequently, the whales invest 50 % of the diving time in transport between the surface and the foraging depths.

IV. The increased transport cost involved in accessing these deep-water resources could be offset if deep prey offer a higher net energy return than shallow prey. Benthopelagic organisms and species living in the minimum oxygen layer may have little ability to move in relation to an air-breathing predator. In contrast, organisms living in the middle and upper levels of the DSL tend to have higher metabolic rates and movement capacity, especially those that migrate to epipelagic waters at night, probably resulting in higher hunting costs for the whales that do not always compensate for the increased caloric content of these prey.

V. The deep water niche of Blainville's beaked whales is formed by reliable prey resources allowing the whales to supply their energetic demand in only four hours of hunting per day. The feeding apparatus of these beaked whales prevents them from swallowing large prey, while the mass-relative caloric content of marine organisms tends to decrease with increasing depth. In sum, individual prey are probably of medium or low caloric content, explaining why beaked whales need to hunt a high number of deep prey per dive. This involves performing long dives

---

challenging the aerobic dive limit of a medium size whale, which may explain why Blainville's beaked whales invest only one third of their time in foraging dives, and apparently more than 60 % in recovery periods between dives.

VI. Outside of foraging dives, Blainville's beaked whales are surprisingly silent, in spite of forming cohesive social groups that tend to surface synchronously. Here vocalizations with an apparent communicative function were identified. These were limited to sparse sounds produced at depth during the vocal phase of foraging dives. These sounds include whistles, produced at the deepest depth (900 m) recorded for any animal. Whales also produced "*rasps*", discrete series of fast repetition pulses that may be confused with buzzes and thus introduce a bias in the quantification of the foraging activity of the whales. Buzzes and rasp are distinct in that: *i.* they are formed by different click types, *ii.* the context of emission of rasps is not consistent with echolocation of prey, and *iii.* rasps are not associated with the typical increase in the rate of change of acceleration characteristic of buzzes, i.e., during prey capture attempts. Rasps tend to be produced in a coordinated manner by more than one whale, mainly when whales disperse to feed, and so they may have a role in intra-group communication. However, the apparent source level of rasps clicks is similar to that of usual echolocation clicks which can be detected at several km, suggesting that rasps may also function for inter-group communication.

VII. Blainville's beaked whales are vocal for only 18 % of their time and are available for observation at the surface for only 8 % of the time. This behaviour limits the visual and acoustic detection of these species, impeding the study of their distribution with traditional sampling techniques. It is necessary to develop methods to study the distribution and habitat selection of these whales effectively. Here two new methods are developed with this aim. Both are based on point-transect visual and acoustic surveys to increase the temporal coverage of a discrete area, in order to enhance the probability of detection of beaked whales.

---

VIII. Average detection rates off El Hierro were 1.5 sightings per hour and 163 click detections per hour. These detection rates are much higher than usually achieved in conventional line transect surveys of beaked whales confirming that El Hierro is an important area of concentration for these species. The visual method incorporates a novel development to analyse land-based observations, aimed to assess simultaneously the influence of habitat on the distribution of animals and the detection function of the sightings in relation to distance from the observer. Sighting rates are corrected using this detection function to accounts for the effect of distance in the ability of the observers to detect beaked whales. Combined with a model of cue rates for the species, and how they vary with depth, with this new method it is possible to make inferences about the distribution of coastal populations of cetaceans. Here this method provided a predictive model of the distribution of beaked whale groups at the surface with respect to seafloor depth.

IX. The results of the spatial model show that beaked whales off El Hierro tend to distribute at the surface between the 500 and 1200 m isobaths, over the insular slope. This range coincides with the seafloor depths registered in the foraging dives of tagged Blainville's beaked whales around the Island (400 -1400 m). These findings have been validated by the use of passive acoustic techniques which have offered similar results, showing a higher detection rate of clicks from beaked whales on the island slope than near the abyssal plain. It is important to emphasize that both visual and acoustic methods also indicate that beaked whales are present in deeper waters offshore of the slope although in lower densities. These may be oceanic ecotypes or vagrant individuals of the two species with resident populations in coastal waters of El Hierro, or possibly different ziphiid species with distribution in deeper waters. The latter is supported by one of the only two strandings of beaked whales recorded in El Hierro being *Mesoplodon europaeus* which has never been observed near the coast of the Island.

---

X. The preference of Blainville's beaked whales for the slope is explained by the combination of mesopelagic and benthopelagic prey in their diet, even within the same dive. The slope is an area where both biotopes overlap, which is probably exploited by beaked whales to access a wide variety of resources within a small temporal scale. The identification here of the areas of preferential distribution of beaked whales off El Hierro has allowed the development of a proposal for the designation of the waters around the Island as a MPA. This includes spatial mitigation measures to reduce the potential impact of human activities on the resident populations of Blainville's and Cuvier's beaked whales off El Hierro.

XI. This study shows that the slope is an important habitat for Cuvier's and Blainville's beaked whales foraging and contributes to understand the preferences of the distribution of these species in steep coastal slopes or sea-mounts in other locations of the world. In the light of the special vulnerability of beaked whales to human impacts and the rise of human activities in the slope, such as fishing or mining, it is important to consider the application of mitigation measures of human activities in these areas which might represent critical habitats for beaked whale populations globally.

---

## APPENDIX I

This thesis has contributed to the following:

### Peer reviewed publications

- Arranz, P.**, Aguilar Soto, N., Madsen, P.T., Brito, A., Bordes, F., Johnson, M.P. 2011. Following a foraging fish-finder: diel habitat use of Blainville's beaked whales revealed by echolocation. PLoS ONE 6(12): e28353, doi:10.1371/journal.pone.0028353.
- Aguilar Soto, N., Johnson, M.P., **Arranz, P.**, Tyack, P.L., Marrero, J., Fais, A., Revelli, E., Madsen, P.T. 2011. No shallow talk: Cryptic strategy in the vocal communication of Blainville's beaked whales. Marine Mammal Science doi:10.1111/j.1748-7692.2011.00495.x.
- Arranz, P.**, Aguilar Soto, N., Borchers, D., Johnson, M.P., Cox, M. A new method to study inshore whale distribution from land-based observations. Submitted to Marine Mammal Science.
- Arranz, P.**, Aguilar Soto, N., Bayona, M., Johnson, M.P. Study of the beaked whale habitat preferences using acoustic autonomous recorders in drifting buoys. Drafted for Journal of the Acoustical Society of America.
- Arranz, P.**, Aguilar Soto, N., Johnson, M.P. Scientific design of a marine protected area for beaked whales in El Hierro, Canary islands. Drafted for Conservation Biology.
- Johnson, M.P., Aguilar Soto, N., Terray, E., **Arranz, P.**, Madsen, P.T. Deep-sea prey play split-second game with hunting whales. Drafted for Science.

### Scientific Reports and Proceedings

- Arranz, P.**, Marrero, J., Escáñez, A., Reyes, C., Aguilar Soto, N. 2011. Summary of the research on cetacean and acoustics in relation to the volcanic eruption in El Hierro in October 2011. Unpublished report of the research group BIOECOMAC at the University of La Laguna.
- Arranz, P.**, Escáñez, A., Aguilar Soto, N., Tobeña, M., Brito, A. 2011. Identification of conservation priority areas for cetaceans in El Hierro island and proposal of a Marine Protected Area. Report to the Ministry of Environment of the Spanish Government.
- Arranz, P.**, Fais, A., Escáñez, A., Aguilar Soto, N. 2011. Trophic ecology of deep diving cetaceans in the Canary Islands. LIFE Report to the Foundation of Biodiversity and EU.
- Aguilar Soto, N., Reyes, C., Crespo, A., Schiavi, A., Aparicio, C., **Arranz, P.**, Marrero, J., Fais, A., Escáñez A., Brito, A. 2010. Beaked whales in the western Canary Islands. Population size and distribution in El Hierro. Unpublished report to Trasega.
- Arranz, P.**, Aguilar Soto, N., Johnson, M.P. 2008. Habitat use by Cuvier's and Blainville's beaked whales off El Hierro, Canary Islands. Proceedings of the 22<sup>th</sup> Conference of the European Cetacean Society.
- Arranz, P.**, Aguilar Soto, N., Diaz, F., Dominguez, I., Aparicio, C., Brito, A., Johnson, M. 2008 "Cetacean sightings in the island of El Hierro, in the framework of INTERREG". Report to the Canary Islands Government and EU.

---

### Conference and workshop presentations

- Arranz, P.**, Aguilar Soto, N., Borchers, D.L., Johnson, M.P., Bayona, M., Cox, M.J. 2012. Modeling habitat selection by beaked whales from land-based sighting data with a modified point sample method. Poster presentation at the 26<sup>th</sup> Conference of the European Cetacean Society, Galway (Ireland).
- Arranz, P.**, Aguilar Soto, N., Madsen, P.T., Brito, A., Bordes, F., Johnson, M.P. 2011. Following a foraging fish-finder: Fine-scale habitat use of Blainville's beaked whales revealed by echolocation. Oral presentation at the 19<sup>th</sup> Biennial Conference on the Biology of Marine Mammals, Tampa (US).
- Arranz, P.**, Aguilar Soto, N., Escáñez, A., Reyes, C., Boehlke, V., Johnson, M.P. 2011. Insights into the social ecology of Blainville's beaked whales. Video presentation at the 19<sup>th</sup> Biennial Conference on the Biology of Marine Mammals, Tampa (US).
- Arranz, P.**, Aguilar Soto, N., Johnson, M.P., Reyes, C., Bayona, M., Cox, M.J. 2011. Land-based studies of habitat selection by beaked whales: A new approach for the modeling of animal distribution. Poster presentation at the Ecological Modeling workshop of the 19<sup>th</sup> Biennial Conference on the Biology of Marine Mammals, Tampa (US).
- Aguilar Soto, N, Johnson, M.P., Madsen, P.T., **Arranz, P.** 2011. From metabolism to social life: the acoustic ecology of two deep diving predators. Seminar at Leigh Marine Laboratory. University of Auckland (New Zealand).
- Aguilar Soto, N, Johnson, M.P., **Arranz, P.**, Tyack, P.L., Revelli, E., Madsen, P.T. 2011. Whales that click together, stick together: social cohesion in beaked whales and implications for female size. Oral presentation at the 4<sup>th</sup> Biologging Conference, Hobart (Tasmania).
- Arranz, P.**, Aguilar Soto, N., Johnson, M.P., Brito, A., Madsen, P.T. 2010. Foraging ecology of Blainville's beaked whales in the Canary Islands. Oral presentation at the 24<sup>th</sup> Conference of the European Cetacean Society, Stralsund (Germany). 3<sup>rd</sup> prize winner "Student oral awards".
- Arranz, P.**, Aguilar Soto, N., Johnson, M.P. 2008. Habitat use by Cuvier's and Blainville's beaked whales off El Hierro, Canary Islands. Poster presentation at the 22<sup>th</sup> Conference of the European Cetacean Society, Egmond aan Zee (Netherlands).
- Arranz, P.**, Aguilar Soto, N., Johnson, M.P. 2008. Beaked whales in the Canary Islands: foraging behaviour and habitat use. Oral presentation at the Convent of Santo Domingo for the Student Association of La Laguna University, Tenerife (Spain).



---

## REFERENCIAS

- Acosta, J., Uchupi, E., Muñoz, A., Herranz, P., Palomo, C., Ballesteros, M. & ZEE Working Group (2004). Geologic evolution of the Canarian Islands of Lanzarote, Fuerteventura, Gran Canaria and La Gomera and comparison of landslides at these islands with those at Tenerife, La Palma and El Hierro. *Marine Geophysical Researches* 0: 1-38.
- Agardy, T., Aguilar Soto, N., Cañadas, A., Engel, M.H., Frantzis, A., Hatch, L.T., Hoyt, E., Kaschner, K., LaBrecque, E., Martín, V., Notarbartolo di Sciara, G., Pavan, G., Servidio, A., Smith, B., Wang, J., Weilgart, L., Wintle, B. & Wright, A.J (2007). Report on the Scientific Workshop: A Global Scientific Workshop on Spatio-Temporal Management of Noise. Puerto Calero, Spain. 44 pp.
- Aguilar Soto, N., Díaz, F., Carrillo, M., Brito, A., Barquín, J., Alayón, P., Falcón, J. & González, G. (2001). Evidence of disturbance of protected cetacean populations in the Canary Islands. International Whaling Commission document SC/53/WW1. London, UK. 9 pp.
- Aguilar Soto, N. (2006). Comportamiento acústico y de buceo del calderón (*Globicephala macrorhynchus*) y del zifio de Blainville (*Mesoplodon densirostris*) en las Islas Canarias. Tesis doctoral, Universidad de La Laguna. La Laguna, España. 251 pp.
- Aguilar Soto, N., Johnson, M.P., Madsen, P.T., Tyack, P.L., Bocconcelli, A. & Borsani, F. (2006). Does intense ship noise disrupt foraging in deep diving Cuvier's beaked whales (*Ziphius cavirostris*)? *Marine Mammal Science* 22 (3): 690-699.
- Aguilar Soto, N., Johnson, M.P., Madsen, P.T., Díaz, F., Domínguez, I., Brito, A. & Tyack, P.L. (2008). Cheetahs of the deep sea: deep foraging sprints in short finned pilot whales off Tenerife (Canary Islands). *Journal of Animal Ecology* 77(5): 936-947.
- Aguilar Soto, N., Dinter, W., Lago, A., Tejedor, A. y Pantoja, J. (2010). Documento base nacional sobre el ruido marino. Impactos y mitigación de la contaminación acústica marina. Informe de la Universidad de La Laguna al Ministerio de Medio Ambiente Rural y Marino. La Laguna, España. 128 pp.
- Aguilar Soto, N., Reyes, M.C., Crespo, A., Schiavi, A., Aparicio, C., Arranz, P., Marrero, J., Fais, A., Escáñez, A., Aguilar, F. y Brito, A. (2010). Zifios en las Islas Canarias Occidentales. Tamaño poblacional y distribución en El Hierro. Informe no publicado de la Fundación Empresa-Universidad de La Laguna a TRAGSEGA/Ministerio de Medio Ambiente Rural y Marino. La Laguna, España. 60 pp.
- Aguilar Soto, N., Madsen, P.T., Tyack, P.L., Arranz, P., Marrero, J., Fais, A., Revelli, E., Johnson, M.P. (2011). No shallow talk: Cryptic strategy in the vocal communication of Blainville's beaked whales. *Marine Mammal Science* doi: 10.1111/j.1748-7692.2011.00495.x.
- Aguilera, F., Brito, A., Castilla, C., Díaz, A., Fernández, J.M., Rodríguez, A., Sabaté, F. y Sánchez, J. (1994). Canarias. Economía, Ecología y Medio Ambiente. Ed. Lemus, F. La Laguna, España. 361 pp.
-

- 
- Ainslie, M.A. & McColm, J.G. (1998). A simplified formula for viscous and chemical absorption in seawater. *Journal of the Acoustical Society of America* 103: 1671-1672.
- Akaike, H. (1973). Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. *Second International Symposium on Information Theory*. Ed. Petrov, P.N. & Csaki, F. Akademiai Kiado. Budapest, Hungary. pp 267-281.
- Andrew, R.K., Howe, B.M., Mercer, J.A. & Matthew, A.D. (2002). Ocean ambient sound: Comparing the 1960s with the 1990s for a receiver off the California coast. *Acoustics Research Letters Online* 3(2): 65-70.
- Angel, M.V. & Boxshall, G.A. (1990). Life in the benthic boundary layer: connections to the mid-water and sea floor. *Philosophical Transactions of the Royal Society A* 33: 15-28.
- Aparicio, C. (2008). Abundance estimates of beaked whale populations in El Hierro Island. Proyecto presentado para la obtención de la suficiencia investigadora en la Universidad de La Laguna. La Laguna, España. 125 pp.
- Arditi, R. & Dacorogna, B. (1988). Optimal foraging on arbitrary food distributions and the definition of habitat patches. *American Naturalist* 131: 837-846.
- Arias, A., Johnson, M.P., Aguilar Soto, N., Madsen, P.T., Tyack, P.L. & Møhl, B. (2008). Acoustic detection of beaked whales from autonomous recording buoys. 8<sup>th</sup> Acoustics Conference. Paris, France.
- Aristegui, J., Hernández-León, S., Gómez, M., Medina, L., Ojeda, A. & Torres, S. (1999). Influence of the North trade winds on the biomass and production of neritic plankton around Gran Canaria island. *Scientia Marina* 53: 2-3.
- Arranz, P., Aguilar Soto, N., Aparicio, C., Domínguez, I., Díaz, F. & Johnson, M.P. (2008). Coastal habitat use by Cuvier's and Blainville's beaked whales off El Hierro, Canary Islands. *Proceedings of the 22<sup>nd</sup> European Cetacean Society Conference*. Egmond and Zee, Netherlands.
- Arranz, P., Aguilar Soto, N., Madsen, P.T., Brito, A., Bordes, F. & Johnson, M.P. (2011). Following a foraging fish-finder: diel habitat use of Blainville's beaked whales revealed by echolocation. *PLoS ONE* 6(12) e28353. doi:10.1371/journal.pone.0028353.
- Arranz, P., Escáñez, A., Aguilar Soto, N., Tobeña, M. y Brito, A. (2011). Identificación de las áreas prioritarias para la conservación de cetáceos en la isla de El Hierro y propuesta de medidas de gestión encuadradas en la delimitación de un AMP. Informe de La Universidad de La Laguna al Ministerio de Medio Ambiente y Medio Rural y Marino del Gobierno de España. La Laguna, España. 127 pp.
- Arranz, P., Marrero, J., Escáñez, A., Reyes, C. y Aguilar Soto, N. (2011). Resumen de la investigación acústica y de cetáceos en relación a la erupción volcánica submarina de El Hierro en Octubre 2011. Informe no publicado del grupo de investigación de cetáceos de la Universidad de La Laguna. La Laguna, España. 16 pp.
- Arveson, P.T. & Venditis, D.J. (2000). Radiated noise characteristics of a modern cargo ship. *Journal of the Acoustical Society of America* 107(1): 118-129.
-

- 
- Au, W.W.L. (1993). *The Sonar of Dolphins*. Springer-Verlag. New York, US. pp 1-273.
- Baird, R.W., Hanson, M. & Dill, L. (2005). Factors influencing the diving behavior of fish-eating killer whales: sex differences and diel and interannual variation in diving rates. *Canadian Journal of Zoology* 83: 257-267.
- Baird, R.W., Webster, D.L., Schorr, G.S., McSweeney, D.J., Barlow, J. & Ligon, A.D. (2006). Diving behaviour of Cuvier's and Blainville's beaked whales in Hawai'i. *Canadian Journal of Zoology* 84: 1120-1128.
- Baird, R.W., Webster, D.L., McSweeney, D.J., Schorr, G.S. & Barlow, J. (2008). Diel variation in beaked whale diving behavior. *Marine Mammal Science* 24: 630-642.
- Baird, R.W., McSweeney, D.J., Schorr, G.S., Mahaffy, S.D., Webster, D.L., Barlow, J., Hanson, M.B., Turner, J.P. & Andrews, R.D. (2009). Studies of beaked whales in Hawai'i: population size, movements, trophic ecology, social organization and behaviour. *Proceedings of the 23<sup>rd</sup> Conference of the European Cetacean Society*. Istanbul, Turkey. Special Publication 51: 23-25.
- Barclay, R.M.R. (1982). Inter-individual use of echolocation calls: eavesdropping by bats. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 10 (4): 271-275.
- Barham, E. (1966). Deep Scattering Layer migration and composition: observations from a diving saucer. *Science* 151: 1399-1403.
- Barlow, J. (1999). Trackline detection probability for long-diving whales. *Marine mammal survey and assessment methods*. Ed. Garner, G.W. Balkema Press. Leiden, Netherlands. pp 209-221.
- Barlow, J. & Cameron, G.A. (2003). Field Experiments Show that Acoustic Pingers Reduce Marine Mammal Bycatch in the California Drift Gill Net Fishery. *Marine Mammal Science* 19(2): 265-283.
- Barlow, J., Ferguson, M., Perrin, W.F., Ballance, L., Gerrodette, T., Jyce, G., Macleod, C.D., Mullin, K., Palka, D. & Waring, G. (2006). Abundance and density of beaked and bottlenose whales (family Ziphiidae). *Journal of Cetacean Research and Management* 7(3): 263-270.
- Barlow, J. & Gisiner, R. (2006). Mitigating, monitoring and assessing the effects of anthropogenic sound on beaked whales. *Journal of Cetacean Research and Management* 7: 239-249.
- Bartlett, M.L. & Wilson G.R. (2002). Characteristics of small boat signatures. *Journal of the Acoustical Society of America* 112(5): 2221.
- Barton, E.D., Arístegui, J., Tett, P., Cantón, M., García-Braun, J., Hernández-León, S., Nykjaer, L., Almeida, C., Almunia, J., Ballesteros, S., Basterretxea, G., Escáñez, J., García-Weill, L., Hernández-Guerra, A., López-Laatzén, F., Molina, R., Montero, M.F., Navarro-Pérez, E., Rodríguez, J.M., Van Lenning, K., Vélez, H. & Wild, K. (1998). The transition zone of the Canary Current upwelling region. *Progress in Oceanography* 41(4): 455-504.
- Barton, E.D., Arístegui, J., Tett, P. & Navarro-Pérez, E. (2004). Variability in the Canary Islands area of filament-Eddy exchanges. *Progress in Oceanography* 62: 71-94.
- Basterretxea, G. & Arístegui, J. (2000). Mesoscale variability in phytoplankton biomass distribution and photosynthetic parameters in the Canary-NW African coast transition zone. *Marine Ecology Progress Series* 197: 27-40.
-

- 
- Baumgartner, M.F. & Fratantoni, D.M. (2008). Diel periodicity in both sei whale vocalization rates and the vertical migration of their copepod prey observed from ocean gliders. *Limnology and Oceanography* 53(5): 2197-2209.
- Bayona, M., Johnson, M.P., Aguilar Soto, N. & Thomas, L. (2011). Probability of acoustic detection of beaked whales from deep and shallow hydrophones. 25<sup>nd</sup> European Cetacean Society Conference. Cádiz, España.
- Bejder, L., Samuels, A., Whitehead, H. Gales, N., Mann, J., Connor, R., Heithaus, M., Watson-Capps, J., Flaherty, C. & Krützen, M. (2006). Decline in Relative Abundance of Bottlenose Dolphins Exposed to Long-Term Disturbance. *Conservation Biology* 20(6): 1791-1798.
- Benoit-Bird, K.J., Wursig, B. & McFadden, C.J. (2004). Dusky Dolphin (*Lagenorhynchus obscurus*) foraging in two different habitats: active acoustic detection of dolphins and their prey. *Marine Mammal Science* 20: 215-231.
- Biuw, M., Boehme, L., Guinet, C., Hindell, M., Costa, D., Charrassin, J., Roquet, F., Bailleul, F., Meredith, M., Thorpe, S., Tremblay, Y., McDonald, B., Park, Y., Rintoul, S.R., Bindoff, N., Goebel, M., Crocker, D., Lovell, P., Nicholson, J., Monks, F. & Fedak, M.A. (2007). Variations in behavior and condition of a Southern Ocean top predator in relation to in situ oceanographic conditions. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104(34): 13705-13710.
- Boisseau, O., Lacey, C., Lewis, T., Thorne, T., Moscrop, A., Gillespie, D. & Aguilar Soto, N. (2009). Mid-Atlantic Surveys for beaked whales: The potential for acoustic prediction of critical habitats. 23<sup>rd</sup> Conference of the European Cetacean Society. Istanbul, Turkey.
- Bradbury, J.W. & Vehrencamp, S.L. (1998). *Principles of Animal Communication*. Sinauer Associates Inc. Sunderland, US. 697 pp.
- Braun, J.G. y Molina, R. (1984). *El Mar. Geografía de Canarias. Geografía Física*. Ed. Interinsular Canaria. Santa Cruz de Tenerife, España. pp 17-28.
- Brenowitz, E.A. (1982). The active space of red-winged blackbird song. *Journal of Comparative Physiology A* 147:511-522.
- Brito, A., Pascual, J.P., Falcón, J.M., Sancho, A. y González, G. (2002). *Peces de las Islas Canarias. Catálogo comentado e ilustrado*. Ed. Lemus, F. La Laguna, España. 419 pp.
- Brito, A., Falcón, J.M. y Herrera, R. (2005). Sobre la tropicalización reciente de la ictiofauna litoral de las islas Canarias y su relación con cambios ambientales y actividades antrópicas. *Vieraea* 33: 515-525.
- Brotos, J.M., Munilla, Z., Grau, A.M. & Rendell, L. (2008). Do pingers reduce interactions between bottlenose dolphins and nets around Balearic islands?. *Endangered Species Research* 5: 301-308.
- Brownell, J., Robert L., Yamada, T., Mead, J.G. & Van Helden, A.L. (2004). Mass Strandings of Cuvier's Beaked Whales in Japan: U.S. Naval Acoustic Link?. *International Whaling Commission document SC/56E37*. 10 pp.
- Buckland, S.T., Anderson, D.R., Burnham, K.P., Laake, J.L., Borchers D.L. & Thomas, L. (2001). *Introduction to Distance Sampling*. Oxford University Press. Oxford, UK. 432 pp.
-

- 
- Buckland, S.T. (2006). Point-transect surveys for songbirds: robust methodologies. *The Auk* 123(2): 345-357.
- Buckland, S.T., Anderson, D.R., Burnham, K.P., Laake, J.L., Borchers D.L. & Thomas, L. (2007). *Advanced Distance Sampling*. Oxford University Press. Oxford, UK. 434 pp.
- Burtenshaw, J.C., Oleson, E.M., Hildebrand, J.A., McDonald, M.A., Andrew, R.K., Howe, B.M. & Mercer, J.A. (2004). Acoustic and satellite remote sensing of blue whale seasonality and habitat in the northeast Pacific. *Deep-Sea Research II* 51: 967-986.
- Butler, P.J. (2001). Diving beyond the limits. *News in Physiological Sciences* 16: 222-227.
- Caldwell, D.K. & Caldwell, M.C. (1971). Sounds produced by two rare cetaceans stranded in Florida. *Cetology* 4: 1-6.
- Caldwell, M.C., Hall, N.R. & Caldwell, D.K. (1971). Ability of an Atlantic bottlenose dolphin to discriminate between, and potentially identify to individual, the whistles of another species, the spotted dolphin. *Cetology* 6: 1-6.
- Cañadas, A., Sagarminaga, R., De Stephanis, R., Urquiola, E. & Hammond, P. (2005). Habitat preference modelling as a conservation tool: proposals for marine protected areas for cetaceans in southern Spanish waters. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 15: 495-521.
- Carracedo, J.C., Badiola, E.R., Guillou, H., de la Nuez, J. & Pérez Torrado, F.J. (2001). Geology and volcanology of La Palma and El Hierro, Western Canaries. *Estudios Geológicos* 57: 175-273.
- Carracedo, J.C., Torrado F.P., González, A.R., Soler, V., Turiel, J.L.F., Troll, V.R. & Wiesmaier, S. (2012). The 2011 submarine volcanic eruption in El Hierro (Canary Islands). *Geology Today* 28(2): 53-58.
- Carretta, J., Barlow, J. & Enriquez, L. (2008). Acoustic Pingers Eliminate Beaked Whale Bycatch in a Gill Net Fishery. *Marine Mammal Science* 24(4): 956-961.
- Carrillo, M. & López-Jurado, L.F. (1998). Structure and behaviour of a Blainville's beaked whale group in Tenerife (Canary Islands). *European Research on Cetaceans* 12: 74.
- Carrillo, M., López, P. & López-Jurado, L.F. (1998). Occurrence, group structure and behaviour of the Blainville's beaked whale, *Mesoplodon densirostris* (de Blainville, 1817), off Tenerife, Canary Islands. *World Marine Mammal Science Conference*. Monaco.
- Carrillo, M. & Martín, V. (1999). First sighting of Gervais Beaked Whale (*Mesoplodon europaeus* Gervais, 1855) (Cetacea; Ziphiidae) from the nororiental Atlantic Coast. *Proceedings of the 13<sup>th</sup> European Cetacean Society Conference*. Valencia, España.
- Carrillo, M., Tejedor, M., Peña, A. y González, G. (2002). *Estudios aplicados a la conservación de las Poblaciones Cetáceas: Provincia de Santa Cruz de Tenerife. Informe Técnico a la Dirección General de Política Ambiental del Gobierno de Canarias*. La Laguna, Tenerife, España. 254 pp.
- Carrillo, M. y Tejedor, M. (2004). *Distribución, dinámica poblacional y Estado de conservación de la Familia Ziphiidae en las islas de Tenerife y la Palma con especial referencia a los lugares de importancia comunitaria. Informe Técnico al Ministerio de Defensa y Consejería de Medio Ambiente del Gobierno de Canarias*. La Laguna, Tenerife, España. 91 pp.
-

- 
- Carrillo, M. & Ritter, F. (2010). Increasing numbers of ship strikes in the Canary Islands: Proposals for immediate action to reduce risk of vessel-whale collisions. *Journal of Cetacean Research and Management* 11(2):131-138.
- Carrillo, M. y Taverna, A. (2010). Colisiones entre barcos y cetáceos en las islas Canarias. El caso de Tenerife. Workshop on reducing risk of collisions between vessels and cetaceans, IWC-ACCOBAMS. Beaulieu sur Mer, France. 3 pp.
- Cartwright, B.A. & Collett, T.S. (1982). How honey bees use landmarks to guide their return to a food source. *Nature* 295: 560-564.
- Castellini, M.A., Davis, R.W. & Kooyman, G.L. (1988). Blood chemistry regulation during repetitive diving in Weddell seals. *Physiological Zoology* 61(5): 379-386.
- Castellini, M.A., Kooyman, G.L., Ponganis, P.J. (1992). Metabolic rates of freely diving Weddell seals: correlations with oxygen stores, swim velocity and diving duration. *Journal of Experimental Biology* 165: 181-194.
- Chen, C.T. & Millero, F.J. (1977). Speed of sound in seawater at high pressures. *Journal of the Acoustical Society of America* 62(5): 1129-1135.
- Childress, J.J. (1995). Are there physiological and biochemical adaptations of metabolism in deep-sea animals?. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 30-36.
- Childress, J.J. & Nygaard, M.H. (1973). The chemical composition of midwater fishes as a function of depth of occurrence off Southern California. *Deep-Sea Research I* 20: 1093-1109.
- Claridge, D.E. (2006). Fine-scale distribution and habitat selection of beaked whales. Master of Science in Zoology Thesis University of Aberdeen. Aberdeen, UK. 119 pp.
- Clark, C.W. & Clapham, P.J. (2004). Acoustic monitoring on a humpback whale (*Megaptera novaeangliae*) feeding ground shows continual singing into late spring. *Proceedings of the Royal Society of London B* 271: 1051-1057.
- Clemente, S., Hernández, J.C. & Brito, A. (2009). Evidence of the top-down role of predators in structuring sublittoral rocky-reef communities in a Marine Protected Area and nearby areas of the Canary Islands. *ICES Journal of Marine Science*, 66: 64–71.
- Clemente, S., Hernández, J.C., Rodríguez, A. y Brito, A. (2010). Identifying keystone predators and the importance of preserving functional diversity in sublittoral rocky-bottom areas. *Marine Ecology Progress Series* 413: 55-67.
- Clausen, K.T., Wahlberg M., Beedholm K., DeRuiter, S. & Madsen, P.T. (2010). Click communication in harbour porpoises (*Phocoena phocoena*). *Bioacoustics* 20: 1-28.
- Clift, P. & Acosta, J. (2005). Geophysics of the Canary Islands: Results of Spain's Exclusive Economic Zone Program. *Marine Geophysical Researches*, 24: 1-2.
- Cohen, J. (1977). *Statistical power analysis for the behavioral sciences*. Academic Press. New York, US. 559 pp.
- Costa, D.P. (2003). Energetics of a benthic diver: seasonal foraging ecology of the Australian Sea Lion (*Neophoca cinerea*). *Ecological Monographs* 73: 27-43.
-

- 
- Costa, D.P. & Williams, T.M. (1999). Marine Mammal Energetics. The Biology of Marine Mammals. Ed. Reynolds, J. & Twiss, J. The Smithsonian Institution Press. Washington, US. pp 176-217.
- Cox, M.J., Borchers, D.L., Demer, D.A., Cutter G.R. & Brierley, A. (2011). Estimating the density of Antarctic krill (*Euphausia superba*) from multi-beam echo-sounder observations using distance sampling methods. *Journal of the Royal Statistical Society C* 60: 301-316.
- Cox, T.M., Ragen, T.J., Read, A.J., Vos, E., Baird, R.W., Balcomb, K., Barlow, J., Caldwell, J., Cranford, T., Crum, L., D'Amico, A., D'Spain, G., Fernández, A., Finneran, J., Gentry, R., Gerth, W., Gulland, F., Hildebrand, J., Houser, D., Hullar, T., Jepson, P.D., Ketten, D., MacLeod, C.D., Miller, P., Moore, S., Mountain, D., Palka, D., Ponganis, P., Rommel, S., Rowles, T., Taylor, B., Tyack, P., Wartzok, D., Gisiner, R., Mead, J. & Benner, L. (2006). Understanding the Impacts of Anthropogenic Sound on Beaked Whales. *Journal of Cetacean Research and Management* 7: 177-187.
- Croll, D.A., Clark, C.W., Acevedo, A., Tershy, B., Flores, S., Gedamke, J. & Urban, J. (2002). Only male fin whales sing loud songs. *Nature* 417(6891): 809.
- D'Amico, A., Gisiner, R., Kettern, D., Hammock, J., Johnson, C., Tyack, P.L. & Mead, J. (2009). Beaked whale strandings and naval exercises. *Aquatic Mammals* 35: 452-472.
- D'Spain, G.L., D'Amico, A. & Fromm, D.M. (2006). Properties of the underwater sound fields during some well documented beaked whale mass stranding events. *Journal of Cetacean Research and Management* 7: 223-238.
- Davis, R.W. & Fargion, G.S. (1998). Physical habitat of cetaceans along the continental slope in the North-central and Western Gulf of Mexico. *Marine Mammal Science* 14: 490-507.
- Davis, R.W., Fuiman, L.A., Williams, T.M., Collier, S.O., Hagey, W.P., Kanatous, S.B., Kohin, S. & Horning, M. (1999). Hunting behavior of a marine mammal beneath the antarctic fast Ice. *Science* 283: 993-996.
- Dawson, S. (1991). Clicks and communication: the behavioral and social contexts of Hector's dolphin vocalizations. *Ethology* 88: 265-276.
- Dawson, S., Barlow, J. & Ljungblad, D. (1998). Sounds recorded from Baird's beaked whale, *Berardius bairdii*. *Marine Mammal Science* 14(2): 335-344.
- DeRobertis, A. & Higginbottom, I. (2007). A post-processing technique to estimate the signal-to-noise ratio and remove echosounder background noise. *ICES* 64: 1282-1291.
- Dechmann, D., Heucke, S., Giuggioli, L., Safi, K. Voigt, C. & Wikelski, M. (2009). Experimental evidence for group hunting via eavesdropping in echolocating bats. *Proceedings of the Royal Society B* 276: 2721-2728.
- DeLong, R.L. & Stewart, B.S. (1991). Diving patterns of northern elephant seal bulls. *Marine Mammal Science* 7: 369-384.
- Doty, M.S. & Oguri, M. (1956). The Island Mass Effect. *Journal du Conseil* 22(1): 33-37.
- Drazen, J.C. & Seibel, B.A. (2007). Depth-related trends in metabolism of benthic and benthopelagic deep-sea fishes. *Limnology and Oceanography* 52: 2306.
-

- 
- Efron, B. (1979). Bootstrap Methods: Another Look at the Jackknife. *The Annals of Statistics* 7 (1): 1-26.
- Elsberry, W.R. (2003). Interrelationships between intranarial pressure and biosonar clicks in bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*). PhD Thesis, Texas AM University. Texas, US.
- Engel, M.H., Marcondes, M.C.C., Martins, C.C.A, Luna, F.O., Lima, R.P. & Campos, A. (2004). Are seismic surveys responsible for cetacean strandings? An unusual mortality of adult humpback whales in Abrolhos Bank, northeastern coast of Brazil. *International Whaling Commission Scientific Committee*, SC/56/E28.
- Erbe, C. (2002). Underwater noise of whale-watching boats and potential effects on killer whales (*Orcinus orca*), based on an acoustic impact model. *Marine Mammal Science* 18 (2): 394-418.
- Estés, J.A., DeMaster, D.P., Doak, D.F., Williams, T.M., Brownell Jr. R.L. (2006). *Whales, Whaling and Ocean Ecosystems*. University of California Press. Berkeley, US. 402 pp.
- Ewing, M. & Worzel, J.L. (1948). Long-range sound transmission. *Propagation of Sound in the Ocean*. Geological Society of America Memoir 27: 1-35.
- Faerber, M.M. & Baird, R.W. (2010). Does a lack of observed beaked whale strandings in military exercise areas mean no impacts have occurred? A comparison of stranding and detection probabilities in the Canary and main Hawaiian Islands. *Marine Mammal Science* 26(3): 602-613.
- Fais, A., Lewis, T., Aguilar Soto, N., Álvarez, O., Marrero, J., Martín, L., Arranz, P., Escánez, A., Reyes, C. y Schiavi, A. (2010). Determinación de las zonas de presencia en áreas oceánicas y estimaciones del tamaño de la población de las especies de las familias Ziphiidae y el cachalote común en el Archipiélago Canario. Memoria técnica realizada por la Universidad de La Laguna al Gobierno de Canarias. La Laguna, España.
- Falcón, J.M., Bortone, S.A., Brito, A. & Bundrick, C.M. (1996). Estructure of and relationships within and between the littoral, rock-substrate fish communities off four islands in the Canarian Archipelago. *Marine Biology* 125 (2): 215-231.
- Fenton, M.B. (2003). Eavesdropping on the echolocation and social calls of bats. *Mammal Review* 33(3): 193-204.
- Fernández, A., Edwards, J. F., Rodríguez, F., Espinosa de los Monteros, A., Herráez, P., Castro, P., Jaber, J. R., Martín, V. & Arbelo, M. (2005). Gas and Fat Embolic Syndrome involving a mass stranding of beaked whales (family Ziphiidae) exposed to anthropogenic sonar signals. *Veterinary Pathology* 42: 446-457.
- Finley, K.J., Miller, G.W., Davis, R.A. & Greene, C.R. (1990). Reactions of belugas, *Delphinapterus leucas*, and narwhales, *Monodon monoceros*, to ice-breaking ships in the Canadian high arctic. *Canadian Bulletin of Fisheries and Aquatic Science* 224: 97-117.
- Forney, K.A. & Kobayashi, D.R. (2007). Updated estimates of mortality and injury of cetaceans in the Hawaii-based longline fishery, 1994-2005. NOAA Technical Memorandum NMFS SWFSC no. 412. 35 pp.
- Frantzis, A. (1998). Does acoustic testing strand whales?. *Nature* 392: 29.
-



- 
- García-Muñoz, M., Arístegui, J., Pelegrí, J.L., Antoranz, A., Ojeda A. & Torres, M. (2005). Exchange of carbon and nutrients by an upwelling filament off Cape Ghir (NW Africa). *Journal of Marine Systems* 54: 83-96.
- Gee, M.J.R., Watts, A.B., Masson, D.G., Mitchell, N.C. (2001). Landslides and the evolution of El Hierro in the Canary Islands. *Marine Geology* 177: 271.
- Gee, M.J.R., Watts, A.B., Masson, D.G., Mitchell, N.C. (2001). Offshore continuation of volcanic rift zones, El Hierro, Canary Islands. *Journal of Volcanology and Geothermal Research* 105: 107-119.
- Gentry, R. (2002). Mass stranding of beaked whales in the Galapagos Islands. Technical Memorandum NMFS. 4 pp.
- Gillespie, D.M., Dunn, C.A., Gordon, J.C.D., Claridge, D., Embling, C. & Boyd, I.L. (2009). Field Recordings of Gervais' Beaked whales, *Mesoplodon europaeus*, from the Bahamas. *Journal of the Acoustical Society of America* 125(5): 3428-3433.
- Gordon, J.C.D., Gillespie, D., Potter, J., Frantzis, A., Simmonds, M.P., Swift, R. & Thompson, D. (1998). A Review of the Effects of Seismic Survey on Marine Mammals. *Marine Technology Society Journal* 37(4): 14-32.
- Gordon, J.D.M., Merrett N.R. & Haedrich, R.L. (1995). Environmental and biological aspects of slope-dwelling fishes of the North Atlantic. Deep-water fisheries of the North Atlantic oceanic slope. Ed. Hopper, A.G. Kluwer, Netherlands. pp 1-26.
- Greene, C.R. & Moore, S.E. (1995). Man-made Noise. *Marine Mammals and Noise*. Ed. Richardson, W.J., Malme, C.I. & Thomson, D.H. Academic Press. San Diego, US. pp 101-158.
- Guillou, H., Carracedo, J.C., Pérez-Torrado, F. & Rodríguez Badilloa, E. (1996). K-Ar ages and magnetic stratigraphy of a hotspot-induced, fast-grown oceanic island: El Hierro, Canary Islands. *Journal of Volcanology and Geothermal Research* 73: 141-155.
- Hazen, E.L., Nowacek, D.P., St Laurent, L., Halpin, P.N. & Moretti, D.J. (2011). The Relationship among oceanography, prey fields, and beaked whale foraging habitat in the Tongue of the Ocean. *PLoS ONE* 6(4): e19269 doi:10.1371/journal.pone.0019269.
- Heide-Joergensen, M.P. (2009). Narwhal - *Monodon monoceros*. *Encyclopedia of marine mammals* Ed. Perrin, W.F., Würsig, B. & Thewissen, J.G.M. Academic Press. Amsterdam, Netherlands. pp 754-758.
- Hernández-León, S. (1991). Accumulation of mesozooplankton in a wake area as a causative mechanism of the "island-mass effect". *Marine Biology* 109: 141-147.
- Herring, P. (2002). The biology of the deep ocean. Ed. Crawley, J., Little, C., Southwood, T.R., Ulfstrand, S. Oxford University Press. Oxford, UK. 295 pp.
- Heyning, J.E. & Mead, J.G. (2009). Cuvier's beaked whale - *Ziphius cavirostris*. *Encyclopedia of marine mammals*. Ed. Perrin, W.F., Würsig, B. & Thewissen, J.G.M. Academic Press. San Diego, US. pp 294-296.
- Heyning, J.E. (1989). Cuvier's beaked whale, *Ziphius cavirostris*. *Handbook of marine mammals*. Ed. Ridgway S.H. & Harrison, R. Academic Press. London, UK. pp 289-308.
-

- 
- Heyning, J.E. (2002). Cuvier's beaked whale, *Ziphius cavirostris*. Encyclopedia of Marine Mammals. Ed. Perrin, W.F., Würsig, B. & Thewissen, J.G.M. Academic Press. San Diego, US. pp 305-307.
- Hildebrand, J.A. (2005). Impacts of Anthropogenic Sound. Marine Mammal Research: Conservation beyond Crisis. Ed. Reynolds, J.E., Perrin, W.F., Reeves, R.R., Montgomery, S., Ragen, T.J. The Johns Hopkins University Press. Baltimore, US. pp 101-124.
- Hildebrand, J.A. (2009). Anthropogenic and natural sources of ambient noise in the ocean. Marine Ecology Progress Series 395: 5-20.
- Hindell, M.A., Slip, D.J. & Burton, H.R. (1991). The diving behaviour of adult male and female Southern elephant seals, *Mirounga leonina* (Pinnipedia: Phocidae). Australian Journal of Zoology 39(5): 595-619.
- Hölldobler, B. (1980). Canopy Orientation: A New Kind of Orientation in Ants. Science 210: 86-88.
- Hooker, S.K. & Baird, R.W. (1999). Deep-diving behaviour of the northern bottlenose whale, *Hyperoodon ampullatus* (Cetacea: Ziphiidae). Proceedings of the Royal Society London B 266: 671-676.
- Hooker, S.K. & Whitehead, H. (2002). Click Characteristics of Northern Bottlenose Whales (*Hyperoodon ampullatus*). Marine Mammal Science 18(1): 69-80.
- Hooker, S.K. & Gerber, L.R. (2004). Marine reserves as a tool for ecosystem-based management: the potential importance of megafauna. Bioscience 54(1): 27-39.
- Hoyt, E. (2001). Whale watching 2001. Worldwide tourism numbers, expenditures, and expanding socioeconomic benefits. International Fund for Animal Welfare, IFAW. Yarmouth Port, US. pp 1-158.
- Hoyt, E. (2005). Marine protected areas for whales, dolphins and porpoises. 1<sup>st</sup> Edition. Ed. Taylor & Francis group. New York, US. 492 pp.
- Hoyt, E. (2011). Marine protected areas for whales, dolphins and porpoises. 2<sup>nd</sup> Edition. Ed. Taylor & Francis group. New York, US. 464 pp.
- Hurst, T., Johnson, M.P., Fratantoni, D. & Baumgartner, M. (2011). Beta testing of persistent passive acoustic monitors. Unpublished report. Woods Hole, US. 14 pp.
- ICES (2005). Report of the ICES Advisory Committee on Fishery Management, Advisory Committee on the Marine Environment and Advisory Committee on Ecosystems. ICES Advice 1. 116 pp.
- Jefferson, T.A., Leatherwood, S., Webber, M.A. (1993). Marine mammals of the world. Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO). Rome, Italy. 320 pp.
- Jefferson, T.A., Stacey, P. & Baird, R. (1991). A review of killer whale interactions with other marine mammals: predation to co-existence. Mammal Review 21(4): 151-180.
- Jefferson, T.A., Webber, M.A. & Pitman, R.L. (2008) Marine mammals of the world: a comprehensive guide to their identification. Academic Press. London, UK. 592 pp.
-

- 
- Jensen, F.H., Bejder, L., Wahlberg, M., Aguilar Soto, N., Johnson, M.P., Madsen, P.T. (2009). Vessel noise effects on delphinid communication. *Marine Ecology Progress Series* 395: 161-175.
- Jensen, F.H., Marrero, J., Johnson, M.P., Aguilar Soto, N. y P.T. Madsen. (2011). Calling under pressure: short-finned pilot whales make social calls during deep foraging dives. *Proceedings of the Royal Society B*. doi:10.1098/rspb.2010.2604.
- Jepson, P.D., Arbelo, M., Deaville, R., Patterson, I.A.P., Castro, P., Baker, J.R., Degollada, E., Ross, H.M., Herráez, P., Pocknell, A.M., Rodríguez, F., Howie, F.E., Espinosa, A., Reid, R.J., Jaber, J.R., Martín, V., Cunningham, A.A. & Fernández, A. (2003). Gas-bubble lesions in stranded cetaceans- Was sonar responsible for a spate of whale deaths after an Atlantic military exercise?. *Nature* 425: 575-576.
- Johnson M.W. (1948). Sound as a tool in marine ecology, from data on biological noises and the deep scattering layer. *Journal of Marine Research* 7: 443-458.
- Johnson, M.P. & Tyack, P.L. (2003). A digital acoustic recording tag for measuring the response of wild marine mammals to sound. *IEEE Journal of Oceanic Engineering* 28: 3-12.
- Johnson, M.P., Madsen, P.T., Zimmer, W.M.X., Aguilar Soto, N. & Tyack, P.L. (2004). Beaked whales echolocate on prey. *Proceedings of the Royal Society of London B* 271: S383-S386.
- Johnson, M.P., Madsen, P.T., Zimmer, W.M.X., Aguilar Soto, N. & Tyack, P.L. (2006). Foraging Blainville's beaked whales (*Mesoplodon densirostris*) produce distinct click types matched to different phases of echolocation. *Journal of Experimental Biology* 209: 5038-5050.
- Johnson, M.P., Hickmott, L., Aguilar Soto, N. & Madsen, P.T. (2007). Echolocation behavior adapted to prey in foraging Blainville's beaked whale (*Mesoplodon densirostris*). *Proceedings of the Royal Society B* 275: 133-139.
- Johnson, M.P., Aguilar Soto, N. & Madsen, P.T. (2009). Studying the behavior and sensory ecology of marine mammals using acoustic recording tags. *Marine Ecology Progress Series* 395: 55-73.
- Johnson, M.P., Hurst, T., Arias, A. & Aguilar Soto, N. (2009). Validating acoustic monitors for marine animals: field experience with beaked whales and Digital Acoustic Monitors. 157<sup>th</sup> Meeting of the Acoustical Society of America. Portland, US.
- Johnson, M.P., Hurst, T. & Partan, J. (2012). Low complexity loss less compression of underwater sound recordings. *Journal of the Acoustical Society of America* (in press).
- Jones, B., Lavery, A., Johnson, M.P., Madsen, P.T. & Stanton, T. (2008). Classification of broadband echoes from foraging beaked whales. *Journal of the Acoustical Society of America* 123: 1753-1762.
- Kahn, B. (2000). Komodo National Park Cetacean Surveys 1999 - A rapid ecological assessment of cetacean diversity abundance and distribution. Report to The Nature Conservancy Indonesia Coastal and Marine Program. 29 pp.
- Kane, T.C. & Poulson, T.L. (1976). Foraging by cave beetles: spatial and temporal heterogeneity of prey. *Ecology* 57: 793-800.
- Knudsen, V.O., Alford, R.S. & Emling, J.W. (1948). Underwater ambient noise. *Journal of Marine Research* 7: 410-429.
-

- 
- Kooyman, G.L. (1989). *Diverse divers: physiology and behavior*. Springer-Verlag. New York, US. 216 pp.
- Kooyman, G.L., Castellini, M., Davis, R.W. & Maue, R. (1983). Aerobic diving limits of immature Weddell seals. *Journal of Comparative Physiology B* 151: 171-174.
- Kooyman, G.L. (2002). Diving physiology. *Encyclopedia of marine mammals*. Ed. Perrin, W.F., Würsig, B. & Thewissen, J.G.M. Academic Press. San Diego, US. pp 339-344.
- Laist, D.W., Knowlton, A.R., Mead, J.G., Collet, A.S. & Podesta, M. (2001). Collisions between ships and whales. *Marine Mammal Science* 17(1): 35-75.
- Le Boeuf, B.J., Costa, D.P., Huntley, A.C. & Feldkamp, S.D. (1988). Continuous, deep diving in female Northern elephant seals, *Mirounga angustirostris*. *Canadian Journal of Zoology* 66: 446-458.
- Leatherwood, S. & Reeves, R.R. (1983). *The Sierra Club Handbook of Whales and Dolphins*. Sierra Club Books. San Francisco, US. 302 pp.
- Lerczak, J.A. & Hobbs, R.C. (1998). Calculating sighting distances from angular readings during shipboard, aerial, and shore-based marine mammal surveys. *Marine Mammal Science* 14: 590-599.
- Levin, L.A. & Atkinson, R.J.A. (2003). Oxygen minimum zone benthos: adaptation and community response to hypoxia. *Oceanography and Marine Biology* 41: 1-45.
- Lucke, K., Siebert, U., Lepper, P.A. & Blanchet M. (2009). Temporary shift in masked hearing thresholds in a harbor porpoise (*Phocoena phocoena*) after exposure to seismic airgun stimuli. *Journal of the Acoustical Society of America* 125(6): 4060-4070.
- Lurton, X. (2002). *An introduction to underwater acoustics: Principles and applications*. Praxis Publishing. London, UK. 341 pp.
- Lurton, X. & DeRuiter, S. (2011). Sound radiation of seafloor-mapping echosounders in the water column, in relation to the risks posed to marine mammals. *International Hydrographic Review* 6: 7-17.
- MacLennan, D.N., Fernandes, P.G. & Dalen, J. (2002). A consistent approach to definitions and symbols in fisheries acoustics. *International Council for the Exploration of the Sea* 59: 365-369.
- MacLeod, C.D. (1998). Intraspecific scarring in odontocete cetaceans: an indicator of male 'quality' in aggressive social interactions?. *Journal of Zoology* 244 (1): 71-77.
- MacLeod, C.D. & Zuur, A.F. (2005). Habitat utilization by Blainville's beaked whales off Great Abaco, northern Bahamas, in relation to seabed topography. *Marine Biology* 147: 1-11.
- MacLeod, C.D., Santos, M.B. & Pierce, G.J. (2003). Review of data on diets of beaked whales: evidence of niche separation and geographic segregation. *Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom* 83: 651-665.
- MacLeod, C.D. (2006). How big is a beaked whale? A review of body length and sexual size dimorphism in the family Ziphiidae. *Journal of Cetacean Research and Management* 7(3): 301-308.
-

- 
- MacLeod, C.D., Santos, M.B., López, A. & Pierce, G.J. (2006). Relative prey size consumption in toothed whales: implications for prey selection and level of specialisation. *Marine Ecology Progress Series* 326: 295-307.
- Madsen, P.T., Wahlberg M. & Møhl, B. (2002). Male sperm whale (*Physeter macrocephalus*) acoustics in a high-latitude habitat: implications for echolocation and communication. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 53: 31-41.
- Madsen, P.T., Carder, D., Beedholm, K. & Ridgway, S. (2005). Porpoise clicks from a sperm whale nose - convergent evolution of 130 kHz pulses in toothed whale sonars? *Bioacoustics* 15: 195-206.
- Madsen, P.T., Johnson, M.P., Aguilar de Soto, N., Zimmer, W.M.X. & Tyack, P.L. (2005). Biosonar performance of foraging beaked whales (*Mesoplodon densirostris*). *Journal of Experimental Biology* 208: 181-194.
- Madsen, P.T., Johnson, M.P., Miller, P.J.O., Aguilar Soto, N., Lynch, L. & Tyack, P.L. (2006). Quantitative measures of air-gun pulses recorded on sperm whales (*Physeter macrocephalus*) using acoustic tags during controlled exposure experiments. *Journal of the Acoustical Society of America* 120(4): 2366-2379.
- Madsen, P.T. & Wahlberg, M. (2007). Recording and quantification of ultrasonic echolocation clicks from free-ranging toothed whales: Instruments and Methods. *Deep-Sea Research I* (54): 1421-1444.
- Madsen, P.T., Wilson, M., Johnson, M.P., Hanlon, R.T., Bocconcelli, A., Aguilar Soto, N. & Tyack, P.L. (2007). Clicking for calamari: toothed whales can echolocate squid *Loligo pealeii*. *Aquatic Biology* 1: 141-150.
- Malakoff, D. (2002). Seismology - Suit ties whale deaths to research cruise. *Science* 298: 722-723.
- Marques, T.A., Thomas, L., Ward, J., DiMarzio, N. & Tyack, P.L. (2009). Estimating cetacean population density using fixed passive acoustics sensors: an example with beaked whales. *Journal of the Acoustical Society of America* 125(4): 1982-1994.
- Marques, T.A., Buckland, S., Borchers, D.L., Tosh, D. & McDonald, R. (2010). Point transect sampling along linear features. *Biometrics* doi: 10.1111/j.1541-0420.2009.01381.x.
- Marshall, N.B. (1965). Systematical and biological studies of the Macrourid fishes (Anacanthini-Teleostii). *Deep-Sea Research I* 12: 299-3222.
- Martín, V. (2002). Summary of the report on the atypical mass stranding of beaked whales in the Canary Islands in September 2002 during naval exercises. Department of the Environment, Government of the Canary Islands.
- Martín, V., Vonk, R., Escorza, S. & Montero R. (1990). Records of Gulf Stream beaked whale (*Mesoplodon europaeus*) on the Canary Islands. Proceedings of the 4<sup>th</sup> European Cetacean Society Conference. Palma de Mallorca, España.
- Martín, V. y Carrillo, M. (1992). Programa de estudios de cetáceos varados en Canarias. Informe técnico al Gobierno de Canarias. Tenerife, España. 68 pp.
-

- 
- Martín, V., Montero, R., Heimlich-Boran, J. & Heimlich-Boran, S. (1992). Preliminary observations of the cetacean fauna of the Canary Islands. *European Research on Cetaceans* 6: 61-63.
- Martín, V., Carrillo, M., André, M. & Hernández, V. (1995). Records of cetaceans stranded on the Canary Islands coast from 1992 to 1994. *International Council for Exploration of the Sea. Marine Mammals Committee. CM 1995/N:9*.
- Martín, V. y Carrillo, M. (1999). Informe Técnico sobre varamientos de cetáceos en las Islas Canarias. Abril 1998-abril 1999. Dirección General de Política Ambiental, Gobierno de Canarias. Tenerife, España.
- Martín, V., Servidio, A. & García, S. (2004). Mass strandings of beaked whales in the Canary Islands. *European Cetacean Society Newsletter* 42: 33-36.
- Mauchline, J. & Gordon, J.D.M. (1991). Oceanic pelagic prey of benthopelagic fish in the benthic boundary layer of a marginal oceanic region. *Marine Ecology Progress Series* 74: 109-115.
- Mazucca, L.L. (2001). Potential Effects of Low Frequency Sound (LFS) from Commercial Vessels on Large Whales. Master of Marine Affairs, University of Washington. Washington, US. 70 pp.
- McCauley, R.D. & Duncan, A.J. (2001). Marine Acoustic effects study, blue whale feeding aggregations, Otway Basin, Bass Strait Victoria, Australia. Ed. Centre for Marine Science and Technology, Curtin University. Perth, Australia. 92 pp.
- McConnell, B., Chambers, C. & Fedak, M. (1992). Foraging ecology of Southern elephant seals in relation to the bathymetry and productivity of the Southern Ocean. *Antarctic Science* 4: 393-39.
- McSweeney, D.J., Baird, R.W. & Mahaffy, S.D. (2007). Site fidelity, associations, and movements of Cuvier's (*Ziphius cavirostris*) and Blainville's (*Mesoplodon densirostris*) beaked whales off the island of Hawai'i. *Marine Mammal Science* 23(3): 666-687.
- Mead, J.G. (1989). Beaked whales of the genus *Mesoplodon*. *Handbook of Marine Mammals*. Ed. Ridgway, S.H. & Harrison, R. Academic Press. London, UK. pp 349-430.
- Mead, J.G. (2002). Beaked whales, overview. *Encyclopedia of marine mammals*. Ed. Perrin, W.F., Würsig, B. & Thewissen, J.G.M. Academic Press. San Diego, US. pp 81-84.
- Medwin, H. & Clay, C. (1998). *Fundamentals of Acoustic Oceanography*. Academic Press. New York, US. 712 pp.
- Mellinger, D.K. & Barlow, J. (2003). Future directions for acoustic marine mammal surveys: Stock assessment and habitat use. NOAA OAR Special Report, NOAA/PMEL Contribution 2557, available from NOAA Pacific Marine Environmental Laboratory. 37 pp.
- Mellinger, D.K., Stafford, K.M., Moore, S.E., Dziak, R.P. & Matsumo, H. (2007). Fixed passive acoustic observation methods for cetaceans. *Oceanography* 20(4): 36-45.
- Mignucci, A.A., Pinto, B. & Velasco, M. (1999). Cetacean strandings in Puerto Rico and the Virgin Islands. *Journal of Cetacean Research and Management* 1: 191-198.
-

- 
- Miller, P.J.O., Johnson, M.P. & Tyack, P.L. (2004). Sperm whale behavior indicates the use of echolocation click buzzes 'creaks' in prey capture. *Proceedings of the Royal Society of London B* 271: 2239-2247.
- Møhl, B., Wahlberg, M., Madsen, P.T, Heerfordt, A. & Lund, A. (2003). The monopulsed nature of sperm whale clicks. *Journal of the Acoustical Society of America* 114: 1143-1154.
- Montgomery, J.C., Jeffs, A., Simpson, S.D., Meekan, M. & Tindle, C. (2006). Sound as an orientation cue for the pelagic larvae of reef fish and decapod crustaceans. *Advances in Marine Biology* 51: 143-196.
- Mora-Pinto, D.M., Muñoz, M.F, Mignucci, A. & Acero, A. (1995). Marine mammal mortality and strandings along the Pacific Coast of Colombia. *International Whaling Commission Scientific Committee* 45: 427-429.
- Moretti, D., Marques, T.A., Thomas, L., DiMarzio, N., Dilley, A., Morriesey, R., McCarthy, E., Ward, J. & Jarvis, S. (2010). A dive counting density estimation method for Blainville's beaked whale (*Mesoplodon densirostris*) using a bottom-mounted hydrophone field as applied to a Mid-Frequency Active (MFA) sonar operation. *Applied acoustics* 71: 1036-1042.
- Morisaka, T. & Connor, R. (2007). Predation by killer whales (*Orcinus orca*) and the evolution of whistle loss and narrow-band high frequency clicks in odontocetes. *Journal of Evolutionary Biology* 20:1439-1458.
- Moro, L., Martín, J.L., Garrido, M.J. e Izquierdo, I. (2003). Lista de especies marinas de Canarias (algas, hongos, plantas y animales). Consejería de Política Territorial y Medio Ambiente del Gobierno de Canarias. Tenerife, España. 248 pp.
- Moulins, A., Rosso, M., Nani, B. & Würtz, M. (2007). Aspects of the distribution of Cuvier's beaked whale (*Ziphius cavirostris*) in relation to topographic features in the Pelagos Sanctuary (north-western Mediterranean Sea). *Journal of the Marine Biological Association of the U.K.* 87: 177-186.
- Moustier, C. (2004). Modern Oceanographic Research Vessels. *Polarforschung* 72: 2-3.
- Muizon, C. (1991). A new Ziphiidae from the early Miocene of Washington State (US) and phylogenetic analysis of the major groups of odontocetes. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle: Sciences de la Terre* 12(3-4): 279-236.
- Nieukirk, S.L., Stafford, K.M., Mellinger, D.K., Dziak, R.P. & Fox, C.G. (2004). Low frequency whale and seismic airgun sounds recorded in the mid-Atlantic Ocean. *Journal of the Acoustical Society of America* 115: 1832-1843.
- Noad, M.J., Cato, D.H., Bryden, M.M., Jenner, M.N., Jenner, K. & Curt, S. (2000). Cultural revolution in whale songs. *Nature* 408(6812): 537-537.
- Norris, K.S. & Dohl, T. (1980). The structure and functions of cetacean schools. *Cetacean Behaviour: Mechanisms and Functions*. Ed. Herman, L.M. Wiley Interscience, UK. pp 211-261.
- Norris, K.S., Wursig, B., Wells, R.S. & Wursig, M. (1994). *The Hawaiian Spinner Dolphin*. University of California Press. Berkeley, US. 408 pp.
-

- 
- Notarbartolo di Sciara, G. (1987). Killer whale, *Orcinus orca*, in the Mediterranean Sea. *Marine Mammal Science* 3: 356-360.
- Notarbartolo di Sciara, G. (1990). A note on the cetacean incidental catch in the Italian driftnet swordfish fishery, 1986-1988. International Whaling Commission Scientific Committee document SC/41/SM3.
- NRC (2003). National Research Council. Committee on Potential Impacts of Ambient Noise in the Ocean on Marine Mammals. *Ocean Noise and Marine Mammals*. The National Academies Press. Washington, US. 204 pp.
- NRC (2005). National Research Council. Committee on Characterizing Biologically Significant Marine Mammal Behavior. *Marine Mammal Populations and Ocean Noise: Determining When Noise Causes Biologically Significant Effects*. The National Academies Press. Washington, US. 126 pp.
- O'Shea, T.J. (1999). Environmental contaminants and marine mammals. *Biology Of Marine Mammals*. Ed. Reynolds, J.E. & Rommel, S.A. Smithsonian Institution Press. Washington, US. pp 485-565.
- OSPAR (2009). *Marine litter in the North-East Atlantic Region: Assessment and priorities for response*. London, UK. 127 pp.
- Palacios, D.M., Salazar, S.K. & Day, D. (2005). Cetacean remains and strandings in the Galápagos Islands, 1923-2003. *Latin American Journal of Aquatic Mammals* 3: 127-150.
- Parks, S.E. & Tyack, P.L. (2005). Sound production by North Atlantic right whales (*Eubalaena glacialis*) in surface active groups. *Journal of the Acoustical Society of America* 117:3297–3306.
- Parks, S.E., Warren, J.D., Stamieszkin, K., Mayo, C.A. & Wiley, D. (2011). Dangerous dining: surface foraging of North Atlantic right whales increases risk of vessel collisions. *Proceedings of the Royal Society of London B* doi: 10.1098/rsbl.2011.0578.
- Parsons, E.C.M., Dolman, S., Wright, A.J., Rose, N.A. & Burns, W.C.G. (2008). Navy sonar and cetaceans: Just how much does the gun need to smoke before we act?. *Marine Pollution Bulletin* 56: 1248-1257.
- Payne, R.S. & McVay, S. (1971). Songs of humpback whales. *Science* 173: 585-597.
- Perkins, J.S., Kuperman, W.A., Ingenito, F., Fialkowski, L.T. & Glattetre, J. (1993). Modeling ambient noise in three-dimensional ocean environments. *Journal of the Acoustical Society of America* 93(2): 739-752.
- Pitman, R.L. (2002). Mesoplodont whales. *Encyclopedia of Marine Mammals*. Ed. Perrin, W.F., Würsig, B. & Thewissen, J.G.M. Academic Press. Amsterdam, Netherlands. pp 738-742.
- Pitman, R.L. (2009). Mesoplodont whales. *Encyclopedia of marine mammals*. 2<sup>nd</sup> Edition. Ed. Perrin, W.F., Würsig, B. & Thewissen, J.G.M. Academic Press. Amsterdam, Netherlands. pp 721-726.
- Planes, S., García-Charton J.A., Marcos, C. & Pérez Ruzafa (2008). Ecological effects of Atlanto-Mediterranean Marine Protected Areas in the European Union. EMPAFISH project. Booklet nº 1. Editum. 158 pp.
-



- 
- Politi, E., Airoidi, S. & Di Sciara, G.N. (1994). A preliminary study of the ecology of cetaceans in the waters adjacent to Greek Ionian Islands. Proceedings of the 8<sup>th</sup> Conference of the European Cetacean Society. Montpellier, France.
- Politi, E., Notarbartolo di Sciara, G. & Mazzanti, C. (1996). Cetaceans found in the waters of Lanzarote, Canary Islands. Proceedings of the 10<sup>th</sup> Conference of the European Cetacean Society. Lisbon, Portugal.
- Pyke, G.H., Pulliam, H.R. & Charnov, E.L. (1977). Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *The Quarterly Review of Biology* 52: 137-154.
- Rankin, S. & Barlow, J. (2007). Sounds recorded in the presence of Blainville's beaked whales, *Mesoplodon densirostris*, near Hawaiï. *Journal of the Acoustical Society of America* 122: 42-45.
- Reid, S.B., Hirota, J., Young R.E. & Hallacher, L.E. (1991). Mesopelagic-boundary community in Hawaii: micronekton at the interface between neritic and oceanic ecosystems. *Marine Biology* 109: 427-440.
- Rendell, L.E., Matthews, J.N., Gill, A., Gordon J. & Macdonald, D. (1999). Quantitative analysis of tonal calls from five odontocete species, examining interspecific and intraspecific variation. *Journal of Zoology* 249(4): 403-410.
- Reyes, C., Schiavi, A., Pérez, C.J. & Aguilar Soto, N. (2011). Social structure and temporal variations in individual associations of Blainville's beaked whales (*Mesoplodon densirostris*) in El Hierro (Canary Islands). Proceedings of the 25<sup>th</sup> European Cetacean Society Conference. Cádiz, España.
- Rice, D.W. (1998). *Marine mammals of the world: Systematics and distribution*. Society for Marine Mammalogy. Allen Press. Lawrence, US. 231 pp.
- Richardson, W.J. Greene Jr., Malme, C.R., Thomson, C.I. & Denis, H. (1995). *Marine Mammals and Noise*. Academic Press. San Diego, US. 576 pp.
- Ridgway, S.H. & Carder, D.A. (1988). Nasal pressure and sound production in an echolocating white whale, *Delphinapterus leucas*. *Animal Sonar: Processes and Performance*. Ed. Nachtigall, P.E. & Moore, P.W.B. Plenum. New York, US. pp 53-60.
- Ridgway, S.H., Carder, D.A., Kamolnick, T., Smith, R.R., Schlundt, C.E. & Elsberry, W.R. (2001). Hearing and whistling in the deep sea: depth influences whistle spectra but does not attenuate hearing by white whales (*Delphinapterus leucas*) (Odontoceti, Cetacea). *Journal of Experimental Biology* 204: 3829-3841.
- Ritter, F. (1996). Abundance, distribution and behaviour of cetaceans off La Gomera (Canary Islands) and their interaction with whale watching-boats and swimmers. Diploma Thesis to the University of Bremen. Bremen, Germany. 114 pp.
- Ross, D.G. (1987). *Mechanics of Underwater Noise*. Peninsula Publishing. Los Altos, US. 375 pp.
- Ross, P.S., Ellis, G.M., Ikonomou, M.G., Barrett-Lennard, L.G. & Addison, R.F. (2000). High PCB concentrations in free-ranging Pacific killer whales, *Orcinus orca*: Effects of age, sex and dietary preferences. *Marine Pollution Bulletin* 40(6): 504-515.
-

- 
- Ruxton, G. (2009). Non-visual crypsis: a review of the empirical evidence for camouflage to senses other than vision. *Proceedings of the Royal Society* 364: 549-557.
- Salvanes, A.G.V. & Kristoffersen, J.B. (2001). Mesopelagic fishes. *Encyclopedia of Ocean Sciences*. Ed. Steel, J., Thorpe, S. & Turekian, K. Academic Press. San Diego, US. pp 1711-1717.
- Santos, M.B., Martín, V., Arbelo, M., Fernández, A. & Pierce, G. J. (2007). Insights into the diet of beaked whales from the atypical mass stranding in Canary Islands in september 2002. *Journal of Marine Biological Association UK* 87: 243–251.
- Schevill, W.E. & Watkins, W.A. (1962). Whale and porpoise voices: a phonograph record. Woods Hole Oceanographic Institution. Woods Hole, US. 24 pp.
- Schorr, G.S., Baird, R.W., Bradley Hanson, M., Webster, D.L., McSweeney, D.J. & Andrews, R.D. (2009). Movements of satellite-tagged Blainville's beaked whales off the island of Hawaiï. *Endangered Species Research* 10: 203-213.
- Schorr, G.S., Falcone, E.A., Moretti, D.J., McCarthy, E.M., Hanson, M.B. & Andrews, R.D. (2011). The bar is really noisy, but the food must be good: High site fidelity and dive behavior of Cuvier's beaked whales (*Ziphius cavirostris*) on an anti-submarine warfare range. *Proceedings of the 19<sup>th</sup> Biennial Conference on the Biology of Marine Mammals*. Tampa, US.
- Schreer, J.F. & Kovacs, K.M. (1997). Allometry of diving capacity in air-breathing vertebrates. *Canadian Journal of Zoology* 75: 339-358.
- Secchi, E.R. & Zarzur, S. (1999). Plastic debris ingested by a Blainville's beaked whale (*Mesoplodon densirostris*), washed ashore in Brazil. *Aquatic Mammals* 25: 21-24.
- Seibel, B.A., Thuesen, E.V., Childress, J.J. & Gorodezky, L. (1997). Decline in pelagic cephalopod metabolism with habitat depth reflects differences in locomotory efficiency. *The Biological Bulletin* 192: 262-278.
- Simmonds, M.P. & López-Jurado, L.F. (1991). Whales and the military. *Nature* 351: 448.
- Sims, D.W., Southall, E.J., Humphries, N.E., Hays, G.C., Bradshaw, C.J.A., Pitchford, J.W., James, A., Ahmed, M.Z., Brierley, A.S., Hindell, M.A., Morritt, D., Musyl, M.K., Righton, D., Shepard, E.L.C., Wearmouth, V.J., Wilson, R.P., Witt, M.J. & Metcalfe, J.D. (2008). Scaling laws of marine predator search behaviour. *Nature* 451(7182): 1098-1102.
- Southall, B.L., Bowles, A., Ellison, W.T., Finneran, J., Gentry, R.L., Greene Jr., C.R., Kastak, D.R., Ketten, D.R., Miller, J.H., Nachtigall, P.E., Richardson, J., Thomas, J.A. & Tyack, P.L. (2007). Marine mammal noise exposure criteria: Initial scientific recommendations. *Aquatic Mammals* 33(4): 411-509.
- Szymanski, M.D., Bain, D.E., Kiehl, K., Pennington, S., Wong S. & Henry, K.R. (1999). Killer whale (*Orcinus orca*) hearing: Auditory brainstem response and behavioral audiograms. *Journal of the Acoustical Society of America* 106: 1134-1141.
- Tanabe, S., Mori, T., Tatsukawa, R. & Miyazaki, N. (1983). Global pollution of marine mammals by PCBs, DDTs and HCHs (BHCs). *Chemosphere* 12(9-10): 1269-1275.
-

- 
- Taylor, B.L., Baird, R., Barlow, J., Dawson, S.M., Ford, J., Mead, J.G., Notarbartolo di Sciara, G., Wade, P. & Pitman, R.L. (2008). *Ziphius cavirostris*. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2009.1.
- Taylor, B.L., Barlow, J., Pitman, R., Ballance, L., Klinger, T., DeMaster, D., Hildebrand, J.A., Urban, J., Palacios, D. & Mead, J. (2004). A call for research to assess risk of acoustic impact on beaked whale populations. International Whaling Commission document SC/56/E36. 4 pp.
- Thomas, J.A., Ferm, L.M. & Kuechle, V.B. (1987). Silence as an antipredation strategy by Weddell seals. *Antarctic Journal of the U.S.* 22 (5): 232-234.
- Thompson, D., Duck, C.D., McConnell, B.J., Garrett, J. (1998). Foraging behaviour and diet of lactating female southern sea lions (*Otaria flavescens*) in the Falkland Islands. *Journal of Zoology* 246: 135-14.
- Tobeña, M., Escáñez, A., Rodríguez, Y., López, C. & Aguilar Soto, N. (2011). Inter-island movements of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in the Canary Islands: implications for conservation and SAC design. Proceedings of the 25<sup>th</sup> European Cetacean Society Conference. Cádiz, Spain.
- Tyack, P.L. (1986). Population biology, social behavior and communication in whales and dolphins. *Trends in Ecology and Evolution* 1: 144-150.
- Tyack, P.L. & Miller, E.H. (2002). Vocal anatomy, acoustic communication and echolocation. *Marine Mammal Biology*. Ed. Hoelzel, A.R. Blackwell Science Ltd. Oxford, UK. pp 142-184.
- Tyack, P.L., Johnson, M.P., Aguilar Soto, N., Sturlese, A. & Madsen, P.T. (2006). Extreme diving of beaked whales. *The Journal of Experimental Biology* 209: 4238-4253.
- Tyack, P.L., Zimmer, W.M.X., Moretti, D., Southall, B.L., Claridge, D.E., Durban, J.W., Clark, C.W., D'Amico, A., DiMarzio, N., Jarvis, S., McCarthy, E., Morrissey, R., Ward, J. & Boyd, I.L. (2011). Beaked whales respond to simulated and actual navy sonar. *PLoS ONE* 6(3): e17009doi: 101371/journalpone0017009.
- Urick R.J. (1983). *Principles of Underwater Sound*. McGraw-Hill. New York, US. 423 pp.
- Urquiola, E. y Sevilla, J.A. (1998). Observación de cetáceos en Canarias. Situación actual (I). *Revista de Medio Ambiente* nº 10. Gobierno de Canarias. Santa Cruz de Tenerife, España.
- Van Helden, A.L., Baker, A.N., Dalebout, M.L., Reyes, J.C., Van Waerebeek, K. & Baker, C.S. (2002). Resurrection of *Mesoplodon traversii* (Gray, 1874) senior synonym of *M. bahamondi* (Reyes, Van Waerebeek, Cardenas and Yanez, 1995) (Cetacea: Ziphiidae). *Marine Mammal Science* 18(3): 609-621.
- Van Opzeeland, I.C., Kindermann, L., Boebel, O. & Van Parijs, S.M. (2008). Insights into the acoustic behaviour of polar pinnipeds: current knowledge and emerging techniques of study. *Animal behaviour: new research*. Ed. Weber, E.A. & Krause, L.H. Nova Science Publishers. New York, US. Pp 133-161.
- Van Waerebeek, K., Reyes, J.C. & Luscombe, B.A. (1988). Revisión de la distribución de pequeños cetáceos frente al Perú. Recursos y Dinámica del Ecosistema de Afloramiento Peruano. *Boletín del Instituto del Mar del Perú*. Ed. Salzwedel, A.L.H. Callao, Perú. pp 345-351.
-

- 
- Van Waerebeek, K., Ofori-Danson, P.K. & Debrah, J. (2009). The cetaceans of Ghana: a validated faunal checklist. *West African Journal of Applied Ecology* 15: 61-90.
- Vires, G. (2011). Echosounder effects on beaked whales in the Tongue of the Ocean, Bahamas. Master Thesis, School of Environment, Duke University, Durham, US. 37 pp.
- Vonk, R. & Martín, V. (1988). First list of odontocetes from the Canary Islands, 1980-87. *Proceedings of the 2<sup>nd</sup> European Cetacean Society Conference*. Troia, Portugal.
- Wahlberg, M., Beedholm, K., Heerfordt, A. & Møhl, B. (2011). Characteristics of biosonar signals from the northern bottlenose whale, *Hyperoodon ampullatus*. *Journal of the Acoustical Society of America* 130: 3077-3085.
- Walker, W.A. & Coe, J.M. (1990). Survey of marine debris ingestion by odontocete cetaceans. *Proceedings of the 2<sup>nd</sup> International Conference on Marine Debris*. Hawaiï, US.
- Ward, J., Morrissey, R.P., Moretti, D.J., DiMarzio, N., Jarvis, S., Johnson, M.P., Tyack, P.L. & White, C. (2008). Passive acoustic detection and localization of *Mesoplodon densirostris* (Blainville's beaked whale) vocalizations using distributed bottom-mounted hydrophones in conjunction with a digital tag (DTAG) recording. *Canadian Acoustics* 36: 60-73.
- Ward, J., Jarvis, S., Moretti, D., DiMarzio, N., Johnson, M.P., Tyack, P.L., Thomas, L. & Marques, T.A. (2011). Beaked whale (*Mesoplodon densirostris*) passive acoustic detection in increasing ambient noise. *Journal of the Acoustical Society of America* 129: 662-669.
- Waring, G.T., Hamazaki, T., Sheehan, D., Wood, G. & Baker, S. (2001). Characterization of beaked whale (Ziphiidae) and sperm whale (*Physeter macrocephalus*) summer habitat in shelf-edge and deeper waters off the northeast US. *Marine Mammal Science* 7: 703-717.
- Waring, G.T., Josephson, E., Fairfield-Walsh, C.P. & Maze-Foley, K. (2009). Atlantic and Gulf of Mexico Marine Mammal Stock Assessments 2008. NOAA Tech Memo NMFS no. 210. 440 pp.
- Watanabe, Y., Mitani, Y., Sato, K., Cameron, M.F. & Naito, Y. (2003). Dive depths of Weddell seals in relation to vertical prey distribution as estimated by image data. *Marine Ecology Progress Series* 252: 283-288.
- Watkins, W.A. & Schevill, W.E. (1975). Sperm whales (*Physeter catodon*) react to pingers. *Deep Sea Research I* 22: 123-129.
- Watkins, W.A., Tyack, P.L., Moore, K.E. & Bird, J.E. (1987). The 20-Hz signals of finback whales (*Balaenoptera physalus*). *Journal of the Acoustical Society of America* 82: 1901-1912.
- Watkins, W.A. & Wartzok, D. (1985). Sensory biophysics of marine mammals. *Marine Mammal Science* 1(3): 219-260.
- Watkins, W.A., Daher, M.A., Fristrup, K.M. & Howald, T.J. (1993). Sperm whales tagged with transponders and tracked underwater by sonar. *Marine Mammal Science* 9(1): 55-67.
- Watwood, S.L., Miller, P.J.O., Johnson, M.P., Madsen, P.T. & Tyack, P.L. (2006). Deep-diving foraging behavior of sperm whales (*Physeter macrocephalus*). *Journal of Animal Ecology* 75: 814-825.
- Weilgart, L.S. & Whitehead, H. (1993). Coda vocalizations in sperm whales (*Physeter macrocephalus*) of the Galapagos Islands. *Canadian Journal of Zoology* 71: 744-752.
-

- 
- Weilgart, L.S. (2006). Managing noise through Marine Protected Areas around global hot spots. International Whaling Commission Scientific Committee document SC/58/E25. 12 pp.
- Weilgart, L.S. (2007). A brief review of known effects of noise on marine mammals. *International Journal of Comparative Psychology* 20(2): 159-168.
- Wilson, R.P., Stewart Grant, W. & Duffy, D. (1986). Recording devices on free-ranging marine animals: does measurement affect foraging performance? *Ecology* 67 (4): 1091-1093.
- Wilson, R.P., Pütz, K., Bost, C.A., Culik, B.M., Bannasch, R., Reins, T., Adelung, D. (1993). Diel dive depth in penguins in relation to diel vertical migration of prey: whose dinner by candlelight?. *Marine Ecology Progress Series* 94: 101-104.
- Wilson, R.P., Ropert-Coudert, Y. & Kato, A. (2002). Rush and grab strategies in foraging marine endotherms: the case for haste in penguins. *Animal Behaviour* 63: 85-95.
- Woodside, J.M., David, L., Frantzi, A. & Hooker, S.K. (2006). Gouge marks on deep-sea mud volcanoes in the eastern Mediterranean: Caused by Cuvier's beaked whales?. *Deep-Sea Research I* 53(11): 1762-1771.
- Worm, B., Barbier, E.B., Beaumont, N., Duvy, J.E., Folke, C., Halpern, B.S., Jackson, J.B., Lotze, H.K., Micheli, F., Palumbi, S.R., Sala, E., Selkoe, K.A. & Stachowicz, W.R (2006). Impacts of biodiversity loss on ocean ecosystem services. *Science* 314: 787-790.
- Zacharias, M.A. & Roff, J.C. (2001). Use of focal species in marine conservation and management: a review and critique. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 11: 59-79.
- Zahavi, A. (1975). Mate selection. *Journal of Theoretical Biology* 53: 205-214.
- Zimmer, W.M.X. (2003). Sonar systems and stranding of beaked whales. AC10/Doc. 44 (S). ASCOBANS 10<sup>th</sup> Advisory Committee Meeting. Bonn, Germany.
- Zimmer, W.M.X., Harwood, J., Tyack, P.L., Johnson, M.P. & Madsen, P.T. (2008). Passive acoustic detection of deep-diving beaked whales. *Journal of the Acoustical Society of America* 124: 2823-2832.
- Zimmer, W.M.X., Johnson, M.P., Madsen, P.T & Tyack, P.L. (2005). Echolocation clicks of free-ranging Cuvier's beaked whales (*Ziphius cavirostris*). *Journal of the Acoustical Society of America* 117(6): 3919-3927.

### Legislación

- Berna (1979) Convention on the Conservation of European Wildlife and Natural Habitats. Bern, Switzerland. [http://www.coe.int/t/dg4/cultureheritage/nature/bern/default\\_en.asp](http://www.coe.int/t/dg4/cultureheritage/nature/bern/default_en.asp).
- BOC nº 31 (1996). Decreto 30/1996 de 16 de febrero por el que se establece una Reserva Marina de Interés Pesquero en la isla de El Hierro. Boletín Oficial de Canarias de 11 de marzo. pp 1472-1474.
- BOC nº 133 (2000). Decreto 178/2000 de 6 de septiembre por el que se regulan las actividades de observación de cetáceos. Boletín Oficial de Canarias de 6 de octubre. pp 15840-15851.
-

- 
- BOC nº 4 (2005). Decreto 182/2004 de 21 de diciembre por el que se aprueba el Reglamento de la Ley de Pesca de Canarias. Boletín Oficial de Canarias de 7 de enero. pp 399-449.
- BOC nº 78 (2007). Ley 6/2007 de 13 de abril de modificación de la Ley 17/2003 de 10 de abril de pesca. Boletín Oficial de Canarias de 19 de abril. pp 8318-8320.
- BOC nº 136 (2008). Decreto 149/2008 de 1 de julio relativo al Plan Insular de Ordenación de El Hierro. Boletín Oficial de Canarias de 8 de julio. pp 13076-13079.
- BOC nº 112 (2010). Ley 4/2010 de 4 de junio relativa al Catálogo Canario de Especies Protegidas. Boletín Oficial de Canarias de 9 de Junio. pp 15200-15225.
- BOE nº 234 (1977). Real Decreto 2510/1977 de 5 de agosto sobre trazado de líneas de base en desarrollo de la Ley 20/1967 de 8 de abril, sobre extensión de las aguas jurisdiccionales españolas a 12 millas, a efectos de pesca. Boletín Oficial del Estado de 30 de septiembre. pp 21743-21747.
- BOE nº 30 (1996). Orden de 24 de enero de 1996 por la que se establece una Reserva Marina en el entorno de la Punta de La Restinga - Mar de las Calmas (Isla de El Hierro). Boletín Oficial del Estado de 3 de febrero. pp 3765-3766.
- BOE nº 20 (2001). Real Decreto 1462/2001 de 21 de diciembre por el que se otorgan los permisos de investigación de hidrocarburos. Boletín Oficial del Estado de 23 de enero. pp 2945-2946.
- BOE nº 183 (2006). Orden APA/2521/2006 de 27 de julio por la que se regula la pesca con el arte de palangre de superficie para la captura de especies altamente migratorias. Boletín Oficial del Estado de 2 de agosto. pp 28896-28901.
- BOE nº 299 (2007). Ley 42/2007 de 13 de diciembre del Patrimonio Natural y de la Biodiversidad. Boletín Oficial del Estado de 14 de diciembre. pp 51275-51327.
- BOE nº 304 (2007). Ley 145/2007 de 12 de diciembre de conservación e investigación de las poblaciones de cetáceos para evitar los varamientos accidentales. Boletín Oficial del Estado de 20 de diciembre. pp 52540-52542.
- BOE nº 317 (2010). Ley 41/2010 de 29 de diciembre de protección del medio marino. Boletín Oficial del Estado de 30 de diciembre. pp 108464-108488.
- BOE nº 46 (2011). Real decreto 139/2011 de 4 de febrero para el desarrollo del Listado de Especies Silvestres en Régimen de Protección Especial y del Catálogo Español de Especies Amenazadas. Boletín Oficial del Estado de 3 de febrero. pp 20912-20951.
- BOE nº 221 (2011). Orden 2417/2011 de 30 de agosto por la que se declaran zonas especiales de conservación los lugares de importancia comunitaria marinos de la región biogeográfica Macaronésica de la Red Natura 2000. Boletín Oficial del Estado de 14 de septiembre. pp 97238-97988.
- BOE nº 294 (2011). Real Decreto 1599/2011 de 4 de noviembre por el que se establecen los criterios de integración de los espacios marinos protegidos en la Red de Áreas Marinas Protegidas de España. Boletín Oficial del Estado de 7 de diciembre. pp 129590-129590.
-

- 
- BOE nº 69 (2012). Real Decreto 547/2012 de 16 de marzo por el que se convalida el Real Decreto 1462/2001 de 21 de diciembre, por el que se otorgan los permisos de investigación de hidrocarburos. Boletín Oficial del Estado de 21 de marzo. pp 24957-24959.
- Bonn (1979) Convention on the Conservation of Migratory Species of Wild Animals. Bonn, Germany. 127 pp. <http://www.cms.int/>.
- CITES (1973) Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora. Washington, US. 15 pp. <http://www.cites.org/>.
- DO L 206 (1992). Directiva 92/43/CEE del Consejo de 21 de mayo de 1992, relativa a la conservación de los hábitats naturales y de la fauna y flora silvestres. Diario Oficial de la Unión Europea de 22 de julio. pp 07-50.
- Gobierno de Canarias (2007). Censo de vertidos desde tierra al mar en Canarias. Consejería de Medio y Ordenación Territorial.  
[http://www.gobcan.es/cmayerot/medioambiente/calidadambiental/vertidos/el\\_hierro.html](http://www.gobcan.es/cmayerot/medioambiente/calidadambiental/vertidos/el_hierro.html).
- IMO (2005). Resolución 134 (53) de 22 de julio relativa a la designación de las Islas Canarias como zona marina especialmente sensible. Organización Marítima Internacional, Informe del Comité de Protección del Medio Marino (MEPC).
- ISTAC (2011). Instituto Canario de Estadística, Gobierno de Canarias. Santa Cruz de Tenerife, España. <http://www.gobiernodecanarias.org/istac/>.
- IUCN (2011). Lista roja de especies amenazadas versión electrónica 2011.2 de 16 de abril de 2011. <http://www.iucnredlist.org/>.

### Programas y Recursos

- CIMA (2011). Centro de Investigaciones Medioambientales del Atlántico. <http://www.cimacanarias.com/>.
- Development Core Team (2011). R version 2.15. Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. <http://www.R-project.org>.
- ESRI (2003). ArcMap version 9.2. Environmental Systems Resource Institute. Redlands, US. [www.esri.com](http://www.esri.com).
- Johnson, M. (2008). Logtool: Visual data logging and display tool for Matlab 6.5. Woods Hole Oceanographic Institution. Woods Hole, US.
- Mathworks (2003). Matlab version 6.5.1 The MathWorks Inc. Natick, US. <http://www.mathworks.es/>.
- Schill, S. & Raber, G. (2008). Protected Area Tools (PAT) for ArcGIS 9.2. The Nature Conservancy. Arlington, Canada. <http://www.gispatools.org>.
- [www.cetabase.info](http://www.cetabase.info) - Base de datos de avistamientos de cetáceos. Universidad de la Laguna, Línea de investigación de cetáceos. La Laguna, España.
- [www.marinetraffic.com](http://www.marinetraffic.com) - Vessel positions tracking based on AIS data. Department of Product and Systems Design Engineering, University of the Aegean. Lesvos, Greece.
-



Imágenes tomadas por L.A. Khyn, P. Díaz, J. Boccalon y P. Arranz con el permiso de la Viceconsejería de Medio Ambiente del Gobierno de Canarias, disponibles en [www.cetabase.info](http://www.cetabase.info).