



**Hiperventilación en el zifio de Blainville
(*Mesoplodon densirostris*) en relación a su
comportamiento de buceo.**

**Hyperventilation in the Blainville's Beaked
Whale (*Mesoplodon densirostris*) in relation to
its diving behavior.**

Trabajo fin de Máster
**Máster Universitario en Biología Marina: Biodiversidad
y Conservación**

Estel Sànchez i Camí
Septiembre, 2020

Natacha Aguilar de Soto, Investigadora Docente Ramón y Cajal del Departamento de Biología Animal, Edafología y Geología de la Universidad de La Laguna,

CERTIFICA:

Que la memoria presentada por Estel Sànchez i Camí, titulada “**Hiperventilación en el zifio de Blainville (Mesoplodon densirostris) en relación a su comportamiento de buceo**”, ha sido realizada bajo su dirección y consideran que reúne todas las condiciones de calidad y rigor científico requeridas para optar a su presentación como Trabajo de Fin de Máster, en el Máster de Biología Marina: Biodiversidad y Conservación de la Universidad de La Laguna, curso 2019-2020.

Y para que así conste y surta los efectos oportunos, firman el presente certificado, a 7 de septiembre de 2020.

Fdo.

A handwritten signature in blue ink, reading "Natacha Aguilar", with a horizontal line underneath.

Dra. Natacha Aguilar de Soto

Índice

1. Introducción	4
2. Objetivo	7
3. Material y métodos	7
Especie de estudio	7
Toma y análisis de datos. Marcaje y registro con dispositivos DTAG	11
4. Resultados	12
5. Discusión	17
6. Conclusiones	20
7. Bibliografía	21

Agradecimientos

A la Naturaleza, por inspirarnos a conocerla, a mi familia y amigos, y a mi directora de este trabajo.

Resumen

Los patrones de respiración de los cetáceos en periodos entre buceos han sido poco estudiados, a pesar de la importancia de la gestión de la respiración en la ecología comportamental de estos vertebrados de respiración aérea que completan sus ciclos vitales en el medio marino. Este trabajo constituye el primero que investiga con detalle los patrones de hiperventilación de un cetáceo de buceo profundo, el zifio de Blainville, *Mesoplodon densirostris*, contrastando las variaciones de este comportamiento alrededor de buceos profundos y someros, para contribuir al conocimiento de los parámetros que influyen los patrones respiratorios de este buceador extremo. Se observa que los zifios de Blainville modulan tanto la duración de las emersiones anteriores y posteriores a los buceos someros y profundos como la tasa respiratoria durante estas emersiones y se proponen hipótesis para explicar este comportamiento, relacionadas con las presiones parciales de los gases y con el comportamiento de reducción del riesgo de depredación de los zifios.

Palabras claves: respiración, zifios, Blainville, hiperventilación.

Abstract

There is little knowledge about the respiratory patterns of cetaceans in relation to their diving behaviour. This is in spite of the importance of respiration management within the behavioral ecology of these air-breathing vertebrates which complete their life cycles in the marine environment. This work is the first to investigate in detail the hyperventilation patterns of a deep-diving cetacean, the Blainville's beaked whale, *Mesoplodon densirostris*, contrasting the variations in this behavior around deep and shallow dives, to contribute to the knowledge of the parameters that influence respiratory patterns of this extreme diver. The results demonstrate that Blainville's beaked whales modulate both the duration of surface periods and the respiratory rate during these periods before and after deep and shallow dives. We propose hypothesis to explain these variations, related both with respiratory physiology considering gas tensions in the body, and with behavioural ecology related to anti-predation strategies of beaked whales.

Key words: breathing, beaked whales, Blainville, hyperventilation.

1. Introducción

La respiración es un proceso de vital importancia para todos los animales, dado que el oxígeno puede considerarse “el combustible de la vida”. La respiración permite la obtención de energía mediante la absorción de oxígeno, que es el receptor de electrones final, y genera dióxido de carbono que se forma como subproducto. A diferencia de los mamíferos terrestres, que viven dentro de un medio aéreo y que siempre pueden respirar, los mamíferos marinos bucean en apnea. Quizás impulsados por el riesgo inherente a intentar respirar mientras están sumergidos, generalmente se considera que los mamíferos marinos se han adaptado para ser respiradores conscientes, y se reconoce desde hace mucho tiempo el papel del control conductual de la respiración (Craig y Pásche, 1980). Algunas especies de delfínidos muestran ondas cerebrales unihemisféricas asociadas con el sueño. Por lo tanto, hay un hemisferio cerebral que siempre está despierto para controlar los patrones de respiración (Jefferson *et al.*, 2011). Se puede afirmar que los patrones respiratorios están determinados para cada especie, con variaciones individuales, e influenciados no solo por factores fisiológicos sino también biológicos, conductuales, sociales y ecológicos.

Los mamíferos marinos se sumergen con una reserva limitada de oxígeno que deben gestionar para optimizar su comportamiento de buceo, lo que les ha llevado a desarrollar mecanismos fisiológicos y comportamentales altamente especializados. A nivel general tienen dos mecanismos principales para alargar el tiempo de inmersión y, por tanto, de búsqueda y captura de presas en buceos de alimentación: i) aumentar su capacidad de almacenaje de oxígeno; y ii) reducir su consumo durante las inmersiones (Scholander, 1940; Butler & Jones, 1982; Butler, 2004). En base a la combinación de estos dos factores, puede afirmarse que, en general y dentro del mismo taxon, una mayor masa corporal incrementa la capacidad potencial de buceo. Sin embargo, además del tamaño corporal otros factores afectan en consumo de oxígeno, como la ecología comportamental de las especies. En cuanto a la capacidad de almacenaje de oxígeno, las diferentes presiones selectivas entre los mamíferos marinos para acceder a sus presas en profundidad y la duración de las inmersiones asociadas a la caza han dado lugar a grandes diferencias en las reservas de oxígeno corporal total y su distribución en los pulmones, la sangre y los músculos. Los mamíferos marinos presentan mayores reservas de oxígeno que los mamíferos terrestres, siendo dentro de los mamíferos marinos los mamíferos de buceo profundo los que presentan mayores reservas de oxígeno (69-97 ml/kg) (Ponganis, 2011).

Además de aumentar la capacidad de almacenaje de oxígeno, los mamíferos marinos deben reducir en lo posible el consumo durante los buceos, pero también gestionar la preparación y recuperación de las reservas de oxígeno antes y después de los buceos, durante los que no pueden respirar y crean una deuda de oxígeno. Para ello utilizan estrategias comportamentales de control del tiempo de emergencia y frecuencia respiratoria antes y después de los buceos, acompañados de tácticas fisiológicas. Por ejemplo, se espera que utilicen estrategias de equilibrio de oxígeno, agotando enormemente sus reservas de oxígeno durante el buceo, para maximizar la absorción de oxígeno durante las primeras respiraciones tras el mismo. Así mismo, los mamíferos marinos suelen mostrar un aumento de la frecuencia cardíaca al acercarse a la superficie. Se ha sugerido que esta taquicardia anticipatoria coincide con la perfusión restaurada de los tejidos periféricos, por lo que los niveles de oxígeno en la sangre disminuyen aún más a medida que aumentan los niveles de dióxido de carbono. Estos cambios en los gases sanguíneos aumentan el gradiente entre las presiones parciales en la sangre y los pulmones y conducen a una captación de oxígeno y a una descarga de dióxido de carbono más rápidas durante las primeras respiraciones en la superficie. Cuando las focas grises no muestran taquicardia anticipatoria, no alcanzan la tasa máxima de absorción de oxígeno durante las primeras respiraciones. (Jefferson *et al.*, 2011). La taquicardia es consistente con el hecho de que, si se compara con la respiración de humanos, los cetáceos tienen una respiración explosiva, mostrando tasas altas y constantes de flujo de aire durante casi toda la espiración, con velocidades de hasta 200 m/s durante la espiración y 44 m/s durante la inspiración inmediatamente posterior a un buceo (Jefferson *et al.*, 2011).

Otra estrategia ampliamente utilizada es la hiperventilación. Los mamíferos marinos suelen hiperventilar tanto antes como después de una inmersión. La hiperventilación antes de una inmersión aumenta las tensiones de oxígeno y reduce las tensiones de dióxido de carbono. La hiperventilación surge a través de un aumento en la frecuencia respiratoria y del volumen corriente, siendo éste el volumen de aire que circula entre una inspiración y espiración normal sin realizar un esfuerzo adicional (Würsig *et al.*, 2017). Aunque ambos pueden aumentar inicialmente durante la hiperventilación, la dinámica pulmonar requiere una eventual relación recíproca entre el volumen corriente y la frecuencia respiratoria. En las focas de Weddell, una hiperventilación de cinco a seis veces mayor estando en reposo se logra aumentando el volumen corriente de 1,5 a 2 veces y aumentando también 3 veces la frecuencia respiratoria. Si la frecuencia respiratoria supera las 25 respiraciones/min, el volumen corriente se acerca al de los mamíferos terrestres. Debido a que los mamíferos marinos normalmente tienen volúmenes corrientes tan grandes, tienen mucha menos capacidad para aumentar la ventilación total en respuesta al ejercicio comparado a animales terrestres (Jefferson *et al.*, 2011).

El aumento de la frecuencia cardíaca y la tasa respiratoria al salir a la superficie conducen a una rápida restauración de las tensiones de oxígeno. De hecho, en las focas de Weddell las presiones parciales de oxígeno en sangre en el período de recuperación post-inmersión de forma rutinaria acaban superando los valores de reposo. Parece que la purga de dióxido de carbono es más crítica para determinar la preparación para bucear nuevamente que la reposición de oxígeno. En las focas de Weddell, la presión parcial de dióxido de carbono cae a niveles de reposo unos dos minutos después de las inmersiones aeróbicas, pero puede tardar hasta 10 minutos en alcanzar los niveles de reposo después de inmersiones largas, que dependen del metabolismo anaeróbico. El hecho de que la hiperventilación pueda continuar durante una hora después de que las presiones parciales de oxígeno y dióxido de carbono regresen a los niveles de reposo indica que la hiperventilación prolongada es impulsada más por cambios inducidos por lactato en el equilibrio ácido-base en la sangre (Jefferson *et al.*, 2011).

Varios autores han modelado el comportamiento de buceo de los mamíferos marinos basándose en curvas de carga de oxígeno en la superficie en comparación con el gasto de energía bajo la superficie, relacionados con el nivel de consumo de oxígeno durante el buceo. Ha habido varios modelos basados en lo que el animal puede estar intentando maximizar, ya sea el tiempo en una agregación de presas profundas, la ingesta bruta de energía durante una inmersión, la ingesta neta de energía, la eficiencia energética, etc. Todos los modelos concluyen que debería haber alguna relación entre la duración de una inmersión y el tiempo de respiración en superficie, ya sea antes o después de la inmersión. Aunque algunas especies muestran tales relaciones durante ciertos intervalos de tiempo de inmersión, no todas las especies muestran los patrones esperados (Jefferson *et al.*, 2011).

Estos estudios se han realizado principalmente en pinnípedos, y existe un amplio desconocimiento del comportamiento respiratorio de los cetáceos en la preparación y recuperación de sus buceos. El presente trabajo contribuye a paliar esta escasez de conocimiento, investigando la tasa respiratoria de una especie de buceo profundo, el zifio de Blainville (*Mesoplodon densirostris*), considerado un “buceador extremo” (Tyack *et al.* 2006) dado que con un tamaño corporal medio realiza rutinariamente buceos similares a los de los cachalotes, con una masa corporal entre 11 y 20 veces mayor (Fais *et al.* 2015). Este estudio, en el contexto del conocimiento existente sobre otras especies, permitirá discutir la influencia de parámetros puramente fisiológicos y comportamentales en la regulación de la tasa respiratoria de estos mamíferos marinos.

2. Objetivo

Investigar la regulación de la tasa respiratoria de una especie de buceo profundo, el zifio de Blainville para responder a la hipótesis de que los zifios realizarán mecanismos de preparación anterior y recuperación posterior a los buceos, y que estas estrategias variarán en relación a la duración y profundidad de las inmersiones.

3. Material y métodos

Especie de estudio

Este estudio se centra en una especie de buceo profundo y de tamaño medio, el zifio de Blainville, *Mesoplodon densirostris*. (Figura 1). Como abreviatura a lo largo de este trabajo se le denominará como Md. El zifio de Blainville forma parte de un amplio grupo de cetáceos denominados zifios (familia *Ziphiidae*) constituido por 22 especies con distribución en aguas profundas de todos los océanos (Mead, 2002a), de las cuales 6 han sido registradas en Canarias (Vonk & Martin, 1988).



Figura 1. Zifio de Blainville, *Mesoplodon densirostris*. Se observa un macho adulto a la derecha, con los dientes cubiertos de parásitos, y un macho subadulto a la izquierda, con la mandíbula muy arqueada donde los dientes aún no sobresalen del tejido.

Debido al carácter esquivo que presentan es complicado investigarlos, suelen pasar poco tiempo en superficie y presentan una distribución oceánica. Sin embargo, tanto el zifio de Cuvier como el de Blainville son regularmente avistados en Canarias, principalmente en el Hierro (Aguilar de soto, 2006; Arraz *et al.*, 2011), y en el sureste de Fuerteventura (V. Martín, M. Carrillo pers comm), con al menos una parte de las poblaciones residente en sus aguas (Aparicio *et al.*, 2005).

El zifio de Blainville suele encontrarse en aguas cálidas y cálido-templadas (FAO-UNEP, 1994), ambos sexos presentan un tamaño similar y presentan un dimorfismo sexual caracterizado por la erupción de dos únicos dientes en la mandíbula inferior de los machos adultos, que no son visibles externamente en las hembras ni machos inmaduros (dimorfismo presente en toda la familia Ziphiidae) (Heyning, 1989; Mead, 1989) (Figura 1) y una progresiva acumulación de cicatrices con la edad, especialmente notoria en los machos. Presentan una coloración variable, desde el marrón oscuro al gris, con posibles zonas amarillentas debidas a las diatomeas que se adhieren a la piel. Las crías recientes de esta especie pueden tomar una coloración más clara.

Los zifios presentan dos pliegues gulares relacionados con su método de alimentación por succión. Se observan también unas concavidades axilares (“flipper pockets”) con la forma de las aletas pectorales, donde se supone que esconden éstas al bucear para reducir la resistencia hidrodinámica (Heyning, 2002). La aleta dorsal se encuentra al principio del tercio final del cuerpo.

Los zifios de Blainville pueden ser clasificados en grupos de edad y sexo según las siguientes definiciones de Mead (1989), Claridge (2005):

Macho adulto: la única clase en la que los dientes son visibles, bien en la punta del hocico (zifio de Cuvier) o en el lateral de la mandíbula sobresaliendo por encima del rostro (zifio de Blainville). Los machos adultos presentan numerosas cicatrices y, en el caso de los zifios de Cuvier, adquieren colores blanquecinos de forma irregular en el cuerpo.

Hembra adulta: las hembras de ambas especies se diferencian de los machos porque presentan menos cicatrices y los dientes no son visibles, pues no llegan a sobresalir de la mandíbula. En el zifio de Blainville los animales adultos adquieren una frente ligeramente abombada y, por ello, Claridge define como hembras adultas sólo a aquellos individuos que hayan sido avistados en al menos dos ocasiones independientes asociados a una cría.

Indeterminado: esta clase engloba a las hembras adultas que no han sido observadas asociadas a crías y a los animales subadultos de ambos sexos.

Juvenil: individuo con una longitud total de unos dos tercios del tamaño adulto; escasas cicatrices y coloración más homogénea que los animales adultos o indeterminados, gris o marrón oscuro.

Cría: animales con marcas fetales en el cuerpo, que permanecen durante el primer año de vida, y pocas o ninguna cicatriz; longitud alrededor de la mitad del tamaño adulto. Normalmente asociado estrechamente a otro individuo.

Existe una gran variabilidad en el número de individuos integrantes de los grupos y en su composición social, registrándose animales solitarios, parejas hembra-cría, grupos de hasta cuatro parejas hembras-cría o grupos de animales indeterminados (Aguilar de Soto *et al.*, 2019). El tamaño de los grupos observado en El Hierro varió de 1 a 7 individuos.

Es relevante para la interpretación de las estrategias de alimentación observadas en esta especie, tal como el tamaño de las presas y su consistencia (gelatinosa o muscular), lo que se relaciona con su contenido energético, así como también es relevante la ecología de las especies, por ejemplo su distribución batimétrica, comportamiento migratorio vertical, adaptaciones a la vida pelágica o bentónica, etc. En estudios previos se analizó el contenido estomacal de zifios de Blainville encontrando restos de cefalópodos (*Histioteuthis* y *Lepidoteuthis*), peces (*Scopelogadus*, *Lampanyctus*, *Cepola*) y crustáceos (*Ptrygosquilla*) (Santos *et al.* 2007).

Los zifios de Blainville presentan un comportamiento de buceo y alimentación muy homogéneo entre el día y la noche. Las inmersiones de alimentación son largas y profundas. Cuando están en la parte más profunda de los buceos utilizan la ecolocalización para localizar a sus presas. Los buceos de alimentación se separan entre sí unas 1.5 horas, durante las que se realizan inmersiones cortas, someras y silenciosas, sin función trófica (Aguilar de Soto, 2006).

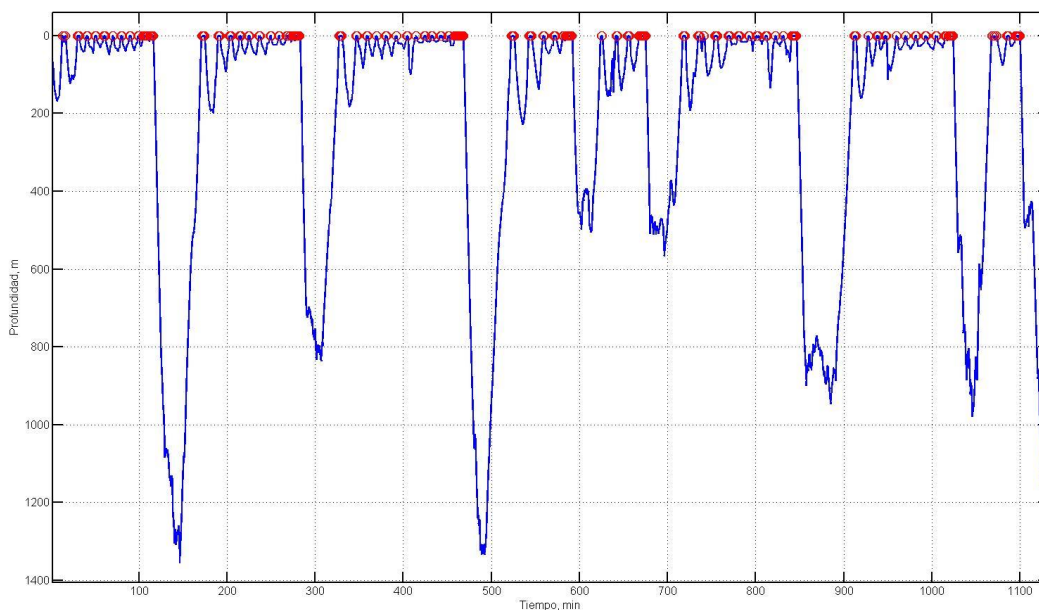


Figura 2. Perfil de inmersión del zifio de Blainville. Los círculos rojos marcan los eventos de respiración.

Toma y análisis de datos. Marcaje y registro con dispositivos DTAG.

Para la realización de este estudio se ha utilizado una marca digital no invasiva llamada DTag (Johnson & Tyack, 2003). La DTag graba datos acústicos hasta frecuencias ultrasónicas. Además, dispone de un sistema de sensores de orientación con acelerómetros y magnetómetros en los tres ejes de coordenadas, de conductividad del agua y de valores de calibración, tales como el voltaje de la batería. La frecuencia de muestreo acústico es programable y la de los sensores de orientación es de 47-50 veces por segundo (Hertzios, Hz), es decir, de gran resolución. Las marcas se colocan con un mástil de posicionamiento y se adhieren con ventosas al lomo de los animales. Se liberan tras un tiempo programado de grabación, o antes del mismo debido al rozamiento del agua, y son recuperadas con ayuda de seguimiento por radio VHF.

Los datos fueron analizados en Matlab utilizando rutinas informáticas de la DTAG toolbox (www.soundtags.org) y otras programadas específicamente para este trabajo. Se extrajeron los datos de profundidad de las DTAG para obtener los perfiles de inmersión de cada individuo y se identificaron los buceos como eventos en los que los animales se alejaban de la superficie más de 20 m, para evitar un sesgo incluyendo simples desplazamientos someros.

Los eventos de respiración se identificaron de dos formas: i) escuchando las grabaciones acústicas para localizar el sonido de los soplos con la herramienta respaudit; ii) analizando los movimientos cíclicos de respiración evidentes en el perfil de buceo (Figura 3). Se contrastaron estas dos metodologías para darle fiabilidad a la segunda.

Se realizaron test de correlación considerando el factor individuo, así como de diferencias de medias utilizando ANOVAS y estadísticos de multicomparación a posteriori. Todos los análisis se realizaron en Matlab.

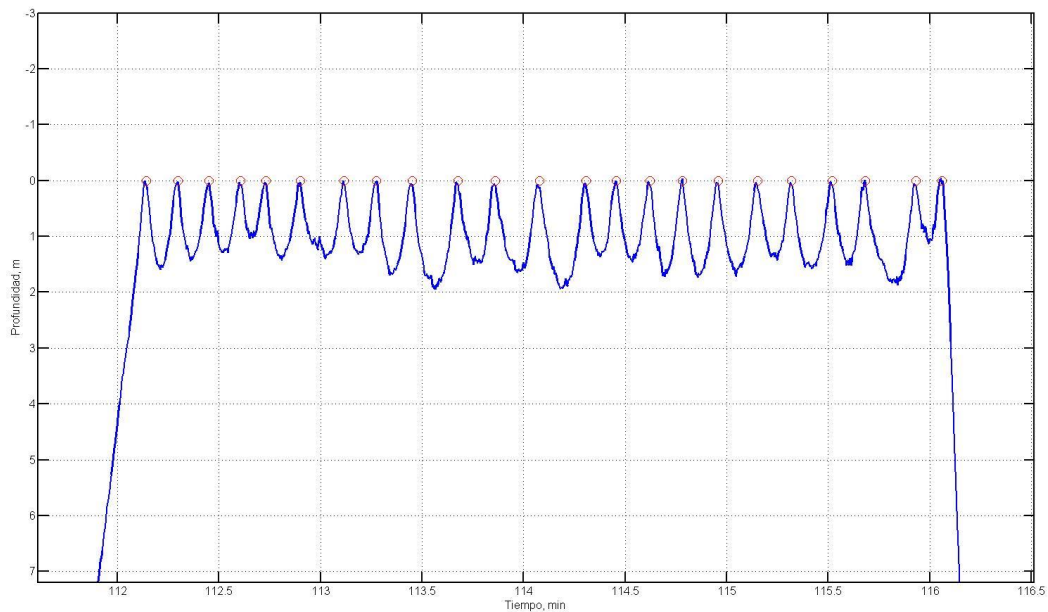


Figura 3: Ejemplo de registro de profundidad con eventos de respiración marcados con círculos rojos.

4. Resultados

Se analizaron 14 marcas colocadas en zifios de Blainville, sumando 138 horas de grabaciones, durante las cuales se registraron 379 buceos de más de 20 m de profundidad, que se clasificaron en someros y profundos dependiendo de si su profundidad máxima era inferior o superior a 400 m (Tabla 1). La distribución de profundidad y duración de los buceos se plasma en la Figura 4. Existe una correlación significativa entre estos parámetros, que se plasma en la Figura 5.

Tabla 1. Descriptiva de los registros de dispositivos DTAG analizados en este trabajo. Prof: profundidad de los buceos; Dur: duración de los buceos.

Especie	Buceos someros (n, media, rango)	Buceos profundos (n, media, rango)	Total
<i>Mesoplodon densirostris</i> n=14 (138 horas)	n=330 Prof: 86 m (20-281) Dur: 10 min (2-22)	n=49 Prof: 823 m (466-1355) Duración: 47 min (23-65)	379 buceos (> 20 m prof)

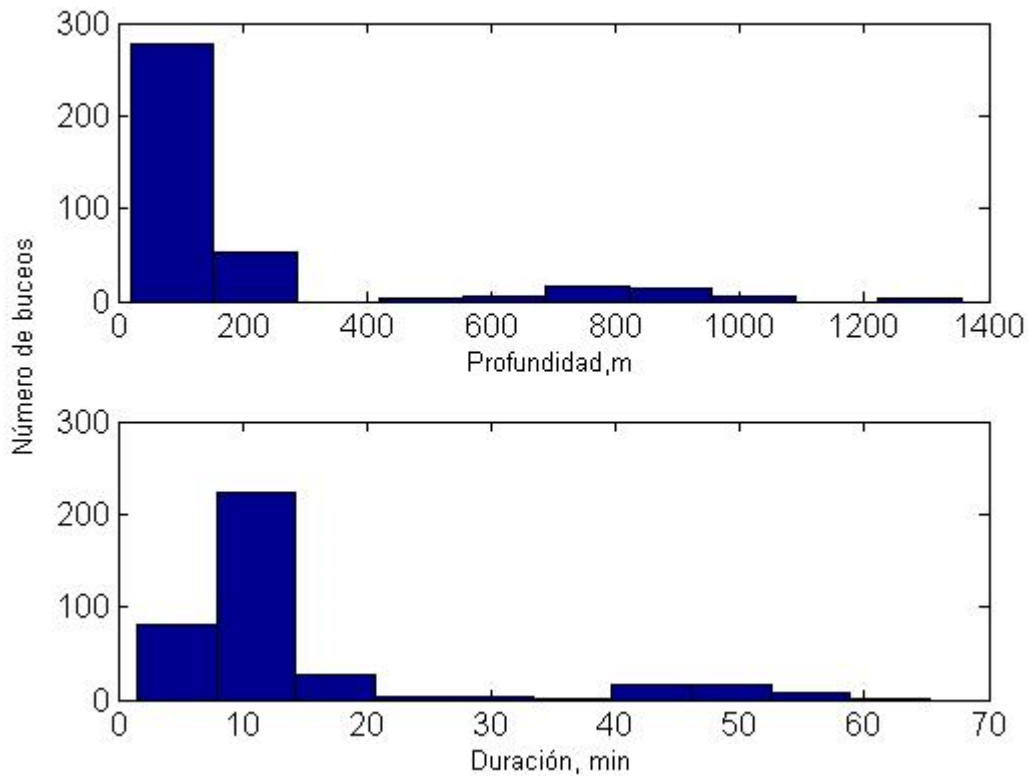


Figura 4. Histogramas de profundidad y duración de los 379 buceos registrados de 14 zifios de Blainville marcados en EL Hierro con dispositivos DTAG

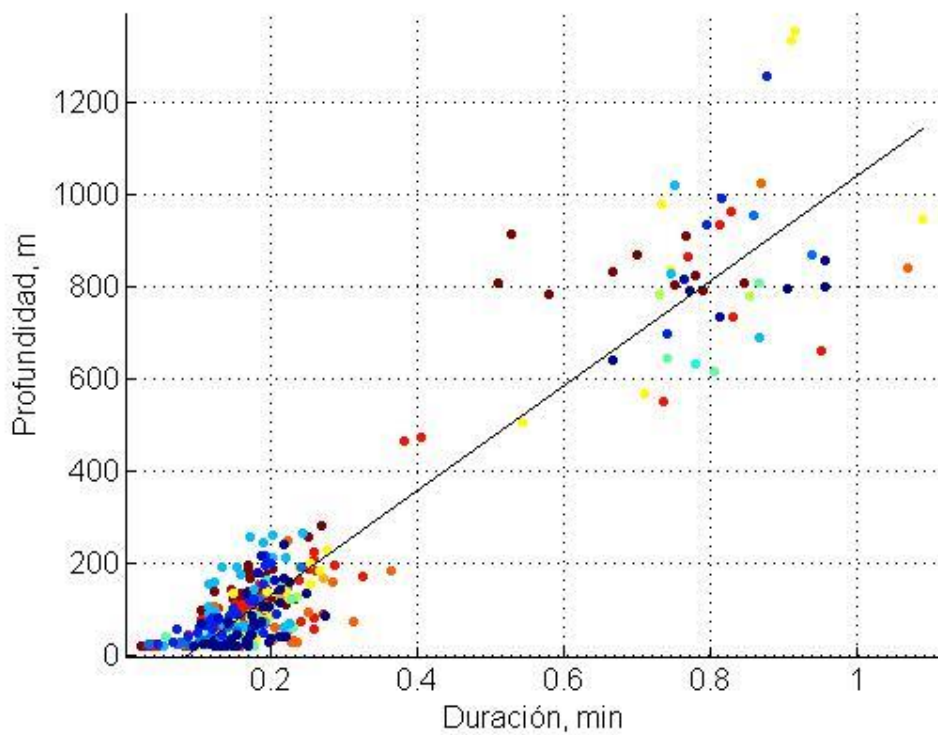


Figura 5. Correlación entre duración y profundidad de las inmersiones del zifio de Blainville. Los colores denotan los 14 distintos individuos instrumentados con DTAG. El índice de correlación es 0,9 y la probabilidad de correlación aleatoria es muy baja ($p \ll 0.01$).

De los 49 buceos profundos, se analizaron 39 para los que se grabó de forma completa tanto el periodo anterior como posterior al buceo (es decir, no eran el primer ni el último buceo del registro). Igualmente, se analizaron 209 buceos someros completos e intermedios, es decir, cuyos periodos de emersión pre y post buceo se grabaron completamente, y estos no eran ni inmediatamente posteriores ni inmediatamente anteriores a un buceo profundo.

Se compararon varios parámetros para las siguientes categorías de periodos de emersión: i) pre-buceo profundo; ii) post buceo profundo; iii) pre-buceo somero intermedio; iv) post-buceo somero intermedio. Los parámetros fueron duración, número total de soplos y tasa respiratoria expresada como número de soplos por minuto de emersión en dicho periodo (Tabla 2 y Figura 6).

Tabla 2: Descriptiva de las emersiones inmediatamente anteriores y posteriores a los buceos profundos, e intermedias entre buceos someros (anteriores y posteriores a estos). Los datos se expresan como medias (rango).

Tipos emersiones	Duración (min)	Num. soplos	Fr (soplos/min)
Pre-profundas	7,8 (2-19)	43 (17-91)	6,1 (3,3-10)
Post- profundas	2,8 (1-19)	20 (7-91)	8,7 83,8-20)
Pre-someras	1,8 (1-23)	16 (8-39)	11,5 (1,5-21)
Post-someras	1,9 (1-38)	16 (8-59)	11,4 (1,4-21)

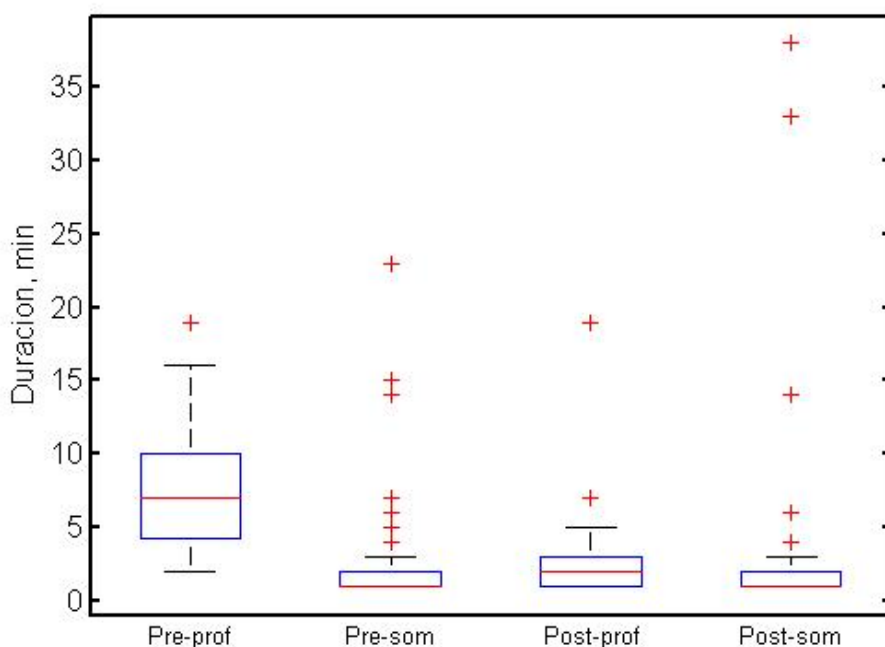


Figura 6. Diagrama de caja de la duración de las emersiones anteriores y posteriores a buceos profundos y someros.

Se registraron diferencias significativas entre la duración de los periodos pre buceos profundos, y los periodos post buceos profundos, y pre y post buceos someros (Figura 7).

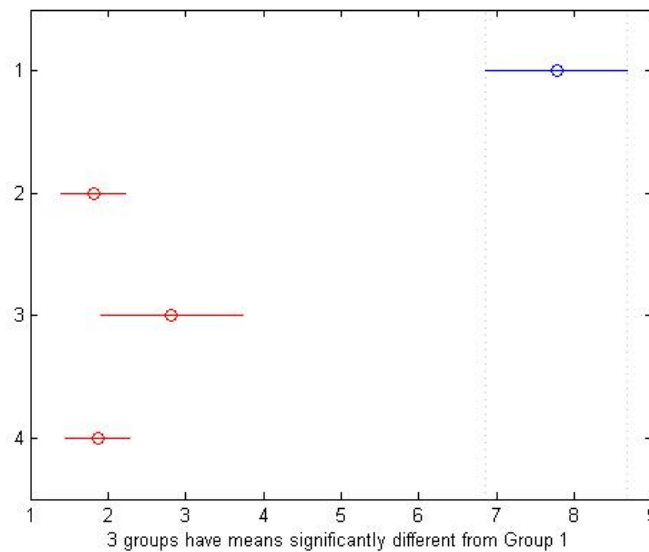


Figura 7. Comparación de medias del grupo 1 (emersiones previas a buceos profundos) y los otros tres grupos (emersiones posteriores a buceos profundos, y previas y posteriores a buceos someros). El test a posteriori muestra diferencias significativas entre estos tres grupos y el grupo 1 ($p < 0.01$). Gráfica de la herramienta multicompare de Matlab.

El número de soplos registrado en las emersiones también varió entre los distintos tipos de emersión, como se observa en la figura 8.

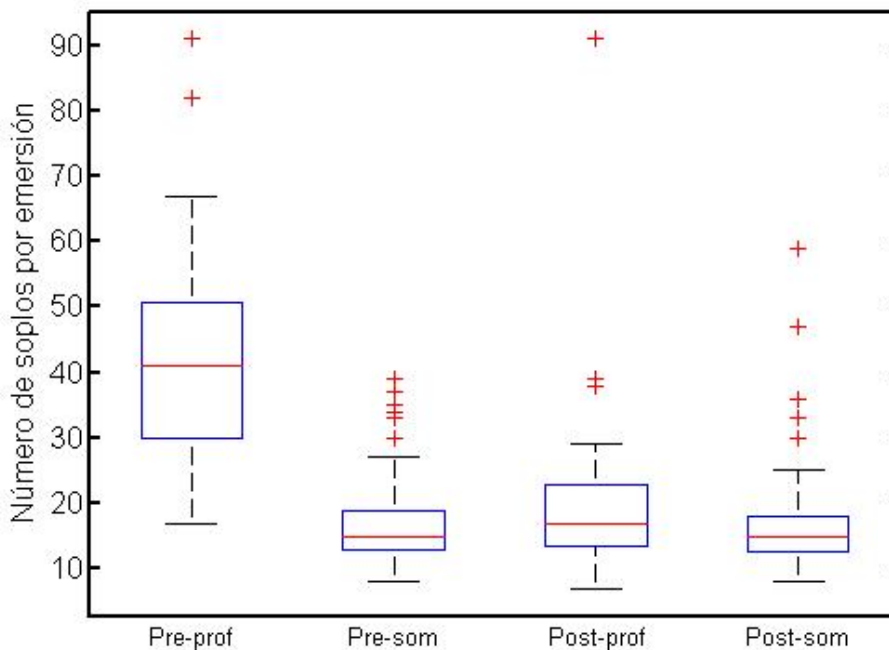


Figura 8. Diagrama de caja del número de soplos registrados durante las emersiones anteriores y posteriores a buceos profundos y someros.

Sin embargo, el número total de soplos en cada emersión no depende solamente de la duración de la misma, porque, como se observa en la Figura 9, la tasa respiratoria varía entre los distintos tipos de emersión. Se observa que la tasa respiratoria es mucho mayor, de media, durante los intervalos entre buceos someros que no preceden ni siguen directamente a un buceo profundo. La tasa es también elevada en los periodos tras los buceos profundos, pero menor justo antes de los mismos, de modo que el factor más importante dominando la tasa respiratoria parece ser la duración de la emersión.

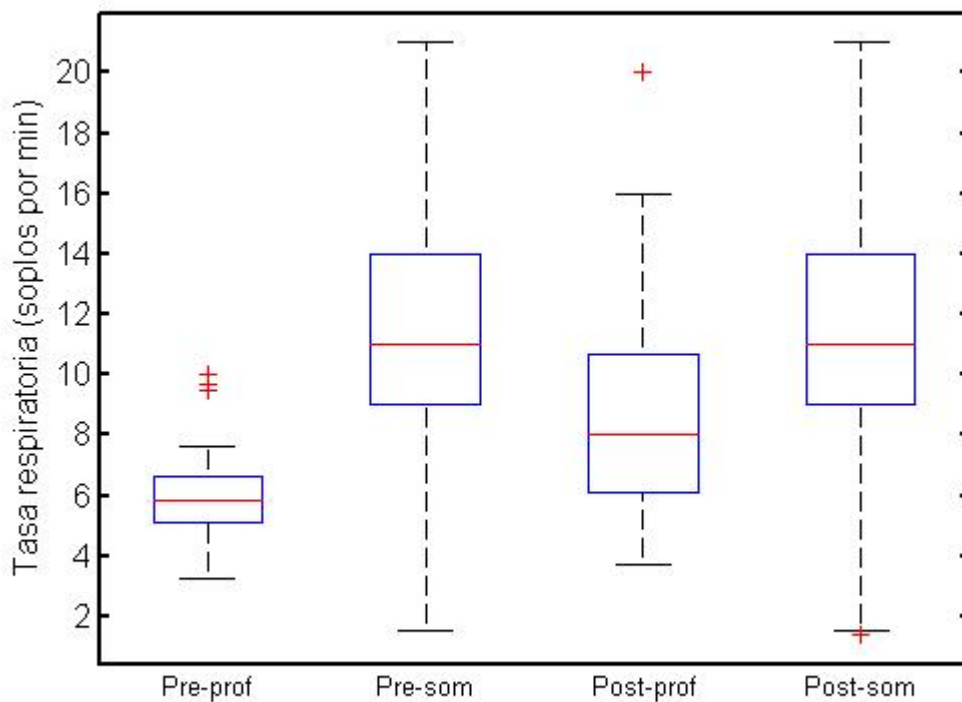


Figura 9. Diagrama de caja de la tasa respiratoria (soplos por minuto) durante las emersiones anteriores y posteriores a buceos profundos y someros.

En cuanto a la evolución de la tasa respiratoria a lo largo de los minutos que preceden y siguen a los buceos, se observa en la figura 10 que la tasa de hiperventilación es mayor tras los buceos que antes de los mismos. Esto se da tanto alrededor de los buceos profundos como someros, y destaca que la hiperventilación es mayor alrededor de los buceos someros.

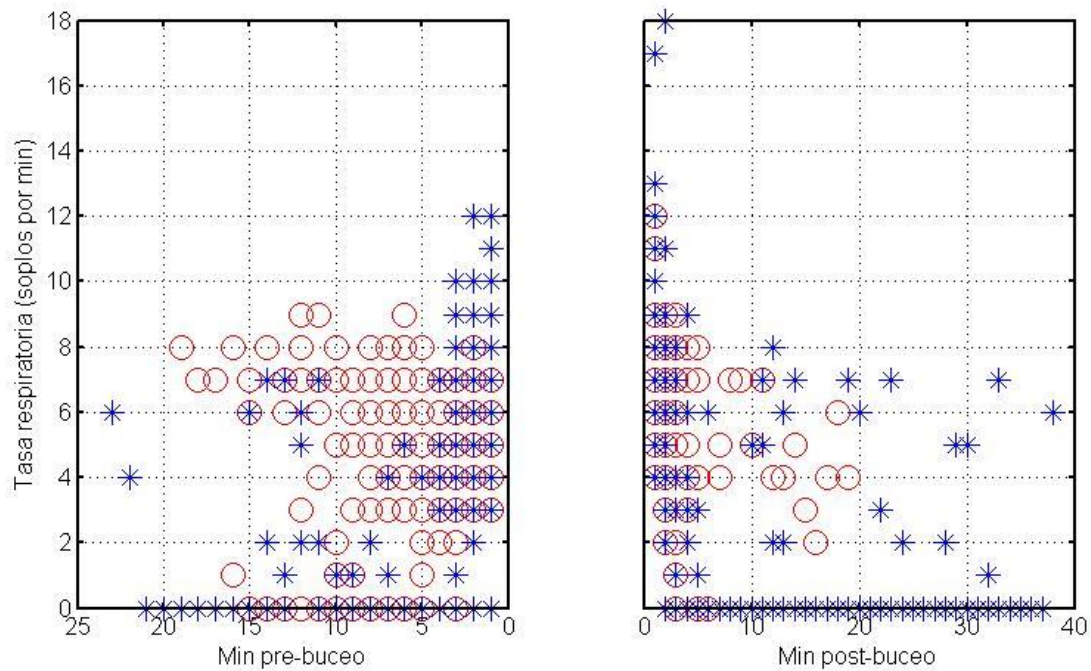


Figura 10. Tasa respiratoria en cada minuto antes y después de los buceos profundos (círculos rojos) y someros (asteriscos azules) registrados para los 14 zifios de Blainville instrumentados con DTAG.

5. Discusión

Los mamíferos marinos han de satisfacer dos necesidades vitales: alimentarse en inmersión y respirar en superficie. Una correcta gestión del intercambio de gases en superficie es vital para mejorar la eficiencia de su comportamiento de alimentación. Así, existe una fuerza evolutiva importante en la optimización del intercambio rápido de oxígeno y dióxido de carbono en superficie, para minimizar los tiempos de emersión y maximizar el tiempo disponible para los buceos de alimentación (Kooyman, 1982; Fedak et al., 1988).

Además, reducir el tiempo en superficie puede disminuir el riesgo de ataque de depredadores como puede ocurrir con los tiburones blancos, *Carcharodon carcharias*, o las orcas, *Orcinus orca* (Le Boeuf y Crocker, 1996). Por este motivo, algunos animales como los elefantes marinos, *Mirounga spp.*, llegan a pasar hasta el 90% de su tiempo sumergidos (Le Boeuf y Laws, 1994), y, de la misma manera los zifios (Aguilar de Soto *et al.*, 2020).

Al salir a superficie después de una inmersión profunda se da un intercambio rápido de gases facilitado por la taquicardia ventilatoria y el aumento de la ventilación que se produce al salir a superficie

(Gallivan, 1981; Hill *et al.*, 1987; Fedak, 1986; Williams *et al.*, 1992; Andrews *et al.*, 1997; Hindell and Lea, 1998). Esto permite que las vías para el suministro de oxígeno se preparen para cuando la tasa de ingesta de oxígeno sea más alta. Es por ello por lo que es de interés descubrir cómo los cetáceos en libertad gestionan su respiración en relación a su comportamiento de buceo.

La duración de las emersiones:

Los zifios aumentan su periodo en superficie antes de los buceos profundos, mientras que después de los mismos quedan poco tiempo en superficie, y la duración de la emersión se reduce aún más en los periodos entre buceos someros. La duración de la inmersión anterior, quizás indicando el nivel de reservas de oxígeno agotadas, y tasa respiratoria determinan el tiempo que el animal pasa en la superficie para el intercambio de gases. En elefantes marinos se observa una correlación entre la duración de la inmersión anterior, quizás indicando el nivel de reservas de oxígeno agotadas, y la duración y tasa respiratoria en superficie. Esto apoya la idea de que los animales maximizan la tasa de intercambio de gases para minimizar el tiempo de superficie (Kramer, 1998). El nivel al que la duración de la inmersión previa contribuyó a la capacidad de predecir el intervalo de superficie varió considerablemente entre los animales, lo que sugiere una variación en la extensión de las reservas de oxígeno utilizadas durante las inmersiones o en la tasa metabólica del buceo.

En los zifios, sin embargo, el hecho de que alarguen el tiempo previo al buceo profundo, pero no el tiempo posterior, cuando por lógica tienen los depósitos de oxígeno más reducidos, sugiere que esto es una respuesta comportamental, ligada a la reducción del riesgo de depredación. Durante los periodos de buceos someros en superficie estos animales no vocalizan, por lo que no dan pistas a sus mayores depredadores, las orcas, y es relativamente seguro extender la duración de la emersión para rellenar los depósitos de oxígeno y reducir los de dióxido de carbono en preparación del buceo profundo. Sin embargo, tras la inmersión de alimentación, en la que han estado utilizando ecolocalización para buscar alimento, han dado pistas acústicas a las orcas, y el periodo inmediatamente tras un buceo profundo es el más vulnerable a depredación para los zifios (Aguilar de Soto *et al.* 2020). Aun así, los zifios presentan estos periodos algo más largos que los intervalos entre buceos someros, lo que se explica probablemente por la necesidad de realizar intercambio gaseoso tras buceos de una media de casi una hora de duración.

Tasa respiratoria:

Aunque el número de soplos total en una emersión sea mayor antes que después de un buceo profundo, la tasa respiratoria es menor. Es posible que esto se deba a que los zifios, de forma previa al buceo profundo, realicen inspiraciones y expiraciones más largas y menos frecuentes, para cargar de oxígeno el cuerpo y reducir las presiones parciales de dióxido de carbono en preparación al buceo. En pinnípedos, se planteó la hipótesis de que las respiraciones finales en las secuencias de respiración se realizan para descargar dióxido de carbono, acumulado durante la apnea, más que para cargar oxígeno (Boutilier *et al.*, 2001). Los zifios podrían realizar este comportamiento de aumentar la amplitud de las respiraciones, en vez de su frecuencia, porque alargan el periodo de emersión anterior a los buceos profundos. Esta hipótesis debe confirmarse extendiendo este trabajo para analizar, mediante el registro sonoro y la tasa de aceleración del cuerpo durante las respiraciones, la amplitud de las mismas.

Este trabajo demuestra que los zifios aumentan su tasa respiratoria tras los buceos profundos y, principalmente, durante los periodos entre buceos someros, con una hiperventilación que decrece a medida que pasa tiempo desde el final de la inmersión. Esta hiperventilación se ha estudiado mucho más en pinnípedos. Se ha documentado bien un patrón de hiperventilación de la respiración durante los períodos de ascenso a la superficie entre inmersiones en el mar para los fócidos. Los elefantes marinos del norte (*Mirounga angustirostris*) y del sur (*M. leonina*) suelen respirar a una velocidad de ~ 15 respiraciones / min durante períodos de 2 a 3 min de duración en la superficie (Le Boeuf *et al.*, 2000). Las tasas de respiración superficial que registramos en el mar fueron mucho más rápidas que las registradas entre episodios de apnea en tierra, 2,3 veces más rápidas que las de los juveniles y 3,4 veces más rápidas que las de los machos adultos (Blackwell y Le Boeuf, 1993).

El hecho de que la duración de la inmersión ayudó a predecir la duración de la superficie tiene una serie de implicaciones interesantes. Si las focas maximizaran el tiempo sumergido de todas las inmersiones y agotaran al máximo las reservas de oxígeno a un nivel similar, no esperaríamos que la duración de la inmersión tuviera ningún efecto en el tiempo pasado en la superficie, que luego dependería principalmente del volumen minuto y la eficiencia de extracción. en la superficie. En este caso, la variación en la duración de la inmersión reflejaría principalmente diferencias en la tasa metabólica del buceo mientras se usa una reserva de oxígeno fija antes de salir a la superficie. Esperaríamos cambios en la duración de la superficie al aumentar la duración de la inmersión solo si se usara el metabolismo anaeróbico. Dado que la duración de la inmersión afecta, hasta cierto punto,

el tiempo empleado en cargar oxígeno, esto implica cierta variación en el grado de almacenamiento de oxígeno utilizado en los elefantes marinos.

Puede ser importante para ello que se descubrió en zifios de un perfil muscular inusual que se cree poder aumentar las reservas de oxígeno corporal del animal (Velten *et al.*, 2013; Rivero, 2018), mostrando un perfil de fibra de velocista compuesto de ~80% de fibras de tipo II con un contenido mitocondrial extremadamente bajo (Velten *et al.*, 2013). En la misma línea Sierra et al. (2015) realizaba una comparativa histológica entre los músculos esqueléticos de cetáceos analizando la tipología, tamaño, los sustratos intramusculares y estructuras relacionadas, encontrando resultados que sugieren que las especies de buceo profundo presentan un mayor porcentaje de tejido adiposo intramuscular y tamaños de fibra más grandes.

Estas adaptaciones de los zifios sugieren que pueden estar adaptados para reducir el uso del metabolismo anaeróbico durante sus buceos, de modo que minimicen la necesidad de extender la duración de las emersiones. Esto les permitiría aplicar estrategias de reducción del tiempo en superficie, donde son más vulnerables al peligro de depredación de las orcas (Aguilar de Soto et al., 2020), como se ha propuesto también para elefantes marinos. Sin embargo, es necesario profundizar mucho más en el análisis respiratorio, para considerar no solo la tasa, sino la amplitud de las respiraciones, antes de proponer hipótesis concluyentes sobre el comportamiento respiratorio de estos buceadores extremos.

El conocimiento sobre los patrones de respiración normales de los zifios es también importante como herramienta para detectar posibles variaciones frente a actividades antrópicas. Uno de los factores que cambia los patrones respiratorios de los mamíferos marinos es la actividad humana. En muchas ocasiones, se han observado cambios significativos en el intervalo entre respiraciones, que es el número de respiraciones durante una salida a la superficie o la proporción de tiempo pasado en superficie) (Jefferson *et al.*, 2011). Esta variable no se ha tenido en cuenta en este estudio y es muy probable que afecte a las tasas estudiadas, y, es por ello que sugerimos estudios futuros en este sentido.

6. Conclusiones

Como resultado de la realización de este trabajo se han alcanzado las siguientes conclusiones:

1. Este trabajo es uno de los primeros en investigar los patrones de hiperventilación de cetáceos de buceo profundo en el contexto de las variaciones de este comportamiento alrededor de buceos profundos y someros.

2. Los zifios de Blainville presentan la mayor duración de las emersiones justo previas a los buceos profundos. Esto se interpreta como una preparación al buceo, para cargar las reservas de oxígeno y disminuir las presiones parciales de dióxido de carbono. El hecho de que tras los buceos profundos no alarguen el tiempo de emersión, a pesar de la esperable necesidad de recuperación tras inmersiones de alimentación de casi una hora de duración, se interpreta como una estrategia de reducción del peligro de depredación, dado que durante los buceos profundos han emitido necesariamente sonidos de ecolocalización que hacen a los zifios susceptibles de ser localizados acústicamente por sus mayores depredadores, las orcas. Este riesgo es menor justo antes del buceo profundo porque los zifios de Blainville pasan de media 1,5 horas en silencio entre inmersiones profundas de alimentación.
3. La duración de los periodos de emersión tras los buceos profundos es algo más larga que la de los intervalos entre buceos someros, lo que se explica probablemente por la necesidad de realizar intercambio gaseoso tras buceos de una media de casi una hora de duración.
4. La tasa respiratoria de los zifios es muy alta durante los periodos de emersión entre buceos someros, probablemente por la corta duración de los mismos, que requiere intensificar el ritmo respiratorio para cubrir las necesidades de intercambio gaseoso de los animales.
5. Este estudio es preliminar y debe profundizarse para investigar detalladamente posibles correlaciones entre la duración y profundidad de buceo con las respiraciones en los periodos pre y post inmersión, no sólo el cuanto a la tasa respiratoria sino sino la amplitud de los soplos, así como estudiar las variaciones del comportamiento respiratorio entre distintas clases de edad y sexo de los zifios, y en respuesta a actividades humanas.

7. Bibliografía

Aguilar de Soto, N., Johnson, M., Díaz, F., Domínguez, I., Aparicio, C., Guerra, M., ... & Brito, A. (2005, April). Deep foraging of pilot and beaked whales: DTag results. In *19th annual conference of the European Cetacean Society. La Rochelle 2nd-7th April*.

Aguilar de Soto, N. (2006). Acoustic and foraging behaviour of short-finned pilot whales (*Globicephala macrorhynchus*) and Blainville's beaked whales (*Mesoplodon densirostris*) in the Canary islands. Implications for impacts of man-made noise and ship collisions. Phd Thesis, La Laguna University.

Aguilar de Soto, N. et al. (2020). Fear of killer whales drives extreme synchronicity on beaked whales. *Scientific Reports*.

Aparicio, C., Guerra, M., Hernández, A., Padrón, A., Díaz, F., Domínguez, I., Brito, A., Johnson, M. & Aguilar de Soto, N. (2006). Resident and reproductive populations of beaked

whales in El Hierro, Canary Islands. In: *European Research on Cetacean, 19th* (Ed. by Evans, P. G. H. & Ridoux, V.). La Rochelle.

Arranz, P., De Soto, N. A., 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.

Baird, R. W., Webster, D. L., McSweeney, D. J., Ligon, A. D., Schorr, G. S., & Barlow, J. (2006). Diving behaviour of Cuvier's (*Ziphius cavirostris*) and Blainville's (*Mesoplodon densirostris*) beaked whales in Hawai 'i. *Canadian Journal of Zoology*, 84(8), 1120-1128.

Butler, P. J. (2004). Metabolic regulation in diving birds and mammals. *Respiratory physiology & neurobiology*, 141(3), 297-315.

Butler, P. J., & Jones, D. R. (1982). The comparative physiology of diving in vertebrates. In *Advances in comparative physiology and biochemistry* (Vol. 8, pp. 179-364). Elsevier.

Claridge, D. E. (2005, December). Age-class segregation of Blainville's beaked whale (*Mesoplodon densirostris*) groups in the Bahamas. In *th Biennial Conference on the Biology of Marine Mammals* (pp. 12-16).

Dunn, C., Claridge, D., Durban, J., Shaffer, J., Moretti, D., Tyack, P., & Rendell, L. (2017). Insights into Blainville's beaked whale (*Mesoplodon densirostris*) echolocation ontogeny from recordings of mother-calf pairs. *Marine Mammal Science*.

Fais, A., Soto, N. A., Johnson, M., Pérez-González, C., Miller, P. J. O., & Madsen, P. T. (2015). Sperm whale echolocation behaviour reveals a directed, prior-based search strategy informed by prey distribution. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 69(4), 663-674.

Fedak, M. A., Pullen, M. R., & Kanwisher, J. (1988). Circulatory responses of seals to periodic breathing: heart rate and breathing during exercise and diving in the laboratory and open sea. *Canadian Journal of Zoology*, 66(1), 53-60.

Gallivan, G. J. (1981). Ventilation and gas exchange in unrestrained harp seals (*Phoca groenlandica*). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 69(4), 809-813.

Heyning, J. E., & Mead, J. G. (2009). Cuvier's Beaked Whale: *Ziphius cavirostris*. In *Encyclopedia of marine mammals* (pp. 294-295). Academic Press.

Heyning, J. E. (2002). Cuvier's beaked whale. In: *Encyclopedia of marine mammals* (Ed. by Perrin, W. F., Würsig, B. & Thewissen, J. G. M.), pp. 305-307. San Diego: Academic Press.

Hill, R. D., Schneider, R. C., Liggins, G. C., Schuette, A. H., Elliott, R. L., Guppy, M., Hochachka, W., Qvist, J., Falke, K.J., & Zapol, W. M. (1987). Heart rate and body temperature

during free diving of Weddell seals. *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, 253(2), R344-R351.

Kramer, D. L. (1988). The behavioral ecology of air breathing by aquatic animals. *Canadian Journal of Zoology*, 66(1), 89-94.

Kooyman, G. L., Castellini, M. A., Davis, R. W., & Maue, R. A. (1982). Aerobic diving limits of immature Weddell seals. *Journal of Comparative Physiology*, 151(2), 171-174.

Jefferson, T. A., Webber, M. A., & Pitman, R. L. (2011). *Marine mammals of the world: a comprehensive guide to their identification*. Elsevier.

Johnson, M. P., Madsen, P. T., Zimmer, W. M. X., Aguilar de 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., & 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(1), 3-12.

Le Boeuf, B. J., Crocker, D. E., Blackwell, S. B., Morris, P. A., & Thorson, P. H. (1993). Sex differences in diving and foraging behaviour of northern elephant seals. In *Symp Zool Soc Lond* (Vol. 66, pp. 149-178).

Le Boeuf, B. J., Crocker, D. E., Costa, D. P., Blackwell, S. B., Webb, P. M., & Houser, D. S. (2000). Foraging ecology of northern elephant seals. *Ecological monographs*, 70(3), 353-382.

Le Boeuf, B. J., Crocker, D. E., Grayson, J., Gedamke, J., Webb, P. M., Blackwell, S. B., & Costa, D. P. (2000). Respiration and heart rate at the surface between dives in northern elephant seals. *Journal of Experimental Biology*, 203(21), 3265-3274.

Le Boeuf, B. J., & Laws, R. M. (Eds.). (1994). *Elephant seals: population ecology, behavior, and physiology*. Univ of California Press.

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.

Madsen, P. T., Johnson, M., De Soto, N. A., Zimmer, W. M. X., & Tyack, P. (2005). Biosonar performance of foraging beaked whales (*Mesoplodon densirostris*). *Journal of Experimental Biology*, 208(2), 181-194.

Mead, J. (2002). Gastrointestinal tract. In: *Encyclopedia of marine mammals* (Ed. by Perrin, W. F., Würsig, B. & Thewissen, J. G. M.), pp. 488-495. San Diego: Academic Press.

- Miller, P. J., & Roos, M. M. (2018). Breathing. In *Encyclopedia of Marine Mammals* (pp. 140-143). Academic Press.
- Ponganis, P. J. (2011). Diving mammals. *Comprehensive Physiology*, 1(1), 447-465.
- Rivero, J. L. L. (2018). Locomotor muscle fibre heterogeneity and metabolism in the fastest large-bodied rorqual: The fin whale (*Balaenoptera physalus*). *Journal of Experimental Biology*, 221(12), jeb177758.
- Santos, M. B., Martin, V., Arbelo, M., Fernández, A., & Pierce, G. J. (2007). Insights into the diet of beaked whales from the atypical mass stranding in the Canary Islands in September 2002. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 87(1), 243-251.
- Scholander, P. F. (1940). Experimental investigations on the respiratory function in diving mammals and birds. *Hvalradets Skrifter* 22: 1-131. 1947. Analyzer for accurate estimation of respiratory gases in one-half cubic centimeter samples. *J. Biol. Chem*, 167, 235-250.
- Siebenaller, J. F. (1984). Structural comparison of lactate dehydrogenase homologs differing in sensitivity to hydrostatic pressure. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Protein Structure and Molecular Enzymology*, 786(3), 161-169.
- Sierra, E., Fernández, A., De Los Monteros, A. E., Díaz-Delgado, J., De Quirós, Y. B., García-Álvarez, N. & Herráez, P. (2015). Comparative histology of muscle in free ranging cetaceans: shallow versus deep diving species. *Scientific reports*, 5, 15909.
- Tyack, P. L., Johnson, M., Soto, N. A., Sturlese, A., & Madsen, P. T. (2006). Extreme diving of beaked whales. *Journal of Experimental Biology*, 209(21), 4238-4253.
- Vonk, R., & Martel, V. M. (1988). First list of odontocetes from the Canary Islands, 1980-1987. *European research on cetaceans*, 2(3), 1-35.
- Williams, T. M., Friedl, W. A., Fong, M. L., Yamada, R. M., Sedivy, P., & Haun, J. E. (1992). Travel at low energetic cost by swimming and wave-riding bottlenose dolphins. *Nature*, 355(6363), 821-823.
- Würsig, B., Thewissen, J. G. M., & Kovacs, K. M. (Eds.). (2017). *Encyclopedia of marine mammals*. Academic Press.