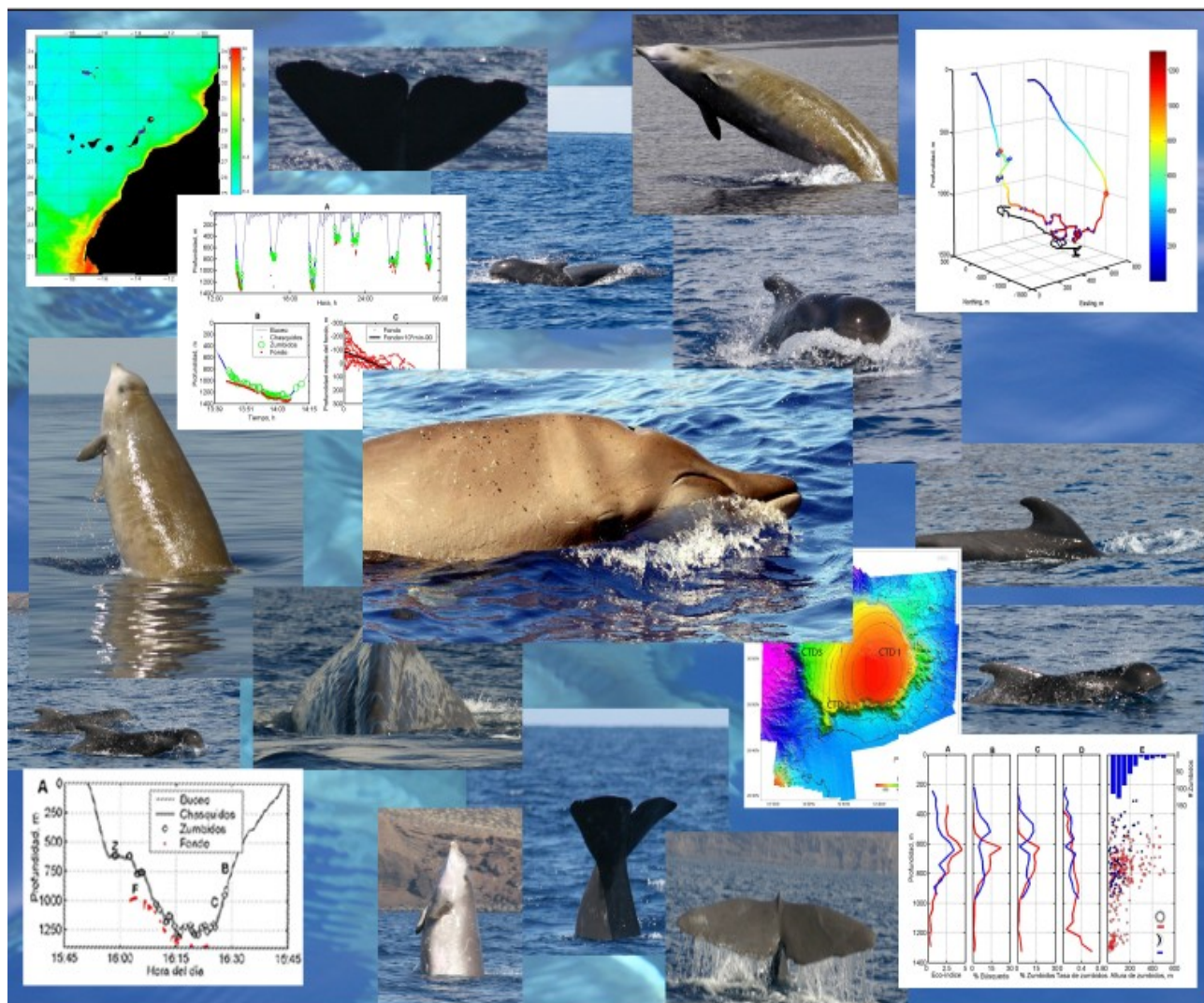
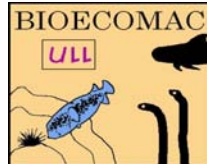


ECOLOGÍA TRÓFICA DE CETÁCEOS DE BUCEO PROFUNDO EN CANARIAS (ECOCET)



**Informe realizado por el Grupo de Investigación BIOECOMAC
Universidad de La Laguna, Tenerife
Islas Canarias**



Investigadores Principales:

Dra. Natacha Aguilar de Soto y Dr. Alberto Brito Hernández

Autores:

Patricia Arranz, Andrea Fais, Alejandro Escáñez, Natacha Aguilar de Soto.

Dirección de contacto:

UNIVERSIDAD DE LA LAGUNA
FACULTAD DE BIOLOGIA
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA ANIMAL (UNIDAD DE CIENCIAS MARINAS)
38206 LA LAGUNA, TENERIFE.
Tel: + 34 922.31.83.87
Fax: + 34 922.31.83.11
arranz@ull.es / naguilar@ull.es

En la Laguna, a 15 de Febrero de 2011

Dra. Natacha Aguilar Soto

Dr. Alberto Brito Hernández

ÍNDICE

	Página
I. RESUMEN EJECUTIVO	1
II. RESUMEN DE CAMPAÑAS OCEANOGRÁFICAS Y BIOLÓGICAS REALIZADAS	5
III. INTRODUCCIÓN	
1. Importancia de los cetáceos en los ecosistemas oceánicos	6
2. Los bancos submarinos en el contexto de la importancia ecológica del estudio del ecosistema de aguas profundas en Canarias	8
3. Ecología trófica de cetáceos de profundidad	10
IV. OCEANOGRAFÍA: LAS BASES DE LA PRODUCTIVIDAD	
1. Condiciones oceanográficas en la región Canaria	13
2. Elevada productividad en el Banco de La Concepción	14
V. ECOLOGÍA TRÓFICA DE LOS CETÁCEOS DE BUCEO PROFUNDO MÁS ABUNDANTES EN LOS BANCOS DE LA CONCEPCIÓN Y AMANAY-BANQUETE (ZIFIOS Y CACHALOTES). INTERACCIONES CON LAS CAPAS MESOPELÁGICA Y BENTOPELÁGICA	
1. Descripción de las especies: zifios y cachalotes	20
2. Ziphiidae. Estudios con marcas acústicas de adherencia por ventosas	24
3. Cachalote (<i>Physeter macrocephalus</i>)	44
4. Diversificación de nichos y selección del hábitat en los cetáceos encontrados en los bancos: zifios y cachalotes.	46
VI. LOS BANCOS EN EL CONTEXTO DE CANARIAS: ANÁLISIS COMPARATIVO DE ABUNDANCIA DE CETÁCEOS, TORTUGAS Y AVES	

MARINAS COMO INDICADORES DE ÁREAS DE IMPORTANCIA PARA LA BIODIVERSIDAD MARINA EN AGUAS PROFUNDAS EN CANARIAS.

- | | |
|--|-----------|
| 1. Abundancia de cetáceos en los bancos de La Concepción y Amanay-Banquete en relación al resto de las aguas de Canarias | 48 |
| 2. Abundancia de aves y tortugas marinas en los bancos de La Concepción y Amanay-Banquete en relación al resto de las aguas de Canarias | 48 |
| 3. Áreas de importancia para cetáceos de buceo profundo en aguas de Canarias | 48 |

VII. SELECCIÓN Y DISEÑO DE ÁREAS MARINAS PROTEGIDAS EN AGUAS DENTRO DE LAS 12 MILLAS NÁUTICAS DE CANARIAS

- | | |
|---|-----------|
| 1. Bancos submarinos de Canarias: La Concepción, Amanay-Banquete | 51 |
| 2. El Hierro, La Palma y Tenerife | 53 |

VIII. REFERENCIAS	57
--------------------------	-----------

I. RESUMEN EJECUTIVO

La importancia de los depredadores superiores en la regulación del ecosistema es bien conocida en el ámbito terrestre, y se está demostrando fehacientemente en recientes investigaciones en el dominio marino. En el caso de los cetáceos de buceo profundo, su papel no es tan solo el de regular y seleccionar las poblaciones de sus presas, sino que estos cetáceos movilizan una importante cantidad de materia desde las aguas profundas, donde se alimentan, a las zonas someras, favoreciendo el reciclaje de nutrientes y un incremento de la productividad. Otros cetáceos, como los rorcuales, que se alimentan por filtración de plancton o de cardúmenes de pequeños peces epipelágicos, también favorecen un incremento de la productividad en aguas someras. Estas especies al defecar dispersan, y hacen más accesibles para los organismos fotosintéticos, como por ejemplo las diatomeas, nutrientes que de otro modo se hundirían hacia la capa afótica.

El proyecto LIFE-INDEMARES en la región de Canarias plantea el estudio de los Bancos de La Concepción (Noreste de Lanzarote) y Amanay-Banquete (Suroeste de Fuerteventura), con el objetivo de recabar el conocimiento científico necesario para evaluar su designación como áreas marinas protegidas. Dentro de este objetivo, el presente informe aporta datos que evidencian un incremento de la productividad en el área del Banco de La Concepción. El muestreo oceanográfico en este banco muestra que las estaciones del talud del banco no presentan concentraciones de pigmentos fotosintéticos (clorofilas y feopigmentos) importantes, con valores por debajo de $0,01 \text{ mg/m}^3$. Por el contrario, la estación realizada sobre el propio banco mostró concentraciones elevadas de clorofilas y feofitinas, encontrándose su máximo a unos 50 m de profundidad y alcanzando valores de $0,3 \text{ mg/m}^3$ y $0,39 \text{ mg/m}^3$, respectivamente. Estos datos indican que sobre el banco de La Concepción existe una gran productividad, mientras que en las zonas cercanas, situadas a profundidades mayores a 1000 m, la concentración de pigmentos coincide con la existente en aguas típicamente oceánicas y de baja productividad. Esta variación puede ser ocasionada por fenómenos de afloramiento de aguas profundas y ricas en nutrientes, provocados por la propia topografía del banco. El incremento de productividad puede explicar, a través de un aumento en la abundancia del plancton, la gran concentración de

avistamientos de paíños y tortugas marinas (animales planctófagos) en los bancos, mucho mayor que en resto del archipiélago en la misma época.

Los cetáceos más abundantes en los bancos fueron los zifios (Fam. Ziphiidae) y cachalotes (*Physeter macrocephalus*). La familia Ziphiidae incluye 21 especies distribuidas en aguas profundas, normalmente alejadas de tierra, y los zifios estudiados pasan más de un 90% de su tiempo en inmersión, por lo que se encuentran entre los mamíferos más desconocidos del planeta. Realizamos tres campañas en los bancos de La Concepción y Amanay-Banquete, pero las condiciones meteorológicas no permitieron el marcaje de estos elusivos buceadores de profundidad en los bancos. Por ello realizamos una cuarta campaña de marcaje en una zona de aguas profundas de Canarias, El Hierro, donde los zifios son más accesibles en un área normalmente encalmada. Asumimos que el papel ecológico de una especie no varía dentro de la misma región geográfica de Canarias. La campaña fue un éxito y se consiguieron marcar dos zifios de Blainville (*Mesoplodon densirostris*) con marcas tipo DTAG. En este informe sumamos a los resultados de estas dos marcas los datos de otros doce marcajes obtenidos entre 2003 y 2009 en colaboración con Woods Hole Oceanographic (EEUU), consiguiendo con ello un tamaño muestral que permite definir la ecología trófica de esta especie. Las DTAG se adhieren con ventosas al lomo del animal, registrando su perfil de inmersión y sus movimientos tridimensionales. Además, las DTAG son únicas en cuanto a que graban datos acústicos hasta el rango ultrasónico, permitiendo utilizar la actividad de ecolocalización de los zifios para cuantificar su comportamiento de alimentación. Los zifios actúan como una ecosonda biológica y los ecos recibidos en las DTAG del fondo marino nos permiten cuantificar que el zifio de Blainville se alimenta en aguas abiertas en la capa mesopelágica y cerca del fondo, hasta cinco metros del mismo, en la capa bentopelágica. Los ecos recibidos de organismos en la columna de agua confirman un incremento de la biomasa en la profundidad de la capa de reflexión profunda y nos indican que los zifios, aunque tienen una dieta generalista, son altamente selectivos, dado que intentan capturar tan solo una pequeña proporción de los organismos que encuentran en los buceos.

El análisis comparativo del comportamiento de alimentación de zifios y cachalotes

muestra que los zifios de Blainville realizan buceos de alimentación con una duración y profundidad medias de 48 min. (23-65 min.) y 833 m (472-1330 m). Los zifios realizan de media 10 buceos de alimentación al día y durante cada inmersión intentan capturar 27 presas (4-53 presas), sumando 270 eventos de caza al día. Los cachalotes estudiados en el Atlántico realizan buceos medios de 45 min (14-64 min) a profundidades de 665 m (400-1200 m), con una media de 13 buceos al día, durante los que intentan capturar de media 18 presas, sumando 234 eventos de caza al día. Estos datos demuestran que las profundidades de alimentación de zifios y cachalotes se superponen, y que el número de presas que intentan capturar un zifio y un cachalote es similar. Dado que los cachalotes superan a los zifios en masa en una relación de 20 a uno (hembras de cachalote), las presas de los cachalotes han de ser de mayor tamaño y tener mayor contenido calórico que las de los zifios para mantener el balance energético de estos depredadores. Esta diversificación de nichos es importante a la hora de reducir la competencia entre los distintos depredadores de aguas profundas y permitir su coexistencia en la misma área geográfica. Dado que los ecos del fondo registrados por las marcas DTAG en el zifio de Blainville y en el cachalote, muestran que ambas especies se alimentan en la capa mesopelágica y cerca del fondo, la disponibilidad de estos dos hábitats en los bancos submarinos podría explicar la abundancia de zifios y cachalotes registrada. A su vez, los cetáceos contribuirán a la circulación de nutrientes, favoreciendo la productividad en aguas de los bancos.

El análisis comparativo de la abundancia de cetáceos, aves y reptiles marinos en todo el Archipiélago Canario resalta la gran importancia de los bancos, principalmente del Banco de La Concepción, para las aves (destacan los paíños, *Hydrobatidae*), y para las tortugas marinas, con una abundancia importante de avistamientos de juveniles de tortuga boba (*Caretta caretta*). Este análisis comparativo, muestreando todo el archipiélago en la misma época del año (octubre-noviembre 2010), es necesario para poder discernir entre la importancia de distintas áreas sin la variable del factor estacionalidad, importante en especies migratorias y de gran capacidad de movimiento. La tercera campaña oceanográfica, en los bancos de Amanay-Banquete, se realizó en otra época del año y, por tanto, no podemos afirmar con seguridad si la gran abundancia de rorcuales encontrada en estos bancos es específica de los mismos

o los rorcuales se encontrarían en otras zonas del archipiélago en esta época. Sin embargo vemos que, dentro de la zona cubierta por el muestreo de esta tercera campaña (Gran Canaria hasta Fuerteventura), los rorcuales se concentran en la zona de los bancos, lo que sugiere una preferencia por los mismos.

En resumen, podemos extraer las siguientes conclusiones:

- El Banco de La Concepción presenta una productividad fotosintética elevada en comparación a las aguas oligotróficas circundantes, características del enclave oceánico del Archipiélago
- Esta elevada productividad se asocia a una concentración del número de aves planctófagas (paíños) y de tortugas marinas.
- Los cetáceos de buceo profundo más avistados en los bancos fueron zifios y cachalotes. La comparativa del comportamiento de alimentación de estos cetáceos, a partir de datos de marcaje digital, indica que comen a profundidades similares pero se alimentan de presas distintas. Esto evidencia una diversificación de nichos en las aguas profundas. Su presencia en los bancos contribuye a la circulación de nutrientes entre las aguas profundas y las someras, favoreciendo la productividad en los bancos.
- El análisis comparativo de la abundancia de mamíferos, aves y tortugas en el Archipiélago Canario resalta la importancia de los bancos de La Concepción y Amanay-Banquete para las aves, tortugas marinas y para zifios y cachalotes. Se identificaron otras zonas de gran importancia para los cetáceos, tales como el suroeste de Tenerife para calderones, El Hierro para zifios, y las aguas de La Palma, Fuerteventura y el canal entre Gran Canaria y Tenerife para cachalotes. Los resultados indican que estas zonas deberían evaluarse para su protección. En el caso de los zifios, existe una moratoria al uso de los sonares militares a 50 millas náuticas de Canarias, debido a la coincidencia de varamientos masivos y maniobras navales usando estos sonares. Los resultados aportados aquí indican que la moratoria debería extenderse para cubrir el Banco de La Concepción.

II. RESUMEN DE CAMPAÑAS OCEANOGRÁFICAS Y BIOLÓGICAS REALIZADAS

En el transcurso de este proyecto la Universidad de La Laguna realizó cuatro campañas oceanográficas y biológicas. Las metodologías de trabajo se especifican en el informe intermedio entregado a la Fundación Biodiversidad (anexo a este volumen). Las campañas realizadas son:

- i. Banco de La Concepción, octubre 2009. Objetivos: oceanografía, muestreo de cetáceos y marcaje de los mismos. Resultados destacados: elevada abundancia relativa de zifios (*Ziphiidae*), cachalotes (*Physeter macrocephalus*), tortugas (*Caretta caretta*, principalmente juveniles) y aves marinas (destacan los paíños, *Hydrobates pelagicus*). Cuantificación de una elevada productividad en las aguas del banco, mientras que en aguas de su talud la productividad es baja, comparable al resto de las aguas oceánicas del Archipiélago.
- ii. Banco de Amanay-Banquete, octubre 2009. Objetivos: oceanografía, muestreo de cetáceos y marcaje de los mismos. Destaca la abundancia de zifios y cachalotes.
- iii. Banco de Amanay-Banquete, febrero 2010. Objetivos: oceanografía, muestreo de cetáceos y marcaje de los mismos. Destaca la abundancia de rorcuales (*Balaenopteridae*, prob. *Balaenoptera edeni* y *B. physalus*)
- iv. El Hierro, mayo 2010. Objetivos: oceanografía, marcaje de zifios. Destaca: gran abundancia de zifios de Cuvier (*Ziphius cavirostris*) y de Blainville (*Mesoplodon densirostris*), marcaje de dos zifios de Blainville con DTAG
- v. Además de estas campañas, se aportan aquí datos complementarios de un muestreo sistemático visual y acústico de cetáceos, aves y tortugas, realizado en todo el Archipiélago. Estos datos son imprescindibles para realizar un análisis comparativo de la abundancia de mamíferos, aves y reptiles marinos en aguas de la PSSA Canaria, realzando la importancia biológica de los Bancos de La Concepción y Amanay-Banquete y de otras áreas del Archipiélago.

III. INTRODUCCIÓN

1. Importancia de los cetáceos en los ecosistemas oceánicos

El papel regulador de los cetáceos, como megafauna y como depredadores de alto nivel en el ecosistema marino, está siendo descubierto poco a poco. Un ejemplo dramático es aportado por Estés *et al.* (1998) que describen la relación entre la biodiversidad en el archipiélago de las Aleutianas (Alaska) y el descenso en la abundancia de mamíferos marinos. El proceso tiene varios pasos intermedios: la reducción de stock pesqueros y con ello de varias especies de pinnípedos, presa de la orca (*Orcinus orca*) desembocó en un cambio en el comportamiento alimentario de las orcas en esta zona, centrándose en las nutrias marinas. Este hecho provocó un descenso en la población de nutrias, depredadoras de erizos, que a su vez desembocó en un incremento de la población de erizos y por tanto en un descenso significativo en las poblaciones de macroalgas tipo kelp, y con ello en una disminución en la biodiversidad marina de la zona. Otros ejemplos de la importancia de los cetáceos en los ecosistemas oceánicos describen la relación entre la productividad marina y las poblaciones de grandes ballenas filtradoras (Smetacek y Nicol, 2005). En este artículo los autores afirman que uno de los grandes daños a la productividad de las aguas polares ha sido la actividad ballenera, que al reducir las poblaciones de ballenas ha disminuido la dispersión y movilización de nutrientes que éstas realizan.



Figura 1. Imagen de Smetacek y Nicol (Nature, 2005) mostrando el aporte de nutrientes de la defecación de un rorcual. En este artículo los autores afirman que uno de los grandes daños a la productividad de las aguas polares ha sido la actividad ballenera que al reducir las poblaciones de ballenas ha disminuido la dispersión y movilización de nutrientes que éstas realizan.

En cuanto a los cetáceos de buceo profundo, su papel ecológico en la regulación de los ecosistemas oceánicos y en la productividad de los mismos es aún muy desconocido. Sin embargo, es previsible que sea considerable, dado que se ha estimado que la población mundial de cachalotes consume una biomasa comparable a la declarada por las pesquerías (Whitehead 2002). Los cachalotes se alimentan mayoritariamente en aguas profundas, por lo que esta biomasa es transportada desde las zonas afóticas, donde no se da productividad primaria, hacia la superficie, donde los cachalotes la dispersan por medio de sus defecaciones, regeneración de tejidos, y durante el tiempo en el que flotan al morir, antes de hundirse y funcionar como fuente de alimento a los organismos del fondo. Otros cetáceos de alimentación profunda,

como zifios o calderones, tendrán también un papel importante en la circulación de nutrientes en la columna de agua, y es importante contribuir información sobre su comportamiento de alimentación y ecología trófica para poder evaluar esta función.

Los bancos submarinos parecen ejercer un papel de atracción sobre cetáceos oceánicos (Boehlert & Genin 1987; Johnston *et al.* 2008). Es previsible que esto se deba a una concentración de recursos tróficos en la zona de los bancos, y que a su vez los cetáceos contribuyan al enriquecimiento de las aguas de los bancos por recirculación de nutrientes.

2. Los bancos submarinos en el contexto de la importancia ecológica del estudio del ecosistema de aguas profundas en Canarias

Las aguas del océano profundo constituyen el ecosistema más extenso del planeta (Nybakken 2001), sin embargo, la información disponible acerca de las interacciones alimentarias y las redes tróficas que en él se dan es muy limitada. El depredador de mayor tamaño conocido es el cachalote, seguido de otros cetáceos como los calderones (*Globicephala* sp.) o zifios (Fam. Ziphiidae). Estas especies satisfacen sus necesidades alimenticias en las aguas profundas (Watwood *et al.* 2006; Teloni *et al.* 2008; Aguilar Soto 2006; Tyack *et al.* 2006). A pesar de ello, el hábitat y nicho que estas especies ocupan se encuentra insuficientemente caracterizado, lo que genera un vacío a la hora de describir aspectos básicos de su ecología, limitando con ello el establecimiento de las medidas de conservación necesarias.

El 95% de las aguas archipelágicas de Canarias corresponde a profundidades mayores de 200 metros, por lo que el hábitat de aguas profundas es característico y de identidad para el archipiélago. Este hecho determina que las Islas Canarias alberguen poblaciones residentes de cuatro especies de cetáceos de buceo profundo: el calderón de aleta corta (*Globicephala macrorhynchus*) (Heimlich Boran 1993), los zifios de Cuvier y de Blainville (*Ziphius cavirostris* y *Mesoplodon densirostris*, respectivamente) (Aguilar Soto 2006) y el cachalote (André 1997). Por lo general las especies de hábitos profundos se encuentran distribuidas en aguas oceánicas, normalmente alejadas de costa. Pero en zonas de batimetría escarpada, como el

archipiélago Canario, estas especies se encuentran muy cerca de la costa, lo que facilita su estudio pero a la vez los expone más a impactos antrópicos. Se conocen pocos lugares del mundo con poblaciones residentes de estas especies, por lo que las poblaciones de Canarias tienen relevancia internacional e indican que el hábitat profundo del archipiélago es de especial singularidad.

El archipiélago Canario está constituido por edificios volcánicos independientes, algunos de ellos formando islas y otros bancos submarinos. El enclave oceánico de las Islas Canarias determina que las aguas que bañan el archipiélago tengan un carácter oligotrófico, con una productividad media neta comparable a los desiertos terrestres ($<200 \text{ g C m}^{-2} \text{ a}^{-1}$, Nybakken 2001). En el océano abierto la biomasa se distribuye heterogéneamente y se concentra básicamente en dos capas: la capa de reflexión profunda (DSL, Johnson 1948) y la capa del límite bentónico (BBL, Marshall 1965). La DSL es una capa densa constituida principalmente por pequeños organismos (2-15 cm. de largo) situada en las aguas mesopelágicas a profundidades de entre 400 y 800 m durante el día (Johnson 1948; Dietz 1948; Barham 1966). Durante la noche, muchas de las especies constituyentes de la DSL se dispersan y realizan migraciones verticales de alimentación hacia aguas más someras. Aquellas especies que viven en la parte inferior de la DSL, tienden a tener una menor actividad locomotora y a realizar limitadas o ninguna migración vertical (Childress 1995; Nybakken 2001; Salvanes *et al.* 2001). Por otro lado, aquellos organismos que se distribuyen en la parte media y superior de la DSL son altamente móviles durante la noche, alcanzando la zona epipelágica ($< 200 \text{ m}$ de profundidad) para alimentarse (Barham 1966; Badcock 1970; Roper 1975).

En el dominio béntico, la BBL se extiende desde el fondo marino hasta unos 200 m de altura sobre éste cubriendo un amplio rango de profundidades (200-2000 m) y concentrando la mayor parte de biomasa en aguas por debajo de 1000 m (Marshall y Merret 1977; Childress 1989). Las especies constituyentes de la BBL tienden a tener menor capacidad de locomoción que los organismos mesopelágicos y, a pesar de que las especies bentónicas pueden separarse del fondo marino por la noche, por lo general no realizan grandes migraciones verticales hacia la superficie (Childress 1995; Koslow 1996; Drazen y Seibel 2007).

En el océano abierto, de aguas oligotróficas, las islas oceánicas y los montes

submarinos actúan como oasis submarinos, al crear fenómenos físicos y biológicos que incrementan la productividad y por tanto los recursos tróficos disponibles. En zonas de talud escarpado y en bancos submarinos las capas de la DSL y BBL confluyen, formando un ecotono en el que se mezclan organismos pelágicos y demersales. Se producen fenómenos específicos de enriquecimiento trófico cerca del fondo, al convertirse la fauna mesopelágica en recursos tróficos de especies demersales y viceversa (Mauchline y Gordon 1991; Reid *et al* 1991; Herring 2002).

La DSL y BBL constituyen importantes fuentes de recursos para varias especies de cetáceos (Benoit-Bird *et al.* 2004; Watwood *et al.* 2006; Aguilar Soto *et al.* 2008). La mayor disponibilidad de estos recursos asociada a islas y montes submarinos es de esperar que determine que cetáceos y otras especies de depredadores superiores se distribuyan preferentemente en torno a estas zonas para alimentarse. Varios trabajos demuestran la importancia de estas estructuras para cetáceos de hábitos profundos (MacLeod *et al.* 2005; Azzara *et al.* 2006; Schorr *et al.* 2009; Johnston *et al.* 2008). Por ello, la caracterización de la biodiversidad y los procesos oceanográficos que se dan alrededor de islas oceánicas y montes submarinos constituye una información básica para entender las relaciones entre estos depredadores y su hábitat. Sin embargo, la mayor parte de estudios en los que se relacionan parámetros del hábitat con los cetáceos utilizan escalas que imposibilitan explicar los patrones específicos de alimentación de las especies, basados en la distribución real de los recursos locales (Sims *et al.* 2008). Desconocemos la forma y el grado en que los cetáceos de profundidad interaccionan con las diferentes capas de alimento disponibles y con ello el uso del hábitat que estas especies hacen. Esto es en gran parte debido a las dificultades de muestreo del comportamiento de los animales y de la estructura de su entorno bio-físico, a similares escalas espacio-temporales (Costa 1993; Hindell *et al.* 2002).

3. Ecología trófica de cetáceos de profundidad

En este proyecto utilizamos la mejor tecnología disponible para el estudio del comportamiento de alimentación de los cetáceos odontocetos: marcas acústicas y de registro de movimiento (DTAG, Johnson y Tyack, 2003). El registro de datos acústicos

permite utilizar las vocalizaciones de ecolocalización de los cetáceos para cuantificar su actividad de alimentación, dado que los chasquidos regulares de ecolocalización indican cuando los animales están buscando presas, y los zumbidos (series discretas de chasquidos emitidos con alta repetición) señalizan los intentos de captura de presas (Miller *et al.* 2004; Johnson *et al.* 2004; Madsen *et al.* 2005; Watwood *et al.* 2006; Aguilar Soto 2006, Aguilar Soto *et al.* 2008). Además de los chasquidos de ecolocalización producidos por estas especies, las marcas DTAG son capaces de registrar ecos de la superficie del mar, del fondo marino y, en el caso de los zifios, de los organismos que encuentra en la columna de agua, ofreciéndonos una oportunidad única para estudiar el hábitat y las tácticas de búsqueda y captura de presas que estos animales utilizan (Madsen *et al.* 2005).

A pesar de la existencia de una conciencia de conservación de las especies de cetáceos a nivel mundial, por ejemplo, todas las especies de cetáceos están protegidas bajo la Directiva Europea Hábitat, existe poca información acerca de su importancia ecológica en los ecosistemas de aguas abiertas. Sin embargo, conocer el papel ecológico de estos grandes depredadores, como son los cetáceos, es un proceso lento pero de gran importancia. Existe un creciente efecto antrópico en los océanos y se ha producido un incremento de la exploración de sus recursos naturales en las últimas décadas. Los ecosistemas de profundidad son frágiles y las perturbaciones que en ellos se producen tienen el potencial de perdurar por largo tiempo o ser irreversibles. Por este motivo, a la hora de proteger zonas oceánicas de profundidad, es importante entender la biología y el uso que hacen del hábitat estas especies de cetáceos de buceo profundo, así como su papel ecológico. Los cetáceos de hábitos profundos se encuentran altamente especializados y presentan adaptaciones para sobrevivir en condiciones extremas de temperatura, presión y disponibilidad de oxígeno (Kooyman 1989; Tyack *et al.* 2006). Estas especies son capaces de reducir sus tasas metabólicas para permanecer largos periodos bajo el agua (Kooyman 1985; Butler *et al.* 1997) Una hipótesis aceptada es que los mamíferos que se alimentan cerca del fondo tienden a bucear al límite de sus limitaciones fisiológicas. En el caso de varias especies de pinnípedos, este hecho se ha relacionado con una mayor sensibilidad de las poblaciones, que en muchas ocasiones se encuentran en declive (Costa *et al.* 2004).

En el presente estudio combinamos técnicas tradicionales para el estudio del hábitat profundo, con una novedosa técnica de marcaje de los cetáceos, para mostrar su hábitat (tal y como lo percibe el animal) y su comportamiento trófico en relación a las capas de reflexión profunda y del límite bentónico. Estos datos proporcionan una conexión directa entre el entorno en el que el cetáceo se encuentra y sus esfuerzos de búsqueda de alimento. Esto permite la descripción del nicho que ocupan y contribuye a la descripción del papel ecológico de estos depredadores superiores del ecosistema de aguas profundas de Canarias. Además, aporta información relevante acerca de la selección y uso del hábitat de cada una de las especies, contribuyendo a la descripción de hábitat críticos para su conservación. Este informe se nutre de las investigaciones previas realizadas por el grupo de investigación y las integra a los datos obtenidos durante el transcurso de la presente acción del LIFE INDEMARES, para estudiar la ecología de los cetáceos en las aguas profundas, dentro de áreas designadas y propuestas dentro de las aguas de la PSSA Canaria como parte de la Red Natura 2000 y específicamente en los Bancos de La Concepción y Amanay-Banquete.

IV. OCEANOGRAFÍA: LAS BASES DE LA PRODUCTIVIDAD

1. Condiciones oceanográficas en la región Canaria

Las características oceanográficas generales de la región Canaria vienen determinadas por su enclave oceánico que determina una marcada oligotrófia en sus aguas y una baja productividad marina. La presencia de la Corriente de Canarias, uno de los componentes principales del giro oceánico subtropical del Atlántico Norte, y el afloramiento o up-welling que tiene lugar frente a la costa africana próxima, hace que la temperatura y la salinidad en las capas superficiales de las aguas Canarias muestre un gradiente creciente hacia el oeste. Este efecto es más intenso en verano a causa de la mayor intensidad de los vientos alisios, a los que se debe el fenómeno, ya que la constancia e intensidad de los mismos (soplando paralelos a la costa durante muchos kilómetros) produce un transporte neto de agua en superficie hacia mar abierto y el consecuente ascenso de agua fría desde el fondo, rica en nutrientes. Los nutrientes y la producción planctónica de la plataforma continental Africana llegan esporádicamente a Canarias en forma de filamentos que se desprenden del afloramiento costero, por lo que las islas orientales son típicamente menos oligotróficas que las occidentales. Las islas actúan como barrera natural al flujo normal de la Corriente de Canarias, generando una serie de estructuras oceanográficas mesoescalares, como por ejemplo estelas cálidas a sotavento de las islas de orografía más elevada, giros o remolinos (Molina *et al.* 1986, Barton *et al.* 1998). Estos fenómenos hidrodinámicos de carácter local relacionados con el viento, con remolinos fríos y con procesos topográficos (Arístegui *et al.* 1994) generan zonas de mayor productividad en el archipiélago en comparación con el agua circundante. Los procesos oceanográficos descritos, junto con la variada geomorfología costera y submarina, contribuyen a crear un marco ambiental muy heterogéneo en el archipiélago canario, que a nivel insular se complica aún más con la orientación en relación con el oleaje y el tipo de sustrato.

2. Elevada productividad en el Banco de La Concepción

Existen pocos estudios sobre las características oceanográficas predominantes en el Banco de La Concepción y Amanay-Banquete. Durante las campañas realizadas en la presente acción, se tomaron datos preliminares sobre las condiciones hidrográficas del Banco de La Concepción y de Amanay-Banquete, mediante el despliegue del CTD para la medición de temperatura y salinidad en la columna de agua. Ello sirvió para localizar la termoclina en el área de muestreo, así como otros parámetros oceanográficos. También se aportan datos vía satélite de la media mensual de temperatura superficial del mar y clorofilas superficiales, para la región de las Islas Canarias en el mes de octubre de 2009, cuando tuvo lugar la campaña. Durante la campaña realizada en el banco de La Concepción durante el mes de octubre de 2009 se realizaron 3 estaciones oceanográficas para cubrir la variabilidad en las características hidrográficas de la zona del banco y su talud en distintas orientaciones. En cada una de ellas se lanzó el CTD y se tomaron muestras de agua con botellas oceanográficas Niskin a diferentes profundidades para analizar la clorofila-a y sales nutrientes; silicatos, nitratos, nitritos y sulfatos (Figura 2).

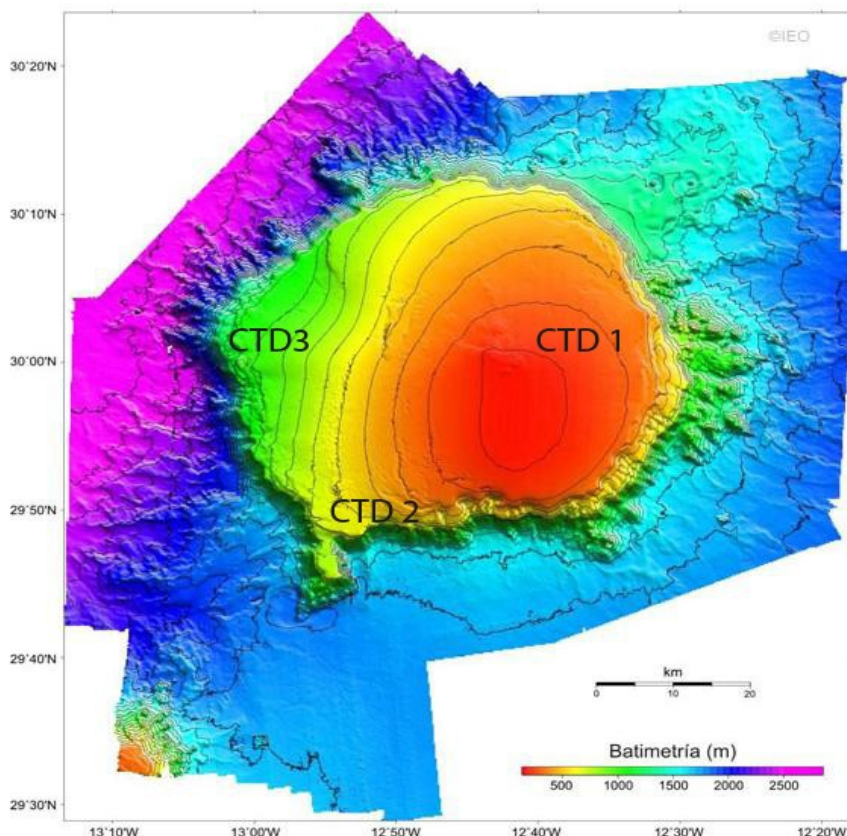


Figura 2. Estaciones oceanográficas en el Banco de La Concepción, localizadas para cubrir la variabilidad en las características hidrográficas de la zona del banco y su talud. Mapa batimétrico realizado por el Instituto Español de Oceanografía (IEO).

Hidrografía

Las condiciones de temperatura y salinidad en la columna de agua en las 3 estaciones de CTD fueron similares (Figuras 3 y 4). La estación 1 (CTD1) se realizó sobre el propio banco, debido a ello su profundidad máxima de registro fue de aproximadamente 200m. En esta estación se registró una temperatura superficial de 23°C, mientras que a 200m de profundidad se registraron 16°C. Se observa una capa de mezcla superficial poco desarrollada que abarca los primeros 22 m de profundidad, donde la temperatura oscila entre 23 y 22 °C, para luego caer hasta los 17,5 °C a 60 m de profundidad. Esta bajada brusca de temperatura de 5 °C en 38 m de profundidad constituye la termoclina estacional. Respecto a la salinidad, los valores en superficie fueron de 37,8 psu y alcanzó un mínimo de 36,7 psu a 200 m de profundidad. La estación 2 (CTD2) se realizó al suroeste del banco, sobre el talud del mismo, su profundidad máxima de registro fue de 946 m. La temperatura máxima se registró en superficie con un valor de 23,6 °C, en profundidad se alcanzó temperaturas mínimas de 8,8 °C. La termoclina estacional se localizó entre los 23 y 70 m de profundidad, el descenso de temperatura fue de 4° en 47m de profundidad, oscilando entre los 22 y 18°C. La salinidad en esta estación se situó en un rango comprendido entre los 36 psu en superficie y los 35,9 psu a 946m. La estación 3 (CTD3) se realizó al oeste del banco, sobre el talud del mismo, a una profundidad máxima de registro 200m. La temperatura registrada en este punto en superficie fue de 23,4 °C, encontrándose la mínima 15,7 °C a 200 m. La termoclina estacional se situó entre los 35 y 74 m de profundidad, abarcando temperaturas entre los 22 y 18 °C. Las condiciones de temperatura y salinidad son homogéneas en el área muestreada, aunque existen pequeñas variaciones de temperatura superficial: en la estación 1 se registran temperaturas ligeramente más frías que en las estaciones 2 y 3 (Figuras 3 y 4).

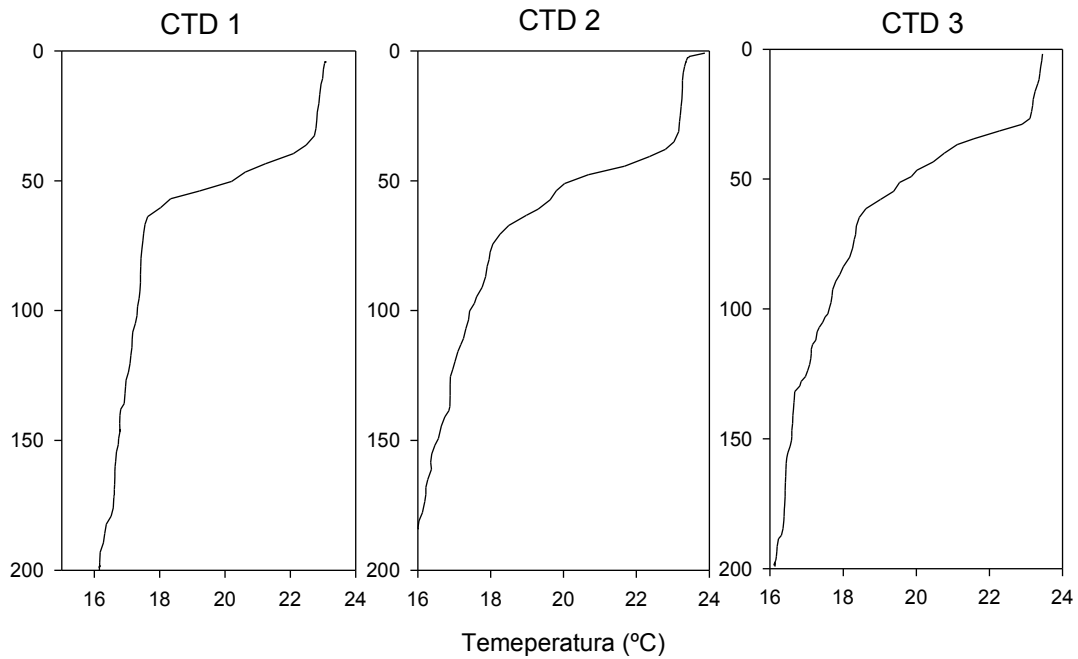


Figura 3. Perfiles de temperatura y salinidad en el mes de octubre 2009 en el banco de La Concepción, estaciones 1,2 y 3 hasta 200 m de profundidad.

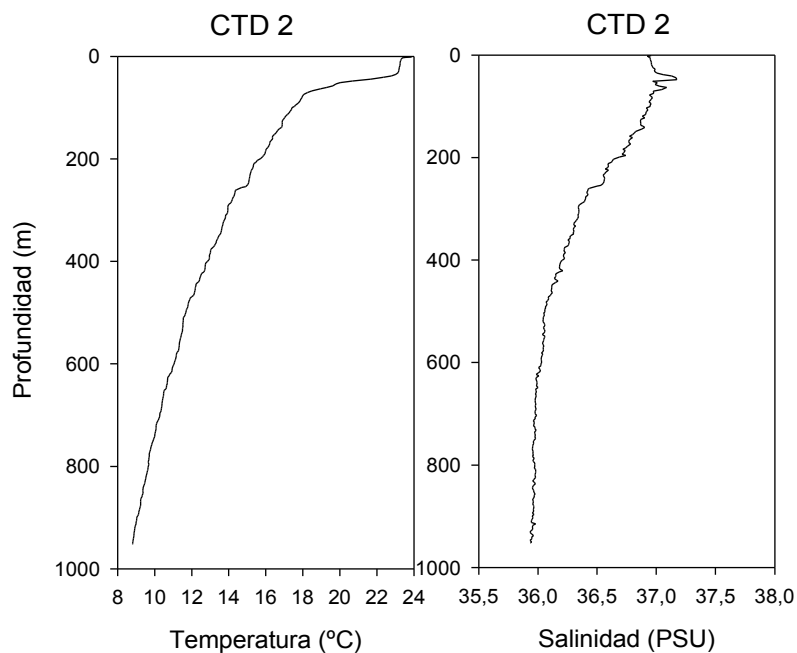


Figura 4. Perfil de temperatura y salinidad en el mes de octubre 2009 en el banco de La Concepción, estación 2 hasta 1000 m de profundidad.

Clorofilas y feopigmentos

La distribución de pigmentos fotosintéticos fue dispar en las 3 estaciones oceanográficas. Las estaciones 2 y 3 adyacentes al banco de La Concepción no mostraron concentraciones de clorofilas y feopigmentos importantes, con valores por debajo de $0,01 \text{ mg/m}^3$. Por el contrario la estación 1, sobre el propio banco, mostró concentraciones elevadas de clorofilas y feofitinas, encontrándose su máximo a unos 50 m de profundidad, alcanzando los $0,3 \text{ mg/m}^3$ y $0,39 \text{ mg/m}^3$, respectivamente (Figura 5). Estos valores parecen indicar que sobre el banco de La Concepción existe una gran productividad, mientras que en las zonas cercanas, situadas a profundidades mayores a 1000 m, la concentración de pigmentos coincide con la existente en aguas típicamente oceánicas y de baja productividad. Esta variación puede ser ocasionada por fenómenos de afloramiento de aguas profundas y ricas en nutrientes, provocados por la propia topografía del banco. Este tipo de fenómenos de enriquecimiento ha sido descrito anteriormente para otros bancos, aunque sus magnitudes son variables respecto al tiempo (Dower *et al.* 1992).

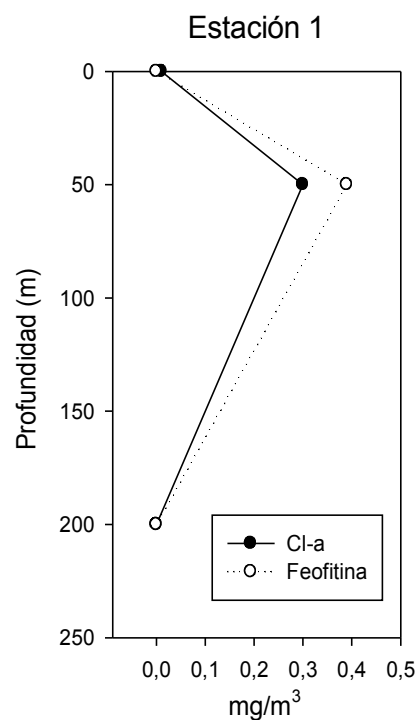


Figura 5. Distribución en profundidad de la concentración de clorofilas y feopigmentos en el mes de octubre sobre el banco de La Concepción, estación 1.

Datos satelitales

Se solicitaron imágenes satelitales de las condiciones oceanográficas durante el mes de octubre de 2009, coincidentes con las fechas de las campañas en los bancos. Estas imágenes nos revelan el gradiente de temperatura y productividad promediado para todo el mes de octubre de las condiciones existentes a lo largo del archipiélago. Las aguas más cercanas a la plataforma Africana aparecen más frías, correspondientes a aguas profundas afloradas y ricas en nutrientes, y con concentraciones de clorofilas mayores. En ocasiones, filamentos de agua fría y cargada de nutrientes de cientos de kilómetros de longitud se desprenden del afloramiento alcanzando las islas, principalmente las occidentales, determinando aumentos locales de productividad. En la Figura 6, se muestra la temperatura superficial (imagen izquierda) donde queda patente la calidez de las aguas en el sotavento de las islas de mayor altitud. El banco de La Concepción, al Noreste del archipiélago Canario, se encuentra en una región típicamente de aguas frías y pobres en nutrientes, que ocasionalmente pueden ser alcanzadas por filamentos de agua del afloramiento africano.

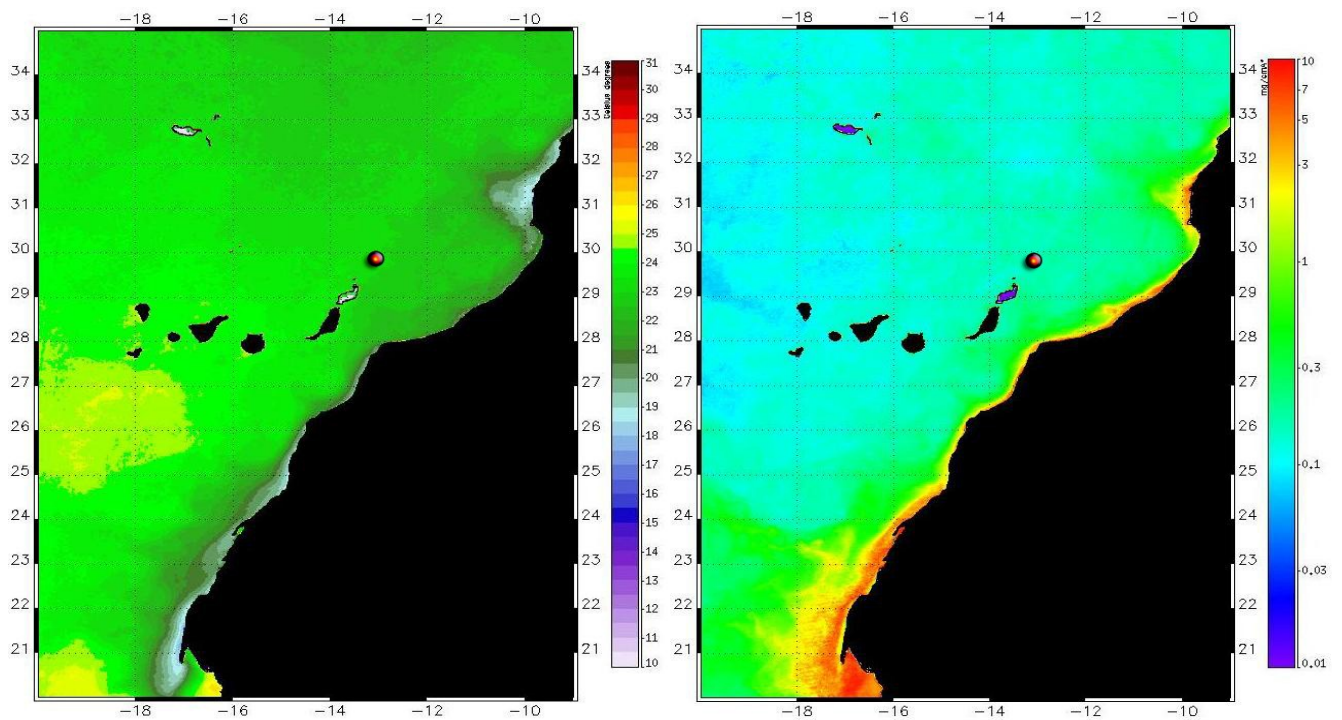


Figura 6. Imágenes satélite de temperatura superficial del mar y concentración de clorofila-a en la región Canaria. Izquierda: media mensual del mes de octubre de 2009 de temperatura superficial del mar (°C). Derecha: media mensual de clorofila-a superficial (mg/m³). Imágenes aportadas por el CREPAD-Centro Espacial de Canarias. El círculo rojo indica la localización del banco submarino de La Concepción.

Banco de Amanay-Banquete

Debido a las inclemencias del tiempo en el área de los bancos submarinos de Amanay-Banquete fue imposible lanzar el CTD, por lo que carecemos de medidas de los parámetros oceanográficos en dichos bancos.

V. ECOLOGÍA TRÓFICA DE LOS CETÁCEOS DE BUCEO PROFUNDO MÁS ABUNDANTES EN LOS BANCOS DE LA CONCEPCIÓN Y AMANAY-BANQUETE: ZIFIOS Y CACHALOTES. INTERACCIONES CON LAS CAPAS MESOPELÁGICA Y BENTOPELÁGICA.

1. Descripción de las especies: zifios y cachalotes

Fam. Ziphiidae

Los zifios (familia Ziphiidae) constituyen un grupo amplio, integrado por unas 21 especies con distribución en aguas profundas de todos los océanos (Mead, 2002), de las cuales cinco han sido registradas en Canarias (Vonk & Martin, 1988) y dos en particular, el zifio de Cuvier (*Ziphius cavirostris*) y el zifio de Blainville (*Mesoplodon densirostris*), muestran un patrón de residencia en aguas de la isla de El Hierro (Aguilar Soto *et al.* 2005; Aguilar Soto 2006; Aparicio *et al.* 2008). A nivel general, la distribución del zifio de Cuvier es la más cosmopolita de los zifios, extendiéndose desde los trópicos hasta aguas subpolares, mientras que el zifio de Blainville se encuentra en aguas cálidas y cálido-templadas (FAO-UNEP 1994; Jefferson 2007).

El zifio de Blainville, *Mesoplodon densirostris* (de Blainville, 1817) es un cetáceo odontoceto de mediano tamaño, con una longitud media de 4,5 m de longitud que puede alcanzar los 6 m en estado adulto y alrededor de 1000 Kg. de peso (Mead 1989). Los zifios de Blainville deben su nombre a que su mandíbula inferior se encuentra formada por uno de los huesos más densos que podemos encontrar en el reino animal. El hueso de la mandíbula inferior, se encuentra marcadamente curvado, especialmente en los machos adultos, lo que confiere una característica distintiva a la especie (Figura 7). El zifio de Blainville posee un cuerpo robusto y unas aletas pectorales y dorsal de pequeño tamaño. La aleta dorsal, de forma triangular, se encuentra muy retrasada y se encuentra situada en el tercio posterior del cuerpo. La aleta caudal es ancha, siendo hasta $\frac{1}{4}$ del tamaño del cuerpo, la cual no tiene muesca central. A ambos lados del cuerpo los zifios de Blainville poseen una especie de bolsillos donde recogen las aletas pectorales, lo que aumenta su hidrodinamismo. Ambos sexos son del mismo tamaño y de coloración similar, marrón grisácea, que

puede oscurecerse con la edad. Suelen presentar manchas color canela o verde en todo el cuerpo que corresponden a diatomeas que viven sobre su piel. Los ejemplares adultos, especialmente los machos, suelen tener muchas cicatrices producidas por comportamientos intraespecíficos relacionados con la estructura de harenes poligínicos descrita para la especie (Claridge *et al.* 1999). Las cicatrices de apariencia circular se relacionan con mordeduras de tiburón "cigarro". El zifio de Blainville presenta dimorfismo sexual, al presentar los machos un par de dientes situados en la parte media de la mandíbula inferior, coincidiendo con la zona más protuberante. Los dientes de los machos pueden portar percebes (un tipo de crustáceo) incrustados en ellos, dándole la apariencia de plumeros que sobresalen por ambos lados de la cabeza. Los dientes de las hembras no emergen nunca, pero también poseen la mandíbula curvada, aunque en menor grado que los machos. Se cree por tanto, que los dientes en los zifios no tienen función trófica y sí una función social. Los zifios se alimentan, sin la ayuda de dientes, por succión, creando presión negativa dentro de la cavidad bucal, con la ayuda de unas hendiduras que poseen en la parte inferior de la cabeza (pliegues gulares). En base a contenidos estomacales se sabe que su dieta es variada y que consiste básicamente en cefalópodos, peces y crustáceos de profundidad y pequeño tamaño (MacLeod *et al.* 2003; Santos *et al.* 2007). Para capturar estas presas el zifio de Blainville realiza buceos profundos y de larga duración intercalados por buceos cortos, de los que se desconoce la función. Al salir a la superficie a respirar estos animales sacan primero el pico, que apunta al cielo y después sacan el resto del cuerpo. El soplido es pequeño y poco visible y permanecen tan solo un 8% del tiempo de su vida en superficie (Aguilar Soto 2006), lo que les confiere un carácter típicamente críptico, que dificulta su observación y estudio. Este hecho ha determinado, en parte, que tan solo existan dos estimas poblacionales para la especie en todo el mundo (Claridge 2005; Aparicio 2008) y que aparezca en los catálogos de especies amenazadas dentro de la categoría de "Información insuficiente".



Figura 7. Fotografía de un macho subadulto de zifio de Blainville saltando junto a la Reserva Marina Punta de La Restinga-Mar de Las Calmas en El Hierro. En ella se puede observar la acusada curvatura de la mandíbula inferior, que a pesar de no mostrar todavía dientes, denota el género masculino del animal. Imagen propiedad de La Universidad de La Laguna, tomada por Natacha Aguilar Soto, con el permiso de la Viceconsejería de Medio Ambiente.

El zifio de Cuvier, *Ziphius cavirostris* (de Cuvier, 1823), la única especie del género, es de tamaño ligeramente superior al del zifio de Blainville. El adulto de zifio de Cuvier mide entre 5,5 y 7m de longitud y puede llegar a pesar tres toneladas de peso (Jefferson 2007). A diferencia del zifio de Blainville, el zifio de Cuvier posee un pico más corto y una cabeza con un melón más protuberante. Su cuerpo es más alargado y robusto y posee una aleta dorsal que varía de forma desde triangular hasta forma de hoz. La coloración del cuerpo es de un azul grisáceo que se torna blanca en la parte anterior del cuerpo de los machos adultos. En ocasiones se pueden observar individuos de color amarillento por la gran cantidad de diatomeas que poseen sobre el cuerpo. Al igual que el zifio de Blainville, los adultos poseen el cuerpo cubierto de cicatrices, especialmente los machos en la parte anterior. La especie presenta dimorfismo sexual, aunque menos aparente que en el caso del zifio de Blainville. Los machos adultos poseen un par de dientes situados en el extremo distal de la mandíbula inferior, que en la mayor número de ocasiones no son evidentes a simple vista. El zifio de Cuvier también posee una especie de bolsillos en los lados del cuerpo donde replega las aletas pectorales, unos pliegues gulares y una aleta caudal ancha y sin muesca central, características de la Familia. La dieta del zifio de Cuvier está constituida por cefalópodos de profundidad y en menor medida peces y crustáceos, de mayor tamaño que en el caso del zifio de Blainville, lo que sugiere una segregación del nicho para ambas especies. A pesar de que existe algo más de información en torno a esta especie, por haber sido objetivo de pesquerías comerciales en Japón hace algunos años, son escasos los estudios relativos a estructura social, madurez sexual o longevidad entre otros aspectos básicos de su biología. La escasez de datos referente a esta especie determina que aparezca dentro de los catálogos de especies amenazadas en la categoría de "Información insuficiente".



Figura 8. Fotografía de una hembra de zifio de Cuvier saltando en el Mar de Las Calmas, en El Hierro. En ella se puede observar las pequeñas aletas pectorales con los bolsillos en el cuerpo y los pliegues gulares. El color verdoso del cuerpo es producido por las diatomeas que lo recubren. Imagen propiedad de La Universidad de La Laguna, tomada por Natacha Aguilar con el permiso de la Viceconsejería de Medio Ambiente.

2. Ziphiidae. Estudios con marcas acústicas de adherencia por ventosas del zifio de Blainville (*Mesoplodon densirostris*)

Perfiles de inmersión

Se recogieron un total de 111 horas de datos acústicos y de movimiento pertenecientes a 14 marcas, dos colocadas en el marco del proyecto ECOCET en El

Hierro en junio de 2010 y 12 en campañas realizadas desde 2003 a 2009 también en El Hierro. El perfil de buceo del zifio con mayor duración de la marca, de los dos zifios marcados en mayo 2010 se presentan en la Figura 9, y la información detallada de todos los animales marcados se incluye en la Tabla 1. En total, los zifios realizaron 47 inmersiones de alimentación completas, con una duración media de 48 minutos (23-65 min.) y una profundidad máxima media de 833 m (472-1330 m) (Figura 9). La ecolocalización se inicia a una profundidad media de 425 m (169-873 m), después de un descenso en silencio de duración media de 4 minutos (1-11 min.). En el ascenso de la inmersión los animales dejan de vocalizar a una profundidad media de 712 m (273-1027 m), a lo que sigue un ascenso en silencio de una duración media de 19 min. (9-35 min.). La suma del descenso y ascenso en silencio resultan en una duración media de la fase de transporte entre la superficie y la capa de búsqueda de alimento de 23 minutos (12-33 min.).

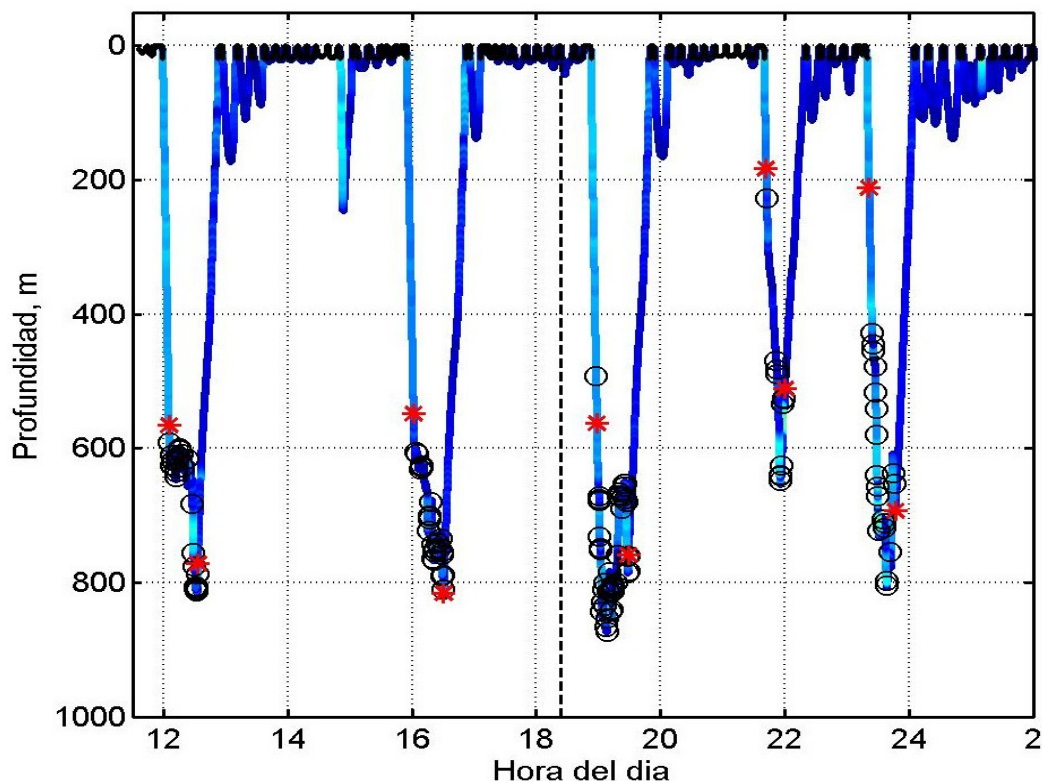


Figura 9. Perfil de inmersión un zifio de Blainville (*Mesoplodon densirostris*), con inmersiones de alimentación largas y profundas separadas por series de buceos más cortos y someros, que son aparentemente de recuperación, dado que los zifios no se

alimentan durante los mismos. Los asteriscos indican el inicio y fin de la fase vocal de las inmersiones y los círculos negros representan los intentos de captura de presas (zumbidos). La línea vertical discontinua a las 18:15 h indica el ocaso.

Los sonidos de ecolocalización emitidos por los zifios durante las inmersiones fueron descritos por primera vez en base a datos de las marcas Dtag por Johnson, Madsen, Zimmer, Aguilar de Soto y Tyack (2004) y el funcionamiento de las mismas como biosonar en Madsen, Johnson, Aguilar de Soto, Zimmer y Tyack (2005). Estas publicaciones muestran que los largos trenes de chasquidos regulares que emiten los zifios se intercalan con pausas y zumbidos. Los zumbidos son series cortas con alta repetición de chasquidos que, al igual que en los calderones, se interpretan como indicadores de intentos de captura de presas. Los chasquidos regulares se producen con un ICI entre 0.2 y 0.4 s y son de frecuencia modulada. Tienen una forma distintiva de barrido ascendente, a un ritmo de unos 110 Khz./ms y una duración de 270 ms, con un ancho de banda de -10 dB desde 25 a 55 kHz (Figura 10). Estos chasquidos son, por tanto, similares a los descritos para el zifio de Cuvier (Zimmer *et al.* 2005) y recuerdan a los chasquidos de los murciélagos (Griffin 1958), pero son completamente distintos a los de otros cetáceos estudiados en dos características principales: son más largos y tienen frecuencia modulada. Por el contrario, los chasquidos emitidos durante los zumbidos son del tipo normalmente descrito para delfínidos: cortos (110 μ s), de banda ancha y sin estructura de frecuencia modulada. Su ancho de banda a -10 dB es de 25 kHz hasta al menos 75 kHz y su ICI es de unos 10 ms, pudiendo llegar a emitir hasta 250 chasquidos/s, lo que les otorga una gran resolución temporal. Además, los chasquidos del zumbido pueden detectar objetos de menor tamaño, dado que alcanzan frecuencias más altas y, al ser más cortos que los chasquidos regulares de FM, ofrecen una mayor resolución espacio-temporal. En la Figura 10 se presenta la gráfica de la amplitud de la onda y el espectro de frecuencias de un chasquido regular de zifio de Blainville grabado en la Dtag.

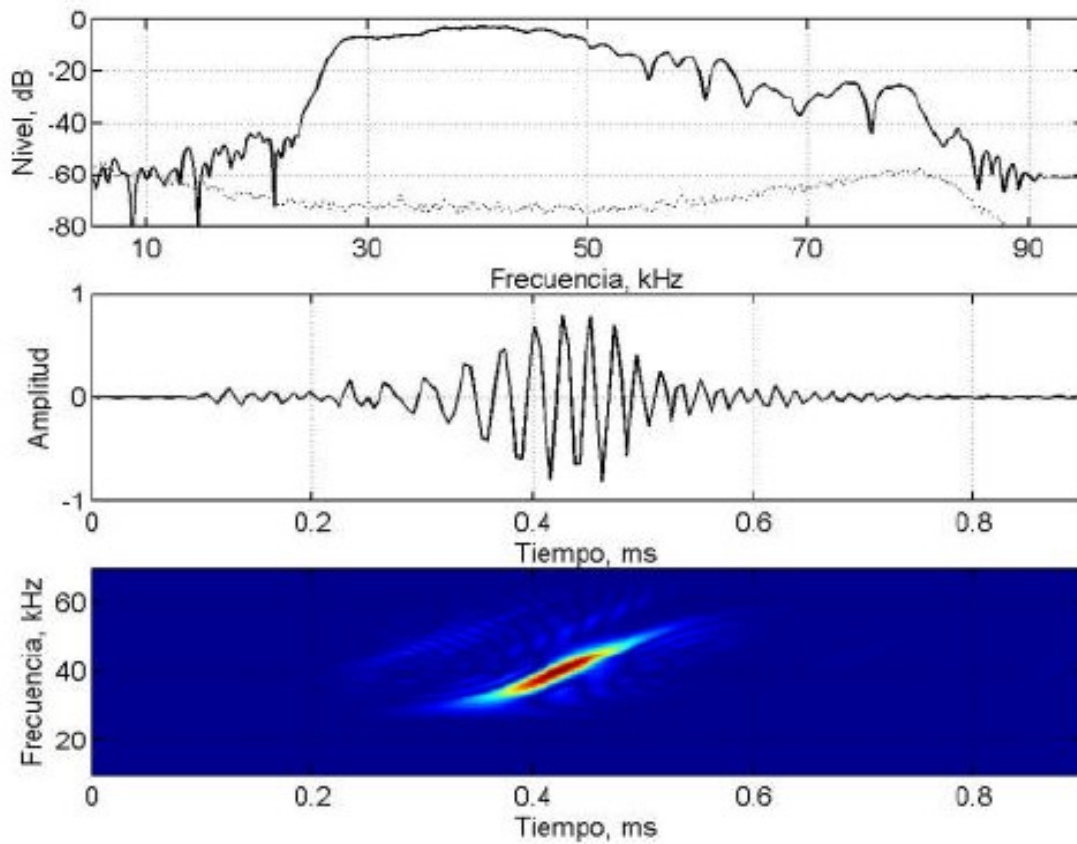


Figura 10. Chasquido de ecolocalización emitido por un individuo cercano al zifio marcado y en dirección a éste. A) Espectro del chasquido, en el que se observa que la mayor parte de la energía (ancho de banda de ~ 10 dB) está entre 26 y 50 kHz. La línea punteada inferior indica el nivel de ruido del sistema de grabación. B) Gráfica de la amplitud de onda del chasquido. C) Representación de la transformada de Wigner del mismo chasquido, donde se observa que es un barrido ascendente de frecuencia modulada.

Tabla 1. Tabla resumen con los estadísticos de 47 inmersiones de alimentación procedente de 14 marcas colocadas en 10 zifios de Blainville (*Mesoplodon densirostris*), en la isla de El Hierro. Fecha: año, mes y día de marcaje; Id: Zifio marcado; Registro: tiempo en horas de grabación de la marca desde su colocación hasta que se desprende del animal. BA: número total de inmersiones de alimentación; BA eco: número de inmersiones de alimentación que contienen ecos del fondo; BA duración: tiempo en minutos en una inmersión de alimentación calculado desde que el animal abandona la superficie hasta que emerge; IE: profundidad del inicio de la emisión de chasquidos de ecolocalización; Búsqueda: tiempo transcurrido entre el comienzo y el final de la fase de emisión de chasquidos en cada inmersión; # Zumbidos: número de zumbidos emitidos por inmersión.

Fecha	Id	Registro (h)	BA / BA eco n	BA duración (media, rango) min	BA prof max (media, rango) m	IE (media, rango) m	Búsqueda (media, rango) min	# Zumbido (media-rango)
2008-05-16	1	18.4	7/7	48(33-65)	911(491-1330)	448(179-873)	28(21-38)	35(18-49)
2005-10-21		4.1	2/2	50(48-51)	671(597-790)	475(457-492)	22(22-22)	24(20-28)
2003-10-11		12.5	5/3	51 (40-57)	616(616-616)	414(183-566)	26(18-31)	26(12-44)
2003-10-25	2	2.6	2/1	47 (45-48)	774(732-815)	426(416-434)	25(23-27)	23(20-27)
2004-10-13	3	9.5	4/3	44(34-55)	1003(715-1311)	473(448-499)	28(23-33)	32(25-37)
2008-10-15		18.0	6/2	44(23-57)	710(472-963)	340(193-560)	23(9-32)	21(4-34)
2008-05-15	4	2.0	2/2	48(44-52)	781(779-784)	389(326-454)	24(20-27)	23(19-27)
2005-10-04		6.9	3/3	57(51-62)	914(869-953)	518(513-524)	25(22-29)	29(23-37)
2005-10-12	5	8.6	3/2	45(39-52)	833(674-1011)	505(482-540)	25(25-26)	43(37-53)
2005-10-21	6	2.8	1/0	47(47-47)	616(616-616)	520(520-520)	21(21-21)	18(18-18)
2008-05-21	7	1.6	1/1	47(47-47)	807(807-807)	419(419-419)	20(20-20)	11(11-11)
2008-05-27	8	6.2	2/2	58(52-64)	932 (840-1024)	461(435-486)	27(24-31)	34(32-37)
2010-06-10	9	2.9	1/1	48(48-48)	925(925-925)	503(503-503)	22(22-22)	34(34-34)
2010-05-26	10	15.3	8/8	41(31-51)	834(784-915)	353(169-517)	22(16-29)	18(12-29)

La fase de búsqueda de alimento, durante la que los zifios emiten chasquidos de ecolocalización, tiene una duración media de 24 minutos (9-38 min.) y en ella los zifios producen una media de 27 zumbidos (intentos de capturar presas) por inmersión (4-53 zumbidos). Estos resultados muestran que la inversión de tiempo en

las inmersiones de los zifios de Blainville es similar para la fase de búsqueda (búsqueda y adquisición de presas) y transporte (entre la superficie y las profundidades a las que se alimentan) (Figura 11). En inmersiones de alimentación consecutivas, los zifios pasan una media de 92 min. (4-188 min.) en series de inmersiones poco profundas y silenciosas, no relacionadas con la alimentación (Tyack *et al.* 2006). En resumen los zifios de Blainville invierten el 18% de su tiempo en transporte dentro de inmersiones, el 18% en búsqueda de alimento y el restante 64% entre inmersiones profundas. Dentro de la fase de búsqueda, los zifios invierten de media tan sólo 2 minutos (0.61 a 3.15 min.) ecolocalizando antes de emitir el primer zumbido o intento de captura de presas, lo que representa tan sólo el 3% del tiempo total.

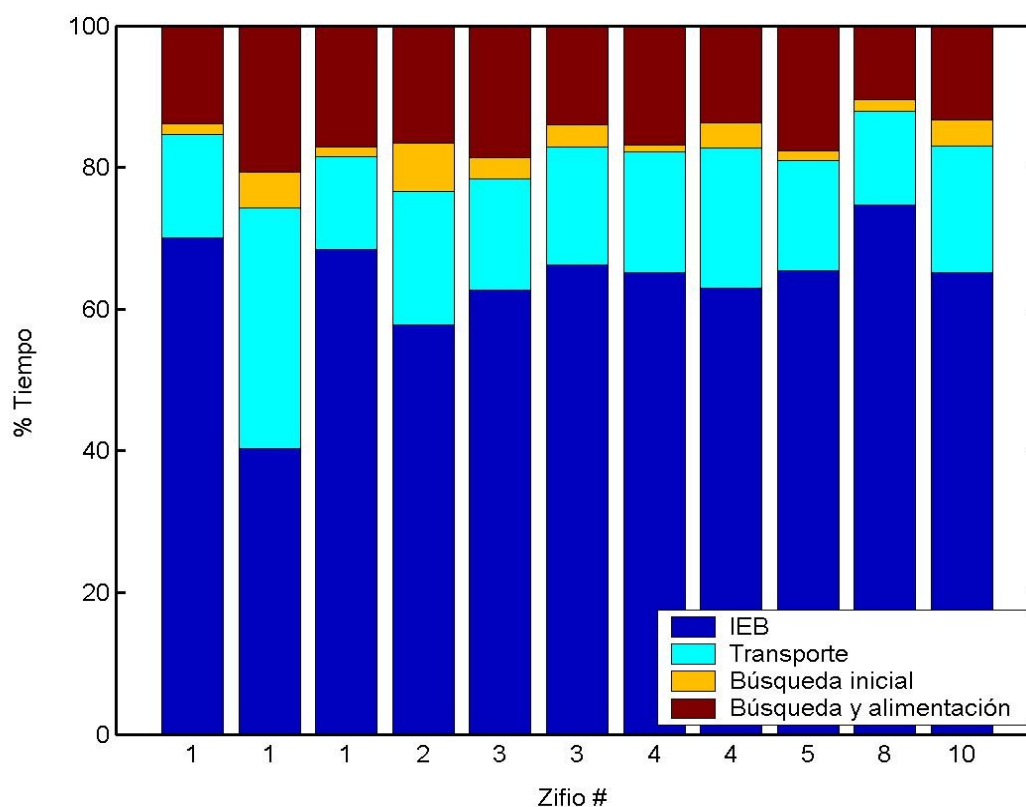


Figura 11. Distribución del tiempo de buceo de siete zifios de Blainville (*Mesoplodon densirostris*), computado a partir de 11 marcas con al menos dos inmersiones de alimentación completas (BA). Las barras representan el porcentaje de tiempo invertido en: i) intervalo entre buceos profundos (IEB) (azul); ii) transporte en silencio (turquesa); iii) búsqueda de presas antes del primer zumbido (amarillo) y iv) búsqueda y alimentación (rojo).

Los zifios empiezan a emitir chasquidos (es decir, a buscar presas) y zumbidos a menor profundidad durante la noche que durante el día. La variabilidad circadiana (factor día / noche), explica el 48% y 54% de la variabilidad en la profundidad del inicio de la fase de ecolocalización y en la profundidad del primer zumbido de la inmersión, respectivamente. Sin embargo, la profundidad máxima de los zumbidos y el número de zumbidos por inmersión se mantienen similares para las inmersiones día y noche y las diferencias entre marcajes explican mejor (en un 41% y 49%, respectivamente) las variables dependientes número de zumbidos y su profundidad. Tampoco se registró una evidencia clara de variaciones circadianas en el tiempo asignado a las fases de transporte y de alimentación en los buceos, dado que la mayor parte de la variabilidad en esta distribución del tiempo se explica por diferencias entre marcas. La tasa y distribución en profundidad de los zumbidos muestran poca correlación entre las inmersiones del día y la noche (ρ de Spearman = - 0,12, $p = 0,29$, $n = 23$ y $\rho = 0,12$, $p = 0,28$, $n = 23$, respectivamente) indicadora de cambios en la distribución del esfuerzo de captura de alimento de los zifios. Así, los zifios buscan y encuentran presas en un rango de profundidades más amplio de noche que de día, dado que de noche comienzan a alimentarse y buscar alimento a profundidades más someras, pero no existen muchas otras variaciones circadianas en el comportamiento de alimentación.

Datos del hábitat a partir de la bio-ecosonda de los zifios

Densidad relativa de ecos de organismos en la columna de agua

Las cavidades y tejidos de los cuerpos de los organismos presentes en la columna de agua, y en menor grado los tejidos, tienen la capacidad de reflejar el sonido por ser un medio con propiedades acústicas muy distintas a las del agua (el medio que los rodea y que también constituye la mayor parte de nuestros cuerpos). Esto hace que algunas especies marinas, como por ejemplo los cetáceos odontocetos, hayan evolucionado usando el sonido para la búsqueda y captura de alimento por ecolocalización. Por primera vez, ha sido posible registrar en marcas acústicas de

grabación de sonido (Dtag, Johnson y Tyack 2003) colocadas en zifios, los sonidos de ecolocalización emitidos por los cetáceos y los ecos procedentes de los organismos, al reflejarse estos sonidos en ellos. Esto permite caracterizar a una fina escala la densidad relativa de organismos en el hábitat de los cetáceos que son relevantes para la actividad trófica del animal.

Los ecos de organismos en la columna de agua se registraron a más de 20 metros del animal marcado, variando en densidad desde la recepción de ecos discretos a casi continuados (Figura 12). Para cuantificar la abundancia de los ecos en función de la profundidad, independientemente de la densidad de los ecos, se utilizó un método de recuento automático (Arranz *et al.* en prep.). El número de ecos procedentes de cada chasquido es producto del número de organismos ensonificados y del número de chasquidos consecutivos durante los que un organismo se mantiene en el haz de ecolocalización (los chasquidos son direccionales, y ensonifican un cono de agua frente al cetáceo). Este segundo factor, que depende del tipo de organismo que refleja el eco y también de los movimientos del cetáceo, determina una variación en el número de ecos a lo largo de una inmersión. Por este motivo, el número de ecos debe ser considerado como una indicación relativa de la abundancia de organismos, en lugar de una estimación directa del número de organismos encontrados por el cetáceo.

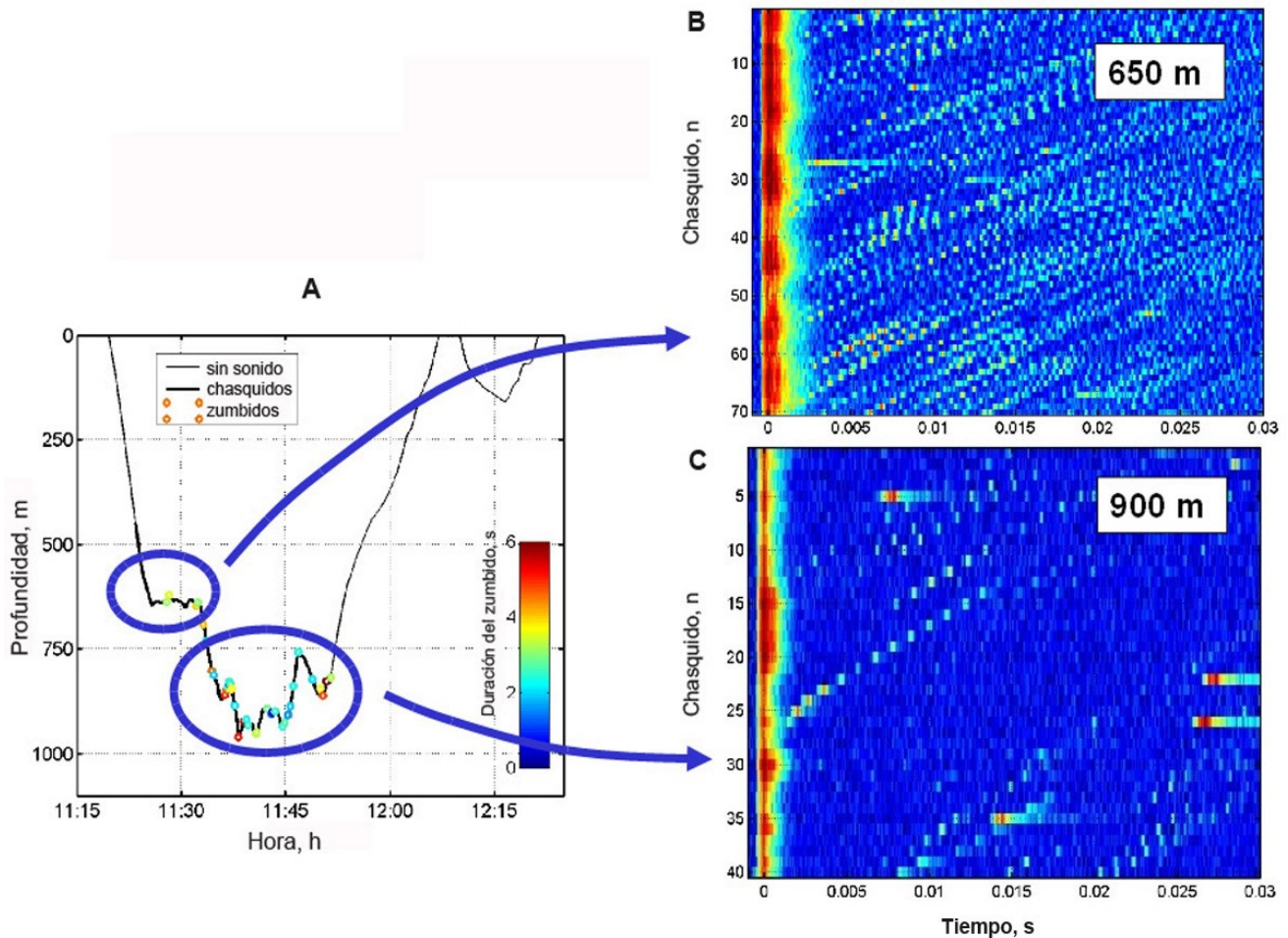


Figura 12. (A) Perfil de una inmersión de alimentación de un zifio de Blainville (*Mesoplodon densirostris*) (zifio # 3) donde se muestra la fase de ecolocalización (línea negra engrosada) y la ubicación de los zumbidos (círculos abiertos) (B,C) Ejemplos de la abundancia de ecos de organismos en el agua registrados en la misma inmersión a 650 m de profundidad, coincidiendo con la capa de reflexión (DSL), y a 900 m de profundidad. Los chasquidos sucesivos están alineados verticalmente, en rojo, a la izquierda de la gráfica. Los ecos que cada chasquido provoca se observan como un punto, de modo que los ecos de sucesivos chasquidos forman líneas. El retraso temporal t entre la emisión del chasquido (valor 0 de abscisas) y la recepción del eco de regreso del organismo se traduce en su distancia al zifio ($t \cdot 1500 \text{ m/s} / 2$), por ejemplo, $15 \text{ ms} \sim 11 \text{ m}$.

En base a los datos procedentes de todos los zifios marcados, los ecos de organismos en la columna de agua fueron más abundantes a profundidades entre 500 y 750 m, tanto de día como de noche (día = 12 marcas, 31 inmersiones, noche = 3 marcas, 6 inmersiones, Figura 17, A). Los recuentos absolutos de ecos en cada profundidad (eco-índice) fueron menores durante la noche que durante el día, probablemente debido a la dispersión de los organismos en la columna de agua durante la migración nictimeral. Los resultados del eco-índice en aguas poco profundas (es decir <500 m durante el día, <200m durante la noche) son poco representativos, debido al escaso tamaño muestral en esas profundidades (Figura 17, A).

Muestreos oceanográficos e hidroacústicos realizados en la misma zona de estudio, contemporáneos a los experimentos de marcaje de zifios (Escáñez *et al.* en prep.), revelan que los mínimos de oxígeno disuelto en la columna de agua (Figura 13, B) se relacionan con la profundidad a la que se sitúa el límite inferior de la capa de máxima abundancia de ecos procedentes de organismos (Figura 13, A). Y el rango de profundidad donde se registra la máximo de abundancia de ecos en la columna de agua en base a la ecolocalización de los cetáceos (eco-índice) se corresponde con el de la máxima densidad de la capa de reflexión en Canarias (Figuras 13, A y 17, A). Ambos grupos de datos, los relativos a los animales y los oceanográficos fueron recogidos en la misma zona de marcaje de zifios en El Hierro durante una campaña oceanográfica realizada por el grupo de investigación BIOECOMAC de la Universidad de La Laguna en abril de 2009. Estos datos confirman la validez de los eco-índices registrados en las marcas y demuestran que la distribución de biomasa en la columna de agua está íntimamente relacionada con la del oxígeno. La profundidad del mínimo de oxígeno en la columna de agua coincide con la profundidad del límite inferior de la capa de reflexión (Figura 13, A).

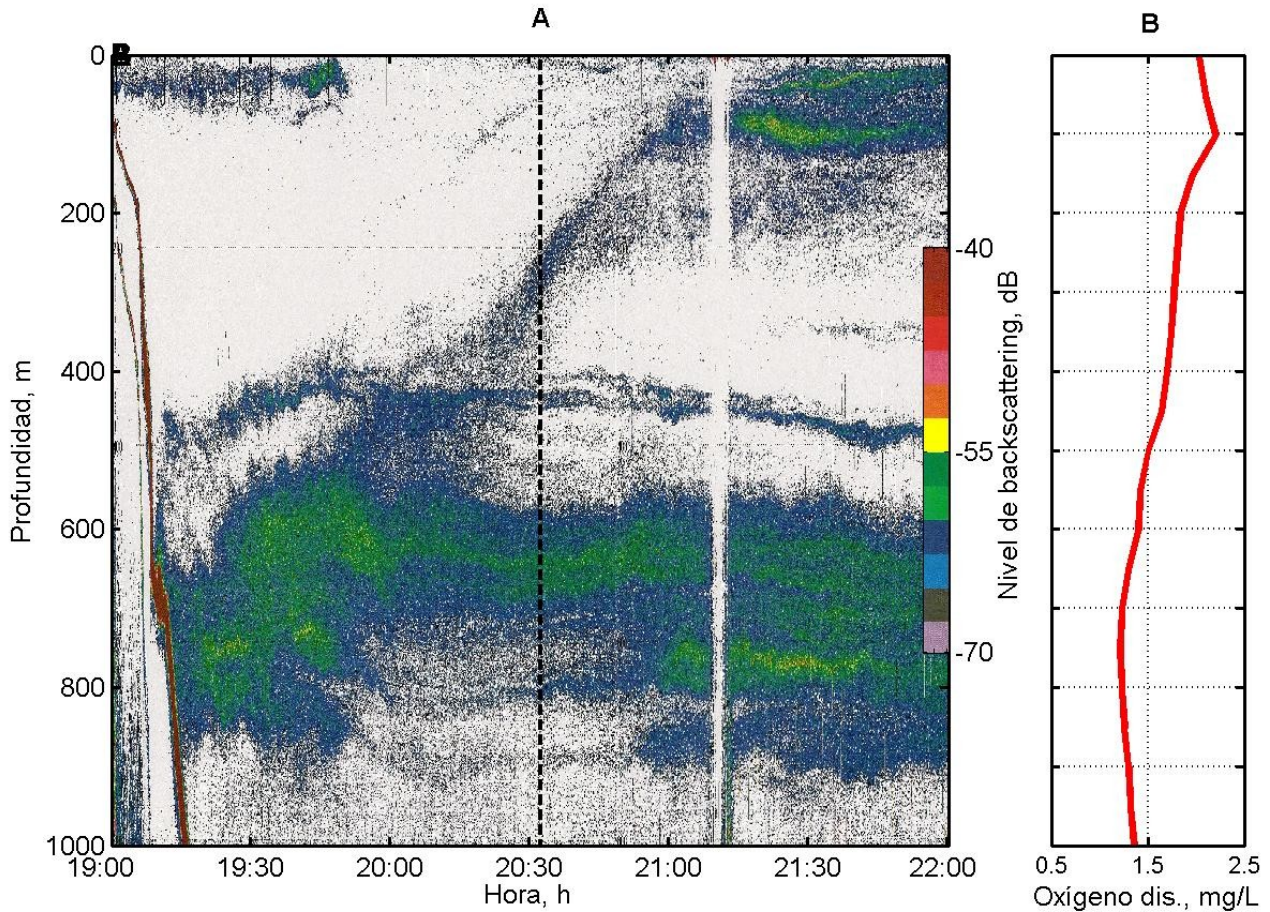


Figura 13. (A) Ecograma en el que se muestra la densidad de ecos de organismos en la columna de agua, en una estación situada al Suroeste de la isla de El Hierro, en la misma zona en la que se marcaron los zifios. (B) Perfil de la concentración de oxígeno disuelto en la columna de agua (mg/L) tomado en la misma estación de la isla de El Hierro. Los datos fueron tomados con una sonda (SIMRAD EK-60 a los 38 kHz) y un CTD (RBR XR-620), respectivamente. (A) La línea vertical discontinua a las 20:40 h indica puesta del sol y la banda blanca corresponde a momentos en los que hay falta de recepción de ecos, por maniobras de virado del barco, que introducen burbujas de aire en los transductores de la ecosonda. Los ecos aparecen coloreados en función de la intensidad con que reflejan el sonido (barra de color). Las zonas rojas corresponden a los ecos del fondo marino que revelan la batimetría de la zona. Puede apreciarse cómo al atardecer una fracción de la DSL migra hacia la zona epipelágica (<200m), pero la fracción más grande de la DSL permanece estable a profundidades similares tanto de día como de noche. (B) La concentración de oxígeno alcanza su mínimo a una profundidad de 750 m, coincidiendo con las profundidades donde existe una mayor concentración de organismos.

Ecos del fondo oceánico

En las grabaciones puede observarse que el fondo marino es ensonificado en numerosas ocasiones por los chasquidos del zifio, lo que permite describir, en una gran proporción del tiempo de alimentación, el hábitat en el que el zifio de Blainville busca y encuentra su alimento. De este modo es posible estimar con una gran precisión la altura sobre el fondo a la que los animales capturan presas y si lo hacen, por tanto, en el dominio bentónico o pelágico. Los ecos procedentes del fondo marino se identificaron mediante el uso de ecogramas (gráficos de barras horizontales apiladas mostrando la envolvente de 10 segundos de sonido tras cada chasquido producido por el zifio. El sonido es tratado con un filtro de paso alto con una frecuencia de corte (20 kHz) ajustada a las características espectrales de los chasquidos de los zifios de Blainville (Johnson *et al.* 2004. Los ecos del fondo marino aparecen en los espectrogramas de los ecogramas con colores relativos al nivel de los ecos recibido en las marcas (Figura 12). Su localización en el ecograma corresponde al retraso temporal entre la emisión del chasquido y la recepción del eco, es decir, al tiempo que toma el sonido en recorrer el camino de ida y vuelta, TWT, desde el zifio hasta la superficie más cercana del fondo marino. El TWT se estima utilizando un detector de energía supervisado y se convierte en altitud del zifio sobre el fondo marino (de aquí en adelante altitud sobre el fondo) multiplicando el TWT por la velocidad media del sonido en el agua y dividiendo el resultado entre dos para compensar la doble distancia recorrida por el sonido. La profundidad del fondo marino se estima sumando esta altitud sobre el fondo a la profundidad del zifio en ese momento, registrada por el sensor de presión de la DTAG. La menor intensidad de los zumbidos (con un nivel de emisión unos 20 dB menor que el de los chasquidos regulares, Madsen *et al.* 2005), limita la detección de los ecos del fondo marino durante los zumbidos. Por este motivo, la altitud de los animales durante los zumbidos se estima utilizando profundidades del fondo adquiridas dentro de un periodo de tiempo de 20 s anterior o posterior a cada zumbido.

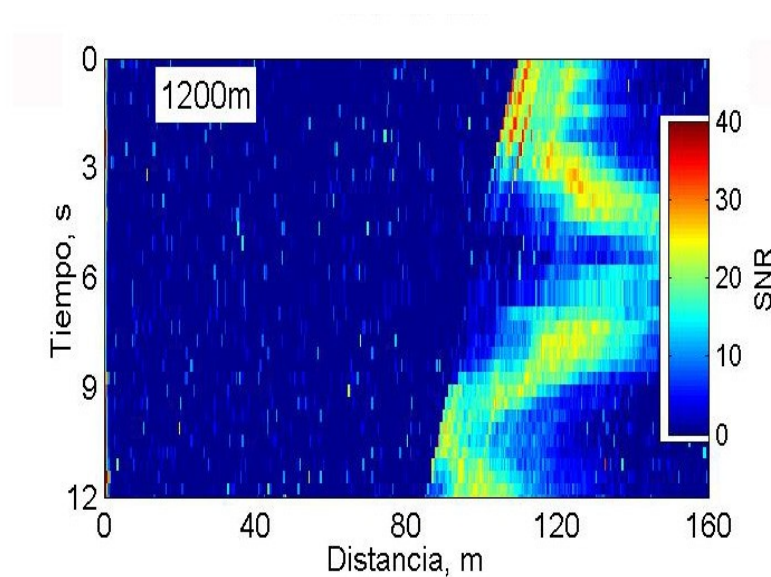


Figura 14. Ejemplo de ecograma, gráfico de barras horizontales apiladas mostrando el sonido recibido tras cada chasquido producido por el zifio, en el que se muestran ecos del fondo oceánico registrados en la marca. Los chasquidos del animal se encuentran alineados verticalmente a la izquierda de la gráfica. En el eje horizontal se muestra la distancia, calculada en base al retraso temporal entre la emisión del chasquido (valor 0 de abscisas) y la recepción del eco de regreso del fondo. En este ejemplo el animal se encuentra entre 90 y 120 m del fondo oceánico. Los ecos aparecen coloreados según la relación señal-ruido del eco (SNR, del inglés, signal to noise ratio).

Se registraron ecos del fondo oceánico en 13 de las 14 marcas que se colocaron (la marca sin ecos de fondo contaba con tan sólo una inmersión) y en 36 de las 47 inmersiones de alimentación registradas. En todas las marcas la profundidad del fondo varió entre 463 y 1.424 m (mediana de 952 m). La altitud de los zifios sobre el fondo del mar varió desde 534m a tan sólo 5 m (es decir, alrededor de la longitud de un zifio) situándose los animales a una altitud mediana de 124 m. Mediante el uso de un intervalo de 20 s de extrapolación, la altitud de los zifios sobre el fondo y la profundidad del fondo pueden ser estimadas durante un 46% del tiempo de búsqueda y alimentación. Dado que los ecos del fondo marino son más débiles y difíciles de detectar a medida que aumenta la altura del animal, es posible que parte del tiempo restante de búsqueda y alimentación haya transcurrido donde el fondo se encuentre a una gran profundidad, fuera del alcance del sonar de los zifios. También puede deberse a que los animales se encontraran orientados hacia la superficie en lugar de

hacia el fondo, y por tanto el fondo no fuera ensonificado por los chasquidos direccionales de los zifios. En los casos en que se obtuvieron registros continuados del fondo, parece que los zifios a menudo descienden recorriendo el fondo oceánico al tiempo que se alimentan (Figuras 15 y 16).

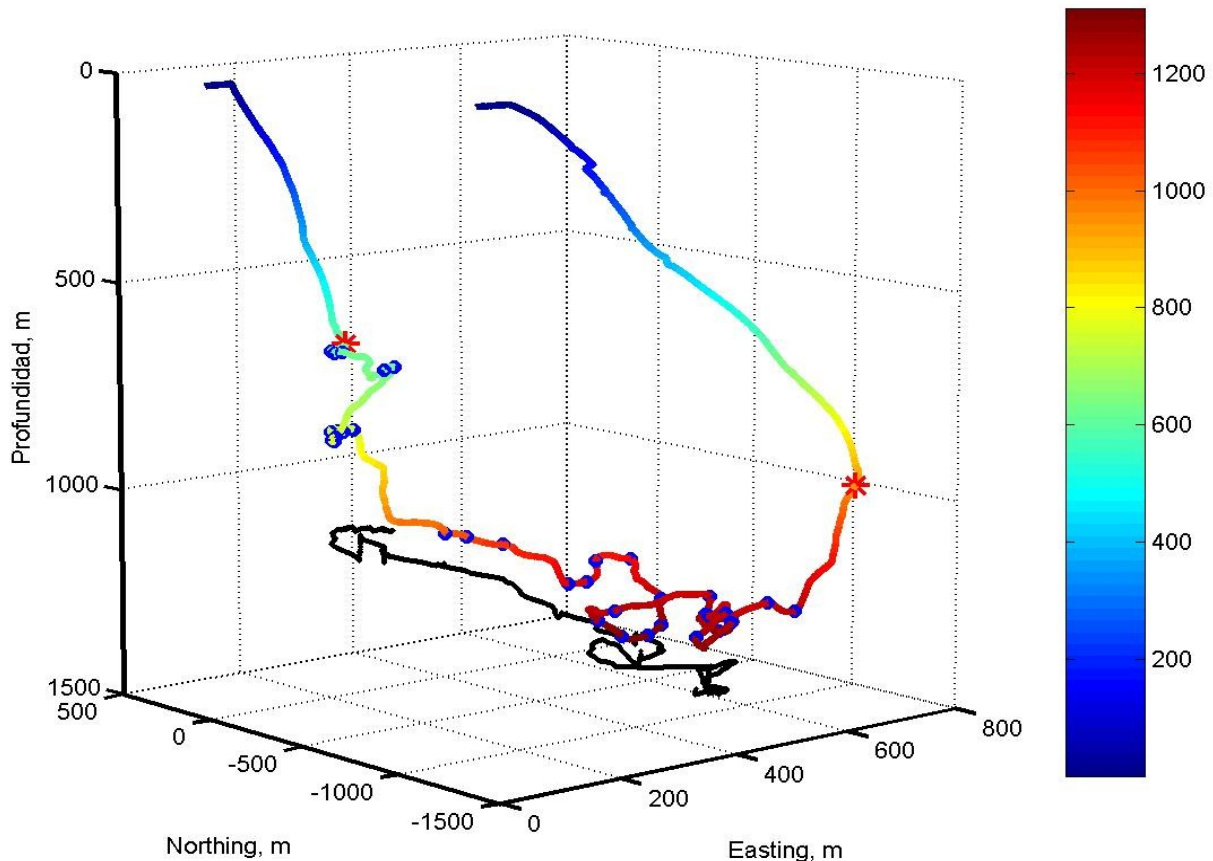


Figura 15. Perfil de buceo de un zifio de Blainville (*Mesoplodon densirostris*) en relación al fondo marino, en la que se indican las fases de búsqueda y captura de alimento. El perfil en 3D se ha creado a partir de movimientos reales del animal marcado (zifio # 3) mediante el uso de datos registrados por los magnetómetros de la marca. Los datos magnéticos permiten representar un "pseudo-track" del animal, en base a los metros que se desplaza hacia el norte (northing) y hacia el este (easting) durante la inmersión. Los asteriscos rojos indican el inicio y el fin de la fase vocal o de búsqueda de alimento. Los círculos azules indican los intentos de captura de presas. La barra de color indica la profundidad del animal en metros. La localización del fondo marino está calculada en base a la distancia existente entre el animal y el fondo, obtenida a partir de los ecos del fondo registrados en las marcas, simultáneos a la actividad de alimentación. En los casos en los que no ha sido posible calcular la distancia al fondo, se ha usado una estima interpolada.

Para comprobar si este hecho se trata de un comportamiento estereotipado, se estimó la pendiente del fondo tal y como la experimentan los zifios, es decir, en variación de profundidad en metros por minuto de búsqueda de alimento. La pendiente media del fondo fue de -10 m / min . (regresión por mínimos cuadrados, $r^2 = 0,71$, $p < 0,001$, 36 inmersiones, 4312 profundidades del fondo), confirmando que los zifios nadan habitualmente cuesta abajo mientras buscan alimento.

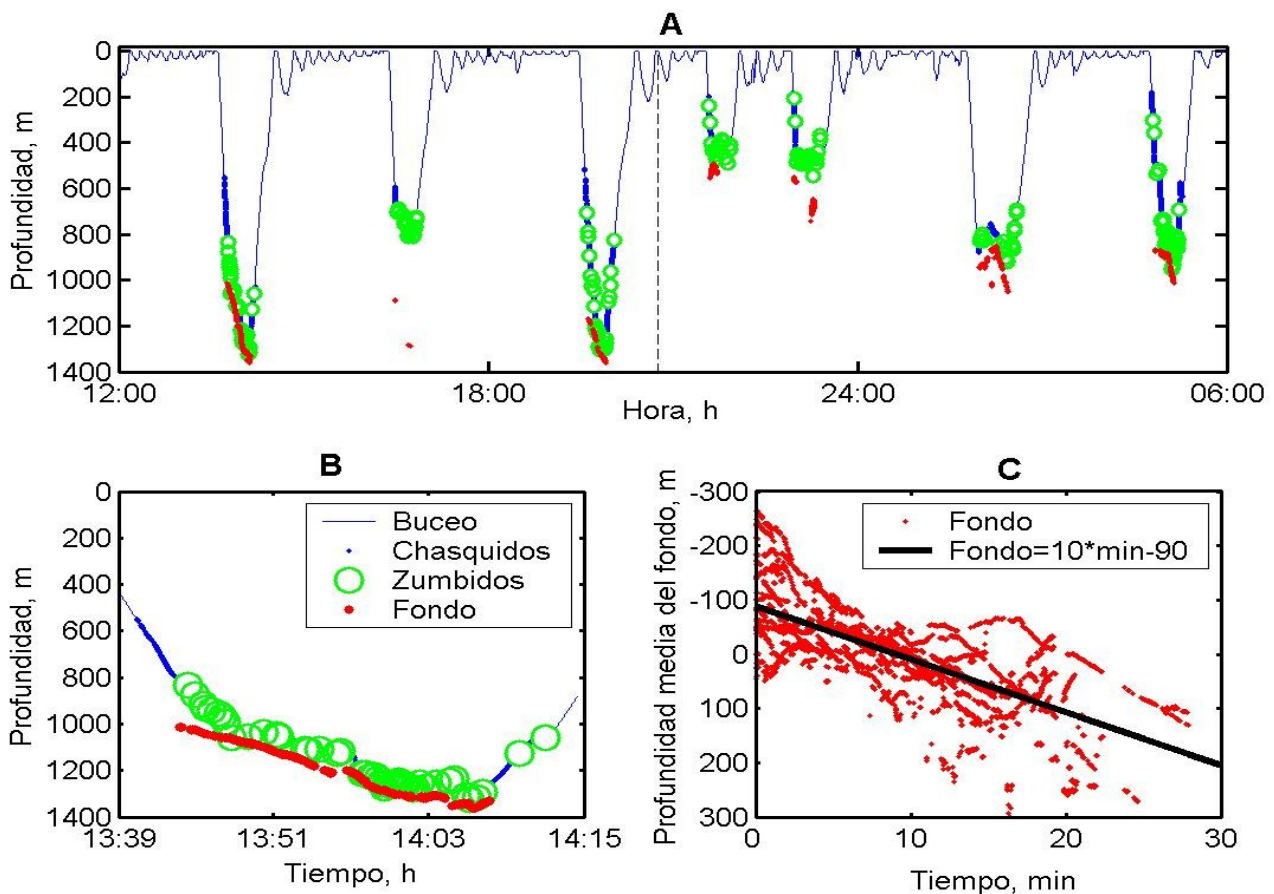


Figura 16. (A) Perfil de buceo de un zifio de Blainville (*Mesoplodon densirostris*) (zifio #1). Las líneas gruesas de color azul indican la fase de ecolocalización de las inmersiones y los círculos verdes representan los intentos de captura de presas (zumbidos). Los puntos rojos muestran la ubicación del fondo oceánico. La línea vertical discontinua a las 20:45 h indica el ocaso. El zifio se acercó al fondo oceánico en la mayoría de las inmersiones de alimentación a una gran variedad de profundidades. (B) Vista detallada de la primera inmersión, en la que el zifio sigue el contorno del fondo oceánico para alimentarse. (C) Variación de la profundidad del fondo en cada una de las inmersiones en las que se detectaron ecos del fondo oceánico. Los zifios mostraron una tendencia a alimentarse cuesta abajo (regresión por mínimos cuadrados, $r^2 = 0.71$ $p < 0,01$).

Interacciones tróficas con las capas meso- y bentopelágica

La recepción discontinua de ecos de fondo determinó que la estimación de la altura de los zifios fuese posible para 472 de los 903 zumbidos producidos por los zifios (52%). Estos zumbidos se realizaron a una altura media por encima del fondo de 125 m (6-507 m) (Figura 17, E) y a una profundidad media de 827 m (309-1326 m). Se observan dos tendencias generales en los datos referentes a las alturas de los zifios: en aguas poco profundas (hasta 800 m) los zumbidos son emitidos a un amplio rango de alturas sobre el fondo. A mayores profundidades, los zifios se alimentan casi exclusivamente a menos de 200 metros del fondo oceánico y no hay indicios de que se alimenten en aguas pelágicas. La profundidad media de los zumbidos sin ecos del fondo fue de 706 m (de 359 a 1.288 m) y el ángulo medio de cabeceo durante los 20 s alrededor de cada uno de esos zumbidos fue de -2° . La comparación entre la profundidad y el ángulo de cabeceo de los animales al producir los zumbidos con y sin ecos del fondo sugiere que la profundidad, a diferencia del ángulo de cabeceo, fue el factor determinante en la recepción de ecos (ANOVA, $p < 0.001$, $\eta^2 = 0.06$ para ángulo y $p < 0.001$, $\eta^2 = 0.48$ para profundidad de los zumbidos, $n = 903$ zumbidos). Basándonos en la definición tradicional de la capa del límite bentónico (BBL) que se extiende 200 m por encima del fondo oceánico (Marshall, 1965), el 83% ($n = 390$) de zumbidos con altitud medible tuvo lugar dentro de la BBL, indicativo de alimentación bentopelágica. Estos zumbidos bentopelágicos se produjeron a profundidades de 400 hasta 1300 m, lo que sugiere que los zifios eligen específicamente alimentarse en esa capa en lugar de a una profundidad específica (Figura 17, E). Esta afirmación queda demostrada mediante la comparación del rango inter-cuartílico (RIC) de las alturas y profundidades de los zifios durante los zumbidos (RIC para la altura (113 m) < RIC para la profundidad (206 m), ranksum, $p < 0.001$, $n = 1000$ replicas utilizando el método estadístico bootstrap)). De los zumbidos producidos en la BBL, alrededor del 63% ($n = 244$) se registraron a unos 100 metros del fondo y el 14% a una altura mayor a 150 m, cerca del límite nominal superior de la BBL, haciendo la distinción entre la alimentación bento- y meso-pelágica difusa pero evidenciando claramente que la alimentación de los zifios de Blainville está en gran parte asociada al fondo oceánico.

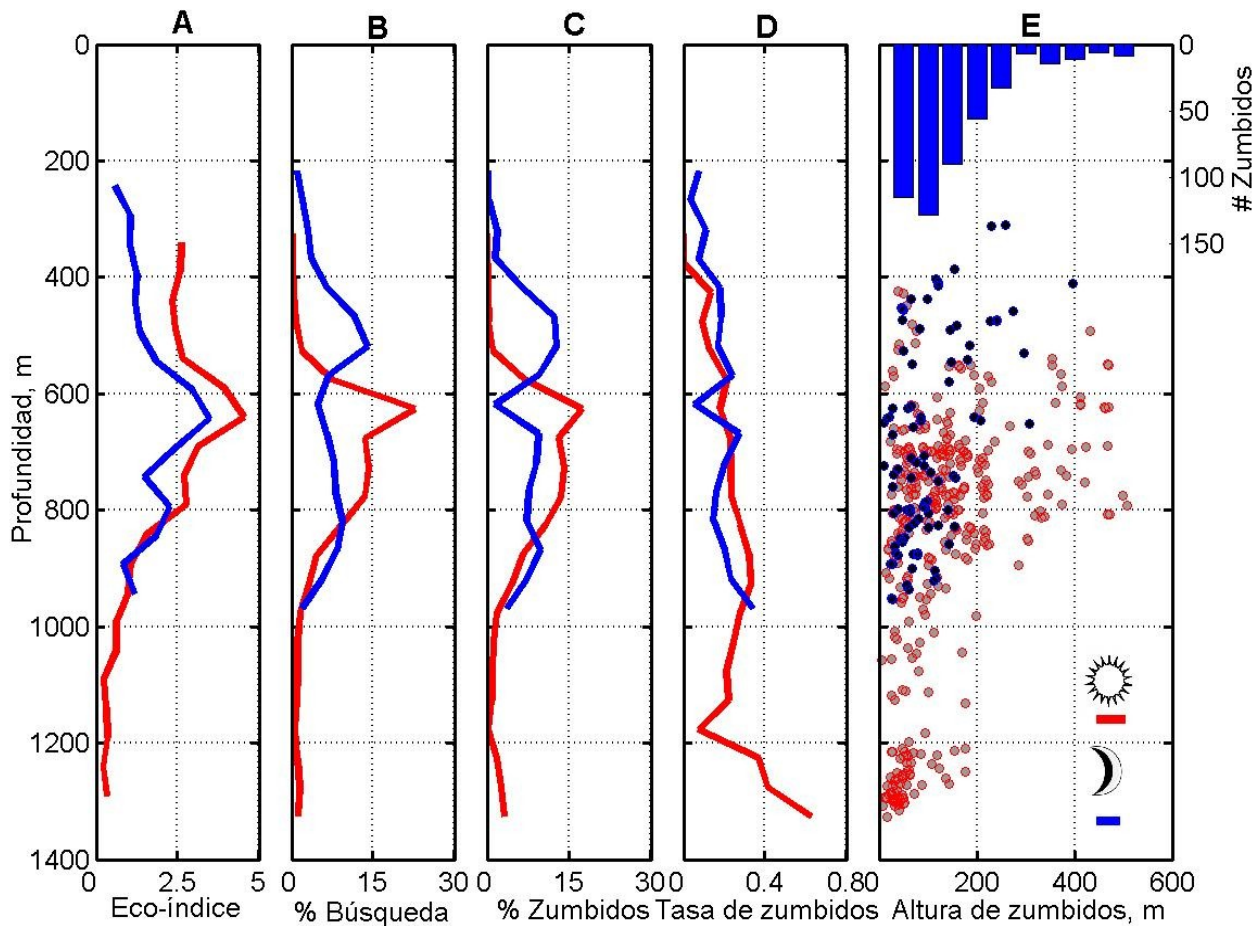


Figura 17. Perfiles de parámetros indicadores de la actividad trófica de los zifios de Blainville (*Mesoplodon densirostris*) marcados en El Hierro, en segmentos de 50m de profundidad a lo largo de la columna de agua. (A) Abundancia de ecos en la columna de agua (eco-index), que interpretamos como proporcional a la abundancia relativa de organismos, dado que estos organismos reflejan los chasquidos emitidos por los zifios; (B) Proporción de tiempo dedicado a búsqueda de presas por ecolocación; (C) Proporción de zumbidos producidos; (D) Tasa de emisión de zumbidos por tiempo invertido en cada segmento de 50 m de profundidad; (E) Altura sobre el fondo de los zifios al emitir los zumbidos y número de zumbidos emitidos a cada altura sobre el fondo (arriba). Las gráficas representan datos agrupados para todas las inmersiones y animales, excepto el eco-índice, para el cual no fue posible cuantificar los valores de dos marcas (en total 12 inmersiones), debido a altos niveles de ruido de flujo.

Ecología trófica: visión integrada de los resultados anteriores

Los zifios de Blainville inician la búsqueda de alimento en profundidad durante el descenso de las inmersiones y no ecolocalizan en la capa epipelágica ni de día ni de noche. En tan solo dos minutos, de media, desde el inicio de la fase de ecolocalización, realizan el primer intento de captura de presa. La poca variación de la profundidad de alimentación o del número de intentos de captura de presas por inmersión a lo largo del día, contrasta con las marcadas diferencias circadianas observadas en otros depredadores de aguas profundas (Aguilar Soto *et al.* 2008; Biuw *et al.* 2007). Pero en cambio recuerda a las tácticas utilizadas por depredadores que explotan recursos bentónicos o bentopelágicos, que no realizan migraciones nictamerales (Costa *et al.* 2003). Los ecos del fondo marino, detectados durante la mayoría de inmersiones de alimentación, revelan que los zifios de Blainville se alimentan tanto en aguas mesopelágicas como cerca del fondo, a tan solo 5 m de éste. Este comportamiento de alimentación, dual, parece ser una adaptación a la explotación de dos concentraciones estables de biomasa en las profundidades del océano.

La mayor parte de zumbidos mesopelágicos son realizados en profundidades medias (de 500 a 850 m), coincidiendo aproximadamente con el rango de profundidad de la capa de reflexión profunda (DSL). Por el contrario, los zifios se acercan al lecho marino en un amplio rango de profundidades, para depredar sobre organismos bentopelágicos, que constituyen su presa principal a profundidades mayores de 850 m. Teniendo en cuenta la flexibilidad de los zifios en la búsqueda de alimento, es sorprendente que no aprovechen el ascenso en la noche de la DSL hacia capas epipelágicas y superficie (Figura 13, A), reduciendo así los costes de transporte, tal y como se ha observado en otras especies que respiran aire (Eckert *et al.* 1989; Cherel y Kooyman 1998; Benoit-Bird *et al.* 2004; Aguilar Soto *et al.* 2008).

En cambio, la profundidad de alimentación varía poco del día a la noche y la mayoría de los zumbidos mesopelágicos durante el día se producen en y por debajo de la capa de mayor concentración de ecos de organismos, indicando que los zifios depredan preferentemente sobre los niveles inferiores de la DSL (Figura 17, C-E). Durante la noche, los zifios empiezan a buscar alimento a menor profundidad que

durante el día y concentran el esfuerzo de búsqueda y captura de presas alrededor de 150m por encima de la capa principal de la DSL (Figura 17, A-B-C-E). Este hecho sugiere una adaptación del comportamiento de alimentación a la migración de especies de la DSL. Sin embargo, los zifios también realizan inmersiones profundas durante la noche para alimentarse probablemente de organismos no migradores o migradores parciales de la DSL, así como de presas bentopelágicas. Como resultado, la profundidad máxima de las inmersiones y la distribución del tiempo en los buceos cambian poco del día a la noche. A primera vista, este comportamiento parece derrochar energía en transporte sin aumentar la probabilidad de encontrar presas, ya que los zifios sólo adaptan parcialmente su comportamiento a la distribución de organismos en la columna de agua. El comportamiento de búsqueda del zifio de Blainville sugiere que están seleccionando activamente ciertos tipos de presas independientemente de la disponibilidad absoluta de biomasa en la columna de agua. La obtención neta de energía para un depredador viene determinada no sólo por la velocidad de adquisición, sino también por el coste de la captura de la presa y de su contenido calórico (Pyke, 1984). El contenido calórico y la capacidad de locomoción de los organismos, por lo general, es menor para especies bénticas o bentopelágicas que para especies pelágicas, y tienden a disminuir al aumentar la profundidad, tanto en el mar en general como dentro de la DSL (Childress y Mickel 1985; Childress 1995; Seibel *et al.* 1997; Drazen *et al.* 2007).

El esfuerzo de alimentación de los zifios de Blainville se concentró, por lo menos durante el día, a profundidades justo por debajo de la DSL, pero coincidió con la zona de mínimo oxígeno (OMZ) (Figuras 13 y 17). La OMZ es una región habitada por organismos por lo general con bajas tasas metabólicas (Levin & Atkinson 2003; Karstensen *et al.* 2008; Drazen *et al.* 2007.) y probablemente con poca capacidad de movimiento en relación con un cetáceo. Por el contrario, los organismos de la DSL que migran hasta la capa epipelágica de noche son nadadores activos y por tanto con un mayor contenido calórico, pero probablemente más capaces de evitar un intento de captura (Childress y Nygaard 1973; Childress 1995). Teniendo en cuenta estas diferencias en el tipo de presas, los zifios de Blainville podrían estar eligiendo presas que individualmente son menos costosas de capturar, a pesar del mayor coste de transporte para alcanzarlas. Esta elección se ve recompensada por la posibilidad de

capturar alrededor de 30 presas por inmersión, aunque con bajo contenido calórico individual, suficientes para satisfacer los requerimientos energéticos de los zifios en 4 horas de caza por día.

La estrategia de alimentación de los zifios de Blainville parece consistir en la búsqueda de un gran número de presas, de probablemente poco contenido calórico por inmersión mediante la combinación del uso del hábitat meso- y bento-pelágico. Eligen presas de poca capacidad de movimiento, distribuidas principalmente alrededor de la OMZ durante el día y que no realizan o muy limitadas migraciones. Para ello los zifios empiezan a ecolocalizar antes de alcanzar el límite superior de la DSL y algunas ocasiones se alimentan en la DSL durante toda la inmersión. En otras ocasiones, los animales detectan el fondo al poco de comenzar la inmersión y se acercan a él para seguirlo cuesta abajo, presumiblemente para capturar organismos bentopelágicos.

3. Cachalote (*Physeter macrocephalus*)

La estructura social de los cachalotes se caracteriza por la existencia de varios tipos de unidades sociales: machos adultos solitarios, grupos guardería de hembras, juveniles y crías, y grupos de machos inmaduros (Whitehead 2003). Los machos adultos migran entre los trópicos y latitudes altas e incluso subpolares, mientras que los grupos sociales se mueven entre zonas tropicales y latitudes subtropicales y templadas (Gulland 1974). En Canarias se encuentran cachalotes durante todo el año, lo que indica que la población se compone principalmente de hembras, juveniles e inmaduros (André 1997)

El comportamiento de alimentación de los cachalotes en latitudes subtropicales y templadas del Atlántico y del Mediterráneo se ha estudiado con marcas acústicas DTAG, del mismo tipo que las que utilizamos para el estudio de los zifios. Watwood *et al.* (2006) compararon parámetros de buceo y alimentación de cachalotes de tres regiones diferentes, donde la mayoría de los animales encontrados fueron hembras e inmaduros, y observaron un comportamiento de alimentación muy similar, que puede por tanto ser extrapolado a las aguas de Canarias. Los patrones de alimentación de cachalotes hembra e inmaduros se componen de repetidos buceos profundos de alimentación, ocasionalmente interrumpidos por buceos someros. Los buceos profundos se caracterizan por tener una profundidad máxima mayor de 300m, mientras que los someros no sobrepasan los 150m de profundidad. La duración típica de estos buceos profundos de alimentación es de 45 minutos (14 a 64 minutos) y sus profundidades máximas alcanzan de media 665 m (entre 400 y 1200 m).

Como en el caso de los zifios, los buceos de alimentación de los cachalotes se pueden dividir en una fase de descenso en silencio, una fase vocal en la que los cachalotes emiten chasquidos de ecolocalización para la búsqueda y captura de presas, y una fase de ascenso en silencio. La profundidad media de inicio de ecolocalización es de 223 m, y del final de la fase vocal, de 529,9 m. Los cachalotes empiezan a emitir chasquidos normalmente a una distancia entre 295 y 539m antes de la emisión del primer zumbido (intento de captura de presa), Esto coincide con el rango teórico al que los cachalotes deberían poder detectar presas (Mohl *et al.* 2003). Los cachalotes realizan de media 18 intentos de captura de presas por inmersión en

profundidades medias entre 178 y 530 m. No se han encontrado diferencias en el número medio de zumbidos por buceo ($n=18$) entre las tres regiones estudiadas por Watwood *et al.* (2006), lo que sugiere que el nicho de los cachalotes hembra e inmaduros coincide en diferentes regiones. Sin embargo, existen variaciones en el comportamiento de alimentación, con una correlación entre la duración de la fase vocal y el número de zumbidos en las inmersiones (Miller *et al.* 2004).

Durante el ascenso de los buceos profundos los animales no emiten ni zumbidos, ni chasquidos, y pasan en superficie una media de 9 minutos después de un buceo profundo. En general los cachalotes pasan el 81% de su tiempo sumergidos produciendo chasquidos, entremezclados con la producción de zumbidos. Así, la fase vocal representa un 68% del tiempo de buceo. El valor medio de la eficacia de buceo, definido como el cociente entre la fase de alimentación y la suma de la duración del buceo y el tiempo en superficie después del buceo (Ydenberg y Clark 1989), es de 0.58, lo que significa que los cachalotes pasan más de la mitad del tiempo del ciclo de buceo detectando y capturando presas potenciales. Esta eficacia de buceo es de las más altas conocidas para animales buceadores. Esto se debe seguramente a la efectividad en la localización de agregaciones de presas. Los cachalotes parecen ser depredadores oportunistas (Berzin 1972, Kawakami 1980, Pauly *et al.* 1998), alimentándose de una mayor variedad de presas con respecto a otros depredadores del océano profundo (Whitehead, MacLeod & Rodhouse 2003). La habilidad de localizar y utilizar una gran variedad de presas en diferentes regiones puede que haya facilitado su alta eficacia de buceo y su distribución cosmopolita.

4. Diversificación de nichos y selección del hábitat en los cetáceos encontrados en los bancos: zifios y cachalotes.

El análisis comparativo del comportamiento de alimentación de zifios y cachalotes muestra que los zifios de Blainville realizan buceos de alimentación con una duración y profundidad medias de 48 min (23-65 min) y 833 m (472-1330 m). Los zifios realizan de media 10 buceos de alimentación al día y durante cada inmersión intentan capturar 27 presas (4-53 presas), sumando 270 eventos de caza al día. Los cachalotes estudiados en el Atlántico realizan buceos medios de 45 min (14-64 min) a profundidades de 665 m (400-1200 m), con una media de 13 buceos al día, durante los que intentan capturar de media 18 presas, sumando 234 eventos de caza al día. Estos datos demuestran que las profundidades de alimentación de zifios y cachalotes se superponen, y que el número de presas que intentan capturar un zifio y un cachalote es similar. Dado que los cachalotes superan a los zifios en masa en una relación de 20 a uno (hembras de cachalote), las presas de los cachalotes han de ser de mayor tamaño y tener mayor contenido calórico que las de los zifios para mantener el balance energético de estos depredadores. Esta diversificación de nichos es importante a la hora de reducir la competencia entre los distintos depredadores de aguas profundas y permitir su coexistencia en la misma área geográfica. Dado que los ecos del fondo registrados por las marcas DTAG en el zifio de Blainville y en el cachalote, muestran que ambas especies se alimentan en la capa mesopelágica y cerca del fondo, la disponibilidad de estos dos hábitats en los bancos submarinos podría explicar la abundancia de zifios y cachalotes registrada. A su vez, los cetáceos contribuirán a la circulación de nutrientes, favoreciendo la productividad en aguas de los bancos.

La táctica desarrollada por los zifios, en la que los animales alternan entre alimentarse entre el hábitat bentopelágico y el pelágico a una pequeña escala espacio-temporal, sólo es posible en zonas con batimetría escarpada. En el caso de los cachalotes, sus increíbles capacidades de buceo les permiten alcanzar rutinariamente profundidades de 1500m para comer en el fondo (Teloni *et al.* 2006). Por ello, los cachalotes están menos restringidos que los zifios de Blainville por la topografía para combinar alimentación meso y bentopelágica, pero aún son probablemente

favorecidos por topografías abruptas en las que se producen fenómenos de enriquecimiento (Mauchline y Gordon, 1991; Reid *et al.* 1991; Gordon *et al.* 1995; Herring 2002). La batimetría escarpada de las costas de El Hierro, donde se han llevado a cabo los experimentos de marcaje, ofrece, al igual que los bancos de La Concepción y Amanay-Banquete, una variedad de entornos de alimentación a una pequeña escala espacial, dado que las isóbatas de 200 y 2000 m se encuentran muy cercanas en distancia horizontal. En este entorno, el zifio de Blainville combina entre presas bento- y meso-pelágicas y su selección está probablemente guiada por el tipo y abundancia de éstas presas a medida que son encontradas en cada inmersión, como se ha sugerido para otros odontocetos con comportamientos duales similares (Hindell *et al.* 1991, 2002; McConnell *et al.* 1992; Le Boeuf *et al.* 2000; Benoit-Bird *et al.* 2004; Fuiman *et al.* 2007). En zonas con batimetría escarpada, como son las islas oceánicas y montes submarinos, el hábitat bentopelágico se encuentra a menudo enriquecido, al ser zonas donde los dominios pelágico y bentónico se superponen. Estas zonas suelen albergar altas concentraciones de organismos cerca del fondo, al convertirse la fauna mesopelágica en recursos tróficos de especies demersales y viceversa (Mauchline y Gordon, 1991; Reid *et al.* 1991; Gordon *et al.* 1995; Herring 2002). No existen todavía datos publicados acerca de la composición de las comunidades de las aguas profundas en El Hierro o en los montes submarinos de Amanay-Banquete y La Concepción, pero la abrupta topografía de estas zonas (Gee *et al.* 2001) sugiere que se podrían estar produciendo estos fenómenos de enriquecimiento a escala local.

VI. LOS BANCOS EN EL CONTEXTO DE CANARIAS: ANÁLISIS COMPARATIVO DE ABUNDANCIA DE CETÁCEOS, TORTUGAS Y AVES MARINAS COMO INDICADORES DE ÁREAS DE IMPORTANCIA PARA LA BIODIVERSIDAD MARINA EN AGUAS PROFUNDAS EN CANARIAS.

1. Abundancia de cetáceos en los bancos de La Concepción y Amanay-Banquete en relación al resto de las aguas de Canarias.

2. Abundancia de aves y tortugas marinas en los bancos de La Concepción y Amanay-Banquete en relación al resto de las aguas de Canarias.

3. Áreas de importancia para cetáceos de buceo profundo en aguas de Canarias

Las especies de cetáceos de buceo profundo detectadas en el muestreo acústico y visual realizado por la Universidad de La Laguna en el archipiélago, son el zifio de Blainville (*Mesoplodon densirostris*), el zifio de Cuvier (*Ziphius cavirostris*), el cachalote (*Physeter macrocephalus*) y el calderón tropical (*Globicephala macrorhynchus*). Las especies más importantes en los bancos fueron zifios y, en menor medida cachalotes, con tan sólo un avistamiento de calderón. Como demuestran los datos relativos al marcaje de zifios y cachalotes con marcas acústicas DTAGs (ver sección V), estos animales bucean y se alimentan mediante ecolocalización a grandes profundidades. Zifios y cachalotes presentan poblaciones durante todo el año en Canarias y es de esperar que su distribución en el Archipiélago se vea influenciada por sus preferencias de alimentación. La distribución batimétrica de las detecciones visuales y acústicas de estas especies es consistente con los datos que revelan las marcas en cuanto a sus preferencias de alimentación.

Fam. Ziphiidae

El zifio de Blainville es una especie de citada distribución en áreas del talud

continental y alrededor de islas oceánicas y montes submarinos en otras áreas subtropicales (Mead 1989; Claridge 2006; MacLeod y Zuur 2005; Johnston *et al.* 2008; Baird *et al.* 2006).

La distribución de las detecciones acústicas para la Fam. Ziphiidae es consistente con la de las detecciones visuales y confirma que el banco de La Concepción, el de Amanay-Banquete y sur de Fuerteventura, las aguas de El Hierro y las del Noroeste de La Palma son con diferencia las zonas del archipiélago Canario de mayor importancia trófica para la Familia Ziphiidae. Las detecciones acústicas de zifios, considerando que son especies poco detectables acústicamente con hidrófonos de superficie, son claros indicadores de que en esas zonas los zifios se alimentan con gran frecuencia.

Estos datos confirman conocimientos previos acerca de la importancia de El Hierro como zona de concentración de zifios (Aguilar Soto 2006; Aparicio *et al.* 2006; Arranz *et al.* 2008; Aparicio 2008) y muestran que también otras zonas alejadas del talud de las islas, como los bancos submarinos, son de gran importancia para estas especies. La preferencia por estas zonas de escarpada batimetría y por distribuirse en zonas en las que puedan alcanzar el fondo marino en sus inmersiones de alimentación, es consistente con la realización de la táctica de alimentación descrita más arriba (ver sección V).

Cachalote (*Physeter macrocephalus*)

La coincidencia de los resultados del muestreo realizado en 2009 con el único muestreo acústico de cachalote realizado anteriormente en Canarias (André 1997), confirma que existen áreas de especial importancia para el cachalote en Canarias y que éstas parecen ser persistentes en el tiempo, destacando el canal entre Tenerife y Gran Canaria y aguas de La Palma. Además, encontramos concentraciones importantes de esta especie en los bancos submarinos de La Concepción y Amanay-Banquete, así como la zona al oeste del Canal Fuerteventura-Lanzarote. Las detecciones acústicas y visuales de cachalotes se produjeron tanto cerca de la costa, entre los 500 y 1000 metros de profundidad, como en aguas de mayores profundidades, entre los 2000 y 3500 metros. Los cachalotes por tanto parecen

mostrar una preferencia de distribución tanto en zonas de talud como por zonas de aguas más profundas u oceánicas a lo largo del archipiélago.

Calderón de aleta corta (*Globicephala macrorhynchus*)

En el caso del calderón tropical, hubo una alta detección visual de grupos de calderón tropical en las aguas colindantes a la isla de Tenerife, sobre todo en el suroeste y este de la isla. Estos datos confirman los patrones de residencia descritos para esta especie en la isla de Tenerife (Heimlich-Boran 1993) y resaltan la importancia de Tenerife como zona de distribución preferente en el archipiélago Canario para el calderón de aleta corta.

En resumen y en base a los resultados relativos a la ecología trófica y distribución de las especies analizados en el presente informe, se confirma la importancia de los bancos submarinos de Canarias como una zona de alimentación para zifios y cachalotes. Según las tácticas de alimentación descritas para ambas especies, es posible que en estas zonas aprovechen la concentración de recursos mesopelágicos cerca del talud, lo que les permite alternar la alimentación mesopelágica con la bentopelágica a nivel meso escalar. Además de la presencia de estas especies en los bancos submarinos, la posible existencia de un efecto isla en otras zonas del Archipiélago, con un incremento de recursos tróficos en el talud, podría explicar la abundancia de estos cetáceos, depredadores de alto nivel. El calderón de aleta corta parece ser la especie menos asociada al talud de las islas o bancos submarinos, mostrando una preferencia por aguas de mayor batimetría, lo cual concuerda con la táctica de alimentación mesopelágica que desarrollan (Aguilar Soto *et al.* 2008), sin aparente asociación con el fondo marino.

VII. SELECCIÓN Y DISEÑO DE ÁREAS MARINAS PROTEGIDAS EN AGUAS DENTRO DE LAS 12 MILLAS NÁUTICAS DE CANARIAS

A continuación, presentamos una propuesta para la designación de áreas marinas protegidas dentro de las 12 millas náuticas de Canarias, incluyendo parte de la PSSA Canaria (Zonas Marítimas Especialmente Sensibles) y los bancos de La Concepción, de Amanay-Banquete, a formar parte de la Red Natura 2000. Se han utilizado una serie de criterios de selección, basándonos en valores ecológicos, de conservación y científicos de las distintas zonas, que justifican su protección. Dichos criterios están dirigidos a la protección de áreas que constituyen hábitat preferentes para varias especies de cetáceos (y también aves y tortugas) identificados en la listas de especies amenazadas.

Los cetáceos son depredadores de alto nivel dentro de las redes tróficas de los ecosistemas de profundidad en Canarias y pueden considerarse indicadores del estado de salud del ecosistema y del grado de naturalidad de éste. Dado que todos los cetáceos son considerados como especies protegidas por la Directiva Hábitat, su distribución preferente es relevante a la hora de designar áreas a proteger dentro de la Red Natura 2000.

1. Bancos submarinos de Canarias: La Concepción, Amanay-Banquete

Los bancos submarinos en Canarias resultaron ser zonas de elevada presencia de varias especies de cetáceos, aves y tortugas, la mayor parte de ellas incluidas en la lista roja IUCN, los catálogos regionales y nacionales de especies amenazadas. Los bancos submarinos de Canarias son zonas de importancia para la Fam. Ziphiidae y para los cachalotes, ya que en ellos se registraron numerosas detecciones acústicas de ambos grupos. El gran número de detecciones acústicas de zifios y cachalotes en estas zonas indica que son áreas de alimentación para ambos grupos. Las particulares condiciones oceanográficas y topográficas de los bancos los convierte en enclaves óptimos para estas especies. Estos bancos poseen amplias mesetas en sus vértices superiores, favoreciendo que especies bentopelágicas y mesopelágicas coincidan al

generar fenómenos de acumulación de recursos cerca del fondo a profundidades similares a las profundidades a las que zifios y cachalotes se alimentan.

El hábitat de los montes submarinos y las especies asociadas a éstos han sido identificadas como especialmente vulnerables por poseer la capacidad de sustentar y formar ecosistemas muy longevos (White y Mohn 2002) y por tanto de lenta capacidad de recuperación. Estas características los convierten en poco aptos para el aprovechamiento económico de sus recursos y evidencian la necesidad de gestionar estas zonas con medidas de conservación específicas. La explotación pesquera de estos hábitat singulares y de elevado valor ecológico, generaría la pérdida a corto y largo plazo de la estructura de sus comunidades, las cuales suelen estar formadas en alto grado por especies endémicas y de poblaciones pequeñas (Gubbay 2003; Clark *et al.* 2006). La pérdida de biodiversidad y abundancia de recursos en estos hábitats repercutiría inevitablemente en todos los eslabones tróficos, incluidos a los depredadores superiores de estos ecosistemas, como son los cetáceos. En general, las especies de mamíferos marinos que se alimentan cerca del fondo se han descrito como de crecimiento y con tasas de renovación de sus poblaciones más lentas, por presentar adaptaciones metabólicas extremas que en algunos casos limitan su crecimiento (Costa 1993). En ese sentido zifios y cachalotes explotan recursos asociados al fondo y por tanto es probable que las tasas de renovación de sus poblaciones sean lentas. Desequilibrios ecosistémicos en estos bancos presentan el riesgo de afectar irreversiblemente a las poblaciones de cetáceos de buceo profundo en Canarias, especialmente a zifios y cachalotes.

Los zifios han sido desafortunados protagonistas de varamientos masivos coincidentes con el uso de sonares de media frecuencia en maniobras militares realizadas en Canarias y otros lugares del mundo (Malakoff *et al.* 2002; Jepson *et al.* 2003; Taylor *et al.* 2004; Fernández *et al.* 2005), lo que nos ha alertado de que los zifios son especies altamente sensibles al sonido. Debido a ello se declaró en 2004 una moratoria al uso de sonares tácticos de media frecuencia a menos de 50 millas de Canarias. En base a las numerosas detecciones de zifios en los bancos, esta zona de amortiguamiento del posible impacto de los sonares debería ampliarse para cubrir 50 millas alrededor del Banco de La Concepción.

La alteración de los bancos submarinos en Canarias supondría un riesgo para la

conservación de otras especies avistadas en los bancos, como por ejemplo el delfín listado (*Stenella coeruleoalba*), el delfín moteado (*Stenella frontalis*), la tortuga boba (*Caretta caretta*), la pardela cenicienta (*Calonectris diomedea*), los paíños (Fam. Hydrobatidae), los págalos (Fam. Stercorariidae), los charranes (Fam. Sternidae) o los petreles (Fam. Procellariidae).

En base a lo expuesto anteriormente, La Universidad de La Laguna considera de alta prioridad y apoya el establecimiento de un área marina protegida en el banco submarino de La Concepción y en los bancos submarinos de Amanay-Banquete como medida de gestión de los hábitat críticos para asegurar la conservación, entre otras especies, de los cetáceos de buceo profundo en Canarias.

2. El Hierro, La Palma y Tenerife

El ambiente marino canario tiene una limitada capacidad de producción biológica general, debido a la escasa superficie de los fondos litorales o plataformas costeras, junto con una baja concentración de nutrientes. Por ello, el Archipiélago alberga una alta biodiversidad pero con poca biomasa, generando sistemas muy frágiles y delicados en los que el equilibrio ecológico se altera fácilmente (Aguilera Klink *et al.* 1993). Por ello, además de los montes submarinos, proponemos otras tres zonas para su conservación, por la elevada presencia de cetáceos que presentan. Dos de ellas presentan poblaciones residentes de cetáceos de buceo profundo, por lo que son de gran interés para su inclusión dentro de la Red Natura 2000. Entre ellas se encuentran la isla de El Hierro, El Norte y Noroeste de la isla de La Palma y el área este de Tenerife y el canal de Tenerife-Gomera. Todas ellas incluyen las zonas de la PSSA Canaria designadas como LIC.

El Hierro

La preferencia de los zifios por las aguas alrededor de la isla de El Hierro queda patente por el gran número de detecciones acústicas que se han registrado en comparación con otras zonas del archipiélago. La abundancia de zifios encontrada en El Hierro solo es comparable a la encontrada en el banco submarino de La Concepción.

Esto demuestra la importancia que tiene para la alimentación de estas especies las aguas que rodean a la isla de El Hierro. El Hierro alberga el ecosistema marino mejor conservado del archipiélago Canario, con aguas limpias tanto de contaminación química como acústica, lo que lo convierte en una zona de alta naturalidad donde los procesos y funciones ecológicas se mantienen. Desde 2003 se conoce la existencia de poblaciones residentes de zifio de Blainville y de Cuvier en El Hierro y se ha constatado que ambas especies se encuentran todo el año en sus aguas. Estos hallazgos han sido posibles porque el Hierro posee características óptimas para el estudio de zifios desde costa, por poseer aguas encalmadas y de grandes profundidades cerca de la costa. Los zifios en El Hierro son con diferencia el cetáceo más abundante alrededor de la isla, con un 90% de los avistamientos perteneciente a estas especies en cualquier día de muestreo. Por ese motivo se ha podido realizar, por primera vez en aguas europeas, una estima del tamaño de sus poblaciones. Las poblaciones de zifios de Blainville y de Cuvier son pequeñas constituidas por menos de 100 individuos cada una lo cual nos da una idea de su fragilidad (Aparicio 2008; Aguilar Soto en prep.). Por la singularidad del ecosistema de las aguas herreñas, con los zifios como uno de los depredadores cúspide de la cadena trófica, y por albergar una gran riqueza de especies vegetales y animales (Bacallado 1989). El grupo de investigación BIOECOMAC de la Universidad de La Laguna propuso en 2008, con el apoyo del Excmo. Cabildo Insular de la isla de El Hierro, la creación de un área marina protegida alrededor de las 12 millas de las aguas de El Hierro. En el presente informe reiteramos la necesidad de designar la isla de El Hierro como área marina protegida, por las razones que enumeramos a continuación:

- i) Las aguas de El Hierro constituyen una de las áreas más importantes conocidas para los zifios de Blainville y de Cuvier a nivel mundial. La isla es, junto a Bahamas y Hawaii, uno de los pocos lugares donde se han descubierto poblaciones residentes de estas especies, que en El Hierro se alimentan y donde también se observan crías.
- ii) Los zifios son especies vulnerables a impactos humanos por su sensibilidad al ruido antrópico (varamientos masivos) y el pequeño tamaño de sus poblaciones locales, con potencial para dificultar la recuperación de poblaciones afectadas. Por ejemplo, si en El Hierro se diera un varamiento masivo similar al registrado en Fuerteventura en 2002, coincidente con maniobras navales, afectaría aproximadamente al 10% de la

población local.

iii) Los zifios son especies emblemáticas en Canarias, dado que las Islas han registrado un gran número de mortandades masivas en coincidencia a maniobras navales. Esto ha originado la declaración de una Moratoria al uso de sonares militares a 50 millas náuticas (unos 90 Km.) del Archipiélago, lo que es un precedente internacional.

iv) El Hierro presenta un valor científico extraordinario para el estudio de los zifios, debido a la cercanía a la costa de las poblaciones, en aguas encalmadas. Ello permite obtener datos básicos, sobre su biología y poblaciones, que aún son desconocidos para la ciencia, lo que está originando una enorme atención de investigadores nacionales y foráneos.

La Palma

La isla de La Palma se encuentra situada en las aguas más oligotróficas del archipiélago, por ser las más alejadas del continente africano. Por ello, las características generales descritas anteriormente para el archipiélago, en cuanto a fragilidad y baja productividad de los ecosistemas, se encuentran todavía más acentuadas. Sin embargo, en estas aguas se han producido varios avistamientos y detecciones de cetáceos de buceo profundo correspondientes a las especies de zifio de Cuvier y de cachalote. Los avistamientos y detecciones de ambas especies se concentraron principalmente en la costa Norte y Noroeste, lo que sugiere que ésta podría ser una zona de especial interés trófico para ellas. Las aguas del oeste de la isla de La Palma, presentan condiciones batimétricas similares a las de la isla de El Hierro y es posible que también en la estructura de las comunidades. En base al elevado número de detecciones acústicas de zifios registradas, es posible que también existan poblaciones residentes de zifios en La Palma, al igual que las hay en El Hierro. La presencia de grupos de varios ejemplares de calderón de aleta corta, delfines comunes y delfines moteados hace de La Palma un lugar de interés dentro del archipiélago Canario para la conservación de especies de cetáceos. Por ese motivo se propone la creación de un área marina protegida alrededor de la isla de la Palma, del mismo modo que se propone para la isla de El Hierro.

Tenerife

Las aguas comprendidas entre el Sur de Tenerife y el Norte de La Gomera, que actualmente comprenden el LIC de Tenerife, en lo que sería el canal Tenerife-La Gomera, y las de la costa este de Tenerife han resultado con diferencia ser las de mayor abundancia de calderones del archipiélago. Esta área alberga la única población residente de calderón de aleta corta conocida hasta el momento en el archipiélago Canario (Heimlich-Boran 1993). Además han sido varias las detecciones acústicas y visuales de la Fam. Ziphiidae, lo cual realza la importancia de esta zona para las poblaciones de cetáceos de buceo profundo. La presencia de núcleos turísticos importantes, el elevado tráfico marítimo y la contaminación acústica y química asociada a la zona son factores de riesgo que por el momento no se ha evaluado el impacto que pueden estar teniendo sobre las poblaciones de cetáceos locales. De la misma manera, en la costa este de Tenerife se han detectado varios grupos de cachalotes, lo cual denota la importancia de esta zona para esta especie y la grave situación en la que se encuentran por encontrarse en una zona por la que pasa una línea de tráfico marítimo que conecta el África con Europa. Considerando que el Sur de Tenerife es la única zona del archipiélago dónde se han encontrado poblaciones residentes de calderones y que junto con el este de la isla es una de las zonas de mayor tráfico marítimo. Consideramos oportuno establecer un área marina protegida al Sur y Este de Tenerife, que proteja tanto a especies de buceo profundo de afinidades costeras (como zifios) y oceánicas (cachalotes y calderones), que de otro modo quedan exentos de protección debido a su distribución lejos de costa.

VIII. REFERENCIAS

- Aguilar Soto, N., Johnson, M., Aparicio, C., Domínguez, I., Díaz, F., Hernández, A., Guerra, M., Bocconcelli, A., Brito, A., Tyack, P.L. (2005) High concentrations of beaked whales observed close to the shore of El Hierro (Canary Islands). *European Research on Cetaceans* (ed. P.G.H. Evans). Sweden.
- Aguilar Soto, N. (2006) Comportamiento acústico y de buceo del Calderón y Zifio de Blainville en las Islas Canarias. Tesis Doctoral, Universidad de La Laguna.
- Aguilar Soto, N., Johnson, M., 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, 936 - 947.
- Aguilera Klink, F., Brito Hernández, A., Castilla Gutiérrez, C., Díaz Hernández, A., Fernández-Palacios, J.M., Rodríguez Rodríguez, A., Sabaté Bel, F., Sánchez García, Juan. (1993) *Canarias. Economía, Ecología y Medio Ambiente*. San Cristóbal de La Laguna.
- André, M. (1997) Distribución y conservación del cachalote (*Physeter macrocephalus*) en las Islas Canarias. Tesis Doctoral, Universidad de Las Palmas de Gran Canaria.
- Aparicio, C. (2008) Abundance estimates of beaked whale populations in El Hierro Island. DEA, Universidad de La Laguna.
- Aparicio, C., Guerra, M., Hernández, A., Padrón, A., Díaz, F., Domínguez, I., Brito, A., Johnson, M., Aguilar Soto, N. (2006) Resident and reproductive populations of beaked whales in El Hierro, Canary Islands. *European Research on Cetaceans* (eds P.G.H. Evans & V. Ridoux). La Rochelle, France.
- Aristegui, J., Sangrá, P., Hernández-León, S., Cantón, M., Hernández-Guerra, A., Kerling, J.L., (1994) Island-induced eddies in the Canary Islands. *Deep-Sea Research*, 41.
- Arranz, P., Aguilar Soto, N., Aparicio, C., Domínguez, I., Díaz, F., Johnson, M. (2008) Coastal habitat use by Cuvier's and Blainville's beaked whales off El Hierro, Canary Islands. *ECS: European Cetacean Society*. Egmond and Zee. Netherlands.
- Arranz, P., Aguilar de Soto, N., Madsen, P.T., Brito, A., Bordes, F., Johnson, M. (in prep) Fine scale meso and benthopelagic habitat use revealed by echolocating Blainville's beaked whales. *Journal of Animal Ecology*.
- Azzara, A.J., Thode, A., Norris, T., Benoit-Bird, K., Biggs, D.C. (2006) Characteristics of the deep scattering layer in the Gulf of Mexico as they relate to sperm whale diving and foraging behavior. *Journal Of The Acoustical Society Of America*, 120.
- Bacallado, J.J., Cruz, T., Brito Hernández, A., Barquín, J., Carrillo, M. (1989) Reservas Marinas de Canarias. (ed. C.d.A.y.P.d.G.d. Canarias). Tenerife.
- Badcock, J. (1970) The vertical distribution of mesopelagic fishes collected on the SOND Cruise. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 50, 1001-1044.
- 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.
- 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. e.a. G. W. Garner), pp. 209-221. Balkema Press, Netherlands.
- Barton, E.D., J. Arístegui, P. Tett, M. Cantón, J. García-Braun, S. Hernández-León, L. Nykjaer, C. Almeida, J. Almunia, S. Ballesteros, G. Basterretxea, J. Escáñez, L. García-Weill, A. Hernández-Guerra, F. López-Laatzén, R. Molina, M. F. Montero, E. Navarro-Pérez, J. M. Rodríguez, K. van Lenning, H. Vélez, K. Wild (1998) The transition zone of the Canary Current upwelling region. *Progress In Oceanography*, 41, 455-504.
- 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.
- Berzin, A.A. (1972) The sperm whale. *Israel Program for Scientific Translation*. Jerusalem.
- 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, USA*.
- Boehlert, G.W., Genin, A. (1987) A review of the effects of seamounts on biological processes. *Seamounts, islands and atolls* (ed. P.F. B. H. Keating, R. Batiza & G. W. Boehlert GW), pp. 319-334. American Geophysical Union, Washington, DC.
- Butler, P.J., Jones, D.R. (1997) Physiology of diving of birds and mammals. *Physiology review*, 77, 837-899.
- Cherel, Y., Kooyman, G.L. (1998) Food of emperor penguins (*Aptenodytes forsteri*) in the western Ross Sea, Antarctica. *Marine Biology*, 130, 335-344.
- 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.
- Childress, J.J., Mickel T.J. (1985) Metabolic rates of animals from the hydrothermal vents and other deepsea habitats. *Bulletin of the Biological Society of Washington*, 6, 249-260.
- Childress, J.J., Gluck, D.L., Carney, R.S., Gowing, M.M. (1989) Benthopelagic biomass distribution and oxygen consumption in a deep-sea benthic boundary layer dominated by gelatinous organisms. *Limnology and Oceanography*, 34, 913-930.
- Childress, J.J. (1995) Are there physiological and biochemical adaptations of metabolism in deep-sea animals? *Trends in Ecology & Evolution*, 10, 30-36.
- Claridge, D. (2005) Social structure of Blainville's beaked whale in Bahamas. Aberdeen University
- Claridge, D.E. (2006) Fine-scale distribution and habitat selection of beaked whales. Aberdeen University
- Claridge, D.E., Durban, J.W., Parsons, K.M., Ellifrit, D.K., Balcomb, K.C. (1999) Harem society identified in dense-beaked whales (*Mesoplodon densirostris*) from the Bahamas. *13th Biennial Conference on the Biology of Marine Mammals*. Hawaii.
- Clark, M.R., Tittensor, D., Rogers, A.D., Brewin, P., Schlacher, T., Rowden, A., Stocks, K., Consalvey, M.

- (2006) Seamounts, deep-sea corals and fisheries: vulnerability of deep-sea corals to fishing on seamounts beyond areas of national jurisdiction. UNEPWCMC, Cambridge, UK.
- Costa, D.P. (1993) The secret life of marine mammals: new tools for studying their behavior and biology at sea. *Oceanography*, 6, 120-128.
- 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., Kuhn, C.E., Weise, M.J., Shaffer, S.A., Arnould, J., P. Y. (2004) When does physiology limit the foraging behaviour of freely diving mammals? *International Congress Series*, 1275, 359-366.
- Dietz, R.S. (1948) Deep scattering layer in the Pacific and Antarctic Oceans. *Journal of Marine Research*, 7, 430-442.
- Dower, J., Freeland, H., Juniper, S. K. (1992) A strong biological response to oceanic flow past Cobb Seamount. *Deep-Sea Research*, 39, 1139-1145.
- Drazen, J.C., Seibel, B.A. (2007) Depth-related trends in metabolism of benthic and benthopelagic deep-sea fishes. *Limnology and Oceanography*, 52, 2306.
- Eckert, S.A., Eckert, K.L., Ponganis, P., Kooyman, G. L. (1989) Diving and foraging behavior of leatherback sea turtles (*Dermochelys coriacea*). *Canadian Journal of Zoology*, 67, 2834-2840.
- Estes, J.A., Tinker, M.T., Williams, T.M., Doak, D.F. (1998) Killer whale predation on Sea Otters Linking Oceanic and Nearshore Ecosystems. *Science*, 282, 473-476.
- FAO-UNEP (1994) *Marine mammals of the world*. FAO-UNEP, Roma.
- 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.
- Fuiman, L.A., Madden, K.M., Williams, T.M., Davis, R.W. (2007) Structure of foraging dives by Weddell seals at an offshore isolated hole in the Antarctic fast-ice environment. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 54, 270-289.
- Gee, M.J.R., Masson, D.G., Watts, A.B., Mitchel, N.C. (2001) Landslide and the evolution of El Hierro in the Canary Islands. *Marine Geology*, 177, 271.
- 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. H. AG), pp. 1-26 Kluwer, Netherlands.
- Griffin, D.R. (1958) *Listening in the Dark: The Acoustic Orientation of Bats and Men*. Cornell University Press, New York.
- Gubbay, S. (2003) Seamounts of the North-East Atlantic. pp. 38. OASIS, Hamburg & WWF Germany, Frankfurt am Main.
- Gulland, J.A. (1974) Distribution and abundance of whales in relation to basic productivity. *The whale problem* (ed. W.E. Schevill), pp. 27-51.
- Heimlich-Boran, J. (1993) Social organization of the short finned pilot whale, *Globicephala macrorhynchus*, with special reference to the comparative social ecology of delphinids. Cambridge

University.

- Herring, P. (2002) *The biology of the deep ocean*. Oxford University Press, Oxford.
- 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, 595-619.
- Hindell, M.A., Harcourt, R.G., Waas, J.R., Thompson, D. (2002) Fine-scale three-dimensional spatial use by diving, lactating female Weddell seals *Leptonychotes weddellii*. *Marine Ecology Progress Series*, 242, 275-284.
- Jefferson, T.A., Webber, M. A., Pitman, R., Jarrett, B. (2007) *Marine mammals of the world: a comprehensive guide to their identification*.
- Jepson, P.D., Arbelo, M., Deaville, R., Patterson, I.A.P., Castro, P., Baker, J.R., Degollada, E., Ross, H.M., Herraiz, P., Pocknell, A.M., Rodriguez, F., Howie, F.E., Espinosa, A., Reid, R.J., Jaber, J.R., Martin, 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., Madsen, P.T., Zimmer, W.M.X., Aguilar Soto, N., Tyack, P.L. (2004) Beaked whales echolocate on prey. *Biology Letters*, 271, S383-S386.
- Johnson, M., 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., 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.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.
- Johnston, D.W., McDonald, M., Polovina, J., Domokos, R., Wiggins, S., Hildebrand, J. (2008) Temporal patterns in the acoustic signals of beaked whales at Cross Seamount. *Biology Letters*, 4, 208-211.
- Karstensen, J., Stramma, L., Visbeck, M. (2008) Oxygen minimum zones in the eastern tropical Atlantic and Pacific Oceans. *Progress In Oceanography*, 77, 331-350.
- Kawakami, T. (1980) A review of sperm whale food. pp. 199-218. Scientific Reports of the Whales Research Institute, Tokyo.
- Kooyman, G.L. (1985) Physiology Without Restraint in Diving Mammals. *Marine Mammal Science*, 1, 166-178.
- Kooyman, G.L. (1989) *Diverse Divers: Physiology and behavior*. Springer-Verlag, New York.
- Koslow, J.A. (1996) Energetic and life-history patterns of deep-sea benthic, benthopelagic and seamount-associated fish. *Journal of Fish Biology*, 49, 54-74.
- 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, 353-382.
- Levin, L.A., Atkinson, R.J.A. (2003) Oxygen minimum zone benthos: Adaptation and community response to hypoxia. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review*, 41, 1-45.

- MacLeod, C.D. (2005) Niche Partitioning, Distribution And Competition In North Atlantic Beaked Whales. Aberdeen, UK.
- Madsen, P.T., Johnson, M., Aguilar Soto, N., Zimmer, W.M.X., Tyack, P.L. (2005) Biosonar performance of foraging beaked whales (*Mesoplodon densirostris*). *The Journal of Experimental Biology*, 208, 181-194.
- Malakoff, D. (2002) Seismology - Suit ties whale deaths to research cruise. *Science*, 298, 722-723.
- Marshall, N.B. (1965) Systematical and biological studies of the Macrourid fishes (Anacanthini-Teleostii). *Deep-Sea Research*, 12, 299-322.
- Marshall, N.B., Merrett, N. R. (1977) The existence of a benthopelagic fauna in the deep sea. *A voyage of discovery* (ed. A.M. V.), pp. 483-497. Pergamon Press, Oxford.
- 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.
- McConnell, B.J., Chambers, C., Fedak, M.A. (1992) Foraging ecology of southern elephant seals in relation to the bathymetry and productivity of the Southern Ocean. *Antarctic Science*, 4, 393-398.
- Mead, J.G. (1989) Beaked whales of the genus *Mesoplodon*. *Handbook of Marine Mammals* (ed. S.H.H. Ridgway, R.), pp. 349-430. Academic Press, London.
- Mead, J.G. (2002) Beaked whales, overview. *Encyclopedia of marine mammals* (eds W.F. Perrin, B. Würsig & J.G.M. Thewissen), pp. 81-84. Academic Press, San Diego.
- Miller, P.J.O., Johnson, M.P., Tyack, P.L. (2004) Sperm whale behaviour indicates the use of echolocation click buzzes 'creaks' in prey capture. *Proceedings of the Royal Society of London, B*, 271, 2239-2247.
- Moehl, B., Wahlberg, M., Madsen, P.T., Heerfordt A., Lund A. (2003) The monopulsed nature of sperm whale clicks. *Journal of the Acoustician Society of America*, 114, 1143-1154.
- Molina, R., Laatzen, F.L. (1986) Hidrología en la región comprendida entre las Islas Canarias orientales, Marruecos y la isla de Madeira. Campaña Norcacarias I. *Boletín del Instituto Español de Oceanografía*, 3, 1-16.
- Nybakken, J.W. (2001) *Marine Biology: an ecological approach*. Benjamin Cummings, San Francisco.
- Pauly, D., Trites, A.W., Capuli, E., Christensen, V. (1998) Diet composition and trophic levels of marine mammals. *ICES Journal of Marine Science*, 55, 467-481.
- Pyke, G.H. (1984) Optimal foraging theory: a critical review. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 15, 523-575.
- 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.
- Roper, C.F.E., Young, R.E. (1975) Vertical Distribution of Pelagic Cephalopods. *Smithsonian contributions in Zoology*.
- Salvanes, A.G.V., Kristoffersen, J.B. (2001) Mesopelagic fishes. *Encyclopedia of Ocean Sciences* (ed.

- J.S.e. al.). Academic Press.
- 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*.
- Schorr, G.S., Robin W. Baird, M. Bradley Hanson, Daniel L. Webster, Daniel J. McSweeney, Russel D. Andrews (2009) Movements of satellite-tagged Blainville's beaked whales off the island of Hawai'i. *Endangered species research*.
- 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.
- 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, 1098-1102.
- Smetacek, V., Nicol, S. (2005) Polar ocean ecosystems in a changing world. *Nature*, 437.
- 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*.
- Teloni, V., Johnson, P.M., Miller, J.O.P., Madsen, P.T. (2008) Shallow food for deep divers: Dynamic foraging behavior of male sperm whales in a high latitude habitat. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 354, 119-131.
- Tyack, P.L., Johnson, M., Aguilar Soto, N., Sturlese, A., Madsen, P.T. (2006) Extreme diving of beaked whales. *The Journal of Experimental Biology*, 209, 4238-4253.
- Vonk, R. & Martin, V. (1988) First list of odontocetes from the Canary Islands, 1980-87. *2nd Ann. Conf. of the European Cetacean Society* (ed. P.G.H. Evans). Troia, Portugal.
- 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.
- White, M., Mohn, C. (2002) Seamounts: a review of physical processes and their influence on the seamount ecosystem. (ed. E. Commission).
- Whitehead, H. (2002) Sperm whale. *Encyclopedia of Marine Mammals* (eds W.A. Perrin, B. Wursig & J.G. Thewissen), pp. 1165-1172. Academic Press, San Diego.
- Whitehead, H. (2003) *Sperm whales: Social evolution in the ocean*. University of Chicago Press, Chicago.
- Whitehead, H., MacLeod, C.D., Rodhouse, P. (2003) Differences in niche breadth among some teuthivorous mesopelagic marine predators. *Marine Mammal Science*, 19, 400-406.
- Ydenberg, R.C., Clark, C.W. (1989) Aerobiosis and anaerobiosis during diving by western grebes: an optimal foraging approach. *Journal of theoretical Biology*, 139, 437-449.
- Zimmer, W.M.X., Johnson, M., Madsen, P.T., Tyack, P. (2005) Echolocation clicks of free-ranging Cuviers beaked whales (*Ziphius cavirostris*). *Journal Of The Acoustical Society Of America*, 117, 3919-3927.