

Comportamiento acústico del calderón de aleta corta (*Globicephala macrorhynchus*) en las Islas Canarias.



Tesis doctoral
Jacobó Marrero Pérez
2015

Directora:
Dra. Natacha Aguilar de Soto, Universidad de La Laguna.
Codirector:
Dr. Miguel Molina Borja, Universidad de La Laguna.

FACULTAD DE CIENCIAS
SECCIÓN DE BIOLOGÍA
Departamento de Biología Animal, Edafología y Geología
U.D.I Ciencias marinas

Natacha Aguilar de Soto, Doctora en Biología e Investigadora docente del
Campus de Excelencia Internacional de la Universidad de La Laguna,

CERTIFICA

Que la Tesis doctoral titulada "Comportamiento acústico del calderón de aleta
corta (*Globicephala macrorhynchus*) en las Islas Canarias", presentada por el
Licenciado Jacobo Marrero Pérez, ha sido realizada bajo su dirección en la U.D.I
de Ciencias Marinas del Departamento de Biología Animal, Edafología y
Geología de la Universidad de La Laguna.

Asimismo, Dr. Miguel Molina Borja, Doctor en Biología y profesor de la
Universidad de La Laguna,

CERTIFICA

Que es codirector de la citada Tesis.

Y para que conste a los efectos oportunos, firman la presente en la Laguna el
quince de Diciembre de 2015.



Dra. Natacha Aguilar de Soto



Dr. Miguel Molina Borja



**FACULTAD DE CIENCIAS
SECCIÓN DE BIOLOGÍA
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA ANIMAL, EDAFOLOGÍA Y
GEOLOGÍA
U.D.I. CIENCIAS MARINAS**

**Comportamiento acústico del calderón de aleta corta (*Globicephala
macrorhynchus*) en las Islas Canarias.**

Memoria para optar al grado de Doctor Europeo por
La Universidad de La Laguna,
presentada por:
Jacobo Marrero Pérez

Bajo la dirección de:

Dra. Natacha Aguilar de Soto.

Y con la codirección de:

Dr. Miguel Molina Borja

Doctorando
Jacobo Marrero Pérez
Diciembre 2015



The University of Vermont

December 16, 2015

A quien corresponda:

He leído cuidadosamente la tesis doctoral titulada "Comportamiento acústico del calderón de aleta corta (*Globicephala macrorhynchus*) en las Islas Canarias", sometida a la Facultad de Biología, Departamento de Biología Animal, Edafología, y Geología de la Universidad de la Laguna, en el mes de Diciembre del presente año 2015, por el estudiante Jacobo Marrero Pérez.

En mi opinión esta tesis doctoral es de muy alta calidad y representa una contribución significativa al conocimiento de la comunicación acústica en cetáceos. De haber sido presentada en mi universidad esta tesis hubiera ameritado el grado doctoral. De esta manera, como revisora internacional recomiendo que esta tesis sea dada la mención internacional.

Por favor, no duden en contactarme en caso de requerir mayor información.

Sinceramente,

Laura J. May-Collado, Ph.D.

Research Associate & Lecturer

Department of Biology

University of Vermont

Email: lmaycoll@uvm.edu

Personal Home Page: LAURAMAY-COLLADO.COM

Google Scholar: <https://scholar.google.com/citations?user=HUUPac4AAAAAJ&hl=en>

Research Gate: http://www.researchgate.net/profile/Laura_May-Collado

Project Website: <http://www.panacetacea.org/>



UNITED STATES DEPARTMENT OF COMMERCE
National Oceanic and Atmospheric Administration
National Marine Fisheries Service
Alaska Fisheries Science Center
National Marine Mammal Laboratory
7600 Sand Pt Way N.E., Bin C15700
Seattle, Washington 98115-0070
(206) 526-4045 FAX: 526-6615

Seattle, December 18th 2015

To whom it may concern,

I have reviewed the PhD Dissertation "Comportamiento acustico del calderon de aleta corta (*Globicephala macrorhynchus*) en las Islas Canarias", submitted to the Department of Animal Biology, La Laguna University in December 2015 by Jacobo Marrero Perez. The scientific quality of this work and the subject matter merits its recognition as an internationally significant contribution.

This dissertation would clearly suffice for the award of the degree of Ph.D. were it to be submitted at a university in the U.S.A. I therefore have no hesitation in recommending that the thesis be awarded 'International Mention'.

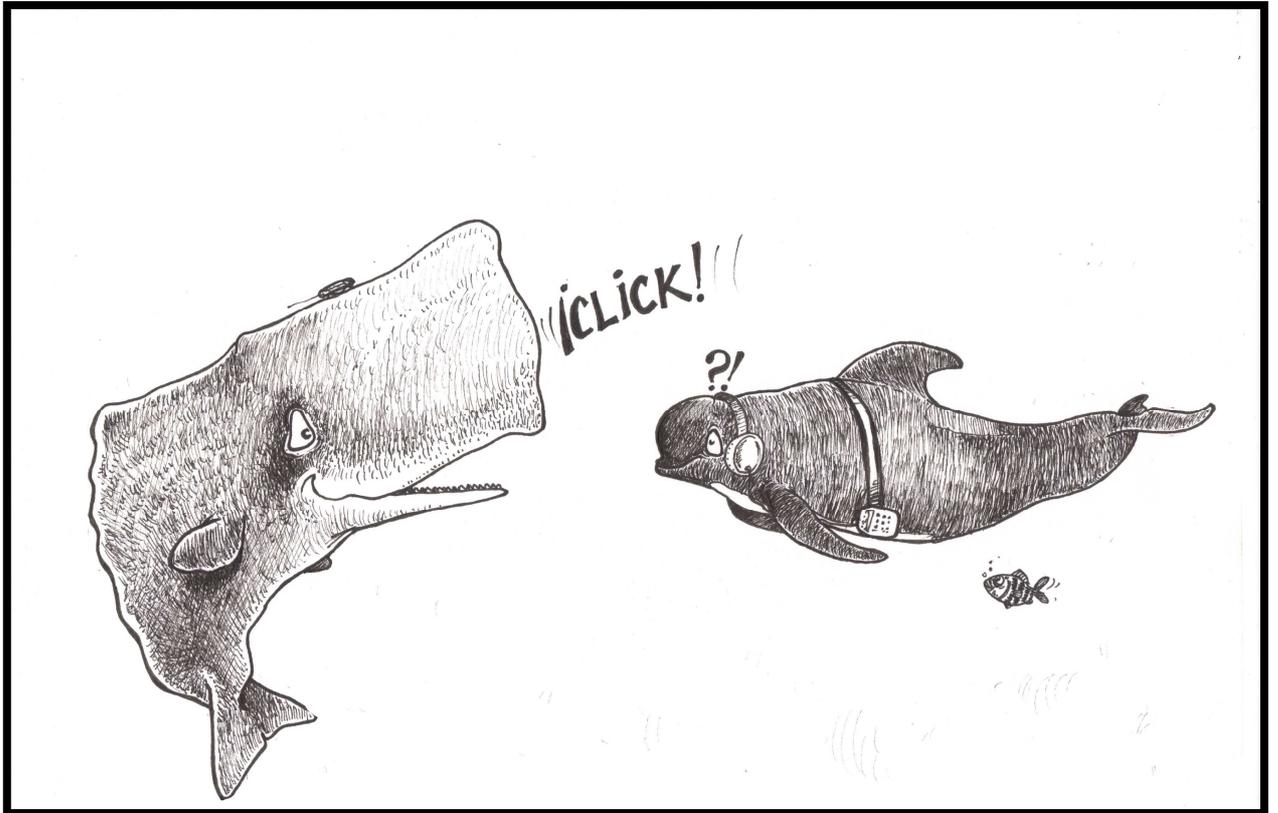
Please do not hesitate to contact me should any further clarification be required.

Yours sincerely,

Manuel Castellote, PhD.
Manuel.castellote@noaa.gov
Cetacean Assessment and Ecology Group
Alaska Fisheries Science Center
National Marine Fisheries Service
NOAA



Comportamiento acústico del calderón de aleta corta
(*Globicephala macrorhynchus*) en las Islas Canarias



¿Quién dice que el cachalote y el calderón no se entienden?

Comportamiento acústico del calderón de aleta corta
(*Globicephala macrorhynchus*) en las Islas Canarias

ÍNDICE

RESUMEN	2
SUMMARY	5

CAPÍTULO 1 -Introducción

1.1 Principios básicos de comunicación animal.....	8
1.2 Adaptaciones sensoriales a la vida en el mar.....	9
1.3 Comunicación acústica en el medio acuático.....	12
1.4 El sistema de emisión acústica de los odontocetos.....	16
1.4.1 Mecanismo de producción de pulsos acústicos. Los chasquidos de ecolocalización.....	17
1.4.2 Mecanismo de producción de señales tonales.....	19
1.5 Recepción acústica en odontocetos.....	20
1.5.1 Sensibilidad auditiva.....	23
1.6 Ecolocalización. El sistema dinámico de biosonar.....	26
1.7 Retos al clasificar las señales que forman el repertorio acústico de un odontoceto. Señales pulsadas y tonales.....	31
1.8 Marcas acústicas para el estudio de la comunicación en cetáceos.....	33
1.9 BIBLIOGRAFÍA.....	35

CAPÍTULO 2- Antecedentes

2.1 Taxonomía y evolución del calderón de aleta corta (<i>Globicephala macrorhynchus</i>)	45
2.2 Descripción física	48
2.3 Distribución y abundancia	52
2.3.1 Distribución y abundancia en Canarias.....	54
2.3.1.1 La población residente del suroeste de Tenerife.....	56
2.4 Alimentación	58
2.5 Características de los grupos y estructura social.....	60
2.6 Comportamiento acústico.....	62
2.7 Comportamiento de buceo y técnicas de caza.....	64
2.8 Estado de conservación y factores de amenaza.....	67
2.9 BIBLIOGRAFÍA.....	73

CAPÍTULO 3- Metodología general de estudio

3.1 La DTAG	82
3.2 Protocolo de marcaje	84
3.3 Análisis genético del sexo	85
3.4 Análisis acústico general.....	86
3.4.1 Análisis espectral de las señales constituidas por chasquidos.....	88
3.4.2 Determinación del inicio de los zumbidos.....	90
3.5 BIBLIOGRAFÍA.....	92

Comportamiento acústico del calderón de aleta corta
(Globicephala macrorhynchus) en las Islas Canarias

CAPÍTULO 4 - Caracterización del repertorio acústico más usual del calderón de aleta corta: sonidos para eco-localizar y sonidos para comunicarse.

4.1 INTRODUCCIÓN	96
4.2 MÉTODOS	98
4.2.1 Método automático para la identificación de un conjunto de las vocalizaciones del animal marcado (focales)	100
4.2.2 Análisis de las características de las señales	103
4.2.2.1 Análisis espectral de las señales constituidas por chasquidos. Las señales no focales	104
4.2.2.2 Análisis de las características temporales de las señales constituidas por chasquidos. Las señales focales	105
4.2.2.3 Análisis espectral de las llamadas.....	105
4.2.3 Análisis de los contextos de emisión de las señales	106
4.3 RESULTADOS	106
4.3.1 Chasquidos de ecolocalización (“usual clicks”)	108
4.3.2 Las señales constituidas por chasquidos	111
4.3.2.1 Características espectrales de las señales constituidas por chasquidos (rasps y zumbidos)	111
4.3.2.2 Características temporales de las señales constituidas por chasquidos (rasps y zumbidos)	113
4.3.3 Las llamadas focales: llamadas de baja frecuencia, llamadas de media frecuencia y llamadas de dos componentes	115
4.3.4 Contexto de emisión de llamadas, rasps y zumbidos	117
4.4 DISCUSIÓN	118
4.4.1 Determinación de las vocalizaciones del animal marcado usando el método automático	119
4.4.2 Características de las vocalizaciones e implicaciones sobre el sistema de producción acústica	120
4.4.3 Contextos de emisión y uso de las señales	121
4.5 BIBLIOGRAFÍA	125

CAPÍTULO 5 - Factores limitantes en la comunicación acústica del calderón tropical: Comunicación bajo los efectos de la presión

5.1 INTRODUCCIÓN	133
5.2 MÉTODOS	134
5.2.1 Determinación de las tasas de emisión de las distintas vocalizaciones durante diferentes contextos de comportamiento	135
5.2.2 Patrones de emisión de llamadas y rasps durante los buceos	136
5.2.3 Efecto de la presión sobre las vocalizaciones	137
5.3 RESULTADOS	138
5.3.1 Tasas de emisión durante distintos contextos de comportamiento y diferencias durante las distintas fases de buceos profundos y someros ...	138
5.3.2 Patrones de emisión de las señales de comunicación durante los buceos	140

**Comportamiento acústico del calderón de aleta corta
(*Globicephala macrorhynchus*) en las Islas Canarias**

5.3.3 Efecto de la presión en las características de las señales de comunicación.....	141
5.4 DISCUSIÓN	143
5.4.1 El nivel aparente y la duración de las llamadas está fisiológicamente limitado por la presión hidrostática.....	144
5.4.2 Los rasps no están fisiológicamente limitados por la presión hidrostática.....	145
5.4.3 Llamadas para el mantenimiento de la cohesión del grupo y para la coordinación de actividades	146
5.5 BIBLIOGRAFÍA.....	150

CAPÍTULO 6 - Efectos no lineales en las llamadas del calderón de aleta corta: implicaciones en el sistema de producción acústica.

6.1 INTRODUCCIÓN	156
6.2 MÉTODOS.....	157
6.2.1 Saltos en la frecuencia (FJ)	158
6.2.2 Subarmónicos (SH)	159
6.2.3 Señales de dos componentes	159
6.2.4 Caos (CH)	161
6.2.5 Análisis estadístico.....	162
6.3 RESULTADOS	164
6.3.1 Saltos en la frecuencia	165
6.3.2 Subarmónicos	167
6.3.3 Caos	168
6.3.4 Señales armónicas puras	169
6.4 DISCUSIÓN	169
6.4.1 Señales de dos voces ó señales bifónicas.....	171
6.4.2 Producción monofónica ó bifónica en las llamadas de odontocetos.	173
6.4.3 Fenómenos no lineales y profundidad ¿Se generan los fenómenos no lineales como consecuencia de resonancias en los sacos nasales?.....	174
6.4.4 Posible función de los fenómenos no lineales.....	175
6.4.5 Fenómenos no lineales para el reconocimiento individual	176
6.5 BIBLIOGRAFÍA.....	178

CONCLUSIONES.....	183
CONCLUSIONS	187
ANEXO I. Tablas	191
ANEXO II: Relación de artículos, informes técnicos, posters y presentaciones orales relacionadas con esta Tesis	204
ANEXO III: Perspectivas y futuras líneas de investigación.....	208

**Los almendros en flor y los kiwis en el florero
(Fraguel Rock, 2010)**

AGRADECIMIENTOS

Ni yo mismo me creo que por fin me haya puesto a escribir esto de los agradecimientos. Sobra decir que son muchas las personas que de una u otra forma han contribuido a que a día de hoy haya acabado esta Tesis. Espero hacerle justicia a tod@s ell@s con estas palabras, pero como digo a menudo, no soy Saramago, así que espero me disculpen sino expreso mis agradecimientos de la forma que se pudiera esperar.

Antes que nada quiero expresar mis agradecimientos a mi núcleo familiar, aunque a día de hoy existan serias dudas acerca de si es de tipo matrilineal o no. Sin su apoyo desde el principio, esto de dedicarme a la ciencia en España no hubiese sido posible. Muchas gracias de corazón.

Sería injusto no mencionar aquí a los profesores que me animaron cuando estudiaba la carrera a dedicarme a la ciencia, pues lo que muchos ignoran es que antes de decidir especializarme en Biología marina, yo quería estudiar rapaces...y si este documento esta acabado a día de hoy es gracias tanto a Aurelio Martín como a Manuel Nogales. Ellos no se acordaran, pero me demostraron que aún careciendo de fondos y con sólo unos alambres y un puñado de cheerios se puede hacer un experimento científico. Muchas gracias por ello.

Mis primeros contactos con la investigación de cetáceos en Canarias fueron con los equipos de investigación de: Canarias Conservación y la Sociedad para el Estudio de los Cetáceos en Canarias (SECAC). Gracias a Vidal Martín, Cristina L. Ibáñez y demás miembros de la SECAC en aquellos años, y como no a Manolo Carrillo y Marisa Tejedor, por todos los conocimientos transmitidos. Durante esos años descubrí lo mal que puede llegar a oler un cetáceo varado, la utilidad de los cutters a la hora de hacer una necropsia, la cantidad de horas en la mar que se puede pasar uno sin llegar a ver nada y la facilidad con la que un cachalote puede desaparecer de la vista sin que hayas podido tomar ni una sola fotografía.

Muchas fueron las puertas que toqué y la cantidad de profesores e investigadores con los que hablé para intentar realizar una Tesis doctoral, tanto en esta Universidad como en otras. Todas esas puertas se me cerraron por diferentes motivos y fue Miguel Molina el primero en apoyarme y apostar por este sueño loco mio de querer realizar una Tesis doctoral sobre cetáceos. Todavía no entiendo que fue lo que viste en mí para abrirme la puerta, pero siempre te estaré agradecido.

Después de muchas idas y venidas por este mundo de la investigación de cetáceos en Canarias durante mis dos primeros años de doctorado, y muchas horas extras fregando piscinas para poder pagarme la matrícula y los gastos, fue Alberto Brito el que me dijo que hablara con Natacha Aguilar, y no puedo

Comportamiento acústico del calderón de aleta corta (*Globicephala macrorhynchus*) en las Islas Canarias

sino agradecerle que lo hiciera (aunque algunos puedan ponerlo en duda). Pocos lo saben, pero esa primera campaña de cetáceos en El Hierro con Natacha y su equipo era para mí la última oportunidad que le daba a intentar hacer una carrera en investigación en cetáceos. Si hoy este documento está acabado es gracias a la acogida que me mostraron Ivan Dominguéz, Paquí Díaz y Cristina Aparicio en ese equipo de investigación. Muchas gracias por acoger a un completo desconocido de la manera en la que lo hicisteis.

Muchos tumbos dí antes de poder sentarme de verdad a analizar los datos de las marcas de los calderones, y de repente estaba haciéndolo. Todo ello fue gracias a la confianza que depositó en mí Natacha Aguilar, mi directora de Tesis. Gracias por todas esas clases de acústica donde no conseguíamos avanzar más allá de los decibelios, por haber contado conmigo para la realización de muchas campañas de investigación, por el apoyo económico para poder sentarme a analizar en vez de andar fregando piscinas, por la famosa “vuelta española” para enrollar el cable de 200 m de un hidrófono...y se me pasan mil cosas por las que te estaré siempre agradecido, pero requeriría más palabras de las que este apartado me permite.

Mi otro núcleo familiar, que fue mi segunda familia en La Laguna, fueron mis compañeros de trabajo en la línea de investigación de cetáceos de la Universidad. Siempre recordaré aquellos inicios acústicos en el zulo con Andrea Fais, Lucía Martín y Amalis Riera. No me olvido de tod@s los que se incorporaron luego: Alejandro Escanez, Marta Tobeña, Natalia Peña, Laia Rojano, Sara Rodríguez y Omar Alvarez. Gracias por acogerme cuando más perdido estaba, por enseñarme lo que significa el compromiso, lo que significa el trabajo en equipo, y sobre todo lo que significa la palabra amistad en este mundo tan competitivo. Much@s pasaron después por ese departamento lleno de locos con locas ideas, pipiolillos que no sabían lo que se les venía encima. Efrain Morales, Marcel Gil Velasco, Marina Calderón, Talia Morales, Anna Peña y much@s otr@s. Muchas gracias por esos momentos discutiendo analíticas imposibles para analizar esos datos de cetáceos atrancados, por esas cervezas en el 7 hablando de cetáceos y locuras variadas, y por toda la sangre nueva que trajo algo de vidilla al departamento. Ahora en serio... muchas gracias a tod@s por aguantarme, no entiendo todavía como hicisteis para no mandarme a paseo más de una vez.

Este trabajo ha contado también con la ayuda inestimable de varios científicos, con los que ha sido un auténtico privilegio poder trabajar. No puedo sino agradecer a Mark Johnson, Frants Jensen y Peter Madsen todos los conocimientos sobre acústica transmitidos, por todas las críticas constructivas para que los análisis llegaran a buen puerto, aunque no siempre les hiciera caso. Muchísimas gracias por enseñarme como sortear la infranqueable cuestión de si un sonido es pulsado o tonal, y por todas las herramientas de matlab que me facilitaron para empezar a analizar los sonidos de los calderones. Espero que me perdonen la modificación de algunas de esas herramientas para adaptarlas

Comportamiento acústico del calderón de aleta corta (*Globicephala macrorhynchus*) en las Islas Canarias

al análisis de los sonidos de los calderones, pero es que estos bichejos se las traen.

No me olvido tampoco de mis compañeros de fatigas por esas campañas locas en El Hierro y La Palma: Antón Arias, Alejandro Vicente, Miguel Cazenave, Alejandro Pérez, Daniel Hernández, Erica González y much@s otr@s. Gracias por enseñarme a reirme tanto en la estación de tierra que no podíamos ni contestar a la radio, que un cachalote varado puede confundirse con una chica tomando el sol, que las leyes de la gravedad no se aplican cuando saltas de un barco para ver una maroma y que los cetáceos son más satisfactorios de estudiar que los caracolillos. Sois la leche chic@s...no cambiéis nunca.

A Mari de Buenaproa y a Philippe y Pauline de CIRCE les agradezco sobre todo que sean mis amigos. Muchas gracias por todo el apoyo moral...y sí Pauline, mis Globis tienen las aletas más cortas...cosas de la tropicalización, que le vamos a hacer.

A Ana Crespo y Tuca no puedo sino agradecerles el haberse unido a mí en este sueño loco de los Tonin@s S.A. Hay que estar pero que muy zumbados de la cabeza para haber montado una asociación de investigación en plena crisis y haber pretendido dedicarla a investigación de cetáceos en Canarias. Que se entere todo el mundo que aunque me quitase tiempo, fueron todas esas tonineadas las que me permitieron seguir adelante con esto de la Tesis doctoral al final.

No me olvido de ti tampoco... Nikte. Gracias por hacerme sonreír cada mañana y aguantarme en los peores momentos de encerrada a lo hermitaño. Te prometo que este es el último fin de semana sentado delante del ordenador y que a partir de ahora vamos a disfrutar de mucha playa, mucho salir por ahí y mucho correr detrás de pelotas.

Y para finalizar, darle las gracias a los calderones de Tenerife, ya os conozco un poco mejor a tod@s y aunque sigo sin saber qué os decis, ya os entiendo un poco mejor.

Jacobo



“La interpretación de la persona que está haciendo la determinación de los sonidos afecta los resultados y este error no puede ser testado utilizando ninguna técnica objetiva fiable. Se intentaron diferentes alternativas experimentales para evitar la subjetividad en el análisis, pero ninguna nos convenció” (Marrero *et al.*, in press.).

Ningún perro salchicha fue dañado durante el desarrollo de este experimento.

RESUMEN



Foto: Asociación Tonina

RESUMEN

El calderón de aleta corta (*Globicephala macrorhynchus*) vive en unidades sociales estables, donde los individuos se separan del núcleo de su grupo en superficie para alimentarse a profundidades que pueden superar los 1000 m. Al igual que otros cetáceos que viven en sociedades, los calderones necesitan de señales acústicas de comunicación para mantener o recuperar el contacto con los miembros de su grupo después de una separación. Sin embargo, las señales de comunicación acústica del calderón apenas han sido estudiadas, y no se ha investigado la producción de las mismas en relación a los diferentes contextos de comportamiento de esta especie. Es por ello que la presente tesis se centra en investigar la comunicación acústica del calderón de aleta corta en condiciones naturales, estudiando tanto las características de las señales como su contexto de emisión. De esta forma, se ha podido estudiar la producción vocal durante los buceos de alimentación y el efecto que tiene el aumento de la presión hidrostática en un sistema neumático de emisión acústica.

La investigación fue posible gracias al uso de marcas con múltiples sensores, tipo DTAG, que se adhieren con ventosas al lomo de los calderones, y permiten registrar simultáneamente datos acústicos, de profundidad y de movimiento en los tres ejes. Se presentan aquí los resultados del análisis de 221 horas de grabaciones, correspondientes a 49 calderones marcados durante los años 2004, 2006 y 2008 en el suroeste de Tenerife. Se analizaron un total de 197.157 chasquidos de ecolocalización y 4.952 señales acústicas de distintos tipos, producidas tanto por los animales que llevaban la marca, como por congéneres en sus proximidades. Frecuentemente, existen dificultades para determinar si las vocalizaciones registradas en la marca son producidas por el animal marcado o por congéneres cercanos, no existiendo hasta la fecha ningún método fiable y objetivo, que sea robusto a las fuentes de error conocidas. Para poder relacionar las características de las vocalizaciones con los contextos de emisión, en este trabajo fue necesario desarrollar un método objetivo, automatizado, que permite identificar con certeza un subconjunto de las vocalizaciones producidas por los animales que llevaban la marca. Gracias a

ello, se han podido caracterizar estructuralmente las señales más usuales del repertorio del calderón de aleta corta y distinguir entre las vocalizaciones que se emplean para la comunicación social y las utilizadas para la navegación y detección de presas. Los resultados muestran que los calderones producen tres tipos principales de vocalizaciones, además de los chasquidos de ecolocalización. Estas se diferencian en dos tipos de señales constituidas por chasquidos: rasps y zumbidos (duración media e intervalo entre chasquidos de 0,4 s y 21 ms para rasps, y 2,3 s y 5 ms para zumbidos); y un tipo de señal no constituida por chasquidos: las llamadas (duración media de 0,3 s). Se observó que el intenso incremento en la aceleración de los calderones durante los zumbidos es consistente con su emisión en contextos de caza, mientras que estas altas aceleraciones no se registraron durante la emisión de vocalizaciones estructuralmente similares, como son los rasps, ni otras estructuralmente diferentes como son las llamadas.

Además, esta tesis describe dos tipos de llamadas monofónicas: llamadas de baja frecuencia (LFC, media de la frecuencia fundamental de 1,7 kHz) y llamadas de media frecuencia (MFC, media de la frecuencia fundamental de 3,0 kHz), clasificadas objetivamente utilizando dos modas en el valor medio de la frecuencia fundamental. Además de éstas, se describe un tipo de llamada que presentaba dos componentes armónicos simultáneos en la misma vocalización: las llamadas de dos componentes (TCC, media de la frecuencia fundamental del componente de baja frecuencia de 2 kHz y del de alta frecuencia de 9 kHz). Se observó que existe una tendencia generalizada a producir menos llamadas según aumenta la profundidad, y que la duración y el nivel de emisión de las mismas tienden a reducirse significativamente en la parte más profunda de los buceos. En contraste, los rasps, constituidos por chasquidos, tienden a producirse a mayores profundidades que las llamadas y su duración y nivel no se ven limitados durante los buceos. Esto parece demostrar que existen limitaciones biofísicas para la producción acústica en profundidad de las llamadas, ya que la producción de éstas requiere un mayor volumen de aire para producirse que los rasps.

Se observó una elevada frecuencia de aparición de diferentes tipos de efectos no lineales en las llamadas del calderón de aleta corta, como son: saltos en la frecuencia (FJ), subarmónicos (SH) y caos (CH); por lo que podrían jugar papeles importantes en la comunicación de esta especie. De un total de 816 llamadas identificadas como producidas por los animales marcados, el CH (49,4%) era el fenómeno no lineal más abundante, seguido de los SH (34,7%) y de los FJ (24,3%). La menor duración de las llamadas en profundidad podría explicar que los FJ aparezcan más frecuentemente cerca de superficie; mientras que los demás tipos de fenómenos no lineales no se vieron afectados por la profundidad. Es posible que la presencia de SH y el CH en las llamadas de esta especie se utilicen para proporcionar información sobre la identidad del animal emisor, como sucede en otras especies de animales sociales.

En resumen, esta tesis presenta datos que confirman que el calderón de aleta corta es una especie muy vocal, que requiere comunicarse tanto en superficie como en profundidad. Las señales de comunicación en esta especie parecen servir para la reunión con el grupo en superficie, y quizá para coordinar las actividades de individuos que bucean de forma coordinada. Se evidencia además que los calderones han desarrollado estrategias vocales para cumplir la función de comunicación incluso a profundidades de 1000 m, donde el volumen de aire disponible para vocalizar es muy limitado.

SUMMARY

Short-finned pilot whales (*Globicephala macrorhynchus*) live in stable social units, where individuals separate from the group at the surface to forage at up to 1000 m depth. As other cetaceans living in social groups, pilot whales require acoustic communication signals to maintain contact, or rejoin, with other group members. This thesis investigates the acoustic communication of short-finned pilot whales in the wild: the characteristics of their vocalizations and their behavioural context. Further, it investigates the communication of this social deep-diving species during dives, where increasing hydrostatic pressure reduces the air volume available for their pneumatic sound generator.

The study used suction-cup attached DTAGs to record simultaneously acoustic, depth and 3-D movement data. It summarises the results of the analysis of 221 hrs of tag recordings gathered from 49 short-finned pilot whales tagged in 2004, 2006 and 2008 off the southwest coast of Tenerife (Canary Islands). In total, 197,157 echolocation clicks and 4,952 acoustic signals of different types were analysed here. When using animal-borne tags, it can be challenging to distinguish if recorded vocalizations are emitted by tagged whales or by nearby conspecifics. Here, an objective automated method was developed to identify with high certainty a subset of the vocalizations produced by tagged whales. This enabled describing the characteristics and occurrence of the most common signals emitted by short-finned pilot whales in relation to their behavioural context. Importantly, the behaviour of the whales contributed to distinguish among vocalizations produced for echolocation and for social communication.

Short-finned pilot whales in the Canary Islands produce three main types of vocalizations in addition to echolocation clicks. These are two click-based signal types: rasps and buzzes (mean duration and inter-click interval of 0.4 s and 21 ms for rasps, and 2.3 s and 5 ms for rasps), and calls (mean duration of 0.3 s). Buzzes coincide with strong increments in the acceleration rate (jerk) of tagged whales, which is consistent with their interpretation as prey capture

attempts. In contrast, these strong increments in jerk are not observed during the production of rasp or of calls. The behavioural context of rasps and calls supports the hypothesis that they are used for communication.

Calls were classified as two component calls (TCC, mean of the fundamental frequency of the low frequency component of 2 kHz and 9.0 kHz for the high frequency component) or monophonic. Monophonic calls had a bimodal distribution in their fundamental frequency and this was used to classify them as low frequency calls (LFC, mean of the fundamental frequency of 1.7 kHz) and medium frequency calls (MFC, mean of the fundamental frequency of 3.0 kHz). The duration and apparent output of calls decreased with depth, while rasps were unaffected and their mean depth was deeper than calls. Moreover, call to rasp ratio tended to decrease with depth. This indicates that there are higher biophysical limitations to call than rasp production at depth, which is explained by the production of calls requiring more air volume than click-based rasps.

Calls often showed non-linear phenomena: frequency jumps (FJ), subharmonics (SH) and chaos (CH). Out of 816 calls identified automatically as produced by tagged whales, 49% presented chaos, 35% contained SH and 24% had FJ. The occurrence of non-linear phenomena was not affected by depth excepting for FJ, which decreased significantly with depth. This may simply reflect the shorter duration of deep calls. The high occurrence of non-linear phenomena suggest that these might play a role in the communication of short-finned pilot whales, maybe providing information about the vocalising animal.

In sum, short-finned pilot whales communicate both near the surface and at depth, albeit they adapt their vocal behaviour to overcome the challenge that increased hydrostatic pressure poses for their pneumatic sound generator. Their high vocal activity must be necessary to coordinate group members in this social species and underlines the importance of maintaining an acoustically sound habitat for the whales, where functions mediated by acoustic communication can be fulfilled.

CAPÍTULO 1

Introducción



Foto: Asociación Tonina

1.1 Principios básicos de comunicación animal.

La mayoría de los autores defienden que la comunicación es un proceso que implica la transmisión de información (vía una señal) desde un emisor a uno o varios receptores, y el subsiguiente uso de esta información por los receptores para decidir cómo responder (Bradbury & Vehrencamp, 1998). Sin embargo, algunos autores definen el concepto de “verdadera comunicación”, restringiendo los procesos comunicativos a aquellas situaciones donde la transferencia de información no es accidental (Marten & Marler, 1977; Markl, 1985; Hauser, 1996). La verdadera comunicación se distingue de las situaciones en las que determinados comportamientos o características de un animal transmiten inevitablemente información que puede ser explotada por receptores accidentales. No obstante, muchos procesos comunicativos incluyen tanto comunicación verdadera como accidental y los comportamientos que podemos observar actualmente han surgido de un complejo equilibrio evolutivo entre interacciones como son, por ejemplo: la **competición**, la **atracción**, el **cooperativismo** y la **depredación** (Tyack & Clark, 2000; Fig. 1.1), lo que explica que muchos autores prefieran aceptar una idea más amplia de lo que son los procesos comunicativos.

Atendiendo al canal sensorial empleado para transmitir y recibir las señales, éstas se clasifican en visuales, auditivas, químicas, táctiles y eléctricas. Las señales visuales y las auditivas han sido de las más estudiadas pero, según el grupo animal, pueden tener más importancia las químicas, eléctricas, vibrátiles, etc. (ej. Hopkins, 1974; Brennan & Zufall, 2006). En particular, las señales auditivas han sido muy estudiadas en el caso de las aves (Baptista & Gaunt, 1994) y más recientemente en mamíferos marinos (Tyack & Miller, 2002). Dado el objetivo de la presente tesis, nos centraremos a continuación en la fisiología sensorial de los cetáceos y en cómo éstos se han adaptado para poderse comunicar en el medio acuático.

1.2 Adaptaciones sensoriales a la vida en el mar.

Hace unos 65 millones de años los mamíferos marinos iniciaron la transición desde el medio terrestre hacia formas acuáticas, pasando por diseños anfibios intermedios (Repenning, 1976; Thewissen, 1994; Uhen, 2007). Los cetáceos primitivos evolucionaron desde los arqueocetos hace unos 36 millones de años, separándose según sus hábitos alimenticios en: filtradores (misticetos) y no filtradores (odontocetos) (Thewissen *et al.*, 2007; Steeman *et al.*, 2009). Esta divergencia evolutiva parece estar relacionada con la adquisición de la capacidad de ecolocalizar por parte de los antecesores de los modernos odontocetos (Steeman *et al.*, 2009).

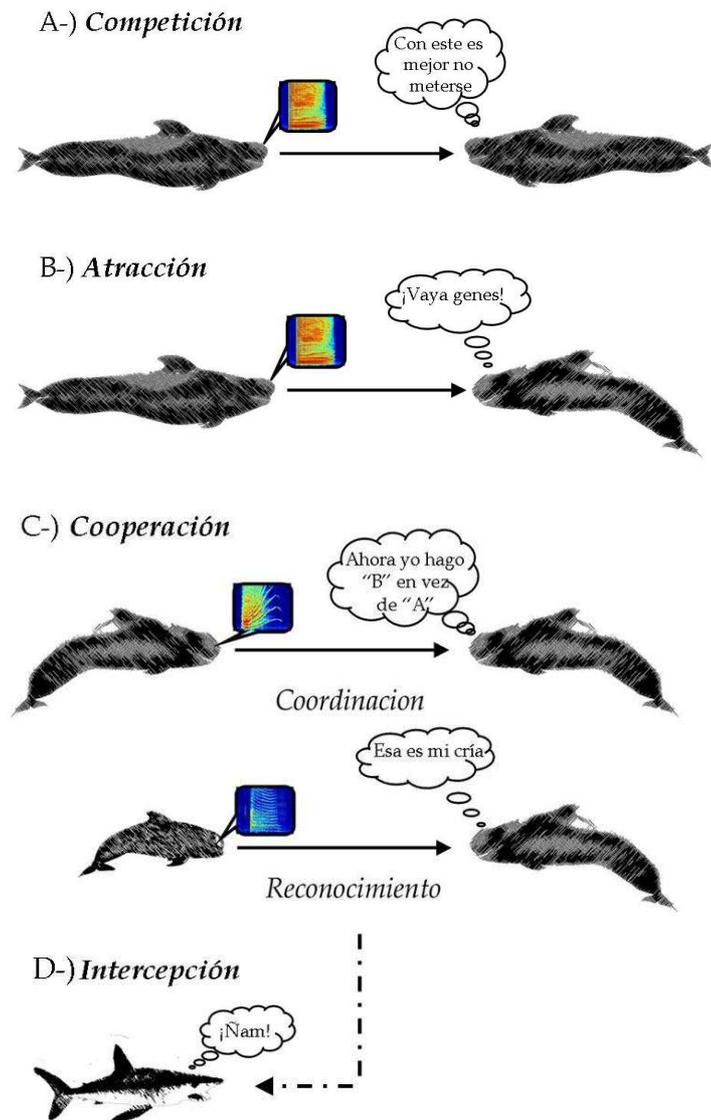


Figura 1.1. Visión esquemática de las principales situaciones en las que ocurre la comunicación. (A) y (B) representan situaciones en las que los intereses del emisor y el receptor están enfrentados y las señales suelen llevar asociadas un coste para ser "honestas". (C) representa dos de las posibles situaciones en las que los intereses son compartidos y las señales no tienen por qué llevar asociado ningún coste para asegurar su honestidad. (D) representa una situación de coste extrínseco asociado a cualquiera de las situaciones anteriores.

Para adquirir información sobre su entorno y comunicarse, los mamíferos terrestres utilizan sobre todo los sentidos de la visión, la audición, la quimiorrecepción (gusto y olfato) y el tacto. Los cetáceos poseen los mismos sentidos que sus antecesores terrestres, aunque han adaptado su uso a un modo de vida acuático, en un medio que es 800 veces más denso y 60 veces más viscoso que el aire (Dejours, 1987), lo que ha llevado a un mayor desarrollo de algunas capacidades sensoriales y a la involución parcial de otras.

La visión.

En el medio marino la intensidad de la luz disminuye rápidamente y el espectro de colores se absorbe de forma selectiva con la profundidad, por lo que la disponibilidad de luz, y con ella la resolución óptica, se ven muy limitadas (Warrant & Lockett, 2004). Los ojos de los cetáceos presentan adaptaciones específicas para maximizar la adquisición de la escasa luz presente en el medio marino, como son: una pupila dilatada y la presencia de *tapetum lucidum* (Bjærgager *et al.*, 2003; Mass & Supin, 2007). Al igual que los mamíferos terrestres, los cetáceos poseen conos y bastones en su retina, aunque no poseen visión tricromática como los primates (Madsen, 1976; Griebel, 2002). Su mayor sensibilidad se encuentra en torno a los 497 - 486 nm (región azul del espectro) (McFarland, 1971).

El gusto y el olfato.

En el medio marino las señales químicas pueden recorrer grandes distancias a favor de las corrientes y tardan un tiempo en desaparecer, aunque se transmiten de forma lenta y localizar concretamente la fuente de origen puede ser difícil. Los bulbos y nervios olfatorios presentes en mamíferos terrestres están muy reducidos en misticetos, y completamente ausentes en odontocetos (Breathnach, 1960; Lowell & Flanigan, 1980). La mayoría de los experimentos sobre sensibilidad química realizados en mamíferos marinos se han centrado en medir la respuesta de los animales a los cuatro sabores básicos:

dulce, salado, ácido y amargo (Friedl *et al.*, 1990) usando técnicas psicofísicas. Recientemente se ha descubierto que la ballena de Groenlandia (*Balaena mysticetus*), aunque tiene reducido el bulbo olfatorio como los demás mysticetos, éste es histológicamente complejo y funcional, por lo que se ha especulado que las ballenas podrían utilizar señales químicas para encontrar las agregaciones de plancton de las que se alimentan (Thewissen *et al.*, 2011).

El tacto.

Con excepción de las vibrisas faciales, las unidades receptoras táctiles en los mamíferos marinos no emergen como órganos sensoriales, aunque están distribuidas por toda la superficie del cuerpo, con sensibilidades diversas dependiendo de la zona del cuerpo (Ridgway & Carder, 1990). Los mysticetos poseen alrededor de 100 pelos sensoriales inmóviles, muy delgados, distribuidos alrededor de la mandíbula superior e inferior. La mayoría de los odontocetos pierden estos pelos sensoriales durante el desarrollo postnatal, manteniendo de dos (*Phocoena phocoena*) a diez folículos sensoriales (*Delphinus delphis*) a cada lado de la cabeza por encima de la mandíbula (Mills & Renouf, 1986; Mauck *et al.*, 2000). Los delfines de río son una excepción, dado que conservan pelos sensoriales en ambas mandíbulas, existiendo indicios de que son estructuras funcionales (Mauck *et al.*, 2000).

La audición.

El sonido se propaga más rápidamente y a mayores distancias en el medio marino que en el terrestre. En el agua de mar el sonido se propaga con una velocidad media de 1500 m/s (~4 a 5 veces más rápido que en el aire), incrementándose al aumentar la temperatura, la salinidad y la presión (Medwin & Clay, 1997). Las propiedades de transmisión del sonido en el medio marino convierten a las señales sonoras en el canal ideal para la transmisión de información de forma rápida y a largas distancias. Es por ello que los fenómenos de comunicación basados en el sonido están especialmente

desarrollados en los mamíferos marinos. Destaca además que los cetáceos pertenecientes al suborden Odontoceti emplean las señales acústicas tanto para la comunicación como para la navegación y detección de presas (Richardson *et al.*, 1995). A continuación se profundiza más en las características de la transmisión del sonido en el mar y de las adaptaciones anatómicas que poseen los cetáceos para la emitir y recibir sonidos en el medio marino.

1.3 Comunicación acústica en el medio acuático.

El sonido es un fenómeno que involucra la propagación en forma de ondas, a través de un medio elástico (ya sea gaseoso, líquido o sólido), de una perturbación en la presión, generada normalmente por el movimiento vibratorio de un cuerpo (Tyack, 1998). La propagación del sonido conlleva transporte de energía en forma de presión sonora, sin que exista un transporte de materia. Comprende una serie periódica de compresiones y rarefacciones causadas por los movimientos de las partículas del medio. La propagación de esta onda de presión depende de las propiedades del medio y de las características propias de la onda sonora. La velocidad del sonido y la frecuencia de vibración definen la longitud de onda de la señal acústica (λ), y determinan, junto a la impedancia del medio, la forma en que el sonido radia desde la fuente, y cómo se atenúa la señal al propagarse por el medio (Tyack, 1998).

La comunicación acústica entre dos individuos requiere que un individuo codifique una información determinada en un tipo de sonido, que la señal se transmita por el medio sin que la información se vea distorsionada, y que la reciba otro animal capaz de descodificar la información de esa señal. Por tanto, las señales acústicas usadas para la comunicación a larga distancia deben poseer cualidades físicas para resistir diferentes formas de degradación, que les permitan alcanzar a, y ser percibidas correctamente por, los receptores (Naguib & Wiley, 2001). En zonas costeras del medio marino, características del hábitat como el tipo de fondo, la batimetría y la presencia de vegetación, afectan a la

transmisión de las distintas longitudes de onda (Urlick, 1993; Tyack, 1998). En aguas abiertas, los factores principales que afectan la transmisión y decodificación acústica son los niveles de ruido ambiente, la temperatura, la salinidad y la profundidad a la que se encuentran el emisor y el receptor (Tyack, 1998). La relación que existe entre las propiedades físicas de los sonidos que produce un animal, las propiedades de propagación del medio y el nivel de ruido ambiente, determinan el espacio activo del emisor, que es la distancia a la cual una señal puede ser detectada y reconocida por un receptor (Quintana-Rizzo *et al.*, 2006).

Transmisión acústica en el mar.

La atenuación sonora o pérdida por transmisión se divide de forma general en: **pérdida por transmisión geométrica**, que se debe a que la presión sonora, concentrada inicialmente en el punto de emisión, se reparte en la superficie del frente de propagación de las ondas; y pérdida por **absorción sonora**, que se debe a la pérdida de energía que se produce al chocar la onda de presión contra las moléculas del medio (Urlick, 1993). El modelo más sencillo de pérdida geométrica es la transmisión esférica, que se da cuando el sonido se propaga en un ambiente acústico homogéneo y sin barreras. En este modelo, la presión acústica se dispersa desde la fuente emisora como una esfera de radio creciente. La energía total en el frente de onda que se propaga se mantiene constante, pero abarca un área cada vez mayor según se va alejando del emisor. Según el principio de Huygens, cada punto de un frente de onda puede ser considerado como un nuevo foco emisor de ondas secundarias esféricas, que avanzará en el sentido de la perturbación con la misma velocidad y frecuencia que la onda primaria (Pao & Varatharajulu, 1976). Dado que la energía se distribuye en el área de la superficie de la esfera, la pérdida se relaciona con el radio de la misma al cuadrado. La presión sonora en un punto cualquiera de la superficie del frente de onda disminuirá con la distancia siguiendo una relación de $20 \log(R)$ ("R", del inglés "Range from the source". En español: distancia desde la fuente). Esta **pérdida por transmisión esférica** (Urlick, 1993) no se da

en condiciones donde existan barreras a la transmisión, por ejemplo reflexiones de la superficie y/o del fondo marino. Así, en aguas someras la transmisión se acerca más a una forma cilíndrica, con la presión sonora decayendo con una relación de $10 \log (R)$ (Urick, 1993). Existen también pérdidas por transmisión intermedias entre estos casos, dependiendo de las características del medio. Igualmente, existen casos en los que la pérdida por transmisión geométrica es muy baja, como ocurre en el canal SOFAR (Sound Fixing and Ranging). Este canal coincide con la profundidad de la termoclina permanente, donde se da el mínimo de velocidad del sonido. Esto provoca que las señales acústicas capturadas en el SOFAR sean reflejadas hacia el canal por las capas superiores e inferiores, de mayor velocidad del sonido, transmitiéndose la presión acústica con poca pérdida geométrica a largas distancias. Además de la pérdida por transmisión, el otro componente que contribuye a la atenuación de la intensidad sonora con la distancia es la **absorción**. Esta atenuación está causada por la fricción viscosa de las moléculas del medio, que provoca que parte de la energía mecánica se disipe en forma de calor. El índice de absorción aumenta con la frecuencia y su coeficiente (α) en agua de mar es aproximadamente del orden de:

$$\alpha = 0.036 f^{1.5} \text{ (dB/ Km)}$$

donde f es la frecuencia expresada en kHz (Richardson *et al.*, 1995). Por tanto, para sonidos de bajas a medias frecuencias (<1 kHz), la absorción ejerce poco efecto (<0.04 dB por km), pero a altas frecuencias su efecto se hace más evidente, alcanzando unos 3 dB por km a 20 kHz y 36 dB por km a 100 kHz. Este efecto limita en gran medida el potencial de propagación de los sonidos de alta frecuencia a través del agua de mar.

Teniendo en cuenta el efecto de estos dos factores se puede calcular la pérdida por transmisión (TL) de un sonido utilizando la ecuación simplificada del sonar:

$$TL = 20 \log (R) + \alpha R$$

Igualmente, y de modo simplificado, el nivel recibido (RL) a una distancia R desde la fuente sonora puede ser estimado en decibelios (dB) como:

$$RL = SL - TL$$

$$\text{ó} \quad RL = SL - 20 \log(R) - \alpha R$$

donde SL corresponde al nivel de la fuente emisora, medida en el eje del avance de la onda acústica y registrada a 1 m de la fuente (Urick, 1993; Mohl *et al.*, 2000).

Estos modelos simplificados no incluyen ciertos efectos que son importantes para la transmisión a largas distancia. Estos efectos incluyen por ejemplo la convergencia de ondas sonoras reflejadas en la superficie o el fondo marino, que incrementan la presión recibida en ciertos puntos o, por el contrario, la existencia de zonas de sombra, con menor presión sonora de la esperada según los modelos sencillos de transmisión.

1.4 El sistema de emisión acústica de los odontocetos.

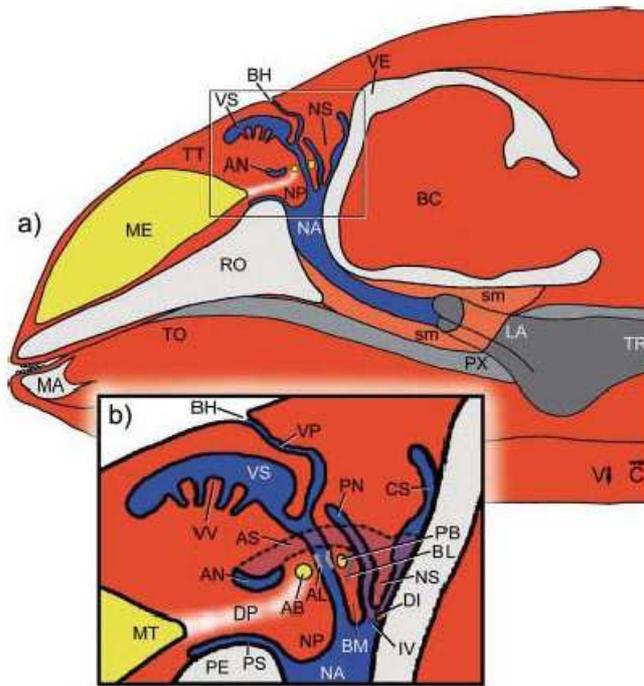


Figura 1.2. Reconstrucción esquemática de la cabeza de una marsopa (*Phocoena phocoena*) adulta, mostrando las estructuras nasales y la posición de la laringe (LA). (a) Visión general. (b) Detalle del área señalada en (a) con un cuadrado. En color azul se representan los espacios aéreos del tracto respiratorio superior; en gris el sistema digestivo; en gris claro el cartílago y los huesos del cráneo, y en amarillo los cuerpos de grasa.

AB, vesícula cantante dorsal; **AL**, labios fónicos; **AN**, sección transversal de la región anterior de los sacos tubulares o nasofrontales; **AS**, sección longitudinal de los sacos nasofrontales; **BC**, cavidad craneal; **BH**, espiráculo; **CS**, saco caudal; **DP**, paso de baja densidad; **DI**, membrana diagonal; **IV**, vestíbulo inferior; **MA**, mandíbula; **ME**, melón; **MT**, sección terminal del melón; **NA**, pasaje nasal; **NP**, esfínter nasal; **NS**, Septum nasofrontal; **PB**, vesícula cantantes caudal; **PE**, sección prominente del premaxilar; **PN**, saco nasofrontal posterior; **PS**, saco premaxilar; **PX**, faringe; **RO**, rostrum; **sm**, esfínter muscular de la laringe; **TO**, lengua; **TR**, traquea; **TT**, teca de tejido conectivo; **VE**, vértebras craneales; **VP**, vestibulum de los pasajes nasales; **VS**, saco vestibular; **VV**, pared ventral del saco vestibular. (Extraído de Huggenberg *et al.* 2009).

En las ballenas con barbas, o misticetos, la laringe y estructuras conectadas a ésta, que son homologas a las cuerdas vocales de los mamíferos terrestres, parecen ser las encargadas de la producción de las señales acústicas (Reidenberg & Laitman, 2007). Sin embargo, los odontocetos han

desarrollado un complejo nasal especializado que se conecta al sistema respiratorio. Esta estructura la componen vesículas de grasa: las vesículas cantantes, embebidas en dos pares de labios de tejido conectivo compacto que forman un esfínter, así como diversos pares de sacos nasales y un conducto nasal que conecta con el tracto respiratorio (fig. 1.2). Las vesículas cantantes y los labios de tejido conectivo forman el complejo

denominado labios de mono y saco dorsal (MLDB) (Crandford *et al.*, 1996). Todos los odontocetos excepto el cachalote poseen dos complejos MLDB, uno asociado al tracto respiratorio derecho y otro al izquierdo.

Los primeros estudios para determinar el origen de la producción sonora en odontocetos debatían acerca de si el órgano principal de producción era la laringe (Pilleri, 1983; Reidenberg & Laitman, 1988), los obturadores nasales o el sistema nasal (Diercks *et al.*, 1971; Norris & Harvey, 1972), o una combinación de la actividad de la laringe (para la producción de silbidos) y la de los obturadores nasales (para la producción de chasquidos) (Evans & Prescott, 1962). En la actualidad se acepta que el complejo MLDB, denominado comúnmente labios de mono o labios fónicos (Cranford *et al.*, 1996), es el responsable de la producción tanto de los chasquidos de ecolocalización (Diercks *et al.*, 1971; Dormer, 1979; Norris & Harvey, 1972; Ridway *et al.*, 1980; Ridway & Carder, 1988) como de los sonidos tonales (Ridway *et al.*, 1980; Ridway & Carder, 1988), siendo la producción de sonidos un proceso neumático (inducido por aire) (Dormer, 1979; Ridway *et al.*, 1980).

1.4.1 Mecanismo de producción de pulsos acústicos. Los chasquidos de ecolocalización.

La mayor parte de los conocimientos sobre la producción sonora de los odontocetos provienen del estudio de la producción de los chasquidos de ecolocalización. El mecanismo exacto de la generación de sonidos no está del todo claro, aunque se sabe que los chasquidos se generan al pasar aire a presión a través de los labios de mono (Ridgway *et al.*, 1980; Cranford *et al.*, 1996). Se cree que el aumento de presión del aire en los conductos nasales se logra por la contracción de la cavidad palatofaríngea (Cranford *et al.*, 1996; Huggenberger *et al.*, 2009). Esta presión positiva se regula por los obturadores nasales, que dejan pasar pequeños volúmenes de aire hacia los labios de mono. Estos aumentos de la presión del aire provocan que se supere la tensión muscular de los labios fónicos, lo que causa que éstos se separen brevemente, para después volver a

juntarse como consecuencia de la tensión muscular, generando un chasquido al chocar, en el par de labios activo, el labio caudal y el rostral (Huggenberger *et al.*, 2009). Otra teoría sostiene que las señales se generan cuando los labios de mono se separan súbitamente (Cranford & Amundin, 2003; Dubrovsky *et al.*, 2004). Cualquiera que sea el mecanismo exacto de producción, el pulso sonoro generado se transmite vía una conexión directa de grasa (como en el caso de los delfines (Cranford *et al.* 1996) o a través de un paso de baja densidad (como en el caso de la marsopa (Huggenberger *et al.*, 2009), al melón, a través del cual se transmite el sonido al medio. En el caso de los chasquidos esta transmisión se da en forma de un haz direccional.

Durante la apnea prolongada y en buceos profundos, los odontocetos se enfrentan al reto de producir sonidos con una cantidad de aire limitada. Esto se consigue gracias a que reciclan el aire en su sistema nasal (Madsen *et al.*, 2005), de forma que pueden seguir produciendo señales acústicas mientras están sumergidos (Dormer, 1979). El aire utilizado en las vocalizaciones se acumula en reservorios de aire, formados por los sacos vestibulares en delfínidos y marsopas (Mackay & Liam, 1981; Ridway & Carder, 1988), senos de aire en los zifios, o en el saco distal y el conducto nasal izquierdo en el cachalote (Norris & Harvey, 1972). El aire se recircula desde los sacos vestibulares hacia los sacos inferiores (en el caso de delfínidos) o desde el saco distal hacia el frontal, en el caso del cachalote. Se ha observado en cachalotes que la frecuencia de estos eventos de reciclaje de aire aumenta conforme el animal bucea más profundo (Madsen *et al.*, 2002b; Wahlberg, 2002), lo que sugiere que el volumen de aire que se requiere para la producción de un chasquido de ecolocalización es relativamente constante. Por lo tanto, el número de chasquidos que puede emitir un animal sin reutilizar el aire, conforme disminuye el volumen de aire disponible al aumentar la presión hidrostática, es limitado (Madsen *et al.*, 2002b; Wahlberg, 2002).

1.4.2 Mecanismo de producción de señales tonales.

Además de los chasquidos de ecolocalización, la mayoría de los delfínidos y los zifios producen señales tonales, denominadas genéricamente silbidos, que les sirven para comunicarse (Tyack, 1998; Aguilar de Soto *et al.*, 2012). Al igual que los chasquidos, los silbidos se producen en el complejo nasal, pero al ser más largos, su generación requiere más cantidad de aire para mantener la presión durante más tiempo (Ridgway & Carder, 1988). En vertebrados terrestres existen dos mecanismos para producir un sonido tonal tipo silbido: i-) aerodinámicamente, mediante el flujo rápido de una corriente de aire sobre el borde de un tejido estático, generando vórtices en la presión del aire que fluctúan dependiendo de las propiedades de resonancia de los espacios de aire adyacentes; ii-) mediante la vibración inducida por aire de membranas, como la siringe de las aves o las cuerdas vocales de los mamíferos (Nowicki, 1987; Laje & Mindlin, 2005). Por tanto, la principal forma de modular la frecuencia fundamental de una señal tonal sería mediante cambios en la frecuencia de resonancia de los espacios de aire en el primer caso, o mediante cambios en la presión de aire o en la tensión de las membranas vibrátiles en el segundo (Nowicki, 1987). En el caso de los cetáceos, Lilly (1962) propone que los silbidos se generan aerodinámicamente (caso 1) y que la frecuencia fundamental está regulada por el volumen de los sacos nasales. Por el contrario, Mackay & Liaw (1981) defienden que es la vibración de tejidos, los labios de mono, (que pueden provocar resonancias secundarias) el mecanismo que delimita la frecuencia fundamental de un silbido (caso 2).

Un estudio reciente, realizado con delfines en cautividad, utilizó mezclas de helio y aire que daban a respirar al animal para medir las diferencias en las propiedades de los sonidos tonales que se generaban (Madsen *et al.* 2011). La velocidad del sonido en helio es 1.74 veces más alta que en el aire, por lo que la frecuencia de resonancia de un volumen fijo de este gas debe ser por tanto 1.74 veces más alta. Madsen y coautores (2011) descubrieron que la frecuencia fundamental de los silbidos no se veía afectada con la diferencia de gases inhalados, mientras que el segundo armónico y el tercer armónico de los

silbidos se producían 6 y 7 dB respectivamente más altos en el helio que en el aire. Estos resultados confirman que la frecuencia fundamental de los sonidos tonales es independiente de la frecuencia de resonancia de los sacos y que, por lo tanto, deben producirse por la acción de los labios de mono, vibrando de forma continua en vez de separándose súbitamente como ocurre para la generación de los chasquidos de ecolocalización (Madsen *et al.*, 2011).

1.5 Recepción acústica en odontocetos.

El sistema auditivo más generalizado en los mamíferos se compone de tres partes: el **oído externo** (pabellón auditivo), que actúa como receptor de las ondas acústicas del medio; el **oído medio**, que actúa transformando la energía acústica de un medio de baja impedancia (aire) hacia un medio de alta impedancia (fluido de la cóclea) a través de la membrana timpánica y de la cadena de huesecillos yunque, estribo y martillo (Hemilä *et al.*, 2010); y el **oído interno**, que actúa transduciendo la energía mecánica en impulsos nerviosos que van al cerebro.

A lo largo de su evolución, los cetáceos han desarrollado adaptaciones únicas en su oído externo y medio; han perdido la pinna auditiva, y aunque la mayoría de los elementos estructurales del oído de los mamíferos siguen presentes, algunos han perdido su función original, como la membrana timpánica. Mientras, otros están tan transformados (ej. el martillo) que apenas son reconocibles (De Haan, 1960; Nummela *et al.*, 1999a). El oído de los cetáceos se adaptó rápidamente a la audición submarina, siendo plenamente operativo en apenas 10 millones de años de evolución (Nummela *et al.*, 2004, 2007). Algunos de los cambios morfológicos que se pueden observar en las estructuras auditivas de los cetáceos ocurren de forma paralela al proceso de telescopización del cráneo (Miller, 1923; Kellogg, 1928).

La telescopización contribuyó a reposicionar los oídos. El complejo timpano-periótico o bula timpánica, que alberga al oído medio e interno, migró hacia una posición externa del cráneo, al que, en el caso de los odontocetos, se

une solo por ligamentos de sustentación (fig. 1.3; Nummela *et al.* 2007). Esto se produce para evitar la llegada al oído de vibraciones sonoras transmitidas por el cráneo, favoreciendo la direccionalidad de la recepción sonora. Rodeando al oído se encuentran los senos perióticos, rellenos de aire, que se extienden paralelamente a los huesos del cráneo, formando diversos compartimentos que reciben nombres diferentes según la estructura ósea a la que estén asociados (senos pterigoideos, anteriores, medios, peribulares y posteriores). Los senos

aéreos que rodean los oídos parecen servir además como reservorio de aire extra, para mantener la cavidad timpánica con suficiente volumen de aire al aumentar la profundidad, lo que resulta crucial para la retención de la sensibilidad auditiva durante el buceo (Fraser & Purves, 1960; Cranford *et al.*, 2008).

En contraste con los mamíferos terrestres, los odontocetos no poseen pabellones auditivos y el meato auditivo externo no está relleno de aire (Ketten, 1992, 1997). El antiguo meato auditivo externo está ocluido y no participa en la audición (McCormick *et al.*,

1970; Fig. 1.3.). Por el contrario, la recepción del sonido se realiza a través de la mandíbula inferior, a través de un área en la que el hueso es más delgado, (ventana acústica). El sonido penetra en la mandíbula inferior a través de esta

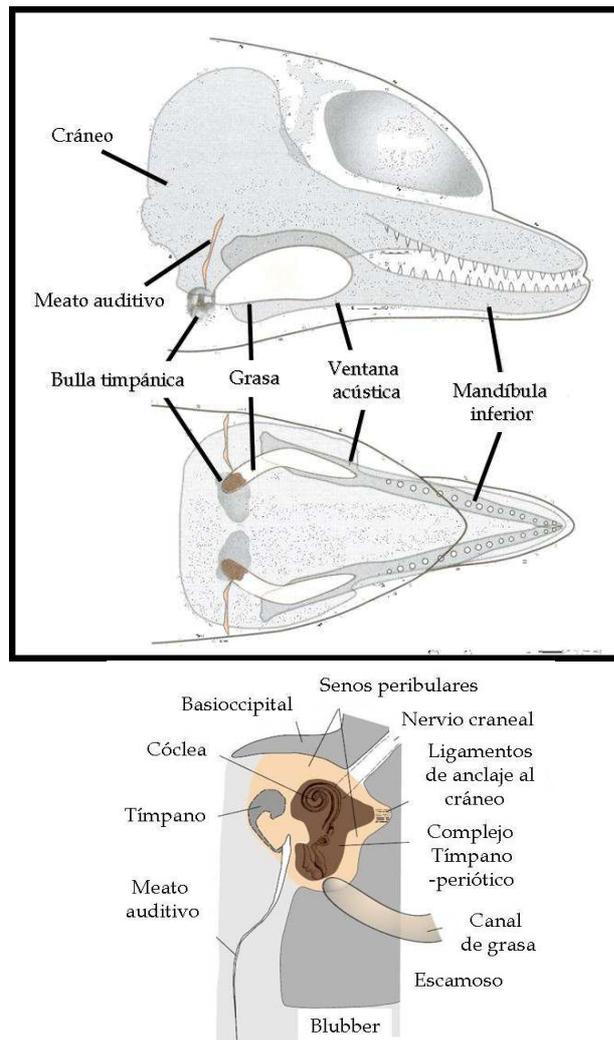


Figura 1.3. Esquema de la cabeza y detalle del oído de un delfín mular (*Tursiops truncatus*). Explicación en el texto. (Modificado de Berta *et al.*, 2005)

ventana y se transmite al oído medio e interno a través de la grasa acústica que rellena la mandíbula. Esta grasa acústica presenta una composición lipídica similar a la del melón (Varanasi & Malins, 1971; Litchfield *et al.*, 1975; Fig. 1.3 y 1.4), caracterizada por tener poca absorción sonora y una impedancia acústica similar a la del agua, lo que hace que no se pierda energía cuando el sonido se transmite entre las grasas acústicas y el medio. Por ello, las grasas acústicas del melón y el canal mandibular tienen un papel esencial en la conducción del sonido (Varanasi & Malins, 1971).

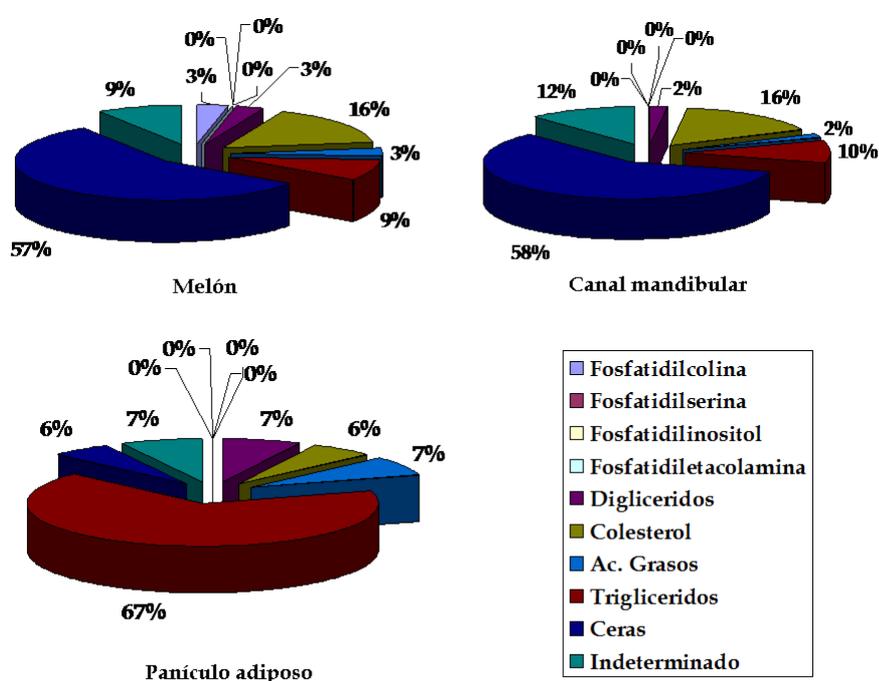


Figura 1.4. Porcentajes de tipos de lípidos en diversos tejidos grasos de un delfín común (*Delphinus delphis*). Nótese las similitudes en la composición lipídica del melón y del canal mandibular (grasas acústicas) frente al panículo adiposo (grasa subcutánea con funciones de termorregulación y energéticas) (Marrero *et al.*, 2012)

En el interior del complejo timpano-periótico se encuentran los componentes propios del oído de todos los mamíferos (tímpano, cadena de huesecillos, canales semicirculares y cóclea). En los cetáceos modernos, el canal de grasa mandibular alcanza la pared ventrolateral de la bulla timpánica, que está altamente mineralizada y se denomina el plato timpánico (Fig. 1.3; Nummela *et al.*, 2007; Hemilä *et al.*, 2010). La vibración de este plato timpánico

se transmite vía la cadena de huesecillos hasta la ventana oval de la cóclea. Los osículos que forman la cadena de huesecillos en los odontocetos modernos son muy pesados y no están suspendidos en la cavidad del oído medio, por lo que se ha planteado la hipótesis de que el sonido pasa a través de una conexión ósea (sinostosis) entre el martillo y el plato timpánico (Nummela *et al.*, 1999a, 1999b).

La cóclea de los odontocetos es similar a la de los mamíferos terrestres, aunque es relativamente más estrecha y alargada, lo que sugiere una especialización para la audición de altas frecuencias (Ketten, 2000). Además, la cóclea de los odontocetos posee un número muy elevado de células ciliadas del órgano de Corti, lo que sugiere un mayor rango auditivo que los mamíferos terrestres y una discriminación de frecuencias muy fina (Ketten, 2000).

1.5.1 Sensibilidad auditiva.

La mayoría de los odontocetos estudiados poseen una alta sensibilidad auditiva en un rango amplio de frecuencias (Fig. 1.5), siendo 75 veces más sensible que la humana para la frecuencia de mayor sensibilidad (Hemilä *et al.*, 2010). Esta alta sensibilidad se consigue gracias a dos pasos sucesivos que tienen lugar en el sistema de recepción acústica y que actúan incrementando la ganancia en la intensidad sonora (Hemilä *et al.*, 2010). En primer lugar, el canal de grasa de la mandíbula inferior actúa como un conductor de las ondas sonoras que inciden sobre el área de la ventana acústica y las focaliza sobre un área mucho menor en el plato timpánico. En segundo lugar, los osículos del oído medio transmiten la energía vibrátil del plato timpánico a un área todavía más pequeña de la ventana oval de la cóclea (Hemilä *et al.*, 2010).

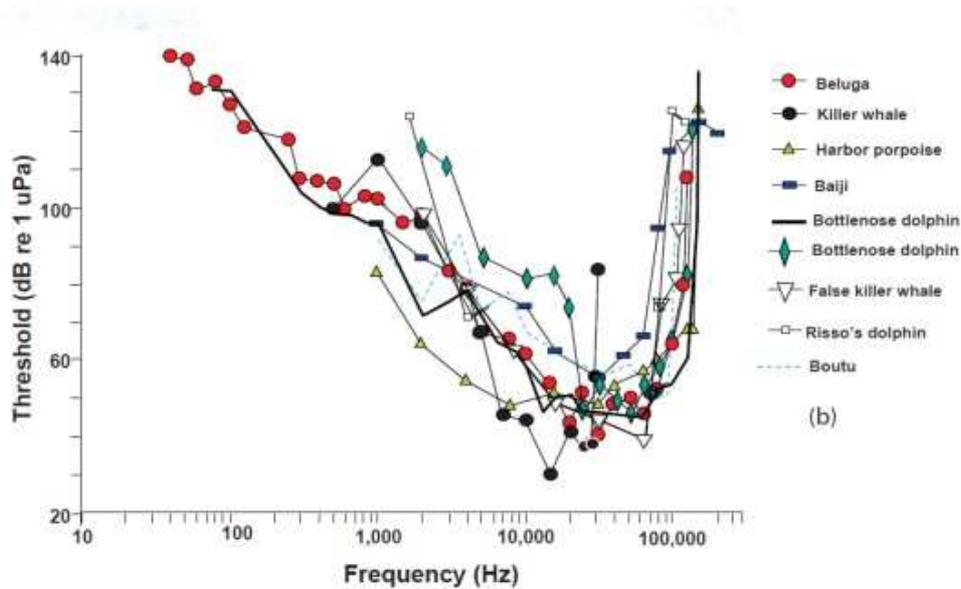


Figura 1.5. Curvas de sensibilidad auditiva (audiogramas) de varias especies de odontocetos. (Extraído de Reynolds & Rommel, 1999)

Como en la mayoría de los organismos, los audiogramas de los odontocetos forman una curva característica en forma de “U” (Fig. 1.5). De forma generalizada, a mayor tamaño del odontoceto, mayor es el rango de frecuencias de mejor audición (Hemilä *et al.*, 2010; Pacini *et al.*, 2011; Li *et al.*, 2012) y se superpone con el espectro de frecuencia de los chasquidos de ecolocalización de la especie (ej. Pacini *et al.*, 2011; Fig. 1.6). Grandes odontocetos, como orcas, poseen sus mayores sensibilidades auditivas a frecuencias menores que las de especies más pequeñas, como marsopas, (Kastelein *et al.*, 2002; Finneran *et al.*, 2008; Nachtigall & Supin, 2008; Nachtigall *et al.*, 2008).

Resolución de frecuencias.

Además de un amplio rango auditivo de frecuencias, los odontocetos poseen una aguda capacidad para discriminar entre diferentes frecuencias. La marsopa por ejemplo es capaz de apreciar diferencias en sonidos de menos de 0.1-0.2% para las frecuencias de mejor discriminación (Popper, 1980). Un estudio realizado para una banda funcional de frecuencias (“Functional

frequency bandwidth”), determinada por el contenido en frecuencias de los chasquidos de ecolocalización y el límite más alto de capacidad auditiva, demostró que un delfín mular entrenado era capaz de discriminar entre señales de banda ancha que diferían en menos de 1 kHz (Ibsen *et al.*, 2009).

Resolución temporal.

La capacidad de percibir sonidos de alta frecuencia por los odontocetos está teóricamente asociada a incrementos en la resolución temporal, debido a la existencia de filtros periféricos auditivos de anchos de banda constante (Fay *et al.*, 1992; Supin *et al.*, 2003).

Existen diferentes métodos experimentales para determinar la resolución auditiva temporal, lo que dificulta la comparativa entre especies y crea cierta confusión a la hora de interpretar los resultados. Así por ejemplo, la resolución temporal estimada para el delfín mular varía según los estudios utilicen distintos tipos de estímulos y al empleo de técnicas fisiológicas o comportamentales (Au *et al.*, 1988; Dolphin, 1997; Supin & Popov, 1995). Un método experimental que proporciona medidas robustas y comparables es la medida de los potenciales auditivos evocados (AEPs) sobre la actividad del encéfalo (respuesta eléctrica auditiva cerebral o ABR), utilizando como estímulos señales de amplitud modulada (AM). A bajas tasa de repetición de las señales AM, las respuestas de los AEPs corresponden a la tasa de aplicación de los estímulos, formando lo que se conoce como índice de potenciales de acción evocados, y permiten el cálculo de la función de transferencia del índice de modulación (MRTF, del inglés “Modulation rate transfer function”). Así, la tasa máxima a la que el sistema nervioso puede seguir la tasa de aplicación de los estímulos puede usarse para estimar la resolución auditiva temporal (Supin & Popov, 1995). La estima para el delfín mular utilizando esta metodología es de 0.3 ms (correspondiente a un ancho de banda de MRTF de 1.7 kHz (Popov & Supin, 1990). Esto coincide aproximadamente con los 264 μ s calculados mediante experimentos de la respuesta comportamental a la exposición a dos chasquidos consecutivos (Au *et al.*, 1988).

1.6 Ecolocalización. El sistema dinámico de biosonar.

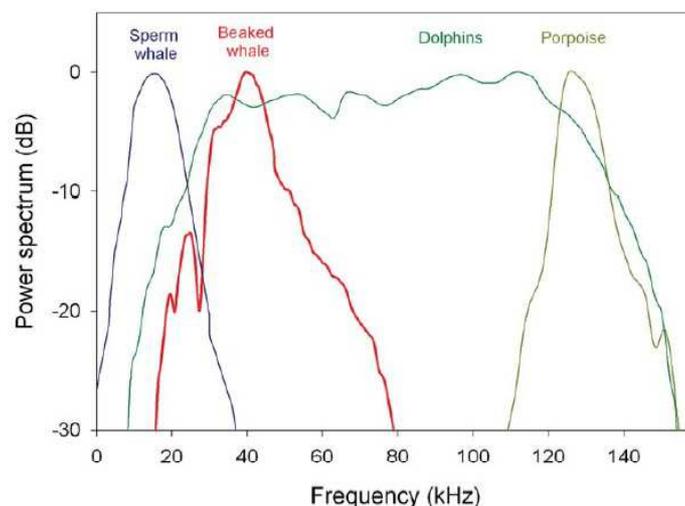
La ecolocalización activa o biosonar es una especialización acústica que han desarrollado los murciélagos, cetáceos y algunos géneros de aves de la Familia *Apodidae* (vencejos) y del Orden Caprimulgiformes (podargos, chotacabras, guácharos y egotelos), que permite a estos animales orientarse y capturar presas, utilizando la emisión de sonidos y la interpretación de los ecos que reflejan diferentes objetos en el medio (Medway, 1959; Griffin *et al.*, 1960; Norris *et al.*, 1961; Griffin & Thompson, 1982; Collins & Murphy, 1994).

Aunque existían sospechas de que los delfines eran capaces de ecolocalizar, no fue hasta 1960 que Norris y colaboradores demostraron la ecolocalización en un delfín mular (*Tursiops truncatus*), al que colocaron un par de ventosas que lo cegaban. Así, se observó que el delfín era capaz de navegar evitando varios obstáculos produciendo una serie de pulsos ultrasónicos, que fueron detectados simultáneamente. Desde entonces se ha progresado mucho en el conocimiento de las capacidades de ecolocalización de los cetáceos odontocetos, no existiendo hasta la fecha ninguna prueba definitiva de que ningún otro grupo de mamíferos marinos ecolocalice (Tyack & Clark, 2000).

Los cetáceos odontocetos han evolucionado desarrollando diferentes tipos de señales de ecolocalización dependiendo de su tamaño, así como de otros factores tales como el hábitat, tipos de presas y presión de depredadores.

La mayoría de los delfínidos se caracterizan por emitir pulsos de corta duración (40-70 μ sec), con amplitudes pico a pico que suelen variar entre los 210-225 dB re 1 μ Pa y anchos de banda RMS de alrededor de 10 kHz, aunque los chasquidos son de banda ancha y pueden tener energía en varias decenas de kHz (Fig. 1.6).

Otros tres tipos de chasquidos de ecolocalización se han desarrollado en: 1) los zifios, 2) el cachalote (*Physeter macrocephalus*), y 3) marsopas (*Phocoenidae*), el género *Kogia* y algunos



delfínidos que no producen silbidos (Fig. 1.6). Esta diferenciación se debe posiblemente a diferentes historias filogenéticas y/o

Figura 1.6. Distribución de energía de las diferentes frecuencias (“Espectro de potencia”) de los cuatro tipo básicos de chasquidos de odontocetos: un chasquido multi-pulsado de un cachalote (“sperm whale”), un chasquido de banda ancha típico de un delfínido (“dolphins”), un chasquido de frecuencia modulado de un zifio (“beaked whale”) y un chasquido de alta frecuencia y banda estrecha de una marsopa (“porpoise”). (Madsen *et al.* Unpublished).

presiones ecológicas (ej. Morisaka & Connor, 2007). Solo unas pocas especies de odontocetos como la marsopa común (*P. phocoena*), el delfín de Commerson (*Cephalorhynchus commersonii*), el delfín de Hector (*C. hectori*), la marsopa de Dall (*Phocoenoides dalli*) y el cachalote pigmeo (*Kogia breviceps*), producen únicamente chasquidos de ecolocalización, que se caracterizan por ser de mayor frecuencia (> 100 kHz), con amplitudes pico a pico que normalmente varían entre los 120-145 dB re 1μPa y con anchos de banda más estrechos (normalmente menos de 10 kHz) que los chasquidos típicos de los delfínidos (Kamminga, 1988; Marten, 2000; Bassett *et al.*, 2009; Kyhn *et al.*, 2010, 2013).

En general, las señales de ecolocalización de los odontocetos se caracterizan por ser pulsos de corta duración, que se difunden en el medio de forma direccional, proyectándose desde la cabeza del animal en un haz sonoro. Todos las señales que se usan para la ecolocalización poseen una alta frecuencia comparadas con el diámetro de la estructura que hace de transductor al medio (Urick, 1993) y por lo tanto son direccionales. Esta direccionalidad, que se manifiesta tanto en la vertical como en la horizontal, provoca que solo los

pulsos registrados en el eje de dicho haz estén inalterados, existiendo distorsiones en la amplitud y el contenido espectral de un pulso recibido fuera del eje, que son más acusados según se registran más alejados del eje (Au, 1993). La direccionalidad de los pulsos de ecolocalización provoca que en muchos casos sea difícil obtener registros fiables de estas señales en la naturaleza, aunque puede darse el caso de que un animal emita directamente los pulsos de ecolocalización hacia el dispositivo de grabación.

Una de las principales propiedades de cualquier sistema de sonar es el rango máximo de detección. Au (1993) realizó experimentos para determinar este parámetro en varias especies de odontocetos. Para ello utilizó una esfera de metal que fue alejando progresivamente de un delfín mular y una marsopa, hasta que los animales fueron incapaces de detectar el objeto. Los rangos máximos a los que los delfines y las marsopas eran capaces de detectar correctamente el objeto en un 50% de las ocasiones fueron de 113 m y 26 m respectivamente (Au, 1993; Kastelein *et al.*, 2000). Para que ocurra el fenómeno de la ecolocalización, el sonido debe viajar desde el emisor hasta el objetivo y el eco de vuelta desde el objetivo hasta el emisor. La diferencia teórica en la pérdida por propagación de la ida y la vuelta del sonido para 113 y 26 m es de 36 dB, lo que explica en parte el mayor rango de detección del delfín; ya que éste produce los pulsos de ecolocalización unos 50-60 dB más altos que los de la marsopa. Sin embargo, hay que considerar otros factores a la hora de entender el complejo funcionamiento del biosonar de una especie y es importante realizar experimentos en el medio natural.

La disminución de nivel sonoro por transmisión es un valor que se obtiene de combinar la pérdida por transmisión geométrica (esférica, cilíndrica o una combinación de ambas) y la pérdida debido a la absorción de las diferentes frecuencias (las señales con frecuencias más altas se absorben antes que las de frecuencias más bajas). Una vez el chasquido alcanza al objetivo, una fracción de la energía, que depende del tamaño y de la diferencia de impedancias entre el agua y la composición del objetivo (ambos forman lo que se denomina en inglés: "Target strength", TS), se reflejará de vuelta hacia el

emisor. Además, este eco reflejado ha de ser recibido por el odontoceto con una diferencia de nivel suficiente con respecto al ruido de fondo (“Signal to Noise Ratio”, SNR) para poder ser detectado, e identificado como un objetivo frente al ruido ambiente y otros posibles objetos en el ambiente. Los ecos de vuelta no deseados que se suman al ruido de fondo y que dificultan la detectabilidad de los ecos deseados, se conoce en inglés como “clutter” (Fig. 1.7).

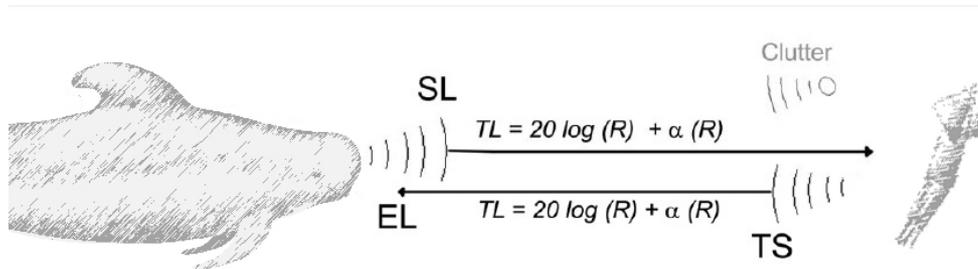


Figura 1.7. Esquema simplificado del proceso de ecolocalización. Una señal con un nivel de emisión determinado (“source level”, SL) se propaga por el medio, atenuándose en este caso por transmisión esférica ($20 \log R$) y por absorción dependiente de la frecuencia (αR). Cuando se ensonifica un objetivo, una fracción de la energía, determinada por el tamaño y la diferencia de impedancia de sus tejidos con el agua (“target strength”, TS), se refleja. Este eco se atenuará durante el camino de vuelta por los mismos mecanismos que en el camino de ida. El nivel del eco final (“echo level”, EL), será detectado si supera el nivel de ruido ambiente y el producido por los ecos de otros objetos en el medio. (modificado de Jensen *et al.*, 2009)

Considerando todos estos factores, el rango máximo de detección puede ser calculado teóricamente utilizando las ecuaciones simplificadas de sonar (Urlick, 1993):

$$SL - 2 \times (20 \log R + \alpha R) + TS = (N - DI_r) + ENR$$

(Ecuación simplificada de sonar; Urlick, 1993)

donde el nivel emitido (SL) menos la pérdida de nivel por transmisión del camino de ida y de vuelta, que equivale a dos veces la pérdida por transmisión esférica ($20 \log R$) y a la debida a la absorción (αR); más el “target strength” (TS), equivale al nivel de ruido ambiente (N) menos la direccionalidad del

sistema receptor (DI_r), más la diferencia en nivel entre el eco y el ruido ambiente (“Echo to Noise Ratio”, ENR).

Utilizando esta ecuación y parámetros comunes para odontocetos, los rangos de detección típicos de una presa potencial se estiman del orden de decenas de metros (para marsopas), cientos de metros (para delfínidos de mediano tamaño) y más de mil metros (para el cachalote), con variaciones que dependen del tipo de presas y los niveles de ruido ambiental (Akamatsu *et al.*, 2007; Madsen *et al.*, 2002a, 2005).

La información generada por un animal a través de sus propios pulsos de ecolocalización se denomina la escena activa acústica generada (Moss & Surlykke, 2001) y puede ser modificada por el animal cambiando las propiedades y la cadencia de emisión de sus pulsos de ecolocalización. Además, los animales obtienen información adicional de otras fuentes de sonido, como pueden ser posibles depredadores o conspecíficos, de forma pasiva.

Los delfines mulares en cautividad tienden a reducir progresivamente el intervalo entre chasquidos (ICI) al aproximarse al objeto a localizar (Au, 1993). Esta disminución en el ICI parece corresponder al tiempo que debe pasar entre que el sonido recorre el camino de ida y de vuelta al emisor, incluyendo además los 20 milisegundos de procesamiento cerebral del eco por parte del delfín. Es por ello, que el tiempo que pasa entre dos chasquidos es un indicador de la máxima distancia potencial al objetivo (Au, 1993). Además, se ha podido comprobar en varias especies de cetáceos que los animales ajustan el nivel de emisión de cada pulso a la distancia a la que se encuentra el objeto a localizar (Fig. 1.8; Au & Herzing, 2003; Au & Wursig, 2004).

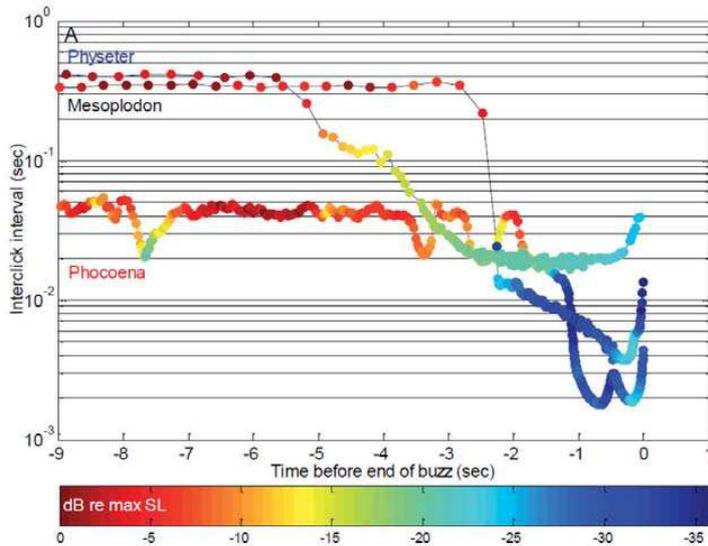


Figura 1.8. Ajustes del biosonar durante el comportamiento de alimentación de un cachalote (*Physeter macrocephalus*), un zifio de Blainville (*Mesoplodon densirostris*) y una marsopa común (*Phocoena phocoena*) mostrando los ajustes en el ICI y el nivel de emisión aparente durante la aproximación final al objetivo. La amplitud relativa de los chasquidos de ecolocalización y los chasquidos de los zumbidos (“buzzes”) está representada por colores. (Madsen & Surlykke, 2013).

1.7 Retos al clasificar las señales que forman el repertorio acústico de un odontoceto. Señales pulsadas y tonales.

El primer paso en el análisis de los sonidos de una especie consiste en categorizar las diferentes vocalizaciones que produce. Tradicionalmente, esta categorización se ha llevado a cabo escuchando las grabaciones (auralmente) y por inspección visual de espectrogramas (Caldwell & Caldwell, 1968; Ford, 1989; Herzing, 1996). Los sonidos que producen los delfínidos han sido estructuralmente clasificados en tres categorías: i-) trenes o **series regulares de chasquidos**; ii-) **ráfagas de pulsos** (del inglés “burst pulse sounds”); iii-) y **silbidos** (Caldwell *et al.*, 1990). Mientras que desde el punto de vista funcional las señales se han dividido en dos tipos: i-) chasquidos y zumbidos de ecolocalización, usados para la navegación y detección de presas; ii-) silbidos y series rápidas de pulsos usados para la comunicación (Herzing, 2000). Sin embargo, estas clasificaciones dependen en gran medida de las capacidades perceptivas de los seres humanos y las categorías que se generan pueden ser irrelevantes para los animales. Además, las señales constituidas por ráfagas de pulsos pueden ser usadas tanto para la ecolocalización como para la comunicación.

Las ráfagas de pulsos pueden llegar hasta cientos de chasquidos por segundo (ej. Madsen *et al.*, 2002b; Aguilar de Soto, 2006); siendo común que los animales varíen ligeramente la tasa de producción de los chasquidos dentro de una misma serie (Johnson *et al.* 2006, Aguilar de Soto *et al.* 2012). Cuando el intervalo entre los chasquidos que forman la señal es muy breve (del orden de 5 ms o menos), la percepción humana no puede distinguir entre un pulso y el siguiente, percibiéndose el sonido como un tono continuo. Esto provoca categorizaciones erróneas al hacer la clasificación auralmente. Además, la categorización por inspección visual de espectrogramas puede ser también problemática, ya que los espectrogramas están sometidos a un compromiso para representar la resolución temporal o en frecuencia de un sonido. Si se aumenta el tamaño del ancho de banda de la ventana con la que se construye el espectrograma, al representar el sonido con la transformada rápida de Fourier (FFT), se consigue aumentar la resolución en frecuencia de una señal, a costa de que se pierde la resolución temporal de la misma. Este fenómeno ocurre también a la inversa, de forma que una señal que aparece en el espectrograma como una serie de líneas horizontales, al disminuir el tamaño de la ventana de análisis, puede revelar que está constituida por la rápida sucesión de pulsos (Fig. 1.9; Watkins 1968).

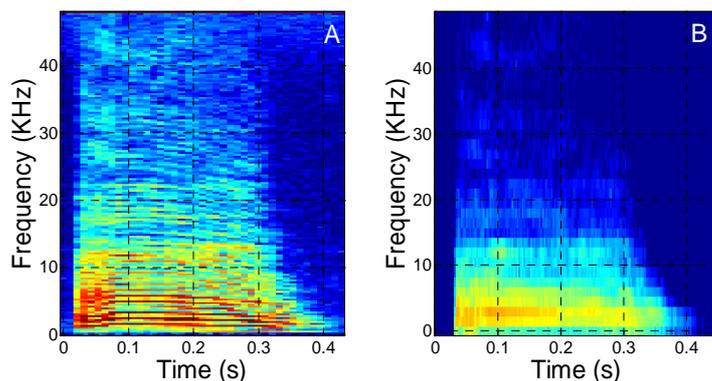


Figura 1.9. Diferencias en el espectrograma de una señal de calderón dependiendo del ancho de ventana escogida para realizar la FFT. (A) ventana tipo Hamming, 2048 NFFT, 50% de superposición. (B) ventana tipo Hamming, 64 NFFT, 50% de superposición.

1.8 Marcas acústicas para el estudio de la comunicación en cetáceos.

En el medio marino existen grandes dificultades para determinar qué individuo está vocalizando. Ello se debe a que la obtención de registros acústicos simultáneos a observaciones visuales continuadas es especialmente compleja en cetáceos, que pasan más del 90% del tiempo bajo la superficie del agua (Costa, 1993). En algunas condiciones particulares, y para ciertas especies, se puede determinar el individuo que está vocalizando usando técnicas de localización acústicas (Watkins & Shevill, 1971, 1974; Miller & Tyack, 1998; Wahlberg *et al.*, 2001), despliegues visuales asociados a la producción sonora (Janik & Slater, 1998; Lopez-Rivas & Bazua-Duran, 2010) o una combinación de ambas (Dudzinski *et al.*, 1995; Ball & Buck, 2004). Por ejemplo, el seguimiento acústico de especies de cetáceos solitarios se realiza utilizando sistemas de hidrófonos de arrastre (“hydrophone arrays”), que permiten calcular los ángulos de llegada de las distintas vocalizaciones, pudiéndose localizar la posición del animal por triangulación (ej. Wahlberg *et al.*, 2001). Utilizando esta metodología se puede estudiar la abundancia relativa de especies como el cachalote (Fais *et al.* 2016), los repertorios acústicos individuales, los contextos generales de emisión o las tasas de emisión (Wahlberg *et al.*, 2001; Thode, 2004). Sin embargo, en especies que viven en grupos sociales resulta complicado identificar el animal que está emitiendo en cada momento, lo que provoca que existan muy pocos datos sobre los contextos naturales de comportamiento que están asociados a la producción acústica. Esto se debe a que, al contrario que la mayoría de animales terrestres, los cetáceos rara vez realizan despliegues visuales observables, que se puedan asociar a la producción sonora (McGregor *et al.*, 1997; Janik & Slater, 1998). Además, las técnicas de localización acústica dependen de las dimensiones de los sistemas de hidrófonos conectados en serie, existiendo un compromiso entre rango y resolución, siendo muy a menudo imposible identificar al animal que emite las vocalizaciones.

El uso de marcas acústicas fijadas al cuerpo de los cetáceos ha demostrado ser una forma alternativa de estudiar los comportamientos asociados a la producción sonora en cetáceos individuales (Johnson *et al.*, 2009). Las primeras marcas acústicas poseían diodos que emitían destellos luminosos cada vez que un animal emitía un sonido (Tyack, 1985), aunque eran poco prácticas para estudios en condiciones naturales. La tecnología de las marcas acústicas ha evolucionado considerablemente desde entonces y las marcas actuales poseen toda una serie de sensores que proporcionan información acerca del contexto de emisión de un individuo. Una marca acústica moderna está constituida por: uno o dos hidrófonos, hardware para la adquisición de las señales, un microprocesador, una memoria física (tipo Flash) y una batería. Además de estos elementos básicos, la marca puede incorporar otra serie de sensores, como pueden ser: profundímetro, acelerómetros, magnetómetros, GPS, etc. (Johnson *et al.*, 2009).

A diferencia de otros tipos de marcas (ej. PTT “Platform transmitting terminals” de geocalización utilizando el sistema ARGOS), que envían paquetes de datos vía satélite cada vez que el animal sale a respirar, la grabación de datos acústicos requiere de tasas de muestreo muy elevadas, por lo que resulta imposible usar la telemetría por satélite para la transmisión de la enorme cantidad de datos que se generan. Debido a ello, las marcas acústicas existentes hasta la actualidad deben disponer de sistemas de almacenamiento adecuados y se deben recuperar tras cada uso para poder descargar los datos.

1.9 BIBLIOGRAFÍA

- AGUILAR DE SOTO, N. (2006). Acoustic and foraging behaviour of short-finned pilot whales (*Globicephala macrorhynchus*) and Blainville's beaked whales (*Mesoplodon densirostris*) in the Canary islands. Implications for impacts of man-made noise and ship collisions. Phd Thesis, La Laguna University.
- AGUILAR DE SOTO, N., MADSEN, P. T., TYACK, P., ARRANZ, P., MARRERO, J., FAIS, A., REVELLI, E. & JOHNSON, M. (2012). No shallow talk: Cryptic strategy in the vocal communication of Blainville's beaked whales. *Marine Mammal Science* **28**, E75-E92.
- AKAMATSU, T., TEILMANN, J., MILLER, L. A., TOUGAARD, J., DIETZ, R., WANG, D., WANG, K., SIEBERT, U. & NAITO, Y. (2007). Comparison of echolocation behaviour between coastal and riverine porpoises. *Deep Sea Research Part II: Topical studies in Oceanography* **54**, 290-297.
- AU, W. W. L. (1993). *The sonar of dolphins*. New York: Springer-Verlag.
- AU, W. W. L. & HERZING, D. L. (2003). Echolocation signals of wild Atlantic spotted dolphin (*Stenella frontalis*). *Journal of the Acoustical Society of America* **113**, 598-604.
- AU, W. W. L., MOORE, P. W. B. & PAWLOSKI, D. A. (1988). Detection of complex echoes in noise by an echolocating dolphin. *Journal of the Acoustical Society of America* **83**, 662-668.
- AU, W. W. L. & WURSIG, B. (2004). Echolocation signals of dusky dolphins (*Lagenorhynchus obscurus*) in Kaikoura, New Zealand. *Journal of the Acoustical Society of America* **115**, 2307-2313.
- BALL, K. R. & BUCK, J. R. (2005). A beamforming video recorder for integrated observations of dolphin behavior and vocalizations (L). *Journal of the Acoustical Society of America* **117**, 1005-1008.
- BAPTISTA, L. F. & GAUNT, S. L. L. (1994). Advances in studies of avian sound communication. *Condor*, 817-830.
- BASSETT, H. R., BAUMANN, S., CAMPBELL, G. S., WIGGINS, S. M. & HILDEBRAND, J. A. (2009). Dall's porpoise (*Phocoenoides dalli*) echolocation click spectral structure. *Journal of the Acoustical Society of America* **125**, 2677-2677.
- BERTA, A., SUMICH, J. L. & KOVACS, K. M. (2005). *Marine mammals: evolutionary biology*. Academic Press.
- BJERAGER, P., HEEGAARD, S. & TOUGAARD, J. (2003). Anatomy of the eye of the sperm whale (*Physeter macrocephalus* L.). *Aquatic Mammals* **29**, 31-36.
- BRADBURY, J. W. & VEHCAMP, S. L. (1998). *Principles of Animal Communication*. Sinauer Associates.
- BREATHNACH, A. S. (1960). The cetacean central nervous system. *Biological Reviews* **35**, 187-230.
- BRENNAN, P. A. & ZUFALL, F. (2006). Pheromonal communication in vertebrates. *Nature* **444**, 308-315.
- CALDWELL, M. C. & CALDWELL, D. K. (1968). Vocalization of naive captive dolphins in small groups. *Science* **159**, 1121-1123.

- CALDWELL, M. C., CALDWELL, D. K. & TYACK, P. L. (1990). Review of the signature whistle hypothesis for the Atlantic Bottlenosed dolphin. In *The Bottlenose dolphin* (ed. S. L. a. R. R. Reeves), pp. 199-234. Academic Press, Inc., San Diego, Ca.
- COLLINS, C. T. & MURPHY, R. (1994). Echolocation acuity of the Palawan swiftlet (*Aerodramus palawanensis*). *Avocetta* **17**, 157-62.
- COSTA, D. P. (1993). The secret life of marine mammals. *Oceanography* **6**, 120-128.
- CRANFORD, T. W. & AMUNDIN, M. (2003). *Biosonar Pulse Production in Odontocetes: The State of Our Knowledge*. . The University of Chicago Press, Chicago.
- CRANFORD, T. W., AMUNDIN, M. & NORRIS, K. S. (1996). Functional morphology and homology in the odontocete nasal complex: Implications for sound generation. *Journal of Morphology* **228**, 223-285.
- CRANFORD, T. W., KRYSL, P. & HILDEBRAND, J. A. (2008). Acoustic pathways revealed: simulated sound transmission and reception in Cuvier's beaked whale (*Ziphius cavirostris*). *Bioinspiration & biomimetics* **3**, 016001.
- DE HAAN, F. W. R. (1960). Some aspects of mammalian hearing under water. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 54-62.
- DEJOURS, P. (1987). *Comparative physiology: life in water and on land*. Springer Science & Business Media.
- DIERCKS, K. J., TROCHTA, R. T., GREENLAW, C. F. & EVANS, W. E. (1971). Recording and analysis of dolphin echolocation signals. *The Journal of the Acoustical Society of America* **49**, 135-135.
- DOLPHIN, W. F. (1997). Electrophysiological measures of auditory processing in odontocetes. *Bioacoustics. The International Journal of Animal Sound and its Recording* **8**, 79-101.
- DORMER, K. J. (1979). Mechanism of sound production and air recycling in delphinids: Cineradiographic evidence. *Journal of the Acoustical Society of America* **65**, 229-239.
- DUBROVSKY, N. A., GLADILIN, A., MOHL, B. & WAHLBERG, M. (2004). Modeling of the dolphin's clicking sound source: the influence of the critical parameters. *Acoustical Physics* **50**, 463-468.
- DUDZINSKI, K. M., CLARK, C. W. & WÜRSIG, B. (1995). A mobile video/acoustic system for simultaneously recording dolphin behavior and vocalizations underwater. *Aquatic Mammals* **21**, 187-193.
- EVANS, W. E. & PRESCOTT, J. H. (1962). Observations of the sound production capabilities of the bottlenosed porpoise: a study of whistles and clicks. *Zoologica* **47** 121-128.
- FAIS, A., AGUILAR SOTO, N., LEWIS, T., ÁLVAREZ, O., MARTÍN, L. & RODRÍGUEZ, M. (2016). Abundance and distribution of sperm whales in the Canary Islands. Can sperm whales sustain ship strikes in the archipelago? *PlosOne*, en prensa.
- FAY, R. R., POPPER, A. N. & WEBSTER, D. B. (1992). *The evolutionary biology of hearing*. Springer-Verlag.
- FINNERAN, J. J., HOUSER, D. S., BLASKO, D., HICKS, C., HUDSON, J. & OSBORN, M. (2008). Estimating bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) hearing

- thresholds from single and multiple simultaneous auditory evoked potentials. *The Journal of the Acoustical Society of America* **123**, 542-551.
- FORD, J. K. B. (1989). Acoustic behaviour of resident killer whales (*Orcinus orca*) off Vancouver Island, British Columbia. *Can. J. Zool.* **67**, 727-745.
- FRASER, F. C. & PURVES, P. E. (1960). Anatomy and function of the cetacean ear. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 62-77.
- FRIEDL, W. A., NACHTIGALL, P. E., MOORE, P. W. B., CHUN, N. K. W., HAUN, J. E., HALL, R. W. & RICHARDS, J. L. (1990). Taste reception in the Pacific bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus gilli*) and the California sea lion (*Zalophus californianus*). In *Sensory Abilities of Cetaceans*, pp. 447-454. Springer.
- GRIEBEL, U. (2002). Color vision in marine mammals: a review. *The Vienna school of marine biology: a tribute to Jörg Ott. Facultas Universitätsverlag: Wien*.
- GRIFFIN, D. R. & THOMPSON, D. (1982). Echolocation by cave swiftlets. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **10**, 119-123.
- GRIFFIN, D. R., WEBSTER, F. A. & MICHAEL, C. R. (1960). The echolocation of flying insects by bats. *Animal Behaviour* **8**, 141-154.
- HAUSER, M. D. (1996). *The evolution of communication*. MIT press.
- HEMILA, S., NUMMELA, S. & REUTER, T. (2010). Anatomy and physics of the exceptional sensitivity of dolphin hearing (Odontoceti: Cetacea). *Journal of Comparative Physiology A* **196**, 165-179.
- HERZING, D. L. (1996). Vocalizations and associated underwater behavior of free-ranging Atlantic spotted dolphins, *Stenella frontalis* and bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*. *Aquatic Mammals* **22**, 61-79.
- HERZING, D. L. (2000). Acoustics and social behavior of wild dolphins: implications for sound society.
- HOPKINS, C. D. (1974). Electric Communication in the reproductive Behavior of *Stemopygus macmms* (Gymnotoidei). *Z. Tierpsychol* **35**, 518-535.
- HUGGENBERGER, S., RAUSCHMANN, M. A., VOGL, T. J. & OELSCHLÄNGER, H. H. A. (2009). Functional morphology of the nasal complex in the harbor porpoise (*Phocoena phocoena* L.). *The Anatomical Record* **292**, 902-920.
- IBSEN, S. D., AU, W. W. L., NACHTIGALL, P. E. & BREESE, M. (2009). Functional bandwidth of an echolocating Atlantic bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*). *The Journal of the Acoustical Society of America* **125**, 1214-1221.
- JANIK, V. M. & SLATER, P. J. B. (1998). Context-specific use suggest that bottlenose dolphin signature whistles are cohesion calls. *Animal Behaviour* **56**, 829-838.
- JOHNSON, M., MADSEN, P. T., ZIMMER, W. M. X., AGUILAR DE SOTO, N. & TYACK, P. L. (2006). Foraging Blainville's beaked whales (*Mesoplodon densirostris*) produce distinct click types matched to different phases of echolocation. *The Journal of Experimental Biology* **209**, 5038-5050.
- JOHNSON, M., AGUILAR DE SOTO, N. & MADSEN, P. T. (2009). Studying the behaviour and sensory ecology of marine mammals using acoustic recording tags: a review. *Marine Ecology Progress Series* **395**, 55-73.
- KAMMINGA, C. (1988). Echolocation signal types of odontocetes. In *Animal Sonar*, pp. 9-22. Springer.

- KASTELEIN, R. A., AU, W. W. L. & HAAN, D. D. (2000). Detection distances of bottom-set gillnets by harbour porpoises (*Phocoena phocoena*) and bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). *Marine Environmental Research* **49**, 359-375.
- KASTELEIN, R. A., BUNSKOEK, P., HAGEDOORN, M., AU, W. W. L. & DE HAAN, D. (2002). Audiogram of a harbor porpoise (*Phocoena phocoena*) measured with narrow-band frequency-modulated signals. *The Journal of the Acoustical Society of America* **112**, 334-344.
- KELLOGG, R. (1928). The history of whales-their adaptation to life in the water (concluded). *The Quarterly Review of Biology* **3**, 174-208.
- KETTEN, D. R. (1992). The cetacean ear: form, frequency, and evolution. In *Marine mammal sensory systems*, pp. 53-75. Springer.
- KETTEN, D. R. (1997). Structure and function in whale ears. *Bioacoustics. The International Journal of Animal Sound and its Recording* **8**, 103-135.
- KETTEN, D. R. (2000). Cetacean ears. In *Hearing by whales and dolphins*, pp. 43-108. Springer.
- KYHN, L. A., JENSEN, F. H., BEEDHOLM, K., TOUGAARD, J., HANSEN, M. & MADSEN, P. T. (2010). Echolocation in sympatric Peale's dolphins (*Lagenorhynchus australis*) and Commerson's dolphins (*Cephalorhynchus commersonii*) producing narrow-band high-frequency clicks. *The Journal of experimental biology* **213**, 1940-1949.
- KYHN, L. A., TOUGAARD, J., BEEDHOLM, K., JENSEN, F. H., ASHE, E., WILLIAMS, R. & MADSEN, P. T. (2013). Clicking in a Killer Whale habitat: Narrow-band, high-frequency biosonar clicks of harbour porpoise (*Phocoena phocoena*) and Dall's porpoise (*Phocoenoides dalli*).
- LAJE, R. & MINDLIN, G. B. (2005). Modeling source-source and source-filter acoustic interaction in birdsong. *Physical Review E* **72**, 036218.
- LI, S., WANG, D., WANG, K., TAYLOR, E. A., CROS, E., SHI, W., WANG, Z., FANG, L., CHEN, Y. & KONG, F. (2012). Evoked-potential audiogram of an Indo-Pacific humpback dolphin (*Sousa chinensis*). *The Journal of experimental biology* **215**, 3055-3063.
- LILLY, J. C. (1962). Vocal Behavior of the Bottlenose Dolphin. *Proceedings of the American Philosophical Society* **106**, 520-529.
- LITCHFIELD, C., GREENBERG, A. J., CALDWELL, D. K., CALDWELL, M. C., SIPOS, J. C. & ACKMAN, R. G. (1975). Comparative lipid patterns in acoustical and nonacoustical fatty tissues of dolphins, porpoises and toothed whales. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Comparative Biochemistry* **50**, 591-597.
- LÓPEZ-RIVAS, R. M. & BAZÚA-DURÁN, C. Who is whistling? Localizing and identifying phonating dolphins in captivity. *Applied Acoustics* **71**, 1057-1062.
- LOWELL, W. R. & FLANIGAN, W. F. (1980). Marine mammal chemoreception. *Mammal review* **10**, 53-59.
- MACKAY, R. S. & LIAW, H. M. (1981). Dolphin vocalization mechanisms. *Science* **212**, 676-678.

- MADSEN, C. (1976). Tests for color discrimination and spectral sensitivity in the bottlenosed dolphin, *Tursiops truncatus*.
- MADSEN, P., WAHLBERG, M. & MOHL, B. (2002a). Male sperm whale (*Physeter macrocephalus*) acoustics in a high-latitude habitat: implications for echolocation and communication. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **53**, 31-41.
- MADSEN, P. T., JENSEN, F. H., CARDER, D. & RIDGWAY, S. (2011). Dolphin whistles: a functional misnomer revealed by heliox breathing. *Biology Letters* **8**, 211-213.
- MADSEN, P. T., JOHNSON, M., DE SOTO, N. A., ZIMMER, W. M. X. & TYACK, P. (2005). Biosonar performance of foraging beaked whales (*Mesoplodon densirostris*). *Journal of Experimental Biology* **208**, 181-194.
- MADSEN, P. T., PAYNE, R., KRISTIANSEN, N. U., WAHLBERG, M., KERR, I. & MOHL, B. (2002b). Sperm whale sound production studied with ultrasound time/depth-recording tags. *The Journal of Experimental Biology* **205**, 1899-1906.
- MADSEN, P. T. & SURLYKKE, A. (2013). Functional convergence in bat and toothed whale biosonars. *Physiology* **28**, 276-283.
- MADSEN, P. T. & WAHLBERG, M. (2007). Recording and quantification of ultrasonic echolocation clicks from free-ranging toothed whales. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* **54**, 1421-1444.
- MARKL, H. (1985). Manipulation, modulation, information, cognition: some riddles of communication. In *Experimental Behavioral Ecology and Sociobiology* (ed. B. Holldobler and M. Lindauer), pp. 163-194, Sunderland, Massachusetts: Sinauer.
- MARLER, P., DUFTY, A. & PICKERT, R. (1986). Vocal communication in the domestic chicken: II. Is a sender sensitive to the presence and nature of a receiver? *Animal Behaviour* **34**, 194-198.
- MARRERO PÉREZ, J., ACOSTA GONZÁLEZ, N. G., MORAL CENDÓN, M., RODRÍGUEZ RAMALLO, S., RODRÍGUEZ, C., & AGUILAR DE SOTO, N. (2012). POSTER: ¡No te comas la cabeza!...La importancia de preservar las grasas acústicas para un delfín común (*Delphinus delphis*) en estado de inanición. In *XVII Simposio Ibérico de Estudios de Biología Marina*, Donostia-San Sebastián, Spain.
- MARTEN, K. (2000). Ultrasonic analysis of pygmy sperm whale (*Kogia breviceps*) and Hubbs' beaked whale (*Mesoplodon carlhubbsi*) clicks. *Aquatic Mammals* **26**, 45-48.
- MARTEN, K. & MARLER, P. (1977). Sound transmission and its significance for animal vocalization. *Behavioral ecology and sociobiology* **2**, 271-290.
- MASS, A. M. & SUPIN, A. Y. A. (2007). Adaptive features of aquatic mammals' eye. *The Anatomical Record* **290**, 701-715.
- MAUCK, B. R., EYSEL, U. & DEHNHARDT, G. (2000). Selective heating of vibrissal follicles in seals (*Phoca vitulina*) and dolphins (*Sotalia fluviatilis guianensis*). *Journal of Experimental Biology* **203**, 2125-2131.

- MCCORMICK, J. G., WEVER, E. G., PALIN, J. & RIDGWAY, S. H. (1970). Sound conduction in the dolphin ear. *The Journal of the Acoustical Society of America* **48**, 1418-1428.
- McFARLAND, W. N. (1971). Cetacean visual pigments. *Vision Research* **11**, 1065-1072.
- MEDWAY, L. (1959). Echo-location among Collocalia. *Nature* **184**, 1352-1353.
- MEDWIN, H. & CLAY, C. S. (1997). *Fundamentals of acoustical oceanography*. Academic Press.
- MILLER, G. S. (1923). The telescoping of the cetacean skull *Smithsonian Miscellaneous Collection* **76** 1-71.
- MILLER, P. J. & TYACK, P. L. (1998). A small towed beamforming array to identify vocalizing resident killer whales (*Orcinus orca*) concurrent with focal behavioral observations. *Deep-sea Research II* **45**, 1389-1405.
- MILLS, F. H. J. & RENOUF, D. (1986). Determination of the vibration sensitivity of harbour seal *Phoca vitulina* (L.) vibrissae. *Journal of experimental marine biology and ecology* **100**, 3-9.
- MOHL, B., WAHLBERG, M., MADSEN, P. T., MILLER, L. A. & SURLYKKE, A. (2000). Sperm whale clicks: Directionality and source level revisited. *J. Acoustical society of America* **107**, 638-648.
- MORISAKA, T. & CONNOR, R. C. (2007). Predation by killer whales (*Orcinus orca*) and the evolution of whistle loss and narrow-band high frequency clicks in odontocetes. *Journal of evolutionary biology* **20**, 1439-1458.
- MOSS, C. F. & SURLYKKE, A. (2001). Auditory scene analysis by echolocation in bats. *The Journal of the Acoustical Society of America* **110**, 2207-2226.
- NACHTIGALL, P. E., MOONEY, T. A., TAYLOR, K. A., MILLER, L. A., RASMUSSEN, M. H., AKAMATSU, T., TEILMANN, J., LINNENSCHMIDT, M. & VIKINGSSON, G. A. (2008). Shipboard measurements of the hearing of the white-beaked dolphin *Lagenorhynchus albirostris*. *Journal of Experimental Biology* **211**, 642-647.
- NACHTIGALL, P. E. & SUPIN, A. Y. (2008). A false killer whale adjusts its hearing when it echolocates. *Journal of Experimental Biology* **211**, 1714-1718.
- NAGUIB, M. & WILEY, R. H. (2001). Estimating the distance to a source of sound: mechanisms and adaptations for long-range communication. *Animal behaviour* **62**, 825-837.
- NORRIS, K. S. & HARVEY, G. W. (1972). A theory for the function of the spermaceti organ of the sperm whale (*Physeter catodon* L.). In *Animal Orientation and Navigation*, pp. 397-417 Science and Technology Office, NASA, Washington, DC
- NORRIS, K. S., PRESCOTT, J. H., ASA-DORIAN, P. V. & PERKINS, P. (1961). An experimental demonstration of echo-location behavior in the porpoise, *Tursiops truncatus* (Montagu). *Biological Bulletin*, 163-176.
- NOWICKI, S. (1987). Vocal tract resonances in oscine bird sound production: evidence from birdsongs in a helium atmosphere. *Nature* **325**, 53-55.
- NUMMELA, S., KOSOVE, J. E., LANCASTER, T. E. & THEWISSEN, J. G. M. (2004). Lateral mandibular wall thickness in *Tursiops truncatus*: Variation due to sex and age. *Marine Mammal Science* **20**, 491-497.

- NUMMELA, S., REUTER, T., HEMILA, S., HOLMBERG, P. & PAUKKU, P. (1999a). The anatomy of the killer whale middle ear (*Orcinus orca*). *Hearing research* **133**, 61-70.
- NUMMELA, S., THEWISSEN, J. G. M., BAJPAI, S., HUSSAIN, T. & KUMAR, K. (2007). Sound transmission in archaic and modern whales: anatomical adaptations for underwater hearing. *The Anatomical Record* **290**, 716-733.
- NUMMELA, S., WAGAR, T., HEMILA, S. & REUTER, T. (1999b). Scaling of the cetacean middle ear. *Hearing research* **133**, 71-81.
- PACINI, A. F., NACHTIGALL, P. E., QUINTOS, C. T., SCHOFIELD, T. D., LOOK, D. A., LEVINE, G. A. & TURNER, J. P. (2011). Audiogram of a stranded Blainville's beaked whale (*Mesoplodon densirostris*) measured using auditory evoked potentials. *The Journal of experimental biology* **214**, 2409-2415.
- PAO, Y. H. & VARATHARAJULU, V. (1976). Huygen's principle, radiation conditions, and integral formulas for the scattering of elastic waves. *The Journal of the Acoustical Society of America* **59**, 1361-1371.
- PILLERI, G. (1983). The sonar system of the dolphins. *Endeavour* **7**, 59-64.
- POPOV, V. V. & SUPIN, A. Y. (1990). Auditory brain stem responses in characterization of dolphin hearing. *Journal of Comparative Physiology A* **166**, 385-393.
- POPPER, A. N. (1980). Sound emission and detection by delphinids. *Cetacean behavior: Mechanisms and functions*, 1-52.
- QUINTANA-RIZZO, E., MANN, D. A. & WELLS, R. S. (2006). Estimated communication range of social sounds used by bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). *The Journal of the Acoustical Society of America* **120**, 1671-1683.
- REIDENBERG, J. S. & LAITMAN, J. T. (1988). Existence of vocal folds in the larynx of Odontoceti (toothed whales). *The Anatomical Record* **221**, 884-891.
- REIDENBERG, J. S. & LAITMAN, J. T. (2007). Discovery of a low frequency sound source in Mysticeti (baleen whales): Anatomical establishment of a vocal fold homolog. *The Anatomical Record* **290**, 745-759.
- REPENNING, C. A. (1976). Adaptive evolution of sea lions and walruses. *Systematic Biology* **25**, 375-390.
- REYNOLDS, J. E. & ROMMEL, S. A. (1999). *The biology of marine mammals*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C
- RICHARDSON, W. J., GREENE, C. R. J., MALME, C. I. & THOMPSON, D. H. (1995). *Marine mammals and noise*.
- RIDGWAY, S. H. & CARDER, D. A. (1988). Nasal pressure and sound production in an echolocating white whale, *Delphinapterus leucas*. In *Animal Sonar*, pp. 53-60. Springer.
- RIDGWAY, S. H. & CARDER, D. A. (1990). Tactile sensitivity, somatosensory responses, skin vibrations, and the skin surface ridges of the bottle-nose dolphin, *Tursiops truncatus*. In *Sensory Abilities of Cetaceans*, pp. 163-179. Springer.
- RIDGWAY, S. H., CARDER, D. A., GREEN, R. F., GAUNT, A. S., GAUNT, S. L. L. & EVANS, W. E. (1980). Electromyographic and pressure events in the

- nasolaryngeal system of dolphins during sound production. In *Animal sonar systems*, pp. 239-249. Springer.
- STEEMAN, M. E., HEBGAARD, M. B., FORDYCE, R. E., HO, S. Y. W., RABOSKY, D. L., NIELSEN, R., RAHBK, C., GLENNER, H., SARENSEN, M. V. & WILLERSLEV, E. (2009). Radiation of extant cetaceans driven by restructuring of the oceans. *Systematic Biology* **58**, 573-585.
- SUPIN, A. Y., NACHTIGALL, P. E., PAWLOSKI, J. & AU, W. W. L. (2003). Evoked potential recording during echolocation in a false killer whale *Pseudorca crassidens* (L). *The Journal of the Acoustical Society of America* **113**, 2408-2411.
- SUPIN, A. Y. & POPOV, V. V. (1995). Temporal resolution in the dolphin's auditory system revealed by double-click evoked potential study. *The Journal of the Acoustical Society of America* **97**, 2586-2593.
- SZYMANSKI, M. D., BAIN, D. E., KIEHL, K., PENNINGTON, S., WONG, S. & HENRY, K. R. (1999). Killer whale (*Orcinus orca*) hearing: Auditory brainstem response and behavioral audiograms. *J. Acoustical society of America* **106**, 1134-1141.
- THEWISSEN, J. G. M. (1994). Phylogenetic aspects of cetacean origins: a morphological perspective. *Journal of Mammalian Evolution* **2**, 157-184.
- THEWISSEN, J. G. M., COOPER, L. N., CLEMENTZ, M. T., BAJPAI, S. & TIWARI, B. N. (2007). Whales originated from aquatic artiodactyls in the Eocene epoch of India. *Nature* **450**, 1190-1194.
- THEWISSEN, J. G. M., GEORGE, J., ROSA, C. & KISHIDA, T. (2011). Olfaction and brain size in the bowhead whale (*Balaena mysticetus*). *Marine Mammal Science* **27**, 282-294.
- THODE, A. (2004). Tracking sperm whale (*Physeter macrocephalus*) dive profiles using a towed passive acoustic array. *J. Acoust. Soc. Am.* **116**.
- TYACK, P. (1985). An optical telemetry device to identify which dolphin produces a sound. *The Journal of the Acoustical Society of America* **78**, 1892-1895.
- TYACK, P. L. (1998). Acoustic communication under the sea. In *Animal acoustic communication*, pp. 163-220. Springer.
- TYACK, P. L. & CLARK, C. W. (2000). Communication and acoustic behavior of dolphins and whales. In *Hearing by whales and dolphins*, pp. 156-224. Springer.
- TYACK, P. L. & MILLER, E. H. (2002). Vocal anatomy, acoustic communication and echolocation. *Marine mammal biology: An evolutionary approach*, 142-184.
- UHEN, M. D. (2007). Evolution of marine mammals: back to the sea after 300 million years. *The anatomical record* **290**, 514-522.
- URICK, R. J. (1993). *Sound propagation in the sea*.
- VARANASI, U. & MALINS, D. C. (1971). Unique lipids of the porpoise (*Tursiops gilli*): differences in triacyl glycerols and wax esters of acoustic (mandibular canal and melon) and blubber tissues. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Lipids and Lipid Metabolism* **231**, 415-418.

- WAHLBERG, M., MÄHL, B. & TEGLBERG MADSEN, P. (2001). Estimating source position accuracy of a large-aperture hydrophone array for bioacoustics. *The Journal of the Acoustical Society of America* **109**, 397-406.
- WAHLBERG, M. (2002). The acoustic behaviour of diving sperm whales observed with a hydrophone array. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **281**, 53-62.
- WARRANT, E. J. & LOCKET, N. A. (2004). Vision in the deep sea. *Biological Reviews* **79**, 671-712.
- WATKINS, W. A. & SCHEVILL, W. E. (1972). Sound source location by arrival-times on a non-rigid three-dimensional hydrophone array. In *Deep Sea Research and Oceanographic Abstracts*, vol. 19, pp. 691-706. Elsevier.

CAPÍTULO 2

Antecedentes

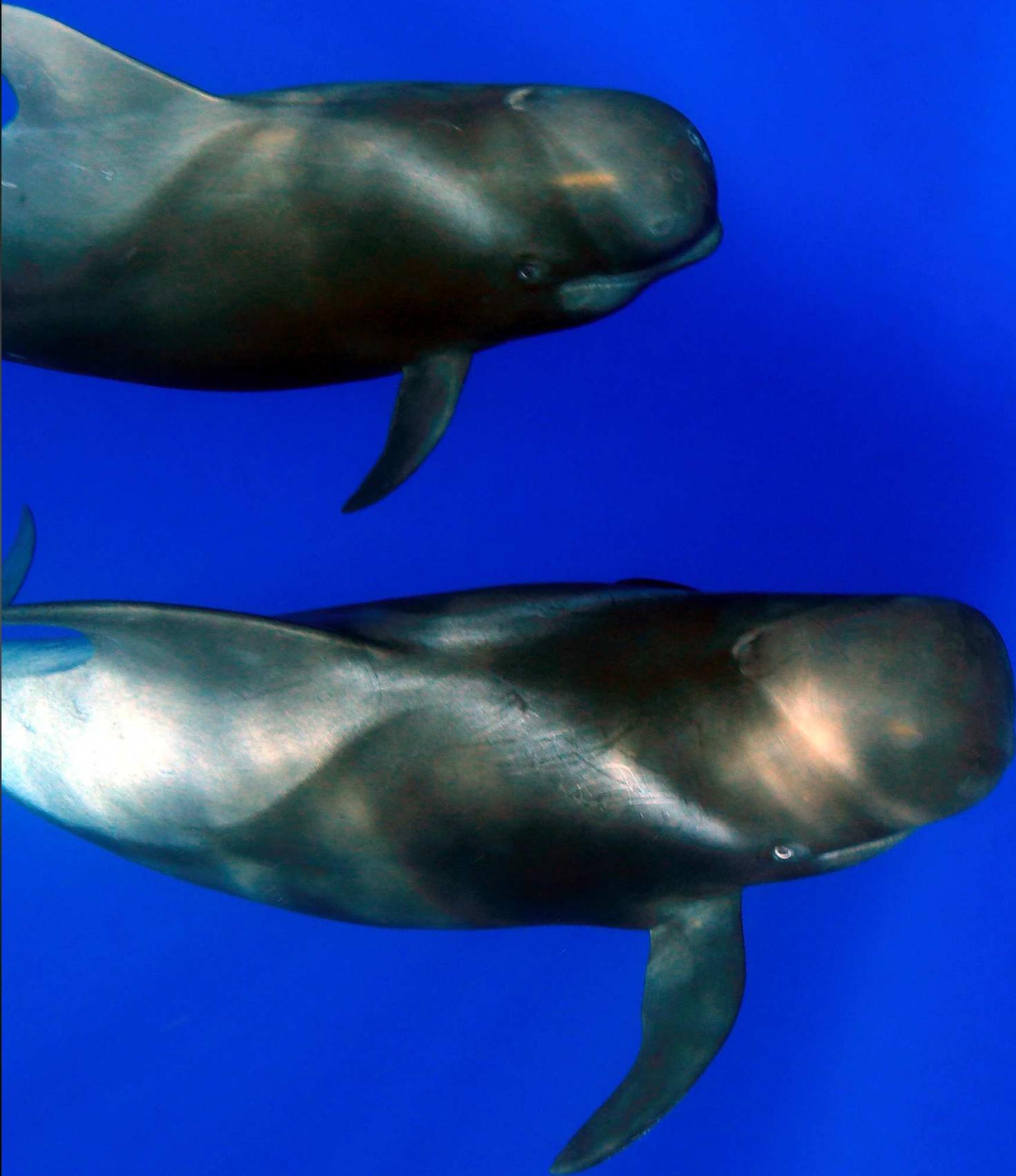


Foto: Joaquín Gutiérrez

2.1 Taxonomía y evolución del calderón de aleta corta (*Globicephala macrorhynchus*)

El género *Globicephala* (del Latín 'globus' = globo y el Griego 'kephale' = cabeza) incluye dos especies desde el año 1971, cuando van Bree demostró que solo existían dos morfotipos reconocibles por diferencias osteológicas: el calderón de aleta corta (*G. macrorhynchus*, Gray 1846) y el calderón de aleta larga (*G. melaena*, Traill 1809), también denominados informalmente calderón tropical y común, respectivamente. Este género ha sido revisado en varias ocasiones. Así por ejemplo, Jones *et al.* (1986) proponen la revisión del nombre específico del calderón de aleta larga, y en la actualidad el nombre específico aceptado es *G. melas*. Algunas variaciones en la morfología del calderón de aleta corta llevaron a algunos autores a sugerir la existencia de otras especies como *G. scammonii* (revisado en Bernard & Reilly, 1999), que en la actualidad se considera una variación geográfica del calderón de aleta corta. Otras formas geográficas de *G. macrorhynchus* han sido descubiertas en las costas de Japón, donde la especie forma dos poblaciones genéticamente aisladas (Wada, 1988), que parecen estar segregadas por diferencias en la temperatura del agua. Se ha especulado que el mayor tamaño de la forma del norte es una adaptación a las aguas más frías que habita (Kasuya *et al.*, 1988).

Las dos especies de calderón muestran una apariencia externa similar, diferenciándose principalmente en: la longitud relativa de las aletas pectorales con respecto al cuerpo (más del 16% de la longitud total en *G. melas* y menos del 15% en *G. macrorhynchus*), y el número de dientes (9-12 en *G. melas* y 7-9 en *G. macrorhynchus*) (Fraser, 1950; Sergeant, 1962a; Van Bree, 1971). También se observan diferencias en la aleta dorsal de los machos adultos, que es más alta en los calderones de aleta corta. Sin embargo, existe solapamiento en estos caracteres (Bloch *et al.*, 1993) y las diferencias en la forma del cráneo (Fig. 2.1) son la característica más fiable (Bernard & Reilly, 1999). Un estudio reciente utilizando marcadores genéticos mitocondriales y nucleares ha descubierto que puede darse hibridación entre las dos especies (Miralles *et al.*, 2013),

confirmando la existencia de un individuo híbrido adulto, fruto del cruce entre un calderón común y un individuo híbrido fértil, cuya madre era un calderón común y el padre uno tropical. Esta es la primera vez que se describe genéticamente la existencia de un híbrido viable entre estas dos especies en condiciones naturales (Miralles *et al.*, 2013), aunque no es la primera vez que se da el caso entre especies de cetáceos en cautividad (Zornetzer & Duffield, 2003).

En las primeras clasificaciones, las dos especies de calderón estaban incluidas dentro de la familia Delphinidae, formando, junto con la orca (*Orcinus orca*, Linnaeus 1758) y la falsa orca (*Pseudorca crassidens*, Owen 1846), la subfamilia Globicephalinae (Bernard & Reilly, 1999).

Sin embargo, se han llevado a cabo diferentes revisiones, que en un principio se basaban

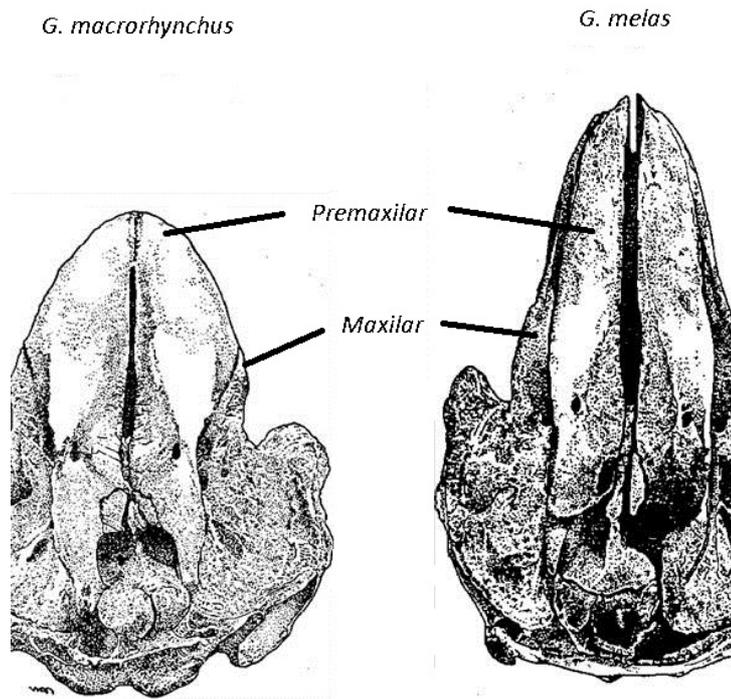


Figura 2.1. Ilustración mostrando las diferencias en la longitud relativa del cráneo entre las dos especies de calderón. El premaxilar cubre totalmente al maxilar en el cráneo de *G. macrorhynchus*, mientras que deja sin cubrir alrededor de 1 cm en el cráneo de *G. melas*. Modificada de la guía de cetáceos de la FAO.

fundamentalmente en variaciones específicas de la morfología del cráneo y del complejo timpano-periótico (Heyning & Mead, 1990). Un estudio filogenético posterior que incluye, además de datos morfológicos, variaciones moleculares (Messenger & McGuire, 1998), clasifica a los odontocetos en cinco superfamilias, que incluyen a todas las familias de odontocetos vivos y a los extintos. Siguiendo esta clasificación, los calderones estarían incluidos dentro de la superfamilia Odontoceti, formando con otras 53 especies de “delfines oceánicos”, la familia Delphinidae.

(<http://www.marinespecies.org/cetacea/aphia.php?p=taxdetails&id=148723>). Dentro de esta familia y conocidos colectivamente como “blackfish”, se agrupan en la Subfamilia Globicephalinae seis especies que comparten las siguientes características morfológicas: forma del cuerpo y coloración, dentición reducida, ausencia de pico u hocico pronunciado, y tres o más vértebras cervicales fusionadas. Este grupo englobaría a las tres especies de “orcas”: orca común, falsa orca y orca pigmea (*Feresa attenuata*, Gray 1874); a las dos especies de calderones; y a la orca o delfín de cabeza de melón (*Peponocephala electra*, Gray 1846), que se distingue del resto porque posee 20-25 pares de dientes en cada mandíbula, en contraste con los 8-13 que presentan los otros miembros del grupo (Perrin, 1989).

Una revisión más reciente de la Subfamilia Globicephalinae, realizada con datos sobre las variaciones en las secuencias del citocromo B (Leduc *et al.*, 1999), incluye al calderón gris (*Grampus griseus*, Cuvier 1812) dentro de esta Subfamilia y separa a la orca, que pasa a formar junto con la orca bastarda la Subfamilia Orcininae, aunque esta no ha sido aún aceptada por el comité de taxonomía de la Sociedad de Mamíferos Marinos. Por tanto, la taxonomía actualmente aceptada del calderón de aleta corta es la siguiente:

Clase: Mammalia

Subclase: Eutheria

Orden: Cetartiodactila

Infraorden: Cetacea

Superfamilia: Odontoceti

Familia: Delphinidae

Subfamilia: Globicephalinae

Género: *Globicephala*

Especie: *Globicephala macrorhynchus*

2.2 Descripción física

El calderón de aleta corta o tropical también es llamado ballena piloto, por su traducción directa del nombre inglés “pilot whale”, y “roas” o “roas negro” en Canarias. Es una especie de cuerpo largo y robusto, sin el hocico pronunciado característico de otras especies de delfínidos, dado que tiene la boca ínfera, y con la frente entre bulbosa y cuadrada dependiendo del género y la edad.

Su patrón de coloración es muy característico y dependiente de la edad (Fig. 2.2). Los individuos jóvenes son de coloración parduzca o gris claro, que se vuelve negro azabache o gris oscuro con el paso de los años (Yonekura *et al.*, 1980). Presentan áreas claras en la parte ventral del cuerpo, donde poseen una mancha en forma de ancla que empieza bajo la garganta y acaba detrás del ano (Mitchell, 1970). En las hembras esta mancha ventral se extiende alrededor de las hendiduras mamarias (Yonekura *et al.*, 1980) y se ha especulado que podría servir para guiar a las crías durante la lactancia (Mitchell, 1970). Detrás de la aleta dorsal presentan además una mancha gris clara en forma de silla de montar, y muchos individuos poseen además unas líneas claras post-orbitales (Mitchell, 1970; Kasuya *et al.*, 1988).

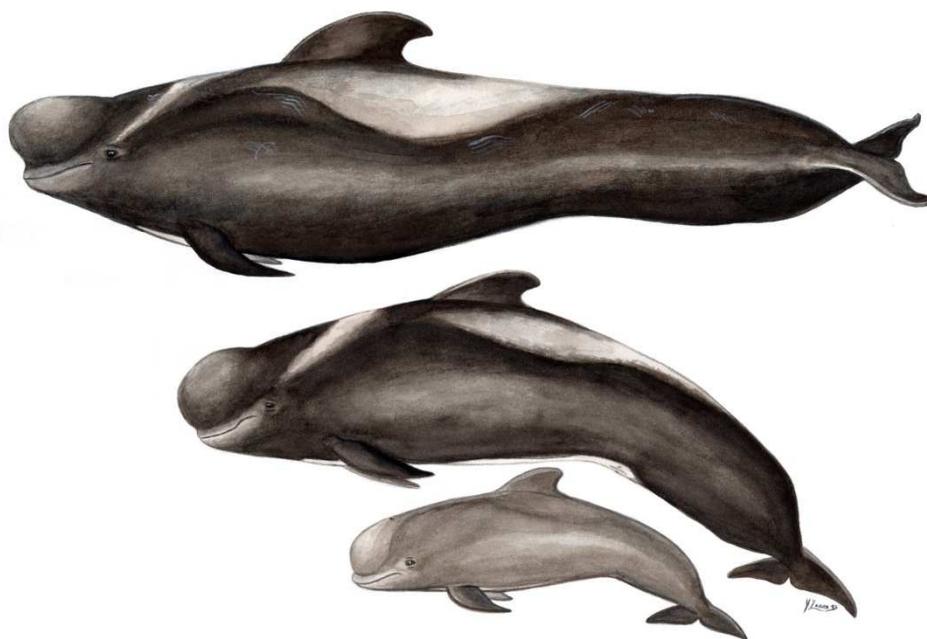


Figura 2.2. Ilustración de calderón de aleta corta realizada por Chloé Yzoard y cedida por cortesía de Asociación Tonina.

La aleta dorsal está situada en la mitad anterior del cuerpo y su forma es muy característica, siendo en general de base ancha y con forma de hoz. Las aletas pectorales, situadas posteriores a la cabeza, son largas, terminadas en punta y con un borde curvo a modo de “codo” (Sergeant, 1962a, 1962b). El pedúnculo caudal es grueso, acabado en una ancha aleta caudal con una muesca separando los dos lóbulos, de bordes cóncavos y con los extremos apuntados (Sergeant, 1962a, 1962b).

Esta especie muestra un marcado dimorfismo sexual. Los machos adultos alcanzan tamaños que varían entre los 7,2 m en el norte de Japón a los 5,25 m en el sur de Japón, mientras que las hembras alcanzan tamaños de 5,3 a 4,1 m en las mismas zonas geográficas (Kasuya *et al.*, 1988). Las características de los animales varados en Canarias indican que el morfotipo que se encuentra en el archipiélago es similar al del sur del Japón (Aguilar de Soto, 2006).

Las diferencias morfológicas que presenta esta especie y observaciones sobre su comportamiento llevadas a cabo en el medio natural, permiten diferenciar cinco clases de edad/sexo (revisado en Heimlich-Boran, 1993).

- Macho adulto: Son calderones visiblemente más grandes que los otros individuos. Las diferencias en la tasa de crecimiento hacen que los machos que acaban de alcanzar la madurez sexual sean hasta un 14% más grandes que las hembras adultas totalmente desarrolladas, pudiendo llegar a pesar 2 toneladas y doblar a las hembras en peso (algunas fuentes postulan que los machos pueden llegar a los 3.600 kg; Jefferson *et al.*, 1993). Los machos son ligeramente más grandes que las hembras al nacer y parecen tener un desarrollo acelerado durante la pubertad (Sergeant, 1962b). Este dimorfismo sexual se observa también en otros caracteres morfológicos de los machos adultos, como son: el mayor desarrollo de los músculos dorsales y el gran tamaño que alcanzan las aletas dorsales, con una base mucho más ancha que la de las hembras (Yonekura *et al.*, 1980; Kasuya & Matsui, 1984). Se ha sugerido que los machos de calderón de aleta corta desarrollan más el melón que las hembras, siendo más bulboso y superando en varios centímetros la mandíbula inferior (Fig. 2.3). Sin embargo, en algunos estudios comparativos no se observaron diferencias apreciables en el tamaño del melón entre los sexos (Yokenura *et al.*, 1980).
- Hembras: Son animales adultos que se observan asociados regularmente a un juvenil o una cría. Aunque se supone que las crías se asocian siempre a su madre, en calderones de aleta corta puede observarse que los juveniles y las crías se asocian a más de un adulto de su grupo social (Heimlich-Boran, 1993), no siendo raro observar a un adulto con varios juveniles (Heimlich-Boran, 1993; Carrillo & Tejedor, 2002), lo que puede complicar la determinación de las hembras en condiciones normales de observación.
- Adulto indeterminado: Son animales que han alcanzado su madurez sexual, pero no puede discernirse si es hembra o macho, ya que el animal no aparece asociado regularmente a ninguna cría o juvenil y podría ser un macho subadulto, donde no se han terminado de desarrollar los caracteres que permiten diferenciarlo de una hembra (Fig. 2.3). Kasuya y Marsh (1984)

definieron la madurez sexual en los machos de esta especie basándose en el desarrollo de los conductos seminíferos en los testículos. Los machos de calderón son maduros sexualmente desde los 15,5 años de edad, con 3,94-5,25 m, aunque parece que la madurez social (cuando los machos se reproducen con éxito dentro de un grupo) se alcanza más tarde (Kasuya & Marsh, 1984). Estos mismos autores definen la madurez sexual de las hembras con la edad a la que se tiene la primera ovulación, siendo de 7 a 12 años de edad, con 3-3,44 m (Kasuya & Marsh, 1984).

- Juvenil: Los individuos inmaduros sexualmente son aquellos que presentan un tamaño apreciablemente menor que los adultos, de unos 2.5 a 3 m y complexión general menos robusta (Fig. 2.3). Las edades de estos juveniles sería de 1-9 años para las hembras y 1-8 años para los machos, debido a la diferencia entre sexos que existe en la tasa de crecimiento (Yonekura *et al.*, 1980; Kasuya & Marsh, 1984).
- Cría o neonato: Las crías o neonatos son individuos de 1,4-2,3 m, de aproximadamente menos un año de edad (Kasuya & Marsh, 1984). Estos individuos presentan marcas fetales visibles en el cuerpo (Fig. 2.3), que son pliegues en forma de bandas laterales que se producen durante el embarazo debido a la posición del feto en el útero. La duración de estas marcas es variable para distintas especies de cetáceos, durando desde pocas semanas a un año, mostrando variaciones para la misma especie incluso entre varias localidades (Tavolga & Essapian, 1957; Kastelein *et al.*, 1990; Wilson, 1995). En la población de calderón común del estrecho de Gibraltar, se ha estimado que las macas fetales permanecen visibles en el cuerpo de las crías alrededor de un año (Gauffier, 2008), por lo que en el calderón de aleta corta en Canarias podría ser similar.



Figura 2.3. Fotografías de diferentes clases de edad/sexo en el calderón de aleta corta. **Paneles superiores:** diferencias en el melón entre un indeterminado/hembra (izquierda) y un macho adulto (derecha). Nótese el melón más bulboso, que supera en varios centímetros la mandíbula inferior en el macho. **Paneles inferiores:** diferencias entre un juvenil (izquierda), sin pliegues fetales, y una cría/neonato (derecha) llamada “Lucky”, que pertenece a los grupos residentes del SO de Tenerife y nació en 2015, y donde se pueden observar los pliegues fetales. Las heridas de dientes que pueden observarse en el cuerpo de “Lucky” permiten su identificación y seguimiento; se desconoce si fueron provocadas por el ataque de algún depredador o por otro calderón durante los primeros momentos tras el parto. Por cortesía del barco de whalewatching Bonadea II.

2.3 Distribución y abundancia

El calderón de aleta corta es una especie oceánica, siendo frecuente observarlo asociado al borde de la plataforma continental, aunque en ocasiones puede acercarse mucho a la costa. Tiene una distribución pantropical en las aguas tropicales y templado calidas de todos los océanos, aunque puede llegar a latitudes altas, extendiéndose desde aproximadamente los 41° S hasta los 45° N (Bernard & Reilly, 1999) (Fig. 2.4). Esto provoca que exista cierto solapamiento en la distribución de las dos especies de calderón, lo que, unido a la similitud

morfológica de ambas especies, dificulta la determinación precisa de su rango de distribución (Revisado en Bernard & Reilly, 1999).

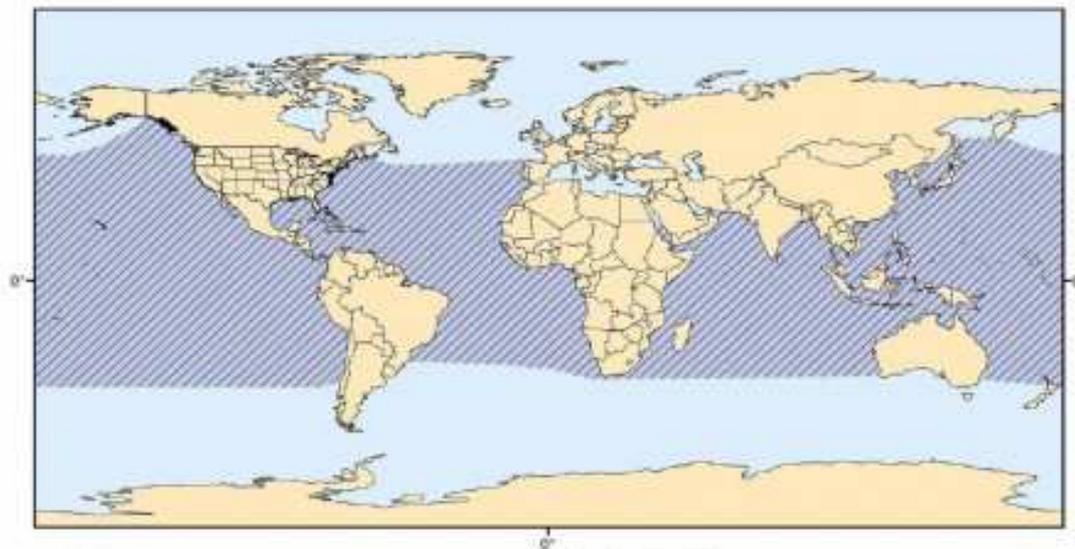


Figura 2.4 Distribución del calderón de aleta corta (*Globicephala macrorhynchus*). Imagen de la Administración Nacional Oceánica y Atmosférica (NOAA). http://www.nmfs.noaa.gov/pr/species/mammals/cetaceans/pilotwhale_shortfinned.htm

En el Pacífico norte, donde no se encuentran calderones de aleta larga, el rango de distribución del calderón de aleta corta se extiende hacia aguas frías tan al norte como puede ser Hokkaido a 50°N o la península de Alaska a 57°N. Se ha sugerido que los calderones de aleta corta están en proceso de expansión hacia el norte del Pacífico para ocupar los nichos vacíos dejados por los calderones de aleta larga (Bernard & Reilly, 1999). El límite de distribución por el Sur del Pacífico Oeste parece encontrarse a la altura del Oeste de Australia, mientras que por el Este su límite se encontraría en México (revisado en Bernard & Reilly, 1999). En el Atlántico, el calderón de aleta corta se extiende desde las costas de Sao Paulo en Brasil hasta las americanas de New Jersey por el Oeste y desde Cape Province en Sudáfrica hasta Charente-Maritime en Francia por el Este (Rice, 1977; Heimlich-Boran, 1993; Bernard & Reilly, 1999). Esta especie no parece entrar en el Mediterráneo, donde existen poblaciones de calderón de aleta larga, que se observan con regularidad, incluyendo zonas de aguas españolas en la región de Murcia, el Mar de Alborán y el Estrecho de Gibraltar

(Cañadas, 2006; De Stephanis, 2008; Notarbartolo di Sciara & Birkun, 2010). Apenas existen datos acerca de la distribución del calderón de aleta corta en el Océano Índico, existiendo unos pocos informes sobre avistamientos y varamientos aislados (revisado en Heimlich-Boran, 1993).

No existe una estima para la población mundial de calderón de aleta corta, aunque se considera globalmente abundante (Reeves, 2003). La mayoría de las estimas de abundancia existentes para esta especie, derivan de trabajos realizados en zonas concretas cerca de la costa. Utilizando la metodología de transectos lineales, se estimó la población de calderón de aleta corta en aguas tropicales del Pacífico Este en 160.200 (Wade & Gerrodette, 1993). En Japón se obtuvieron estimas de 5.300 para la población del norte y 53.000 para la del sur (Miyashita *et al.*, 1996).

2.3.1 Distribución y abundancia en Canarias.

En las aguas del archipiélago canario se pueden producir avistamientos de calderón de aleta corta en todas las islas, siendo relevante la presencia de una comunidad residente establecida en aguas costeras del suroeste de Tenerife (Heimlich-Boran, 1993; Montero & Martín, 1993; Carrillo & Tejedor, 2002; Servidio, 2014). Esta comunidad no se encuentra aislada del resto del archipiélago, existiendo flujo de animales de unas islas a otras (Servidio, 2014). Ella reconoció, utilizando técnicas de fotoidentificación (en adelante fotoID), que existía intercambio de animales entre las islas, siendo el flujo de individuos más común entre las islas de Tenerife y La Gomera. Estos resultados coinciden con la baja diferenciación genética que existe entre calderones de aleta corta varados en diferentes islas del Archipiélago (Hildebrand, 2002). Además, 11 calderones fotoidentificados en La Gomera corresponden a individuos observados en Madeira (Servidio, 2014), confirmándose que existe flujo de individuos entre los dos archipiélagos.

Durante los muestreos realizados por la Universidad de La Laguna (2009-2010) se observó una alta tasa de detección visual de grupos de calderón de aleta corta (n=31) en las aguas colindantes a la isla de Tenerife (Fig. 2.5),

sobre todo en el suroeste y oeste de la isla. A pesar de las buenas condiciones de visibilidad durante el muestreo en muchas otras zonas del archipiélago, en ellas sólo se registraron avistamientos aislados de esta especie (Fig. 2.5). Se observó además que la mayoría de los avistamientos tuvieron lugar a profundidades superiores a 1500 m (Fais *et al.*, 2010). Servidio (2014) encontró que los calderones de aleta corta se distribuían preferiblemente dentro de los 8 km más cercanos a la costa, a una profundidad media de 1077m, aunque se producían avistamientos aislados en aguas más profundas de los canales entre las islas.

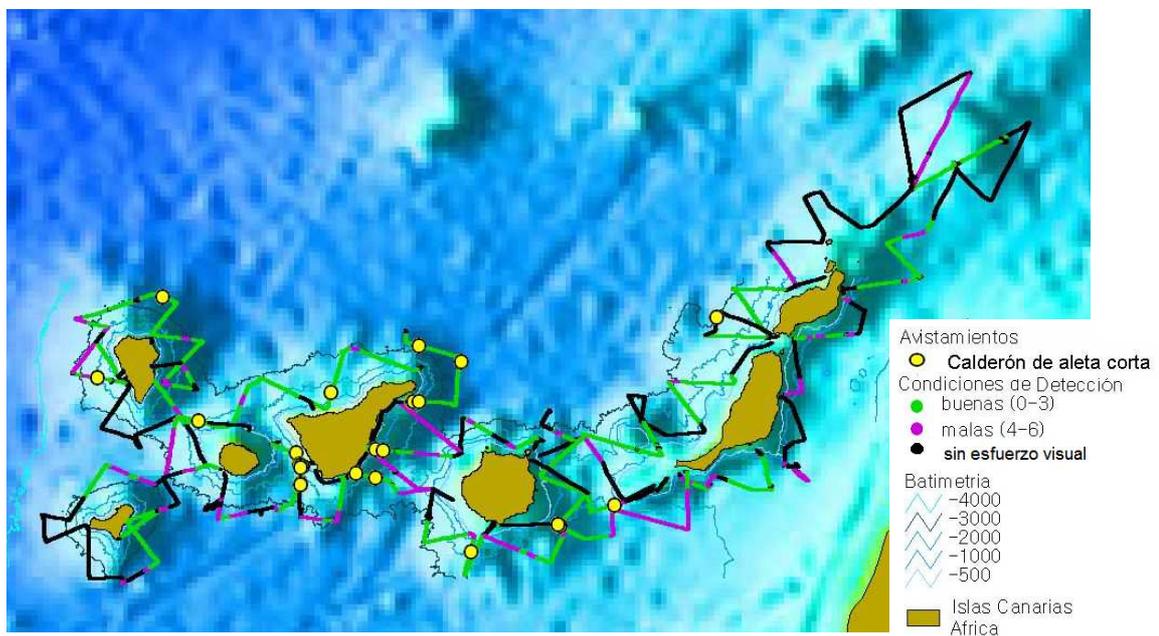


Figura 2.5. Avistamientos del calderón de aleta corta (*Globicephala macrorhynchus*). El trayecto está coloreado según la condición de detección según el estado de la mar en la escala combinada de Douglas-Beaufort (0-6). Con el color negro se representan los periodos de navegación fuera de esfuerzo visual (Extraído de Fais *et al.*, 2016).

A nivel genético, se ha sugerido que la notable diversidad polimórfica observada en la población canaria de calderón de aleta corta, comparada con la de otras poblaciones, podría ser un signo de primitivismo, constituyendo la población canaria de calderón un importante reservorio genético, que podría ser relevante en los procesos de radiación de la especie (Hildebrand, 2002).

2.3.1.1 La población residente del suroeste de Tenerife.

La comunidad de calderón de aleta corta establecida en el suroeste de Tenerife se considera como residente en el área, ya que pueden producirse avistamientos durante todo el año y algunos de los grupos sociales que se avistan mantienen una alta fidelidad por esta zona (Heimlich-Boran, 1993; Montero & Martín, 1993; Carrillo & Tejedor, 2002; Servidio, 2014). Esta comunidad es de gran importancia a nivel mundial, debido a que solo se conocen otras poblaciones residentes en Japón (kasuya & Tai, 1993), Madeira (Alves *et al.*, 2013), California y Hawaii (Olson & Reilly, 2009; Mahaffy, 2012).

La franja Marina Teno-Rasca (suroeste de Tenerife), es una Zona de Especial Conservación (ZEC ES-7020017) protegida por la directiva europea Hábitat. La zona terrestre contigua está definida en sus extremos por el macizo montañoso de Teno y los acantilados de Los Gigantes (Parque Rural), al norte, y el malpaís de Punta de la Rasca (Reserva Natural Especial), al sur. En el año 1989, Heimlich-Boran realizó el primer estudio de los calderones en esta zona, dándole a conocer su ocurrencia aquí para la ciencia. Durante los 22 meses que duró su estudio, se registró una presencia diaria de calderones de aleta corta de 0,77 avistamientos por unidad de esfuerzo al día (APUE/día) (Heimlich-Boran, 1993). Estudios posteriores llevados a cabo desde 1992 a 1993 y desde 2001 a 2002 obtuvieron resultados de 0,92 avistamientos/día (Montero & Martín, 1993) y 3,57 avistamientos/día (Carrillo & Tejedor, 2002) respectivamente. Esta diferencia en los APUE/día puede explicarse en parte por las diferentes embarcaciones empleadas en los distintos estudios, habiéndose empleado embarcaciones neumáticas hasta el estudio llevado a cabo por Carrillo y Tejedor, donde se empleó un barco de 13 m de eslora con una plataforma de avistamiento situada a 7 m de altura. Ninguno de los estudios anteriores ha demostrado que existan variaciones estacionales significativas en la frecuencia de avistamientos de esta especie (Heimlich-Boran, 1993; Montero & Martín, 1993; Carrillo & Tejedor, 2002), aunque parecen existir diferencias en los APUE/día a lo largo del año, que parecen variar en los diversos estudios llevados a cabo (para diferentes años). Así se detectaron

ligeros incrementos en las APUE/día de abril a junio (Montero, 1997) y de diciembre a enero (Carrillo & Tejedor, 2002). Este último resultado coincide parcialmente con los valores obtenidos por Morales (2015), quien utilizó un modelo ARIMA para el análisis de series temporales de avistamientos, observando incrementos en el número de días con avistamientos de calderones de aleta corta durante los meses de octubre a diciembre.

La distribución de los avistamientos de calderón de aleta corta en el área de la ZEC Suroeste de Tenerife) no es homogénea. Aunque la diversidad de metodologías utilizadas para determinar la batimetría entre los diversos estudios realizados no permite una comparativa fiable, varios estudios coinciden en situar una preferencia de los grupos de calderones en torno a la isóbata de 1000 m (Heimlich-Boran, 1993; Montero & Martín, 1993; Carrillo & Tejedor, 2002; Servidio, 2014).

Utilizando técnicas de fotoID, Heimlich-Boran (1993) elaboró un catálogo con 495 ejemplares (más 77 animales inmaduros sin marcas características claras). Utilizando la frecuencia de individuos reavistados, los animales catalogados fueron clasificados en 388 residentes (individuos que aparecían más de una vez) y 107 visitantes (que sólo fueron avistados una vez). Un estudio posterior, utilizando la misma metodología, obtuvo un número similar de calderones residentes, aunque 117 fueron clasificados como visitantes (Montero & Martín, 1993). Hay que considerar sin embargo que estos fueron estudios acumulativos de individuos durante el periodo de estudio (1989 a 1993) y no pueden considerarse en ningún caso como un indicativo del número medio de calderones en el área.

Una estima de abundancia en el que se utilizó la metodología de análisis de transectos lineales con el programa Distance (Buckland *et al.*, 1993, 2001, 2004), obtuvo un valor medio de 362 individuos en el área, con un intervalo de confianza entre 241-544, una estima del tamaño mínimo de la población de 200 ejemplares y una densidad de 1,47 individuos por km² (Carrillo & Tejedor, 2002). Hay autores que consideran que si se cumplen los requisitos de los modelos analíticos, las técnicas de captura-recaptura (basadas en fotoID en

cetáceos) ofrecen una estima del tamaño poblacional más precisa que la obtenida por transectos lineales (Fairfield, 1990, Calambokidis *et al.*, 1990). Servidío (2014) realizó una estima de abundancia utilizando datos de fotoID obtenidos de 2007 a 2009, donde el mejor modelo que se ajustaba a los datos era el de población cerrada, con dos grupos diferentes de animales dependiendo de su fidelidad por el área y donde se excluyen los animales vistos sólo una o dos veces. Utilizando este modelo, la abundancia de calderones residentes estimada para el suroeste de Tenerife es de 636 individuos (95% CI=602-671), lo que representa una densidad de 1,16 individuos por km² (Servidío, 2014).

Cabe destacar que existe una gran similitud entre los datos de densidad obtenidos en el estudio de Carrillo y colaboradores (2002) y los de Servidío (2014), lo que se debe a la diferencia en el área total muestreada por cada uno de estos autores: 245 km² (Carrillo & Tejedor, 2002) y 550 km² (Servidío, 2014). Esto hace suponer que los datos de abundancia real de calderones para todo el ZEC (suroeste de Tenerife), con un área total de 695 km², se aproxima más a los 636 ±69 obtenidos por Servidío (2014) que a los 362 ± 303 obtenidos por Carrillo y colaboradores (2002), ya que estos últimos autores muestrearon menos de la mitad del área y sus datos sólo son extrapolables a zonas determinadas dentro del ZEC.

2.4 Alimentación

La mayor parte de la información disponible acerca de la dieta del calderón de aleta corta procede del análisis de contenidos estomacales de animales varados, siendo las espinas, escamas y los otolitos sagitales los restos más utilizados para la identificación de los peces (Pierce & Boyle, 1991; Pierce *et al.*, 1993, 2004), mientras que para la identificación de los cefalópodos se utilizan sobre todo los picos (Clarke, 1986). Todos estos estudios coinciden en que el calderón de aleta corta es una especie eminentemente teutófaga, aunque en algunos casos se han encontrado también restos de peces (Bustamante *et al.*, 2003; Mintzer *et al.*, 2008; revisado en Aguilar de Soto, 2006). Además, existen

variaciones geográficas tanto en la frecuencia de aparición de presas, como en la abundancia numérica de presas consumidas (Hyslop, 1980).

Hay que tener en cuenta en este tipo de análisis que los animales que varan en las costas lo suelen hacer con el estómago vacío, y suelen presentar algún cuadro patológico, lo que podría no permitirles capturar sus presas habituales, y por tanto darnos una idea equivocada de su tipo de dieta. Además, los contenidos estomacales en el mejor de los casos nos darán una idea de las presas consumidas en los últimos días u horas que preceden a la muerte del animal, dependiendo de qué partes de las presas sean más o menos resistentes a la digestión. Por ejemplo, los picos de los cefalópodos pueden permanecer en los estómagos por varios días (Clarke & MacLeod, 1974) lo que puede resultar en una sobreestimación de la abundancia relativa de cefalópodos con respecto a otro tipo de presas como pueden ser los peces.

En la actualidad, para el estudio de dietas en ecosistemas marinos se utilizan, en conjunto con análisis de perfiles de ácidos grasos o técnicas más convencionales, medidas de relaciones isotópicas de isótopos estables de Carbono ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) y Nitrógeno ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) que proveen de información sobre los flujos de productividad primaria, así como de los niveles tróficos de organismos (Hobson, 1999; O'Reilly *et al.*, 2002; Michener & Kaufman, 2007).

En Canarias, aunque el calderón de aleta corta es una de las especies que más aparece en los varamientos (Carrillo & Tejedor 2002), apenas existen datos sobre sus contenidos estomacales y no se han realizado hasta la fecha estudios dietéticos utilizando técnicas modernas de análisis de isótopos estables o de perfiles de ácidos grasos. Hernández-García & Martín (1994) analizaron los contenidos de dos estómagos de calderones en el archipiélago y encontraron restos de cefalópodos meso-batipelágicos (como *Discoteuthis sp.*, *Cranchia scabra*), lo que coincide con los resultados obtenidos por Fernández *et al.* (2009) en otro ejemplar varado en Los Gigantes. En un tercer ejemplar se encontraron los restos de un pez de profundidad (*Regalecus glesne*) (V. Martín com. pers., revisado en Aguilar de Soto, 2006) En Tenerife es relativamente frecuente que aparezcan pedazos frescos de calamares gigantes (*Architeuctis sp.*) flotando en

las cercanías de grupos de calderones, lo que unido a los datos sobre comportamiento de buceo obtenidos utilizando marcas de adherencia, ha llevado a algunos autores a sugerir que esta especie de calamar forma parte de la dieta de los calderones (Aguilar de Soto, 2006, Aguilar de Soto *et al.*, 2008).

2.5 Características de los grupos y estructura social.

Utilizando la definición dada por Bigg y coautores (1990) para definir los grupos sociales de orcas, Heimlich-Boran (1993) agrupó los calderones fotoidentificados en Tenerife en grupos familiares básicos a los que denominó “pods”. Este autor observó un total de 46 pods, con un tamaño medio de 12.2 individuos en cada grupo. De esos pods, 31 fueron considerados residentes, con una media de 14 ind./pod, y 15 pods fueron considerados visitantes, con un tamaño medio de 8 ind./pod. Además, estos pods se clasificaron como grupos productivos y no productivos, en base a si presentaban crías o juveniles. Se observó que los grupos productivos presentaban más animales por grupo (15,5 ind./pod) frente a los no productivos (4,6 ind./pod) (Heimlich-Boran, 1993).

En la actualidad, para calcular la estabilidad de las relaciones sociales entre individuos de un grupo se usan dos índices de frecuencia de co-ocurrencia: el llamado “half-weight association index” (Cairns & Schwarger, 1987), y el “simple ratio association index” (Ginsberg & Young, 1992). Estos índices nos dan una idea del porcentaje de tiempo que dos individuos son vistos juntos a partir de una matriz de datos simétrica. Un valor de 0 significa que dos individuos no aparecen nunca juntos y un valor de 1 que los dos animales aparecen siempre asociados. Si las relaciones calculadas mediante un diagrama de redes sociales (“Social network diagram”) son similares entre los dos índices, se suele usar el “half-weight association index” ya que es más robusto al error provocado por la no identificación de todos los individuos de una asociación (Whitehead, 2008). Seguidamente, y para ilustrar los patrones de asociación, se realiza un análisis de cluster. Se utiliza entonces el “Standardized Lagged Association Rate” (SLAR), que nos da una idea de la probabilidad de

que si dos individuos son vistos juntos en un tiempo T_0 lo sean también en un tiempo T_0+t (Whitehead, 1995). Este tipo de análisis permite modelar la estructura de la población en función de su fluidez, a partir de modelos predeterminados, existiendo para el análisis de la estructura social de cetáceos una herramienta estandarizada, el programa SOCPROG (Whitehead, 2009).

El modelo de “compañeros constantes”, que indica un sistema social con relaciones duraderas entre sus miembros, es el que mejor predice los patrones de asociación del calderón de aleta corta en los recientes trabajos realizados en Hawaii y Madeira (Mahaffy, 2012; Alves *et al.*, 2013). Los datos de fotoID de los calderones más frecuentemente avistados en Tenerife y La Gomera mostraron un sistema social con asociaciones duraderas entre sus miembros (Servidio, 2014). Esta autora realizó también una combinación de técnicas analíticas (“cluster análisis”, “network análisis”, “temporal análisis”), a través de las cuales se identificaron 11 grupos que permanecían estables a lo largo del tiempo, pero en los que se encontraban niveles de asociación mixtos, lo que sugiere que existe cierto grado de intercambio entre los miembros de algunos de los grupos (Servidio, 2014).

Alves y colaboradores (2013) analizaron datos genéticos paralelamente a los datos de fotoID, obteniendo que los miembros de los distintos grupos sociales están estrechamente emparentados entre sí, lo que parece indicar que existe una alta filopatria natal para esta especie. Este estudio parece confirmar la hipótesis de Heimlich-Boran (1993) de que los grupos sociales de calderón de aleta corta tienen un tipo de organización social jerarquizada de tipo matrilineal. Los resultados de los test de paternidad, llevados a cabo en las Islas Faroe sobre calderones de aleta larga, indican que los machos raramente o nunca copulan con las hembras de su grupo natal (Amos *et al.*, 1993). Estos resultados, junto con el descubrimiento de que los calderones de aleta larga poseen también un tipo de estructura social de tipo matrilineal (Amos *et al.*, 1991, 1993; Fullard, 2000), han llevado a varios autores a apoyar la idea de que el género *Globicephala* sigue este tipo de estructura social, donde los machos no se reproducen con las hembras de sus mismos grupos sociales, con quienes

están emparentadas por vía materna, para evitar la endogamia (Heimlich-Boram, 1993; Alves *et al.*, 2013). Los resultados obtenidos en estudios llevados a cabo sobre las dos especies de calderones indican la existencia de grupos más numerosos durante estaciones determinadas del año (Heimlich-Boram, 1993; Cañadas & Sagarminaga, 2000; De Stephanis *et al.*, 2008; Alves *et al.*, 2013). En el caso concreto de la comunidad de calderón de aleta corta del suroeste de Tenerife, los grupos más numerosos se observan durante los meses de primavera-verano (Heimlich-Boram, 1993; Montero & Martín, 1993; Carrillo & Tejedor, 2002). Estos grandes grupos parecen estar formados por asociaciones temporales de dos o más unidades familiares y se cree que se forman para favorecer el apareamiento (Heimlich-Boram, 1993; Alves *et al.*, 2013).

2.6 Comportamiento acústico.

Los calderones de aleta corta producen una gran variedad de sonidos diferentes: chasquidos (“clicks”) y zumbidos (“buzzes”) de ecolocalización (Aguilar de Soto, 2006; Aguilar de Soto *et al.*, 2008) y otros sonidos pulsados y tonales con potenciales funciones comunicativas (Jensen, 2011; Jensen *et al.*, 2011, Sayigh *et al.* 2012).

Ecolocalización

El comportamiento de ecolocalización del calderón de aleta corta (Aguilar de Soto, 2006; Aguilar de Soto *et al.*, 2008) es similar al descrito para el cachalote y los zifios de Cuvier y de Blainville (Miller *et al.*, 2004; Johnson *et al.*, 2004; Zimmer *et al.*, 2005). Los calderones realizan una fase de búsqueda y discriminación del alimento en la que emiten largas series de chasquidos, seguida de una fase de aproximación a la presa y, finalmente, un intento de captura, caracterizado por la emisión de un zumbido (Aguilar de Soto, 2006; Aguilar de Soto *et al.*, 2008). Los zumbidos de los calderones, denominados “buzz” en delfines y zifios (Au, 1993; Johnson *et al.*, 2004; Aguilar de Soto *et al.*, 2008) y “creak” en la bibliografía de cachalotes (Gordon, 1987; Madsen *et al.*, 2002; Miller *et al.*, 2004), son series de chasquidos emitidos en ráfagas de alta

tasa de repetición, lo que permite a los animales obtener una imagen acústica con más resolución en los momentos previos a la captura de las presas (Johnson *et al.*, 2004; Johnson *et al.*, 2008; Madsen & Surlike, 2013) .

Se ha observado que los calderones reducen el ICI de las series regulares de chasquidos progresivamente al aumentar la profundidad durante los buceos, a medida que se acercan a la profundidad a la que emiten un zumbido (que puede utilizarse como estimador de la posición de la presa) (Aguilar de Soto *et al.*, 2008). Esto parece ser una adaptación a la búsqueda de presas profundas, que están más lejanas al inicio del buceo y se van acercando al calderón, al llegar éste a cotas más profundas. Esto es consistente con el comportamiento de ecolocalización observado en algunas especies de delfines en cautividad, que ajustan el ICI a la distancia al objetivo (Au, 1993). Es por ello que se considera el ICI como indicador de la máxima distancia a la que el animal está buscando presas, dado que representa el tiempo que tarda el sonido en realizar el recorrido de ida y vuelta desde el animal emisor al objetivo; con un pequeño desfase temporal debido al tiempo de procesado de la señal en el cerebro (Au, 1993).

Comunicación acústica

El comportamiento de comunicación acústica del calderón de aleta corta está menos estudiado que el de ecolocalización. Antes de la realización de este trabajo se habían llevado a cabo diferentes estudios acerca del comportamiento acústico de esta especie en el archipiélago canario (Martín & Medina, 1996; Scheer, 2013), pero estos trabajos preliminares fueron realizados durante cortos encuentros con grupos de calderones no identificados y no describieron la estructura de las señales o su contexto de comportamiento de forma rigurosa. Trabajos más recientes han utilizado marcas acústicas provistas de múltiples sensores, DTAGs (Johnson & Tyack, 2003) para el estudio acústico de los calderones, pudiéndose constatar que esta especie usa señales pulsadas y tonales en contextos diferentes a los de ecolocalización (Jensen *et al.*, 2011; Sayigh *et al.*, 2012).

2.7 Comportamiento de buceo y técnicas de caza.

Utilizando DTAGs (Johnson & Tyack, 2003), se ha descubierto que los calderones de aleta corta de Tenerife presentan un ciclo de inmersión compuesto por periodos en superficie de duración variable, seguidos de series de buceos con una profundidad y duración medias de 289 m y 8 minutos, respectivamente (Aguilar de Soto, 2006; Aguilar de Soto *et al.*, 2008). Existe sin embargo una gran variabilidad en el comportamiento de buceo de esta especie, y sus inmersiones de alimentación tienen una distribución bimodal de la profundidad máxima, dividiéndose así en: profundas (mayores de 500 m) y someras (menores de 500 m). Las inmersiones profundas alcanzan una media de profundidad de 723 m y duran unos 15 minutos, mientras que las someras alcanzan profundidades y duraciones medias de 90 m y 5 minutos. La máxima profundidad registrada fue de 1019 m, en un buceo profundo que duró 21 minutos (Aguilar de Soto *et al.*, 2008). La combinación de los datos relacionados con los movimientos de los animales (profundidad, velocidad, orientación) con la localización temporal de las vocalizaciones indicativas de actividad trófica (chasquidos de ecolocalización y zumbidos, marcando los intentos de captura de presas) ha permitido estudiar las estrategias de alimentación del calderón de aleta corta y cómo éstas se ajustan a los ritmos circadianos. Además, se han deducido características del tipo y ecología de las presas, así como aspectos relativos al ambiente, extraídos de los ecos de los chasquidos reflejados por el fondo marino (Aguilar de Soto 2006; Aguilar de Soto *et al.*, 2008).

Estos dos estudios describen que durante el día los calderones realizan las inmersiones más profundas, durante las cuales emiten pocos zumbidos (media de 0,7 por buceo) y éstos se concentran en la parte más profunda de las inmersiones. Por el contrario, durante la noche, los calderones realizan más zumbidos (media de 4 por buceo) a diversas profundidades. Además, las inmersiones de alimentación profundas, principalmente las diurnas, contienen frecuentemente eventos de elevada velocidad vertical (“sprints”), que normalmente preceden a los zumbidos en la parte más profunda de las inmersiones (Fig 2.6). Estos autores propusieron que la combinación “sprint”-

zumbido define una estrategia de alimentación que se caracteriza por su elevado coste energético, ya que los animales alcanzan picos de velocidad vertical de 9 m/s (Aguilar de Soto *et al.*, 2008). Los “sprints” son eventos puntuales de ejercicio intenso, comparables al tipo de esfuerzos que requieren el uso de metabolismo anaeróbico en animales terrestres. Por ello se cree que los calderones realizan estas inmersiones profundas diurnas para cazar presas de consistencia muscular y con un alto valor calórico, como pueden ser los cefalópodos *Todarodes saggitatus* o *Lepidoteuthis grimaldi* (Aguilar de Soto *et al.*, 2008), que aparecen en sus contenidos estomacales y que alcanzan longitudes de manto de 75 y 97 cm respectivamente (Roper *et al.*, 1984; Nesis, 1987).

Las inmersiones someras diurnas de los calderones raramente tienen zumbidos, lo que sugiere que su función no es la de capturar presas, o al menos no con una estrategia de caza que requiera el uso de la ecolocalización (Aguilar de Soto, 2006). Esta autora muestra que durante la noche los calderones realizan un mayor número de intentos de captura de presas, que además requieren, en general, de menores esfuerzos de persecución que las presas que parecen perseguir durante el día. Este comportamiento, tan distinto del que realizan durante el día, es similar al que muestran otros cetáceos de buceo profundo como pueden ser los cachalotes (*Physeter macrocephalus*) (Watwood *et al.*, 2006) o los zifios de Cuvier y Blainville (Tyack *et al.*, 2006). Esta plasticidad en el comportamiento de buceo de los calderones les capacita para ajustarse a la dinámica de las presas y a las migraciones circadianas de los organismos profundos, permitiéndoles aprovechar una mayor variedad de los recursos profundos disponibles.

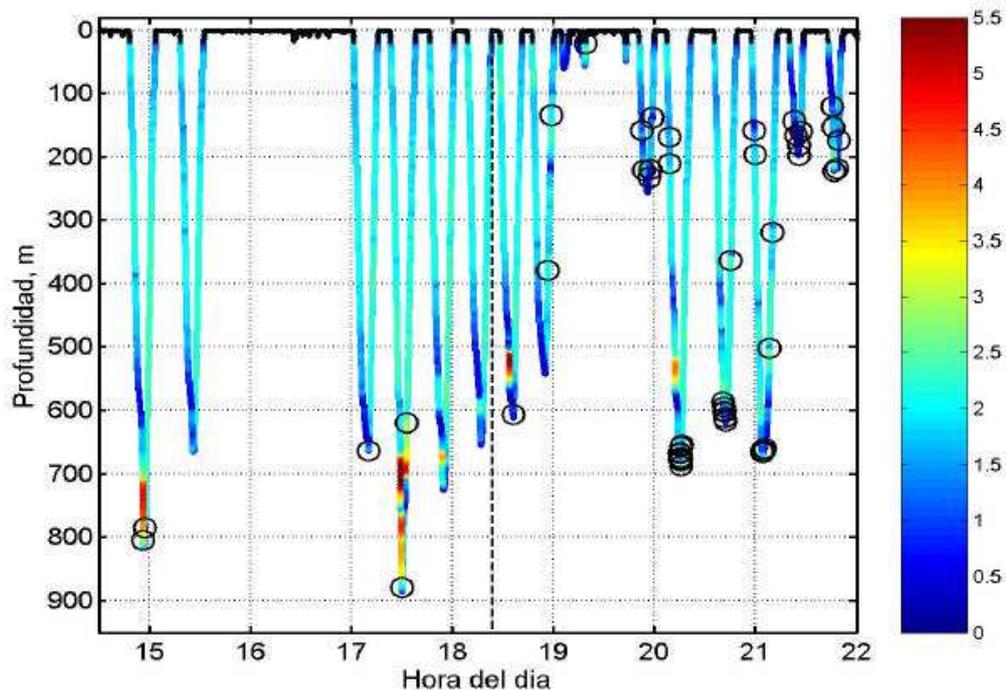


Figura 2.6 Perfil de inmersión de un calderón de aleta corta en Tenerife (pw306b). Los colores indican la velocidad vertical (m/s) según la escala de la derecha. Los círculos negros señalan los zumbidos que realizó el animal y que indican intentos de captura de presas. La línea de puntos vertical indica la hora del ocaso (Aguilar de Soto, 2006).

Utilizando los ecos del fondo registrados en tres inmersiones sucesivas de un calderón marcado en Tenerife, se constató que el animal se encontraba a unos 600 m del fondo en una cota batimétrica cercana a los 1200 m de profundidad, por lo que parece que estos animales son depredadores mesopelágicos (Aguilar de Soto, 2006). El marcaje simultáneo de varios calderones de aleta corta en un mismo grupo ha permitido estudiar la coordinación de varios animales durante los buceos, observándose en tres calderones marcados en 2003 que los animales descienden a escasa distancia entre sí (< 80 m) hasta unos 600 m de profundidad; luego se separan en la parte más honda del buceo (>250 m), coincidiendo con la fase de alimentación, y tienden a reunirse de nuevo durante el ascenso (Aguilar de Soto, 2006; Fig 2.7).

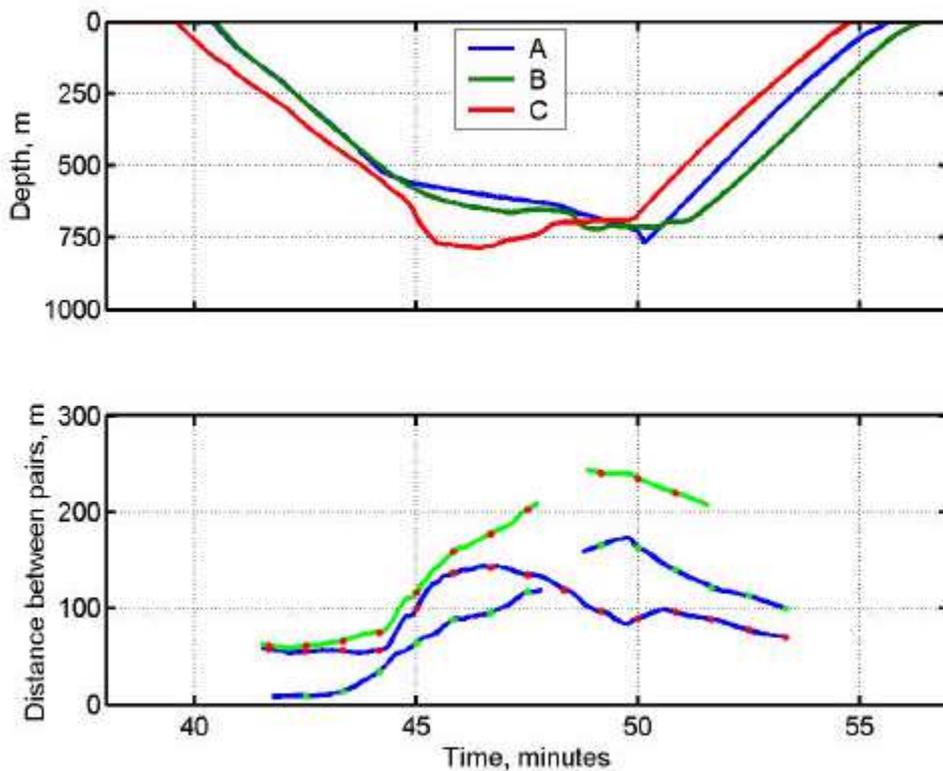


Figura 2.7 Calderones de aleta corta durante un buceo coordinado: **A)** Perfiles de inmersión de tres individuos (A, B y C) representados en diferentes colores. **B)** Distancia entre cada par de calderones A-B, B-C y A-C, indicada por los colores de las líneas y puntos (Aguilar de Soto, 2006).

2.8 Estado de conservación y factores de amenaza.

El rango de distribución del calderón de aleta corta coincide con las aguas limítrofes de muchos países en vías de desarrollo (Fig. 2.3), lo que provoca que no existan muchos datos acerca de su estado de conservación, ni sobre las actividades que amenazan su supervivencia a nivel mundial.

Caza directa

El calderón de aleta corta ha sido históricamente capturado para su consumo en Japón, donde pequeños barcos balleneros capturaban una media anual de 392 calderones al año desde 1948 a 1980. En el periodo de 1985 a 1989, se calcula que Japón capturó un total de 2.326 calderones de aleta corta (Kasuya & Marsh, 1984; Marsh & Kasuya, 1986). La captura de calderones en Japón

continúa en la actualidad, principalmente en la famosa localidad de Taiji (<http://savejapandolphins.org/blog/post/15-pilot-whales-slaughtered-in-the-cove>).

En las Antillas del mar Caribe se calcula que se capturaban alrededor de 220 calderones por año, por una pequeña industria pesquera que operaba de forma intermitente (Caldwell & Caldwell, 1975; Gaskin & Smith, 1977) y que podría seguir operando en la actualidad, aunque con menor número de capturas. La moratoria internacional sobre la caza de ballenas de 1986 (IWC, 1998) no afecta a los pequeños y medianos cetáceos, sin embargo, desde su implantación no se tiene constancia de que se sigan capturando calderones en las Antillas; aunque Japón mantiene hasta el día de hoy la caza de esta especie.

En Canarias hubo intentos de potenciar y desarrollar la industria ballenera durante la segunda mitad del siglo XVIII, sin embargo nunca llegó a dar los beneficios deseados y todo se redujo a herir a varias ballenas y capturar alguna crías (Santana, 2011).

Interacciones con pesquerías

Las capturas accidentales de cetáceos por diversos tipos de pesquerías constituyen una problemática mundial, aunque el alcance global se desconoce ya que muchos países no registran su incidencia. En la costa Noreste de EE.UU. varios estudios han demostrado que el número de calderones capturados en las diferentes artes de pesca varía mucho de un año a otro, pero que en general está por encima del 10% del nivel de "Extracción Biológica Potencial" (EBP) (Glass *et al.*, 2010). El EBP (del inglés: "Potential Biological Removal" o PBR) establece un número límite de muertes anuales provocadas por actividades humanas, más allá del cual la población estaría en peligro, por lo que las actividades de pesca deben someterse a monitoreo y regulación (Wade, 1998). En el periodo de 2004 a 2008, la mortalidad anual causada por diversas pesquerías en la costa Noreste de EE.UU. fue de 176 calderones, correspondiendo al 29% de la EBP calculada para este área (Glass *et al.*, 2010). La mayor parte de la mortalidad es debida a capturas accidentales en los palangreros pelágicos, arrastreros de superficie y

pesquerías de fondo, siendo las capturas accidentales de calderones más probables en áreas de mayor densidad de los mismos, donde estos pesqueros suelen faenar (Northridge, 1991). En un seminario para revisar la mortalidad de cetáceos en las pesquerías se estimó que en Japón la mortalidad del calderón de aleta corta debido a las capturas accidentales rondaba los 350-750 ejemplares al año (Perrin, *et al.*, 1994).

Existen muy pocos datos sobre el número de capturas accidentales de cetáceos en aguas españolas. La flota de palangre de superficie española que opera en el Mediterráneo captura entre 12 y 32 cetáceos al año, en su mayoría delfines comunes, delfines listados y calderones comunes (Macías López *et al.*, 2012). En Canarias, no existen datos oficiales acerca del número de cetáceos que se capturan accidentalmente, pero el estudio anatomopatológico de ejemplares varados revela que un 13,8% de los cetáceos presentan lesiones y síntomas inequívocos de interacción con pescadores o con artes de pesca (Arbelo *et al.*, 2013). Aunque en el estudio de Arbelo y colaboradores no se registraron casos de interacciones entre calderones de aleta corta y actividades antropogénicas, otros estudios han registrado el varamiento de individuos de esta especie con politraumatismos generalizados y enredados en redes de pesca (Carrillo & Tejedor, 2002). Se ignora el tipo de pesquería que podría afectar más a los cetáceos en Canarias. El arte de pesca con mayor esfuerzo pesquero en el archipiélago es la captura de túnidos con anzuelo y cebo vivo, aunque también podrían darse interacciones con los pequeños barcos artesanales para la captura de pelágicos costeros. Hay que considerar asimismo el efecto que podrían tener las embarcaciones de pesca deportiva, las cuales se han visto en varias ocasiones pasando por encima de grupos de calderones de aleta corta en el suroeste de Tenerife (datos propios no publicados), con las líneas de curricán en el agua, sin bajar su velocidad o cambiar de rumbo para evitar los grupos de cetáceos como lo estipula el Real Decreto 1727/2007.

Trafico marítimo y colisiones

En general, existen pocos datos acerca de la distribución global de las colisiones entre cetáceos y embarcaciones, aunque han sido identificados puntos calientes, donde coinciden un nivel alto de tráfico marítimo y una alta densidad de cetáceos (Aguilar *et al.*, 2000; André *et al.*, 2000; Pesante *et al.*, 2002; Weinrich & Pekarcik, 2007; IWC & ACCOBAMS, 2010; Panigada *et al.*, 2010). La situación de Canarias como región ultraperiférica de la Unión Europea, provoca que el tráfico marítimo sea un factor determinante del desarrollo económico y social. Así mismo, el archipiélago se encuentra en rutas de navegación internacional que unen Europa con Sudamérica y África del Sur. Según los últimos datos del Instituto Canario de Estadística (ISTAC), unos 5.150.929 de pasajeros al año eligen el barco como medio de transporte, y pasan por los puertos de Canarias una media anual de 29.772 buques mercantes. La red de varamientos de Canarias registró un total de 59 animales con signos de colisión (10,6% del total de animales varados) desde 1991 hasta 2007, siendo el calderón de aleta corta, con seis animales, una de las especies que más mortandad presenta por esta causa (Carrillo & Ritter, 2010). A partir de 1999 se produjo un incremento significativo en la velocidad de los ferries para el transporte de pasajeros y vehículos, y en el número de trayectos interinsulares, esto se tradujo en un alarmante aumento de los casos de varamiento de cetáceos con signos inequívocos de haber colisionado con embarcaciones (Aguilar *et al.*, 2000; Carrillo & Ritter, 2010). Otros barcos de menor tamaño también pueden producir colisiones, y en este aspecto es preocupante el alto número de barcos recreativos de alta velocidad en la ZEC Suroeste de Tenerife.



Figura 2.8 Fotografías de un calderón de aleta corta en el sur de Tenerife con evidentes signos de colisión (Fotos de Joaquín Gutiérrez, cortesía de Asociación Tonina).

La observación comercial de cetáceos (“Whale-watching”)

La actividad profesional de observación de cetáceos en Canarias surge en el suroeste de Tenerife, debido a la presencia de cetáceos durante todo el año a escasa distancia de la costa, en un área donde predomina el buen tiempo y las aguas en calma. El calderón de aleta corta es la especie emblemática de esta actividad en la isla de Tenerife, aunque también se suelen observar otras especies, como el delfín mular, de forma regular (Carrillo & Tejedor, 2002). En 1996 esta actividad, en continuo crecimiento, atrajo a más de 700.000 personas y supuso una recaudación superior a los 2.000 millones de pesetas (Montero & Arechavaleta, 1997). La observación de los cetáceos no es en sí misma una actividad negativa o perjudicial, pudiendo desempeñar importantes labores de educación, conservación y sensibilización medioambiental. Sin embargo, el incremento desmesurado del número de embarcaciones que realizan esta actividad (40 embarcaciones autorizadas para la costa suroeste de Tenerife en 1999), pueden provocar problemas de conservación sobre las especies de cetáceos de la zona, especialmente sobre el calderón de aleta corta. La masificación y la competencia desleal de numerosas embarcaciones, que realizan estas actividades de manera furtiva, provoca que los cetáceos puedan verse acosados. Diariamente y de forma repetitiva, muchas embarcaciones visitan los grupos de calderones, dispersando y/o acorralando a los animales, impidiéndoles el paso y cortando su trayectoria de navegación, forzándoles a

prolongar el tiempo de inmersión, etc. (Montero & Martín, 1993; Carrillo & Tejedor, 2002).

Para solucionar el descontrol que existía en el suroeste de Tenerife y poder establecer medidas correctoras, que minimizaran el impacto medioambiental de la actividad turística sobre los cetáceos, el Gobierno de Canarias promulgó el decreto 178/2000 (BOC, núm. 133, 6 Oct. de 2000) para la regulación y control de la actividad de observación de cetáceos. Este decreto, pionero a nivel nacional, recoge una serie de requisitos para la realización de esta actividad de forma legal, distinguiendo a los barcos que los cumplen con el distintivo de la bandera azul. Además, el real decreto 1727/2007 (BOE, núm. 11, 12 En. de 2008) establece medidas de protección para los cetáceos a nivel nacional y se define un código de conducta adecuado para la forma correcta de aproximarse a un grupo con el fin de perturbar lo menos posible a los animales (Fig 2.9).

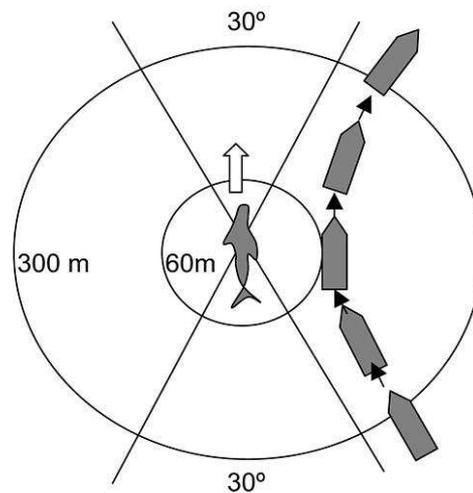


Figura 2.9 Gráfico que muestra la forma correcta de aproximación de las embarcaciones a un grupo de cetáceos. (Extraído del Real Decreto 1727/2007; BOE, núm. 11, 12 En. de 2008)

2.9 BIBLIOGRAFÍA

- AGUILAR DE SOTO, N. (2006). Acoustic and foraging behaviour of short-finned pilot whales (*Globicephala macrorhynchus*) and Blainville's beaked whales (*Mesoplodon densirostris*) in the Canary islands. Implications for impacts of man-made noise and ship collisions. Phd Thesis, La Laguna University.
- AGUILAR, N., CARRILLO, M., DELGADO, I., DÍAZ, F. & BRITO, A. (2000). Fast ferries impact on cetaceans in the Canary Islands: collisions and displacement. In *European Research on Cetaceans 14: Fourteenth annual conference of the European Cetacean Society* (ed. P. G. H. Evans, R. Pitt-Aiken and E. Rogan), pp. 164, Cork, Ireland.
- AGUILAR SOTO, N., JOHNSON, M. P., MADSEN, P. T., DÍAZ, F., DOMÍNGUEZ, I., BRITO, A. & TYACK, P. (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.
- ALVES, F., QUÉROUIL, S., DINIS, A., NICOLAU, C., RIBEIRO, C., FREITAS, L., KAUFMANN, M. & FORTUNA, C. (2013). Population structure of short-finned pilot whales in the oceanic archipelago of Madeira based on photo-identification and genetic analyses: implications for conservation. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* **23**, 758-776.
- AMOS, B., BARRETT, J. & DOVER, G. A. (1991). Breeding system and social structure in the Faroese pilot whale as revealed by DNA fingerprinting. In *Genetic ecology of whales and dolphins. Report of the International Whaling Commission*, pp. 255-268. International Whaling Commission, Cambridge.
- AMOS, B., BLOCH, D., DESPORTES, G., MAJERUS, T. M. O., BANCROFT, D. R., BARRETT, J. A. & DOVER, J. A. (1993). A review of molecular evidence relating to social organisation and breeding system in the long-finned pilot whale. In *Biology of Northern Hemisphere Pilot Whales. Report of the International Whaling Commission*, pp. 209-218. International Whaling Commission, Cambridge.
- ANDRÉ, M., DEGOLLADA, E. & FERNANDEZ, A. (2000). Fast ferries and cetacean collisions: evidence and solution(s). In *European Research on Cetaceans 14: Fourteenth annual conference of the European Cetacean Society* (ed. P. G. H. Evans, R. Pitt-Aiken and E. Rogan), pp. 164, Cork, Ireland.
- ARBELO, M., LOS MONTEROS, A. E., HERRÁEZ, P., ANDRADA, M., SIERRA, E., RODRÍGUEZ, F., JEPSON, P. D. & FERNÁNDEZ, A. (2013). Pathology and causes of death of stranded cetaceans in the Canary Islands (1999-2005). *Dis Aquat Organ* **103**, 87-99.
- AU, W. W. L. (1993). *The sonar of dolphins*. New York: Springer-Verlag.
- BERNARD, H. J. & REILLY, S. B. (1999). Pilot whales *Globicephala* Lesson, 1828 in: *Handbook of Marine Mammals. Volume 6: The Second Book of Dolphins and Porpoises*. Academic Press, San Diego.
- BIGG, M. A., OLESIUK, P. F., ELLIS, G. M., FORD, J. F. K. & BALCOMB, K. C. (1990). Social organization and genealogy of resident killer whales (*Orcinus orca*) in the coastal waters of British Columbia and Washington State. In *Individual recognition of cetaceans: Use of Photo-Identification and Other*

- Techniques to Estimate Population Parameters*, vol. Special Issue 12 (ed. P. Hammond, S. Mizroch and G. Donovan), pp. 383-406. International Whaling Commission, Cambridge.
- BLOCH, D., ZACHARIASSEN, M. & ZACHARIASSEN, P. (1993). Some external characters of the long-finned pilot whale off Faroe Island and a comparison with the short-finned pilot whale. *Rep. Int. Whal. Comm. (Special Issue)* **14**, 117-135.
- BUCKLAND, S. T., ANDERSON, D. R., BURNHAM, K. P. & LAAKE, J. L. (1993). *Distance Sampling*.
- BUCKLAND, S. T., ANDERSON, D. R., BURNHAM, K. P., LAAKE, J. L., BORCHERS, D. L. & THOMAS, L. (2001). *Introduction to Distance Sampling*.
- BUCKLAND, S. T., ANDERSON, D. R., BURNHAM, K. P., LAAKE, J. L., BORCHERS, D. L. & THOMAS, L. (2004). *Advance Distance Sampling*.
- BUSTAMANTE, P., GARRIGUE, C., BREAU, L., CAURANT, F., DABIN, W., GREAVES, J. & DODEMONT, R. (2003). Trace elements in two odontocete species (*Kogia breviceps* and *Globicephala macrorhynchus*) stranded in New Caledonia (South Pacific). *Environmental Pollution* **124**, 263-271.
- CAIRNS, S. J. & SCHWAGER, S. J. (1987). A comparison of association indices. *Animal Behaviour* **35**, 1454-1469.
- CALAMBOKIDIS, J., CUBBAGE, J. C., STEIGER, G. H., BALCOMB, K. C. & JONES, P. (1990). Population estimates of humpback whales in the Gulf of the Farallones, California. In *Individual recognition of cetaceans: Use of Photo-Identification and Other Techniques to Estimate Population Parameters*, vol. Special Issue 12 (ed. P. Hammond, S. Mizroch and G. Donovan), pp. 325-334. International Whaling Commission, Cambridge.
- CALDWELL, D. K. & CALDWELL, M. C. (1975). Dolphin and small whale fisheries of the Caribbean and West Indies: Occurrence, history, and catch statistics-with special reference to the Lesser Antillean Island of St. Vincent. *Journal of the Fisheries Board of Canada* **32**, 1105-1110.
- CAÑADAS, A. (2006). Towards conservation of dolphins in the Alborán Sea. Thesis thesis, Universidad Autónoma de Madrid.
- CAÑADAS, A. & SAGARMINAGA, R. (2000). The northeastern Alboran Sea, an important breeding and feeding ground for the long finned pilot whale (*Globicephala melas*) in the Mediterranean Sea. *Marine Mammal Science* **16**, 513-529.
- CARRILLO, M. & RITTER, F. (2010). Increasing numbers of ship strikes in the Canary Islands: proposals for immediate action to reduce risk of vessel-whale collisions. *The Journal of Cetacean Research and Management* **11**, 131-138.
- CARRILLO, M. & TEJEDOR, M. (2002). Estudios aplicados a la conservación de cetáceos en la provincia de Santa Cruz de Tenerife. Gobierno de Canarias. Consejería de política territorial y Medio Ambiente. Viceconsejería de Medio Ambiente.
- CLARKE, M. R. (1986). Cephalopods in the diet of odontocetes. *Research on dolphins*.

- CLARKE, M. R. & MACLEOD, N. (1974). Cephalopod remains from a sperm whale caught off Vigo, Spain. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **54**, 959-968.
- DE STEPHANIS, R., VERBORGH, P., PÉREZ, S., ESTEBAN, R., MINVIELLE-SEBASTIA, L., GUINET, C. (2008). Long-term social structure of long-finned pilot whales (*Globicephala melas*) in the Strait of Gibraltar. *Acta ethologica* **11**, 81-94.
- FAIRFIELD, C. P. (1990). Comparison of abundance estimation techniques for the western North Atlantic right whale (*Eubalaena glacialis*). In *Individual recognition of cetaceans: Use of Photo-Identification and Other Techniques to Estimate Population Parameters*, vol. Special Issue 12 (ed. P. Hammond, S. Mizroch and G. Donovan), pp. 119-126. International Whaling Commission, Cambridge.
- FAIS, A., LEWIS, T., AGUILAR DE SOTO, N., ÁLVAREZ, O., MARRERO, J., MARTÍN, L., ARRANZ, P., ESCÁNEZ, A., REYES, C., SHIAVI, A. & BARQUÍN, J. (2010). Determinación de las zonas de presencia en áreas oceánicas y estimaciones del tamaño de la población de las especies de las Familias Ziphiidae y el cachalote común en el Archipiélago Canario. Gobierno de Canarias. Consejería de Medio Ambiente y Ordenación Territorial.
- FERNANDEZ, R., SANTOS, M. B., CARRILLO, M., TEJEDOR, M. & PIERCE, G. J. (2009). Stomach contents of cetaceans stranded in the Canary Islands 1996-2006. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **89**, 873-883.
- FRASER, F. C. (1950). Two skulls of *Globicephala macrorhyncha* (Gray) from Dakar. *Atlantide Report*. **1**, 49-60.
- FULLARD, K. J., EARLY, G., HEIDE-JORGENSEN, M. P., BLOCH, D., ROSING-ASVID, A. & AMOS, W. (2000). Population structure of long-finned pilot whales in the North Atlantic: a correlation with sea surface temperature? *Molecular Ecology* **9**, 949-958.
- GASKIN, D. E. & SMITH, G. J. D. (1977). The small whale fishery of St. Lucía. Rep. Int. Whal. Comm. 27. 493.
- GAUFFIER, P. (2008). Estimating the consequences of the 2006-07 Morbillivirus epizootic on Long-finned pilot-whales in the Strait of Gibraltar. MSc thesis.
- GINSBERG, J. R. & YOUNG, T. P. (1992). Measuring association between individuals or groups in behavioural studies. *Animal Behaviour* **44**, 377-379.
- GLASS, A., COLE, T. V. N. & GARRON, M. (2010). Mortality and serious injury determinations for baleen whale stocks along the United States and Canadian eastern seaboard, 2004-2008. *NOAA Technical Memorandum NMFS NE* **214**, 02543-1026.
- GORDON, J. C. D. (1987). The behaviour and ecology of sperm whales off Sri Lanka, University of Cambridge.
- HEIMLICH-BORAN, J. R. (1993). Social organisation of the short-finned pilot whale, *Globicephala macrorhyncus*, with special reference to the comparative social ecology of delphinids. PhD Thesis, University of Cambridge.

- HERNÁNDEZ-GARCÍA, V. & MARTÍN, V. (1994). Stomach contents of two short-finned pilot whale (*Globicephala macrorhynchus* Gray, 1846) (Cetacea, Delphinidae) off the Canary Islands: A preliminary note. *ICES*, **16**.
- HEYNING, J. E. & MEAD, J. G. (1990). Evolution of the nasal anatomy of cetaceans. In *Sensory Abilities of Cetaceans*, pp. 67-79. Springer.
- HILDEBRANDT, S. (2002). Estructura genética de las poblaciones de cetáceos del Archipiélago Canario: secuenciación de la región control y los genes COI y NADH5 del ADN mitocondrial. PhD Thesis, Universidad de Las Palmas de Gran Canaria.
- HOBSON, K. A. (1999). Tracing origins and migration of wildlife using stable isotopes: a review. *Oecologia* **120**, 314-326.
- HYSLOP, E. J. (1980). Stomach contents analysis-a review of methods and their application. *Journal of fish biology* **17**, 411-429.
- IWC. (1998). Annual Report of the International Waling Commission, pp. 94. IWC, Oman.
- IWC & ACCOBAMS. (2010). Report of the Joint IWC-ACCOBAMS Workshop on Reducing Risk of Collisions between Vessels and Cetaceans. In *Joint IWC-ACCOBAMS Workshop on Ship Strikes*, pp. 42. IWC
- JEFFERSON, T. A., LEATHERWOOD, S. & WEBBER, M. A. (1993). *Marine mammals of the world*. Food & Agriculture Org.
- JENSEN, F. H. (2011). Acoustic behaviour of bottlenose dolphins and pilot whales. PhD Thesis, University of Aarhus, Denmark.
- JENSEN, F. H., PEREZ, J. M., JOHNSON, M., SOTO, N. A. & MADSEN, P. T. (2011). Calling under pressure: short-finned pilot whales make social calls during deep foraging dives. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* **278**, 3017-3025.
- JOHNSON, M., HICKMOTT, L. S., AGUILAR SOTO, N. & MADSEN, P. T. (2008). Echolocation behaviour adapted to prey in foraging Blainville's beaked whale (*Mesoplodon densirostris*). *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* **275**, 133-139.
- JOHNSON, M., MADSEN, P. T., ZIMMER, W. M. X., DE SOTO, N. A. & TYACK, P. L. (2004). Beaked whales echolocate on prey. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* **271**, S383-S386.
- JOHNSON, M. P. & TYACK, P. L. (2003). A digital acoustic recording tag for measuring the response of wild marine mammals to sound. *Oceanic Engineering, IEEE Journal of* **28**, 3-12.
- JONES, J. K., CARTER, D. C., GENOWAYS, H. H., HOFFMAN, R. S., RICE, D. W. & JONES, C. (1986). Revised checklist of North American mammals north of Mexico. *Occ Papers Mus Texas Tech Univ* **107**:5.
- KASTELEIN, R. A., DOKTER, T. & ZWART, P. (1990). The suckling of a bottlenose dolphin calf (*Tursiops truncatus*) by a foster mother, and information on transverse birth bands. *Aquatic Mammals* **16**, 134-138.
- KASUYA, T. & MARSH, H. (1984). Life history and reproductive biology of the short-finned pilot whale, *Globicephala macrorhynchus*, off the Pacific Coast of Japan. *Rep. Int. Whal. Comm.* **6**, 239-310.

- KASUYA, T., MIYASHITA, T. & KASAMATSU, F. (1988). Segregation of two forms of short-finned pilot whales off the Pacific coast of Japan. *Sci Rep Whales Res Inst* **39**, 77-90.
- KASUYA, T. & TAI, S. (1993). Life history of short-finned pilot whale stocks of Japan and a description of the fishery. In *Biology of Northern Hemisphere Pilot Whales. Report of the International Whaling Commission*, pp. 439-473. International Whaling Commission, Cambridge.
- LEDUC, R. G., PERRIN, W. F. & DIZON, A. E. (1999). Phylogenetic relationships among the delphinid cetaceans based on full cytochrome b sequences. *Marine Mammal Science* **15**, 619-648.
- MACÍAS LÓPEZ, D., BARCELONA, S. G., BÁEZ, J. C., DE LA SERNA, J. M. & ORTIZ DE URBINA, J. M. (2012). Marine mammal bycatch in Spanish Mediterranean large pelagic longline fisheries, with a focus on Risso's dolphin (*Grampus griseus*). *Aquatic Living Resources* **25**, 321-331.
- MADSEN, P., WAHLBERG, M. & MOHL, B. (2002). Male sperm whale (*Physeter macrocephalus*) acoustics in a high-latitude habitat: implications for echolocation and communication. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **53**, 31-41.
- MADSEN, P. T. & SURLYKKE, A. (2013). Functional convergence in bat and toothed whale biosonars. *Physiology* **28**, 276-283.
- MAHAFFY, S. D. (2012). Site fidelity, associations and long-term bonds of short-finned pilot whales off the island of Hawai'i. Master Thesis, DTIC Document.
- MARSH, H. & KASUYA, T. (1986). Evidence for reproductive senescence in female cetaceans. In *Behaviour of whales in relation to management. Report of the International Whaling Commission*, vol. Special Issue 8 (ed. P. D. Gregory), pp. 57-74. International Whaling Commission, Cambridge.
- MARTÍN, V. & MEDINA, S. J. A. (1996). Acoustic behaviour of the short-finned pilot whale (*Globicephala macrorhynchus*) off the SW coast Tenerife. II Symposium Fauna y Flora of the Atlantic Islands. 12-16 febrero 1996. Las Palmas de Gran Canaria.
- MESSENGER, S. L. & MCGUIRE, J. A. (1998). Morphology, molecules, and the phylogenetics of cetaceans. *Systematic Biology* **47**, 90-124.
- MICHENER, R. H. & KAUFMAN, L. (2007). Stable isotope ratios as tracers in marine food webs: an update. *Stable isotopes in ecology and environmental science*, 238-282.
- 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 B: Biological Sciences* **271**, 2239-2247.
- MINTZER, V. J., GANNON, D.P., BARROS, N.B., READ, A.J. (2008). Stomach contents of mass-stranded short-finned pilot whales (*Globicephala macrorhynchus*) from North Carolina. *Marine Mammal Science* **24**, 290-302.
- MIRALLES, L., LENS, S., RODRÍGUEZ-FOLGAR, A., CARRILLO, M., MARTÍN, V., MIKKELSEN, B. & GARCIA-VAZQUEZ, E. (2013). Interspecific introgression in cetaceans: DNA markers reveal post-F1 status of a pilot whale. *PloS one* **8**, e6951.

- MITCHELL, E. (1970). Pigmentation pattern evolution in delphinid cetaceans: an essay in adaptive coloration. *Canadian journal of Zoology* **48**, 717-740.
- MIYASHITA, T., KISHIRO, T., HIGASHI, N., SATO, F., MORI, K. & KATO, H. (1996). Winter distribution of cetaceans in the western North Pacific inferred from sighting cruises 1993-1995. *Report of the International Whaling Commission* **46**, 437-442.
- MONTERO LOPEZ, R. & MARTÍN MARTEL, V. (1993). Estudio del impacto que provocan las embarcaciones en la población de calderones tropicales (*Globicephala macrorhynchus*) residente en aguas del suroeste de la isla de Tenerife, pp. 136, Santa Cruz de Tenerife.
- MONTERO, R. (1997). Actividades de observación de mamíferos marinos. Consejería de transporte del Gobierno de Canarias y Sociedad para la promoción del Turismo, Naturaleza y Ocio.
- MONTERO, R. & ARECHA VALETA, M. (1997). Memoria de investigación del instituto de cetáceos de Canarias. SATURNO, S. L., Tenerife. 75 pp. (inédito).
- MORALES, T. (2015). Análisis de la distribución estacional de cetáceos en las Islas Canarias. Master thesis, Universidad de La Laguna.
- NESIS, K. (1987). Cephalopods of the world. Squids, cuttlefishes, and allies. *English translation*. TFH Publications, Neptune City.
- NORTHRIDGE, S. P. (1991). *An updated world review of interactions between marine mammals and fisheries*. Food & Agriculture Org.
- NOTARBARTOLO DI SCIARA, G., BIRKUN, A., JR. (2010). *Conserving whales, dolphins and porpoises in the Mediterranean and Black Seas.*, Accobams edition.
- O'REILLY, C. M., HECKY, R. E., COHEN, A. S. & PLISNIER, P. D. (2002). Interpreting stable isotopes in food webs: recognizing the role of time averaging at different trophic levels. *Limnology and oceanography* **47**, 306-309.
- OLSON, P. A. & REILLY, S. B. (2009). Pilot whales *Globicephala melas* and *G. macrorhynchus*. *Encyclopedia of marine mammals*, 898-903.
- PANIGADA, S., CASTELLOTE, M., FRANTZIS, A. & LEAPER, R. (2010). List of areas with high shipping density and assessment of the potential risks of collision with cetaceans. In *6th meeting ACCOBAMS*, pp. 13, Casablanca.
- PERRIN, W. F. (1989). *Dolphins, porpoises, and whales*. IUCN.
- PERRIN, W. F., DONOVALI, G. P. & BARLOW, J. (1994). Cetaceans and Gillnets. *Report of the International Whaling Commission, Special Issue 15*. International Whaling Commission, Cambridge, UK.
- PESANTE, G., COLLET, A., DHERMAIN, F., FRANTZIS, A., PANIGADA, S. & ZANARDELLI, M. (2002). Review of collisions in the Mediterranean Sea. In *Proceedings of the Workshop Collisions between cetaceans and vessels: can we find solutions?* ECS Newsletter No. 40 - Special Issue, pp. 5-12. European cetacean Society, Rome, Italy.
- PIERCE, G. J. & BOYLE, P. R. (1991). A review of methods for diet analysis in piscivorous marine mammals. *Oceanography and Marine Biology* **29**, 409-486.
- PIERCE, G. J., BOYLE, P. R., WATT, J. & GRISLEY, M. (1993). Recent advances in diet analysis of marine mammals. In *Symp. Zool. Soc. Lond*, vol. 66, pp. 241-261.

- PIERCE, G. J., SANTOS, M. B. A., LEARMONTH, J. A., MENTE, E. & STOWASSER, G. (2004). Methods for dietary studies on marine mammals. *Investigating the roles of cetaceans in marine ecosystems*. Venice: CIESM Publisher, 29-36.
- REEVES, R. R. (2003). *Dolphins, whales and porpoises: 2002-2010 conservation action plan for the world's cetaceans*. IUCN.
- RICE, D. W. (1977). A list of the marine mammals of the world.
- ROPER, C. F. E., SWEENEY, M. J. & NAUEN, C. E. (1984). Cephalopods of the world: an annotated and illustrated catalogue of species of interest to fisheries. FAO Species Catalogue, vol. 3. *FAO Fish. Synop* **125**, 277.
- SANTANA, J. M. (2011). La pesca de cetáceos en Canarias/The cetacean fishing in the Canary Islands. *Anuario de Estudios Atlánticos* **1**, 277-300.
- SAYIGH, L., QUICK, N., HASTIE, G. & TYACK, P. (2012). Repeated call types in short-finned pilot whales, *Globicephala macrorhynchus*. *Marine Mammal Science* **29**, 312-324.
- SCHEER, M. (2013). Call vocalizations recorded among short-finned pilot whales (*globicephala macrorhynchus*) off Tenerife, Canary Islands. *Aquatic Mammals* **39**, 306-313.
- SERGEANT, D. E. (1962a). On the external characters of the blackfish or pilot whales (genus *Globicephala*). *Journal of Mammalogy* **43**, 395-413.
- SERGEANT, D. E. (1962b). On the external characters of the blackfish or pilot whales (Genus *globicephala*), pp. 19.
- SERVIDIO, A. (2014). Distribution, social structure and habitat use of short-finned pilot whale, *Globicephala macrorhynchus*, in the Canary Islands. PhD thesis, St Andrews.
- TAVOLGA, M. C. & ESSAPIAN, F. S. (1957). The behavior of the bottlenosed dolphin (*Tursiops truncatus*): Mating, pregnancy, parturition and mother-infant behavior. *Zoologica* **42**, 11-31.
- TYACK, P. L., JOHNSON, M., SOTO, N. A., STURLESE, A. & MADSEN, P. T. (2006). Extreme diving of beaked whales. *Journal of Experimental Biology* **209**, 4238-4253.
- VAN BREE, P. J. H. (1971). On *Globicephala sieboldii* Gray, 1846, and other species of pilot whales (Notes on Cetacea, Delphinoidea III). *Beaufortia* **19**, 79-87.
- WADA, S. (1988). Genetic differentiation between two forms of short-finned pilot whales off the Pacific coast of Japan. Scientific reports of the Whale Research Institute. 39: 91-101.
- WADE, P. R. (1998). Calculating limits to the allowable human-caused mortality of cetaceans and pinnipeds. *Marine Mammal Science* **14**, 1-37.
- WADE, P. R. & GERRODETTE, T. (1993). Estimates of cetacean abundance and distribution in the eastern tropical Pacific. *Report of the International Whaling Commission* **43**.
- WATWOOD, S. L., MILLER, P. J. O., JOHNSON, M., MADSEN, P. T. & TYACK, P. L. (2006). Deep-diving foraging behaviour of sperm whales (*Physeter macrocephalus*). *Journal of Animal Ecology* **75**, 814-825.
- WEINRICH, M. & PEKARCIK, C. (2007). The effectiveness of dedicated observers in reducing risks of marine mammal collisions with ferries: a test of

- technique. In *59th Annual Meeting of the International Whaling Commission*, pp. 8. International Whaling Commission, Anchorage.
- WHITEHEAD, H. (1995). Investigating structure and temporal scale in social organizations using identified individuals. *Behav. Ecol.* **6**, 199-208.
- WHITEHEAD, H. (2008). Precision and power in the analysis of social structure using associations. *Animal Behaviour* **75**, 1093-1099.
- WHITEHEAD, H. (2009). SOCPROG programs: analysing animal social structures. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **63**, 765-778.
- WILSON, D. R. B. (1995). The ecology of bottlenose dolphins in the Moray Firth, Scotland: a population at the northern extreme of the species' range, University of Aberdeen.
- YONEKURA, M., MATSUI, S. & KASUYA, T. (1980). On the external characters of *Globicephala macrorhynchus* off Taiji, Pacific coast of Japan. *Scientific Reports of the Whales Research Institute* **32**, 67-95.
- ZIMMER, W. M. X., JOHNSON, M. P., MADSEN, P. T. & TYACK, P. L. (2005). Echolocation clicks of free-ranging Cuvier's beaked whales (*Ziphius cavirostris*). *The Journal of the Acoustical Society of America* **117**, 3919-3927.
- ZORNETZER, H. R. & DUFFIELD, D. A. (2003). Captive-born bottlenose dolphins – common dolphin (*Tursiops truncatus* – *Delphinus capensis*) intergeneric hybrids. *Canadian Journal of Zoology* **81**, 1755-1762.

CAPÍTULO 3

Material y métodos



Foto: BONADEA II s

3.1 La DTAG

La DTAG (Johnson & Tyack, 2003; Johnson *et al.* 2009) es un tipo de marca digital equipada con hidrófonos para grabación acústica, un profundímetro que permite la obtención de datos acerca de la profundidad a la que se encuentra el animal marcado, y acelerómetros y magnetómetros para el registro de los movimientos de los animales en los tres ejes del espacio (<http://soundTAGs.st-andrews.ac.uk>) (Fig. 3.1).

Las DTAG se adhieren al lomo de los cetáceos por medio de ventosas de silicona y tienen una relación de tamaño inferior al 1% con respecto al tamaño de los calderones. Estudios en pingüinos han mostrado que marcas colocadas en su lomo, con una altura menor al 11% del diámetro de los animales, no alteraban la natación de los animales (Wilson *et al.*, 1986). Por ello, la DTAG se considera un dispositivo de estudio poco invasivo para el estudio de calderones y que no interfiere en el comportamiento normal de los animales. Además, se colocan utilizando un mástil de posicionamiento desde una embarcación, sin necesidad de capturar a los cetáceos, activándose automáticamente en contacto con el agua. Están diseñadas para liberarse del animal tras un tiempo programado y subir hasta la superficie pasivamente por su flotabilidad positiva. Para poder realizar el seguimiento de los animales marcados y facilitar la recuperación final de los dispositivos, las DTAGs incorporan una pequeña emisora de radio VHF.

La DTAG se diferencia de otros modelos de marcas en que graban datos acústicos hasta frecuencias ultrasónicas, mediante un sistema estéreo con dos hidrófonos separados 2.5 cm, lo que permite estimar la dirección de llegada de los sonidos al dispositivo (Akamatsu *et al.*,

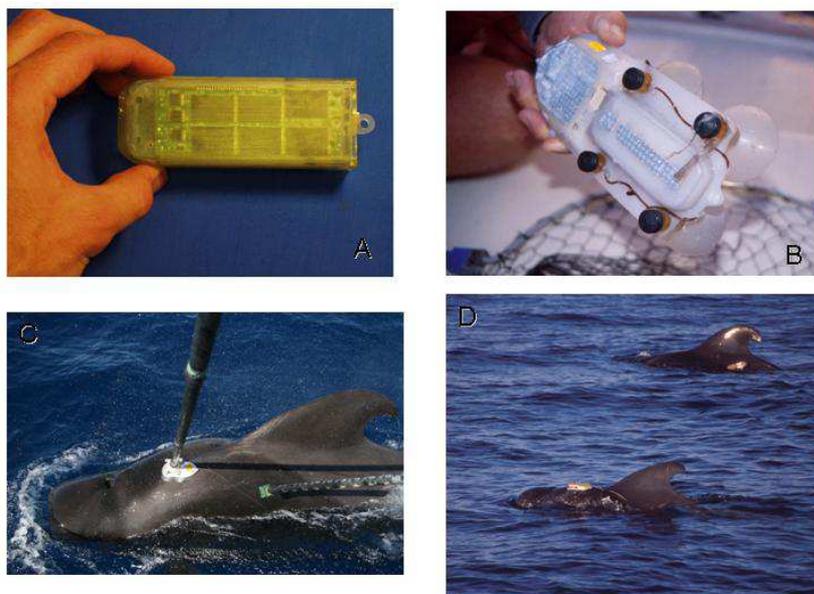


Figura 3.1. DTAG y metodología de marcaje. **A:** Los componentes electrónicos de la marca, constituidos por los circuitos y la batería, se encuentran embebidos en aceite mineral y recubierto por una carcasa de poliuretano. **B:** Los componentes electrónicos se ensamblan en la carcasa de flotación con las cuatro ventosas de sujeción y la emisora de VHF. **C:** Sistema de posicionamiento de la marca en el cuerpo de los calderones mediante un mástil. Un segundo mástil se utilizó para la toma de muestras de piel por raspado. **D:** Dos calderones de aleta corta marcados simultáneamente en el suroeste de Tenerife.

2005; Martin *et al.*,

2005; Johnson *et al.*, 2009). En la versión utilizada para este estudio (DTAG-2) los hidrófonos graban sonidos con una tasa de muestreo (F_s) de 96 o 192 kHz, con una respuesta plana (± 1 dB re $1\mu\text{Pa}$) desde 0.6 a 67/81 kHz, debido a la presencia de dos filtros incorporados en la marca: 1-) filtro anti-aliasing de paso de bajas frecuencias, de un polo y frecuencia de corte a 67 u 81 kHz, según la F_s , para evitar registrar frecuencias por encima de la frecuencia Nyquist (Nyquist, 1928); 2-) filtro de paso de altas frecuencias de un polo, con una frecuencia de corte a 400 kHz, para reducir interferencias del sonido del flujo de agua sobre los hidrófonos de la marca. La memoria de 6.6 Gbytes de la versión de la DTAG utilizada en este estudio permite un tiempo de grabación de los dos hidrófonos de 9.2 horas a una frecuencia de muestreo de 192 kHz (aunque el tiempo de muestreo puede extenderse reduciendo la frecuencia de

muestreo acústico, o bien reservando un espacio de la memoria para grabación exclusiva de sensores de profundidad y movimiento, sin sonido).

La DTAG lleva incorporada tres magnetómetros, tres acelerómetros y un sensor de presión, todos ellos grabando con una frecuencia de muestreo de 50 Hz, que permiten registrar la profundidad y orientación a la que se encuentra el cetáceo marcado (Johnson *et al.*, 2009). Estos sensores se calibran después de la recuperación de la marca, siguiendo protocolos establecidos e integrados en el paquete de software “DTAG boxtool” (Johnson & Tyack, 2003). La orientación del animal se obtiene a partir de integrar la información que se obtiene de los acelerómetros y magnetómetros. Estos sensores registran aceleraciones con respecto a la gravedad y rotaciones con respecto al campo magnético terrestre, para proporcionar orientación en los tres ejes de un sistema euclidiano de referencia que define los planos longitudinal (o sagital), transversal y dorso-ventral del animal, indicando el rumbo, cabeceo y ladeo de la marca (Johnson & Tyack, 2003; López *et al.*, 2015). Si la marca está colocada en el animal de forma alineada (es decir, los ejes de la marca coinciden con los del animal), los registros de la marca son extrapolables a los movimientos del animal marcado. Sin embargo, en algunos casos la posición inicial de la marca en el cuerpo del animal no está clara, o la marca puede deslizarse de su posición inicial. Para transformar los datos desde la referencia geométrica de la marca a la referencia del animal debe calcularse la matriz de orientación de la marca con respecto al animal (Johnson & Tyack, 2003; López *et al.*, 2015), lo que se realiza para los calderones contrastando los valores de los acelerómetros en los instantes previos y posteriores a las inmersiones profundas, cuando los animales tienden a adoptar posiciones estereotipadas (Johnson *et al.*, 2009).

3.2 Protocolo de marcaje

Como plataforma de estudio se utilizó una embarcación a motor de 14 m de eslora (*Punta Umbría*), donde se instalaron los equipos técnicos necesarios para el marcaje, toma de muestras genéticas y seguimiento por radio para la recuperación de las marcas. La aproximación a los grupos de calderones,

avistados en el suroeste de Tenerife (Franja marina Teno-Rasca, ZEC-ES7020017), se realizó intentando en la medida de lo posible, no perturbar el comportamiento normal de los animales. Para ello se evitaron aceleraciones bruscas, así como cruzar la embarcación con la dirección del desplazamiento de los individuos. Asimismo, para reducir las molestias a los animales, se decidió no marcar a crías ni a hembras con crías. El estudio se desarrolló bajo un permiso de investigación del Gobierno de Canarias a la Universidad de La Laguna, y un permiso del comité de ética en investigación animal del Instituto Oceanográfico Woods Hole (EEUU), colaborador del proyecto.

Las DTAGs se colocaron en los animales utilizando una vara de posicionamiento de fibra de carbono, de 5 m de longitud. Además, en algunos casos se recogieron muestras de piel simultáneamente, utilizando una segunda vara, a la que se le incorporaba una superficie rugosa que, por frotación con la piel, permitía la recogida de pequeñas muestras sin provocar heridas en los animales (Harlin *et al.*, 1999) (Fig. 3.1). Siempre que fue posible, se tomaron fotografías de la aleta dorsal, para poder reconocer a los individuos marcados por identificación fotográfica de sus marcas naturales.

3.3 Análisis genético del sexo

El sexo de algunos individuos fue determinado genéticamente. Para ello, y a partir de una pequeña muestra de la piel, se extrajo y purificó el ADN. A partir del mismo y siguiendo el método de Shaw *et al.* (2003) se amplificó, mediante la técnica de PCR, un intrón del gen “Zfx/Zfy” presente en los cromosomas sexuales “X” e “Y”, pero en los que ha evolucionado de forma distinta. La diferencia consiste en una delección de 70 pares de bases en el cromosoma “X”, que puede ser detectada mediante electroforesis en geles al 1% de los fragmentos amplificados, en los que se observa una doble banda en el caso de los machos (XY) y una banda sencilla en el de las hembras. Una confirmación de los resultados se obtiene mediante la amplificación de un fragmento del gen “SRY”, sólo presente en el cromosoma “Y” de los machos (Rosel, 2003).

3.4 Análisis acústico general

Se realizó un análisis acústico inicial, que consistió en localizar los distintos sonidos que se escuchan en las grabaciones y asignarles categorías discretas. Para ello las grabaciones acústicas fueron inspeccionadas manualmente por distintos observadores entrenados utilizando herramientas específicas para la DTAG (<http://soundtags.st-andrews.ac.uk/dtags/>) y programadas en Matlab 7.1 (*The Mathworks, Inc.*). Estas herramientas permiten la representación gráfica simultánea del espectrograma (512 Hanning Windows, 50% overlap) y de la magnitud de la envolvente del registro acústico, así como de la profundidad a la que se encontraba el animal, en periodos sucesivos de 15 s (Fig. 3.2). Además, las herramientas permiten el cálculo del ángulo de llegada de los distintos sonidos, realizando una correlación cruzada (“cross-correlation”) entre los sonidos recibidos en los dos hidrófonos de la marca (Watkins & Schevill, 1972; Johnson *et al.*, 2009), así como escuchar las distintas vocalizaciones que aparecen en los espectrogramas.

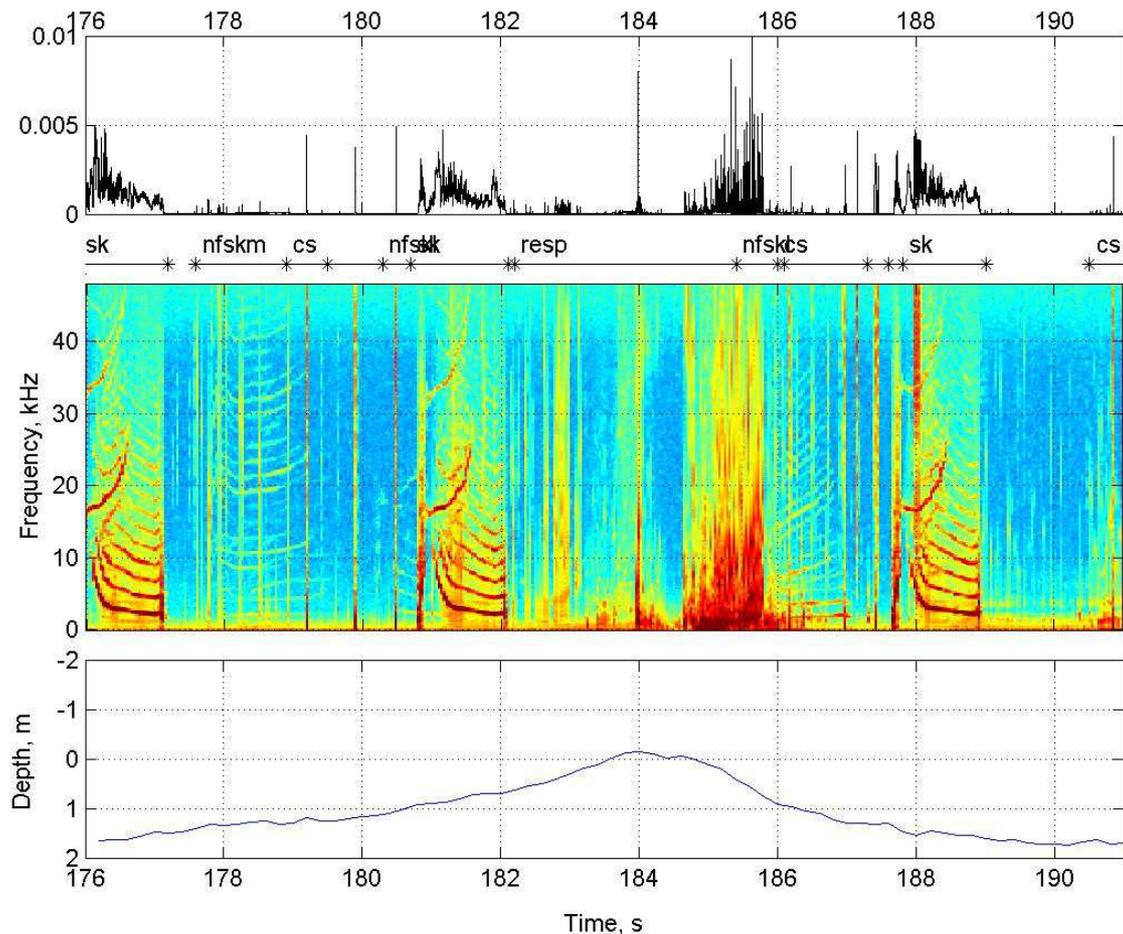


Figura 3.2. Pantalla de la herramienta de análisis “tagaudit” que permite estudiar el registro sonoro en intervalos de 15 segundos. Se puede observar la envolvente de las señales en la parte superior, el espectrograma (Hamming, 1024 NFFT, 50% de superposición) con las categorías anotadas por los observadores en el centro, y la profundidad del animal durante ese periodo de tiempo en la parte inferior.

Siguiendo la clasificación propuesta por Herzog (2000), la mayoría de las señales fueron inicialmente clasificadas según sus características estructurales en: i-) **chasquidos**, ii-) **ráfagas de pulsos**, iii-) **llamadas**, iv-) **otros tipos sonoros**. Las diferentes categorías asignadas manualmente, su duración y su localización temporal fueron almacenadas en un archivo de texto después de cada sesión de análisis.

3.4.1 Análisis espectral de las señales constituidas por chasquidos

Las especies de odontocetos estudiadas hasta la fecha producen secuencias de chasquidos regulares para explorar su entorno, que se alternan con ráfagas de chasquidos (llamadas zumbidos) asociadas a los intentos de captura de presas (Miller *et al.*, 2004; Johnson *et al.*, 2004; Madsen *et al.*, 2005; Aguilar de Soto *et al.*, 2008). En el zifio de Blainville se han distinguido estos zumbidos de ecolocalización de otros sonidos estructuralmente similares llamados rasps, que parecen usarse para la comunicación (Aguilar de Soto *et al.*, 2012). Una de las diferencias que se observó entre estos dos tipos de sonidos es que los rasps de los zifios están constituidos por chasquidos largos de frecuencia modulada, mientras que los zumbidos están formados por chasquidos cortos de banda estrecha (Aguilar de Soto *et al.*, 2012). Los calderones de aleta corta no producen chasquidos de frecuencia modulada (Zimmer *et al.*, 2005, Johnson *et al.*, 2006), pero había que comprobar que no existiesen otras diferencias en los contenidos espectrales o en la duración de los chasquidos de las distintas señales. Sin embargo, la DTAG está ubicada en el dorso de los calderones, detrás del sistema emisor situado en la cabeza, por lo que se graban frecuencias más bajas que las que emite el animal direccionalmente al medio, no pudiéndose realizar la caracterización espectral de los chasquidos con grabaciones de los mismos producidos por el animal marcado (Johnson *et al.*, 2009; Fig. 3.3). Por esta razón, para la caracterización espectral de las señales constituidas por chasquidos, se usaron ejemplos escogidos de cada tipo de señal, que eran producidos por otros animales, recibidos en línea (“on axis”) y registrados en marcas con frecuencias de muestreo de 192 kHz.

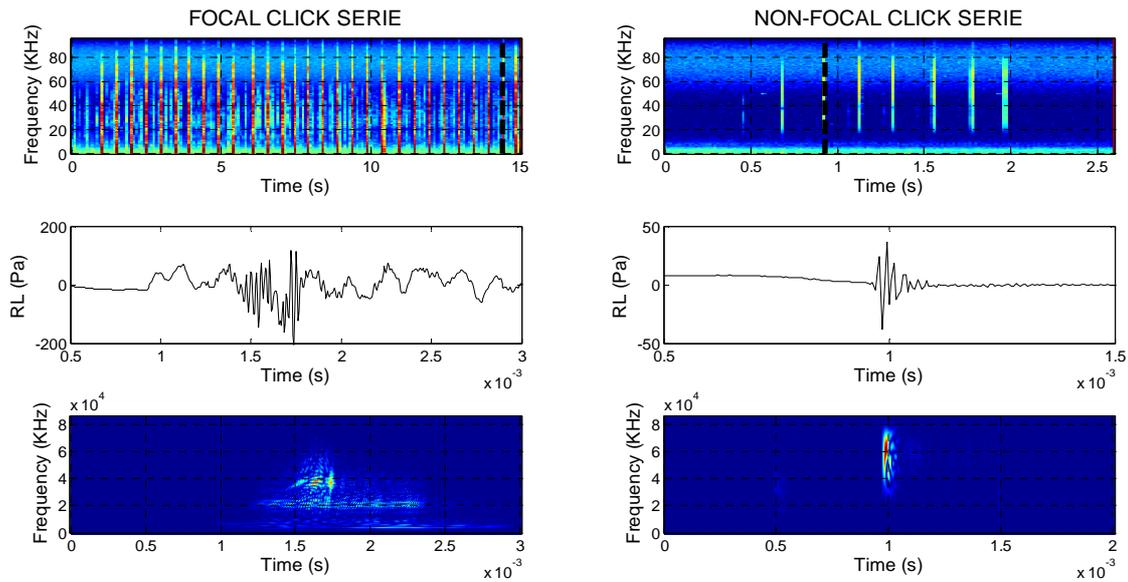


Figura 3.3. Ejemplos de chasquidos grabados en la marca y emitidos por el animal marcado (individuo focal) o por otro calderón (individuo no focal) emitiendo en dirección a la marca Arriba: Espectrogramas de series de chasquidos (“click series”). La línea punteada representa al chasquido de mayor nivel de esa serie. Medio: oscilograma del chasquido de mayor nivel de la serie de chasquidos focal y no focal. Abajo: distribución de frecuencia de estos chasquidos utilizando la transformada tipo I de Wigner (Cohen, 1989), usando longitudes de secuencias de 256 muestras. Nótese las importantes diferencias obtenidas tanto en duración de los chasquidos focal y no focal, como en su distribución de frecuencias.

Los chasquidos se emiten formando un haz sonoro direccional, por lo que la mayor parte de las diferencias que se observan en la amplitud de los chasquidos no focales de una serie (o emitidos en ráfagas) se deben a la variación del haz sonoro del calderón que está emitiendo, según cambia la posición relativa entre animal que emite y el que lleva la marca. Esto ocurre porque el rango de variación del haz sonoro no cambia mucho en un periodo de tiempo de unos pocos segundos y el nivel de emisión no parece variar más que unos pocos decibelios entre un chasquido y el siguiente (Au, 1993; Madsen *et al.*, 2005; Johnson *et al.*, 2006).

Siguiendo estos argumentos, para la caracterización de los chasquidos se seleccionaron señales no focales con un amplio rango dinámico, que reflejan los movimientos de barrido del animal emisor, y que se definieron como secuencias de chasquidos donde el chasquido con mayor nivel es al menos 30 dB más alto que el chasquido de menor nivel de la serie. Posteriormente, se seleccionaron

los chasquidos de mayor amplitud en cada tipo de señal (series de chasquidos y chasquidos de rasps y zumbidos) como la representación de un chasquido emitido en el eje (“on axis”) (Mohl *et al.*, 2003). Todos los chasquidos “on axis” así seleccionados se filtraron con un filtro de paso alto de 6 polos, con una frecuencia de corte de 5 kHz.

3.4.2 Determinación del inicio de los zumbidos

En la mayoría de las especies de odontocetos, el intervalo entre chasquidos (“Inter Click Interval o ICI”) de la serie de chasquidos previa a un zumbido decrece gradualmente hacia el inicio del zumbido, lo que se ha interpretado como una adaptación dinámica a la distancia a la presa (Au, 1993, 1997). Para determinar el momento en que las series de chasquidos se convierten en zumbidos, se han utilizado cambios en la pendiente observables en representaciones logarítmicas de la distribución del ICI (por ejemplo en cachalote: Teloni *et al.*, 2008). Además, se ha observado que el nivel de emisión de los chasquidos que forman los zumbidos es significativamente menor que el de los chasquidos usuales, lo que también se interpreta como una adaptación del nivel sonoro a la distancia a la presa (por ejemplo en el zifio de Blainville: Johnson *et al.*, 2006).

En este trabajo, para el calderón de aleta corta se graficó la distribución de los chasquidos en base a su ICI junto con su nivel aparente de emisión, utilizando los chasquidos obtenidos tanto de los zumbidos como de los rasps y de las series regulares de chasquidos (Fig. 3.4). Los chasquidos fueron localizados usando un detector automático programado previamente en Matlab 7.5 (*The Mathworks, Inc.*) por el Dr. M. Johnson (Univ. St. Andrews, UK). Este detector permite reconocer picos súbitos en la onda de presión acústica, una vez seleccionado un valor de frecuencia umbral proporcionado por el usuario. Posteriormente, se inspeccionan manualmente los chasquidos detectados, comprobando la secuencia lógica de ICI y revisando, en los casos dudosos, el oscilograma de cada chasquido, para detectar y corregir falsos positivos y falsos negativos del detector automático. El ICI se calculó como la diferencia temporal

entre dos chasquidos sucesivos dentro de cada tipo de señal. Este paso analítico previo mostró que no era posible definir un límite superior de ICI para los zumbidos del calderón, ya que no se observan puntos claros de inflexión en el ICI de las ráfagas de chasquidos (rasps y zumbidos) (Fig. 3.4). Además, la diferenciación entre las series de chasquidos y el principio de los zumbidos realizada manualmente, incluía como primer chasquido del zumbido aquel que mostraba diferencias en la intensidad aparente del mismo, en relación a la serie regular que lo precedía. Estas diferencias en la intensidad de los chasquidos que conforman los zumbidos, los rasps y las series regulares pueden verse en la figura 3.4 y no son tenidos en cuenta con el método descrito por Teloni *et al.*, (2008) para determinar el inicio de los zumbidos del cachalote. Es por ello que se optó por mantener el inicio de los zumbidos en el momento en el que los chasquidos cambiaban de nivel aparente, aumentando además su cadencia de emisión, como se había determinado previamente de forma manual.

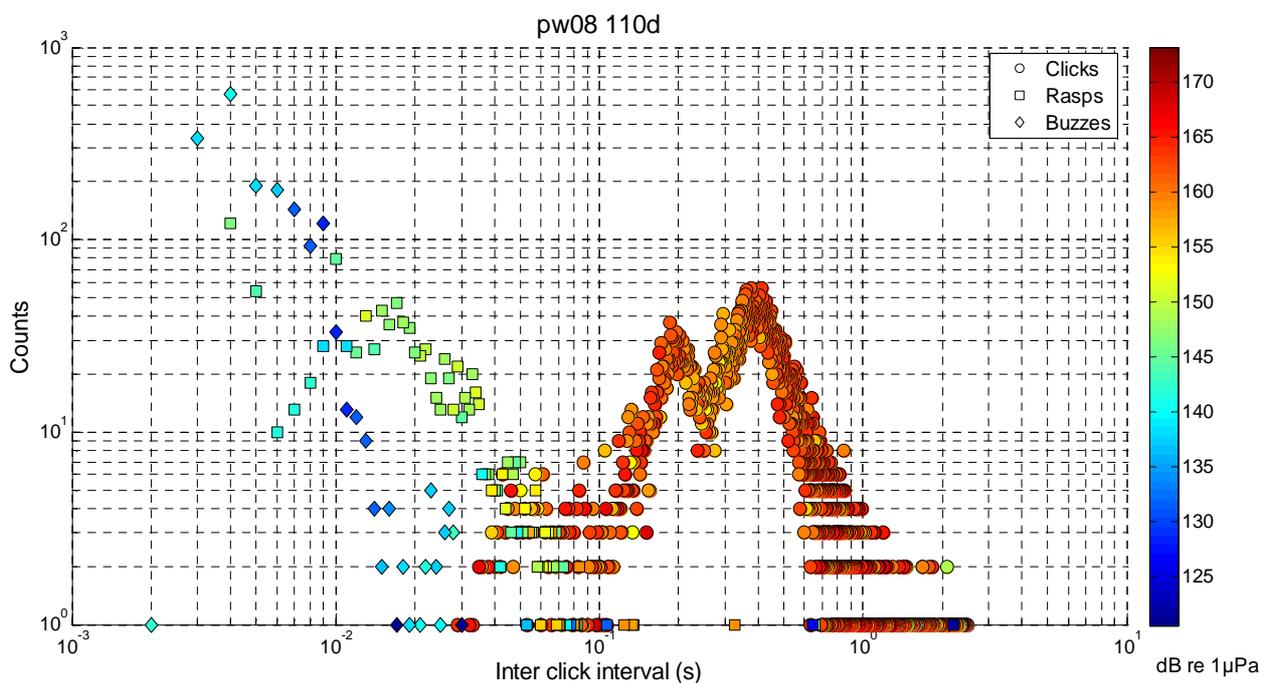


Figura 3.4. Representación logarítmica de la distribución de los intervalos entre chasquidos (ICI) de todos los chasquidos detectados en un calderón de aleta corta marcado con DTAG (Pw08_110d). Los chasquidos pertenecientes a las series regulares de chasquidos (clicks), rasps y zumbidos (buzzes) se representan con diferentes formas geométricas (círculo, cuadrado y rombo respectivamente). El color representa la intensidad media de los chasquidos de cada una de las series contabilizadas. El ancho de banda utilizado para la representación del ICI fue de 1 ms siguiendo las especificaciones de Teloni *et al.*, (2008).

3.5 BIBLIOGRAFÍA

- AGUILAR DE SOTO, N., MADSEN, P. T., TYACK, P., ARRANZ, P., MARRERO, J., FAIS, A., REVELLI, E. & JOHNSON, M. (2012). No shallow talk: Cryptic strategy in the vocal communication of Blainville's beaked whales. *Marine Mammal Science* **28**, E75-E92.
- AGUILAR SOTO, N., JOHNSON, M. P., MADSEN, P. T., DÁ-AZ, F., DOMÁ-NGUEZ, I. N., BRITO, A. & TYACK, P. (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.
- AKAMATSU, T., WANG, D., WANG, K. & NAITO, Y. (2005). Biosonar behaviour of free-ranging porpoises. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* **272**, 797-801.
- AU, W. W. L. (1993). *The sonar of dolphins*. New York: Springer-Verlag.
- AU, W. W. L. (1997). Echolocation in dolphins with a dolphin-bat comparison. *Bioacoustics. The International Journal of Animal Sound and its Recording* **8**, 137-162.
- COHEN, L. (1989). Time-frequency distributions-a review. *Proceedings of the IEEE* **77**, 941-981.
- HARLIN, A. D., WARSIG, B., BAKER, C. S. & MARKOWITZ, T. M. (1999). Skin swabbing for genetic analysis: application to dusky dolphins (*Lagenorhynchus obscurus*). *Marine Mammal Science* **15**, 409-425.
- HERZING, D. L. (2000). Acoustics and social behavior of wild dolphins: implications for sound society.
- JOHNSON, M., AGUILAR DE SOTO, N. & MADSEN, P. T. (2009). Studying the behaviour and sensory ecology of marine mammals using acoustic recording tags: a review. *Marine Ecology Progress Series* **395**, 55-73.
- JOHNSON, M., MADSEN, P. T., ZIMMER, W. M. X., AGUILAR DE SOTO, N. & TYACK, P. L. (2006). Foraging Blainville's beaked whales (*Mesoplodon densirostris*) produce distinct click types matched to different phases of echolocation. *The Journal of Experimental Biology* **209**, 5038-5050.
- JOHNSON, M., MADSEN, P. T., ZIMMER, W. M. X., DE SOTO, N. A. & TYACK, P. L. (2004). Beaked whales echolocate on prey. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* **271**, S383-S386.
- JOHNSON, M. P. & TYACK, P. L. (2003). A digital acoustic recording tag for measuring the response of wild marine mammals to sound. *Oceanic Engineering, IEEE Journal of* **28**, 3-12.
- LÓPEZ, L. M. M., MILLER, P. J. O., DE SOTO, N. A. & JOHNSON, M. (2015). Gait switches in deep-diving beaked whales: biomechanical strategies for long-duration dives. *The Journal of experimental biology* **218**, 1325-1338.
- MADSEN, P. T., JOHNSON, M., DE SOTO, N. A., ZIMMER, W. M. X. & TYACK, P. (2005). Biosonar performance of foraging beaked whales (*Mesoplodon densirostris*). *Journal of Experimental Biology* **208**, 181-194.
- MARTIN, S. W., PHILLIPS, M., BAUER, E. J., MOORE, P. W. & HOUSER, D. S. (2005). Instrumenting free-swimming dolphins echolocating in open water. *The Journal of the Acoustical Society of America* **117**, 2301-2307.

- 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 B: Biological Sciences* **271**, 2239-2247.
- MOHL, B., WAHLBERG, M. & MADSEN, P. T. (2003). The monopulsed nature of sperm whale clicks. *J. Acoust. Soc. Am.* **114**.
- NYQUIST, H. (1928). Certain topics in telegraph transmission theory. *American Institute of Electrical Engineers, Transactions of the* **47**, 617-644.
- ROSEL, P. E. (2003). PCR-based sex determination in Odontocete cetaceans. *Conservation Genetics* **4**, 647-649.
- SHAW, C. N., WILSON, P. J. & WHITE, B. N. (2003). A reliable molecular method of gender determination for mammals. *Journal of Mammalogy* **84**, 123-128.
- TELONI, V., MARK, J. P., PATRICK, M. J. O. & PETER, M. 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.
- WATKINS, W. A. & SCHEVILL, W. E. (1972). Sound source location by arrival-times on a non-rigid three-dimensional hydrophone array. *Deep-Sea Research* **19**, 691-706.
- WILSON, R. P., GRANT, W. S. & DUFFY, D. C. (1986). Recording devices on free-ranging marine animals: does measurement affect foraging performance? *Ecology*, 1091-1093.
- ZIMMER, W. M. X., JOHNSON, M. P., MADSEN, P. T. & TYACK, P. L. (2005). Echolocation clicks of free-ranging Cuvier's beaked whales (*Ziphius cavirostris*). *The Journal of the Acoustical Society of America* **117**, 3919-3927.

CAPÍTULO 4

**Caracterización del repertorio acústico
más usual del calderón de aleta corta:
sonidos para eco-localizar
y sonidos para comunicarse.**



Foto: Teo Lucas

Partially submitted to Marine Mammals Science

**Different modes of acoustic communication in
deep-diving short-finned pilot whales
(*Globicephala macrorhynchus*).**

Jacobo Marrero Pérez¹, Frants H. Jensen^{2,3}, Laia Rojano-Doñate⁴,
Natacha Aguilar de Soto^{1,5}.

¹ BIOECOMAC. Department of Animal Biology, La Laguna University, La Laguna 38206, Tenerife, Canary Islands, Spain

² Ecology and Evolutionary Biology Dept., Princeton University, Princeton, NJ 08544, USA

³ Biology Dept., Woods Hole Oceanographic Institution, Woods Hole, MA 02543, USA

⁴ Zoophysiology, Department of Bioscience, Aarhus University, 8000 Aarhus, Denmark

⁵ Centre for Research into Ecological Modelling (CREEM), Scottish Ocean Institute. University of St. Andrews, Scotland, UK

4.1 INTRODUCCIÓN

Las señales acústicas son usadas por los odontocetos tanto para comunicarse como para explorar su entorno y capturar presas (Richardson *et al.*, 1995), por lo que resulta crucial distinguir las vocalizaciones que se usan para la ecolocalización de las que se usan para la comunicación, ya que se corre el riesgo de confundir eventos de alimentación con sociales o viceversa.

Todas las especies de odontocetos estudiados hasta la fecha producen chasquidos de ecolocalización (Au, 1993; Johnson *et al.*, 2004). Mientras que algunas especies de odontocetos como el cachalote (*Physeter macrocephalus*) o las marsopas (Fam. *Phocoenidae*) producen principalmente sonidos pulsados (Herman & Tavolga, 1980; Weilgart, 1990; Madsen *et al.*, 2002; Au *et al.*, 2006; Villadsgaard *et al.*, 2007), la mayoría de las especies producen una amplia variedad de señales para comunicarse, tanto de naturaleza pulsada como tonal (Popper, 1980). Está ampliamente admitido por la comunidad científica que las señales tonales tienen funciones comunicativas, debido a que su larga duración y baja frecuencia las convierte en inadecuadas para ecolocalizar (Tyack, 1998). Sin embargo, las señales constituidas por chasquidos pueden usarse tanto para la comunicación como para la ecolocalización (Miller *et al.*, 2004; Madsen *et al.*, 2005; Aguilar de Soto *et al.*, 2008, 2012). Un ejemplo de señal pulsada utilizada con funciones comunicativas es el denominado “pop”, constituido por chasquidos de baja frecuencia, que parece servir como señal de advertencia producida por machos de delfín mular (*Tursiops truncatus*) a hembras “secuestradas” durante la época de apareamiento (Connor & Smolker, 1995). Un ejemplo de señal pulsada utilizada para la ecolocalización es el zumbido (“buzz”), que está constituido por chasquidos emitidos en ráfagas y se ha identificado en varias especies de odontocetos como indicativo del intento de captura de presas (Jaquet *et al.*, 2001; Miller *et al.*, 2004; Johnson *et al.*, 2004; Aguilar de Soto *et al.*, 2008; Wisniwieska *et al.*, 2013).

CAPÍTULO 4: Caracterización del repertorio acústico más usual del calderón de aleta corta: sonidos para eco-localizar y sonidos para comunicarse

Las marcas con múltiples sensores, colocadas en los animales, permiten relacionar las vocalizaciones con su contexto de emisión, ya que permiten registrar la profundidad y los movimientos del animal, lo que es de gran utilidad para determinar la función de vocalizaciones estructuralmente similares (Aguilar de Soto *et al.* 2012). Sin embargo, en cetáceos que viven en grupos puede ser complicado determinar si las vocalizaciones son originadas por el animal marcado, o por congéneres en sus cercanías (Johnson *et al.*, 2009). La mayoría de los estudios sobre comunicación acústica usando marcas de este tipo evitan los problemas que existen, a la hora de determinar los sonidos que provienen del cetáceo marcado, centrando la atención en las vocalizaciones de varios animales (Matthews *et al.* 2001, Sayigh *et al.*, 2012, DeRuiter *et al.*, 2013), utilizando el nivel recibido de las vocalizaciones en la marca y la proximidad a otros animales evaluada visualmente (Parks *et al.*, 2001; Parks, 2003), o bien el nivel recibido y el ángulo de llegada de las vocalizaciones a la marca (Jensen *et al.*, 2011). Aunque estas aproximaciones son útiles en situaciones en las que los animales están separados unos de otros, pueden fallar en situaciones donde varios animales interactúan en las proximidades del animal marcado, lo que conlleva a una posible sobreestimación del número de vocalizaciones emitidas por el mismo.

En los calderones de aleta corta, la probabilidad de confundir el origen de las vocalizaciones parece disminuir durante los buceos de alimentación, ya que los individuos tienden a separarse unos de otros (Aguilar de Soto, 2006); mientras que durante los periodos en superficie, donde los animales tienden a agregarse, aumenta la probabilidad de confusión. Sin embargo, la coordinación durante los buceos en esta especie es variable (Aguilar de Soto, 2006) por lo que no pueden determinarse periodos de proximidad/aislamiento entre los individuos utilizando solo los datos de profundidad.

Debido a las dificultades inherentes a la asignación manual de las vocalizaciones al calderón marcado, en este capítulo se desarrolló un método automático para seleccionar un subconjunto de señales que pueden asignarse a

los calderones marcados con alta probabilidad. Esto permitió relacionar diferentes tipos de señales con su contexto de emisión, gracias a los sensores de movimiento y profundidad incorporados en las marcas. Gracias a ello, en este capítulo se describen los principales tipos de señales que conforman el repertorio acústico del calderón de aleta corta, relacionándolos con sus contextos de emisión. Se distingue así entre señales pulsadas usadas principalmente en la ecolocalización y aquellas estructuralmente similares que los calderones parecen usar para comunicarse.

4.2 MÉTODOS

La localización de las vocalizaciones grabadas en las marcas DTAG (Johnson & Tyack, 2003) se realizó manualmente utilizando herramientas de software programadas para ello (www.sountags.st-andrews.ac.uk) (Capítulo 3). Durante esta primera revisión se determinó manualmente el tipo de vocalización (llamadas, rasps y zumbios) y se realizó una clasificación preliminar acerca de si la señal provenía del calderón marcado o de otros animales. Para ello se utilizaron las siguientes características de las vocalizaciones: los contextos vocales previos y posteriores, el nivel sonoro recibido en la marca, y el ángulo de llegada de la señal a la marca (AOA de su nombre en inglés “angle of arrival”). Sin embargo, esta metodología está sujeta a interpretaciones subjetivas y pueden darse errores en situaciones en las que hay varios animales cercanos al que lleva la marca (Fig. 4.1)

CAPÍTULO 4: Caracterización del repertorio acústico más usual del calderón de aleta corta: sonidos para eco-localizar y sonidos para comunicarse

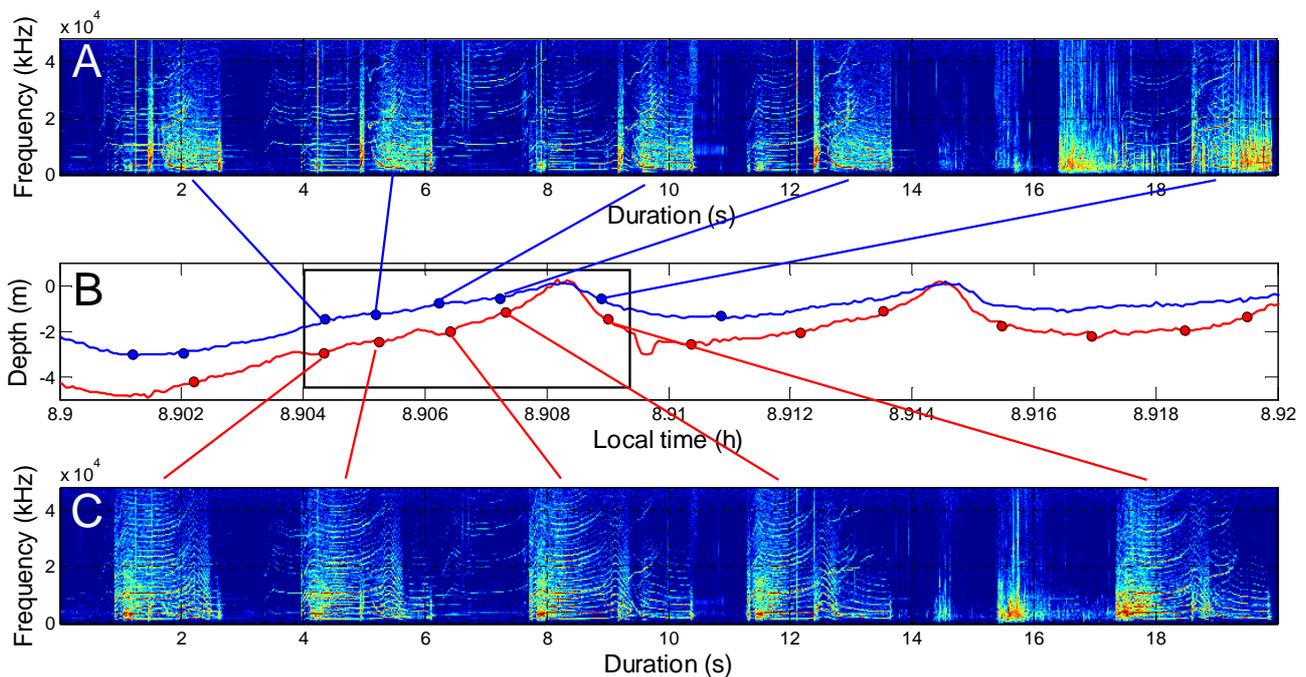


Figura 4.1. Análisis simultáneo de dos animales marcados en un mismo grupo. A) y C): espectrogramas del sonido grabado durante el tiempo comprendido en el recuadro marcado en B, para el calderón 1 y calderón 2, respectivamente; B) Perfiles de buceo del calderón 1 (en azul) y del calderón 2 (en rojo), señalando con círculos la ocurrencia de vocalizaciones clasificadas como emitidas por cada animal. Nótese que en situaciones con dos animales marcados simultáneamente, se pueden comparar las grabaciones de las dos marcas para comprobar a qué animal pertenecían las señales. Sin embargo, calderones que no hayan sido marcados pueden estar vocalizando también (Marrero *et al.*, 2011).

Existen dos problemas fundamentales cuando se realiza la determinación de forma manual de las vocalizaciones producidas por el animal marcado: i) las vocalizaciones producidas por conspecíficos en las proximidades del animal marcado pueden llegar a la marca con un nivel sonoro similar o mayor al de las vocalizaciones producidas por el animal marcado. Además, el nivel relativo de las llamadas varía, descendiendo con la profundidad (Jensen *et al.*, 2011, Capítulo 5), lo que imposibilita establecer un umbral de nivel recibido esperado para las llamadas del individuo que lleva la marca; ii) en ocasiones, las vocalizaciones de otros animales pueden llegar al dispositivo con menores variaciones en el AOA que las del animal marcado. Además, el cálculo del AOA es muy sensible a la superposición de las vocalizaciones con otros sonidos, incluyendo el ruido de fondo, y la marca puede desplazarse de la posición

original que ocupaba en el cuerpo, cambiando el ángulo de llegada de las vocalizaciones, por lo que este criterio de selección ha de usarse con precaución. Estas fuentes de error no pueden ser resueltas, de forma que existe un cierto grado de incertidumbre en la determinación de los sonidos que proceden del animal marcado.

Para poder relacionar los contextos de emisión con las vocalizaciones del calderón de aleta corta era necesaria una metodología de clasificación de las vocalizaciones, que fuera objetiva y robusta a las fuentes de error conocidas. Para ello, partimos de la premisa de que los chasquidos de ecolocalización (“usual clicks”) del animal marcado son fácilmente reconocidos y ampliamente usados en estudios sobre comportamiento acústico usando DTAGs (Johnson *et al.*, 2006, 2008; Aguilar de Soto *et al.*, 2008, 2012; Fig. 4.2 y 4.3).

Los chasquidos de ecolocalización fueron localizados usando un detector automático programado en Matlab 7.5 (Capítulo 3). La corta duración de los chasquidos y su contenido espectral de altas frecuencias permiten la obtención de estimas precisas del ángulo de llegada (AOA) de los chasquidos producidos por el animal marcado. Esto permitió el desarrollo de un método, que se describe a continuación, para identificar de forma objetiva un subconjunto de vocalizaciones que pueden adjudicarse al animal marcado con gran seguridad, que a partir de ahora llamaremos focales.

4.2.1 Método automático para la identificación de un conjunto de las vocalizaciones del animal marcado (focales)

Este método comprende los siguientes pasos analíticos:

i-) En primer lugar se seleccionan todas las vocalizaciones susceptibles de ser producidas por el animal marcado y que pueden ser estructuralmente analizadas, ya que no se superponen con otras vocalizaciones o ruidos que puedan enmascarar la señal de interés. Para ello, se escogen solo las señales de

CAPÍTULO 4: Caracterización del repertorio acústico más usual del calderón de aleta corta: sonidos para eco-localizar y sonidos para comunicarse

alta calidad de cada grabación, definidas como aquellas en la que pueden detectarse todos los chasquidos que la conforman, en el caso de rasps y zumbidos, o en las que puede trazarse todo el contorno de la frecuencia fundamental o del primer side-band, en el caso de las llamadas. Se seleccionan así todas las señales producidas en el entorno cercano del calderón marcado, ya sean producidas por él o por un animal en sus proximidades.

ii-) Se seleccionan todos los chasquidos de ecolocalización del animal marcado y se agrupan en series, que están separadas por pausas en las que se interrumpe la cadencia de emisión de los mismos. Se obtiene el AOA de cada uno de los chasquidos de cada serie y se calcula su valor medio, con lo que se consigue asignar un eje central al AOA de cada una de las series.

En una misma grabación, movimientos de la marca en el cuerpo del calderón marcado, así como movimientos de natación del animal, pueden provocar que los ángulos de llegada de sus vocalizaciones a la marca varíen. También hay que considerar que los sonidos de mayor duración que los chasquidos proporcionan medidas del AOA menos precisas. Por ello, hay que asignar un rango de valores de AOA aceptables para las llamadas, alrededor del eje central de AOA de las series de chasquidos, que sean consistentes y robustos a estos posibles errores. Para ello se estableció un valor máximo y mínimo del AOA esperado para las vocalizaciones del animal marcado, considerando dos posibles situaciones: 1) cuando los AOA de los chasquidos de cada serie no mostraban variaciones superiores a $\pm 10^\circ$ alrededor del eje central. En estos casos, se estableció el máximo y el mínimo de aceptación a $+10^\circ$ y -10° alrededor del valor del eje central, para corregir posibles errores debido a la diferencia en la exactitud del cálculo del AOA entre sonidos de distinta duración. Si existen ligeras variaciones en el AOA de los chasquidos, las diferencias inherentes al cálculo del AOA de los chasquidos y de las llamadas, podrían ser mayores que las variaciones observadas en la serie de chasquidos. Esto resultaría en que el método excluyera esas señales, lo que se consigue evitar asignando un valor fijo de $\pm 10^\circ$ alrededor del eje central; 2) situaciones

CAPÍTULO 4: Caracterización del repertorio acústico más usual del calderón de aleta corta: sonidos para eco-localizar y sonidos para comunicarse

donde los AOA de los chasquidos de la serie superaban los $\pm 10^\circ$ del eje central, debido presumiblemente a movimientos de natación provocando cambios en el eje direccional entre el sistema emisor sonoro y la marca. En este caso, se estableció el rango de aceptación como los valores del AOA de los chasquidos más desplazados a un lado y otro del eje central (Fig. 4.2). Una vez delimitados los rangos de aceptación, se comprobó la consistencia del AOA de las señales con los valores de aceptación de las series de chasquidos que precedían su producción. Si la vocalización tenía un ángulo de llegada entre esos rangos, se consideraba candidata a ser producida por el animal que lleva la marca. Si no, la señal se descartaba, considerando que no se podía garantizar su procedencia.

iii-) Para maximizar la precisión del método, de todas las vocalizaciones de alta calidad que cumplían las condiciones anteriores, se eligieron sólo las vocalizaciones que estaban producidas justo después de las series de chasquidos, formando un patrón vocal repetitivo (Fig. 4.2). Las señales que cumplían estos tres requisitos fueron denominadas focales.

CAPÍTULO 4: Caracterización del repertorio acústico más usual del calderón de aleta corta: sonidos para eco-localizar y sonidos para comunicarse

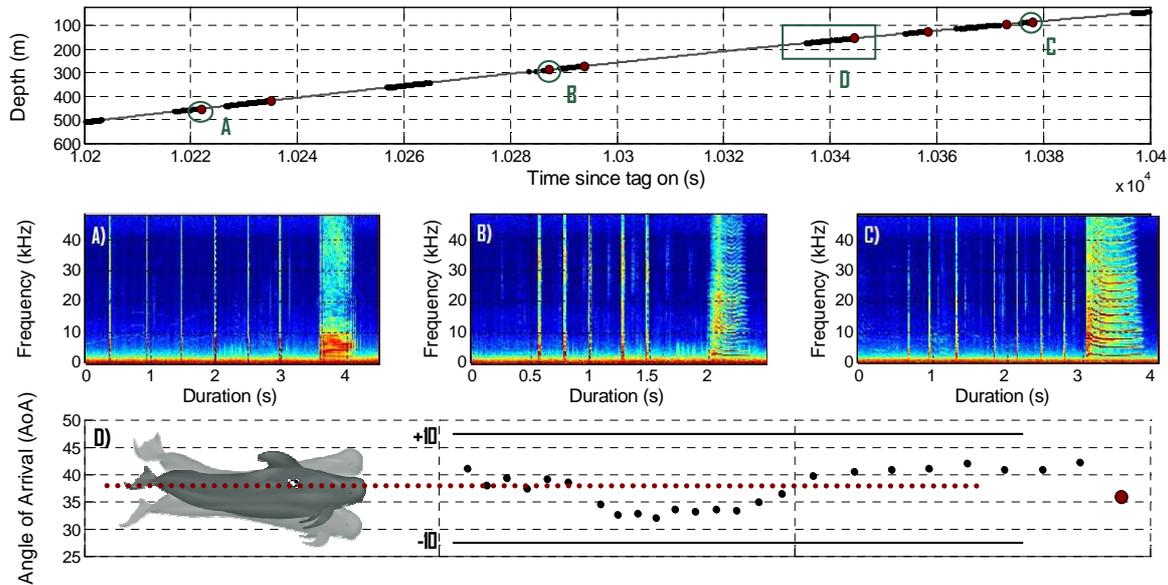


Figura 4.2. Panel superior: sección de la fase de ascenso de un buceo profundo de un calderón de aleta corta, mostrando los chasquidos de ecolocalización (puntos negros) y otras vocalizaciones clasificadas como de alta calidad (círculos rojos). Nótese el patrón vocal repetitivo de series de chasquidos seguidos de vocalizaciones de alta calidad. Ejemplos de los espectrogramas (Hamming, 1024 NFFT, 50 % de superposición) de estos patrones se muestran en los paneles centrales de (A) a (C), mostrando series de chasquidos de ecolocalización seguidos de un rasp (A), una llamada de baja frecuencia (B) y una llamada de alta frecuencia (C). D) representa una visión detallada de la variación del ángulo de llegada (AOA) de los chasquidos producidos por el calderón marcado (puntos negros). Este gráfico muestra también el AOA medio (línea punteada roja) de la serie de chasquidos que precede la vocalización (círculo rojo), y el $\pm 10^\circ$ rango de aceptación del AOA (línea guión-punto negra) usada para determinar si las vocalizaciones eran producidas por el animal marcado (Marrero *et al.*, en revisión).

4.2.2 Análisis de las características de las señales

La duración de las señales se definió como la longitud de la ventana que contiene el 95% de la energía de la señal, después de restarle el ruido en las proximidades de la misma. Este filtrado se realiza porque además de las vocalizaciones, la marca graba el ruido ambiente y el provocado por el flujo del agua sobre la marca, que es variable según la velocidad de natación del animal. El nivel recibido (RL) fue calculado como la raíz cuadrada de la media de los valores de presión de la onda al cuadrado (nivel RMS por su nombre en inglés “root mean square”). Los valores así obtenidos se corrigieron por la sensibilidad nominal de los hidrófonos de la marca (-182 dB re 1 V Pa $^{-1}$).

Debido a que las marcas se adhieren al cuerpo de los animales en diferentes posiciones, el nivel recibido en la marca de las vocalizaciones es una estimación poco precisa de su nivel de emisión (SL), denominado en inglés “apparent output” ($AO_{r.m.s}$) (Madsen *et al.*, 2005) y hay que tener en cuenta estas diferencias a la hora de interpretar los resultados. Dada la diversidad estructural de señales a caracterizar, se detallan a continuación las diferentes formas en las que se llevaron a cabo los análisis de cada tipo de señal.

4.2.2.1 Análisis espectral de las señales constituidas por chasquidos. Las señales no focales

Para realizar un análisis comparativo de los chasquidos en distintos tipos de vocalizaciones, se seleccionaron 40 series regulares de chasquidos (registrados en 9 marcas) y 297 rasps (en 12 marcas) producidos por congéneres en las cercanías del calderón marcado y recibidos en el eje según los criterios de Mohl y colaboradores (2003) (Capítulo 3). Sólo se encontraron 8 zumbidos producidos en el eje (en 5 marcas), siempre registrados al final de los periodos de registro de las marcas, cuando se desprendía la marca y los calderones realizaban el zumbido directamente sobre ella, a veces mordiéndola. Para testar si existían diferencias en la duración y en la frecuencia pico (definida como la frecuencia con mayor energía) de los chasquidos usuales de ecolocalización, rasps y zumbidos, se usó un test de Kruskal-Wallis, seguido de un análisis a posteriori (post-hoc) utilizando un test de Tukey-Kramer para comparar entre pares de vocalizaciones (chasquidos, rasps y zumbidos). Se estableció el nivel de significación $\alpha = 0,05$.

4.2.2.2 Análisis de las características temporales de las señales constituidas por chasquidos. Las señales focales

Para comprobar las diferencias detectadas a nivel aural entre los zumbidos y los rasps, se comparó la duración e ICI de las señales focales, dado que estas características no se ven afectadas por la posición atrasada de la marca en relación a la cabeza. Para realizar esta comparativa, se usó un test de Kruskal-Wallis, seguido de un análisis de post-hoc utilizando un test de Tukey-Kramer para comparar entre pares de vocalizaciones (chasquidos, rasps y zumbidos). Todos estos análisis se realizaron en Matlab 7.5.

4.2.2.3 Análisis espectral de las llamadas

En el caso de las llamadas, se trazó el contorno de la frecuencia fundamental o de la primera banda lateral (“side-band”) manualmente en los espectrogramas (ventana tipo Hamming, 4096 NFFT, 50% de superposición, con una resolución espectral de 200 Hz y una resolución temporal de 2.5 ms) usando protocolos de análisis programados para ello en Matlab 7.5 dentro de la DTAG toolbox. Estos análisis se llevaron a cabo después de filtrar las señales con un filtro dinámico de paso alto de 6 palos, con la frecuencia de corte situada por debajo de la frecuencia fundamental (o de la primera banda lateral) de cada llamada.

Las llamadas del calderón de aleta corta se asemejan a las complejas llamadas pulsadas de las orcas (*Orcinus orca*, Linnaeus, 1758) y a las producidas por las orcas bastardas (*Pseudorca crassidens*, Owen 1846), por lo que podría considerárselas de naturaleza pulsada. Sin embargo, las llamadas constituidas por la alta repetición de pulsos son extremadamente difíciles de distinguir de señales tonales con muchos armónicos (Watkins, 1968). Es por ello que para clasificar objetivamente las llamadas de los calderones se usó el valor umbral de 2.300 Hz, que separa dos modos en el valor medio de la frecuencia fundamental

o de la primera side-band de todos los tipos de llamadas (Fig. 4.8). Así, se definieron: llamadas de baja frecuencia (“Low Frequency Calls”, LFC), y llamadas de frecuencia media (“Medium Frequency Calls”, MFC), según el valor umbral de 2.300 Hz. Además de estos dos tipos de llamadas monofónicas, algunas de las llamadas de los calderones de aleta corta presentaban dos componentes armónicos simultáneos, que se superponen en el tiempo, pero que constituyen unidades armónicas bien diferenciadas; estas se denominaron llamadas de dos componentes (“Two Components Calls”, TCC).

4.2.3 Análisis de los contextos de emisión de las señales

Para comprobar si existían diferencias en los movimientos de los calderones durante la emisión de las distintas vocalizaciones, se calculó la tasa de aceleración del animal durante la emisión de las llamadas, los rasps, y los zumbidos. La tasa de aceleración (denominada en inglés: “jerk”) del animal marcado se estimó como la raíz cuadrada de la media de los valores integrados de los tres acelerómetros de la marca (RMS), utilizando para ello los datos de los acelerómetros muestreados a 50 Hz y decimados a 25 Hz. Se comparó el jerk durante la emisión de las señales, con el jerk durante periodos inmediatamente antes de su producción y de igual duración a las mismas. Para ello se utilizó un test de rangos de Wilcoxon (signed-rank). Posteriormente, para testar si existían diferencias en la magnitud de los cambios en el jerk entre los diferentes tipos de vocalizaciones, se usó un test de Kruskal-Wallis, seguido de un análisis de post-hoc utilizando un test de Tukey-Kramer para comparar entre pares de vocalizaciones (rasps, zumbidos y llamadas). Todos estos análisis se realizaron en Matlab 7.5 (*The Mathworks, Inc.*).

4.3 RESULTADOS.

Se llevaron a cabo tres campañas de marcaje de calderones: en octubre de 2004, en marzo de 2006 y en abril de 2008, sumando un total de 13 días de

CAPÍTULO 4: Caracterización del repertorio acústico más usual del calderón de aleta corta: sonidos para eco-localizar y sonidos para comunicarse

esfuerzo. Se analizaron un total de 49 calderones, con una media de 4 animales marcados en cada grupo (1-9 animales por grupo/día). Los grupos se definieron como agregaciones compactas de calderones no separadas más de 100 m entre sus miembros y que mostraban un comportamiento similar en superficie (modificado de Stephanis, 2008). Las marcas permanecieron adheridas a los animales una media de 8,8 horas (0,4-12,7 hrs.), proporcionando un total de 220,76 horas de registros simultáneos de profundidad, movimiento en los tres ejes del espacio y acústicos (Tabla 1). No se pudo llevar a cabo la identificación fotográfica de todos los animales marcados, por lo que no se puede excluir que algún animal haya sido marcado más de una vez. Sin embargo, dado el alto número de individuos estimados en el área, 636 ± 69 (Servidio, 2014), la posibilidad de que se haya remarcado algún individuo es baja.

Se analizaron un total de 4952 señales (excluyendo los chasquidos de ecolocalización) de las cuales 2834 fueron asignadas manualmente como producidas por los calderones marcados, mientras que 1194 fueron clasificadas como focales utilizando el método automático (Tabla 1; Fig. 4.3).

CAPÍTULO 4: Caracterización del repertorio acústico más usual del calderón de aleta corta: sonidos para eco-localizar y sonidos para comunicarse

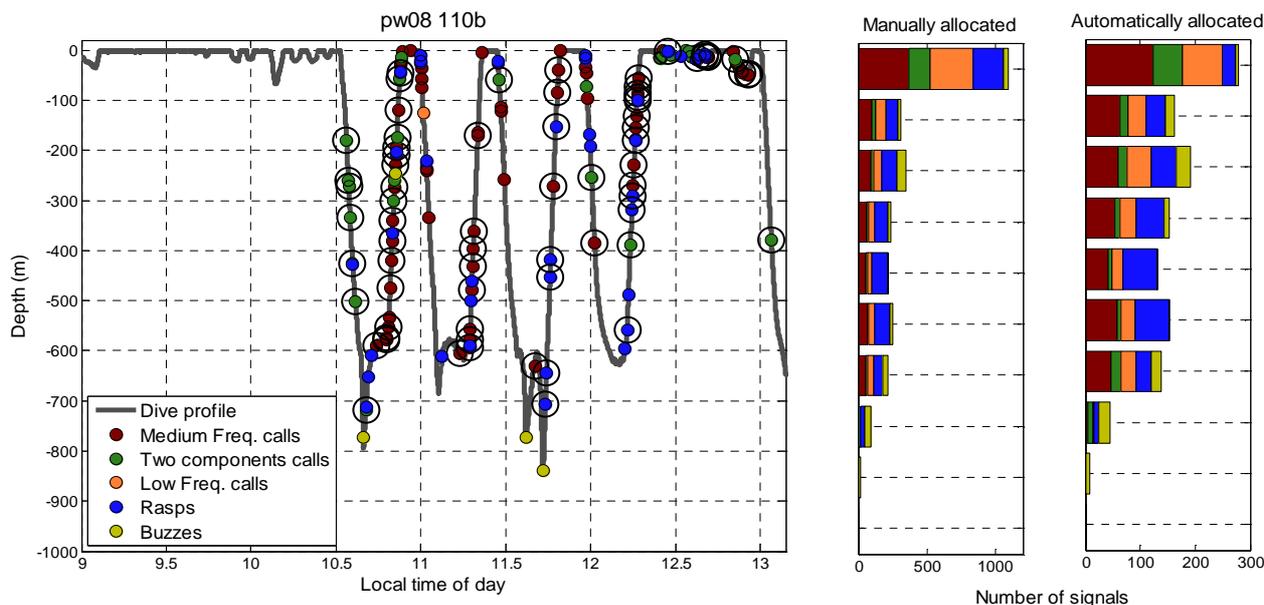


Figura 4.3. Ejemplo de un perfil de buceo (dive profile) de un calderón de aleta corta. Los distintos tipos de señales clasificadas manualmente como producidas por el animal marcado se muestran con círculos coloreados de acuerdo a la leyenda: llamadas de media frecuencia (Medium Freq. calls), llamadas de dos componentes (Two components calls), llamadas de baja frecuencia (Low Freq. calls), rasps y zumbidos (buzzes). Las señales clasificadas como focales por el método automático se muestran rodeadas por círculos negros. Los histogramas a la derecha muestran la distribución en profundidad de las señales clasificadas manualmente como producidas por el animal marcado y usando el método automático (nótese la diferente escala en el eje de las X), agrupando los datos de todos los calderones analizados ($n=49$) (Marrero *et al.*, en revisión)

4.3.1 Chasquidos de ecolocalización (“usual clicks”)

Los chasquidos de ecolocalización fueron el tipo de sonido más abundante en todas las marcas analizadas ($n=49$). Los chasquidos producidos por los animales marcados son identificables gracias a su contenido en bajas frecuencias, recibido en las marcas por estar localizadas en el lomo, posteriormente al lugar de emisión de estos chasquidos direccionales (Fig. 4.5). Se identificaron un total de 197.157 chasquidos, que fueron agrupados en 7.297 series. Se encontraron series de chasquidos tanto en superficie (2.143 series, pertenecientes a 47 animales) como durante las inmersiones someras (1.052 series, pertenecientes a 26 animales) y profundas (4.102 series, pertenecientes a 30 animales). La separación entre buceos someros y profundos se realizó en

CAPÍTULO 4: Caracterización del repertorio acústico más usual del calderón de aleta corta: sonidos para eco-localizar y sonidos para comunicarse

base a la distribución bimodal de las profundidades máximas de todos los buceos (Aguilar de Soto, 2006). La duración media de las series fue de 8,8 s (4,3-12,4 s); 6,3 s (0,4-17,2 s) y 5,8 s (1,1-17,7 s) en los buceos profundos, someros y en superficie, respectivamente. Con un intervalo entre chasquidos (ICI) en las diferentes situaciones contempladas de: 0,3 s (0,3-0,4 s) durante los buceos profundos; 0,3 s (0,1-0,9 s) durante los buceos someros y 0,4 s (0,1-0,7 s) durante los periodos en superficie. Las variaciones en ICI y duración de las series resultan un número medio de chasquidos por serie de 29 (15-41, SD. 6,7); 26 (4-85, SD. 21,2) y 19 (3-57, SD. 11,5) para los buceos profundos, someros y en superficie, respectivamente. (Fig. 4.4).

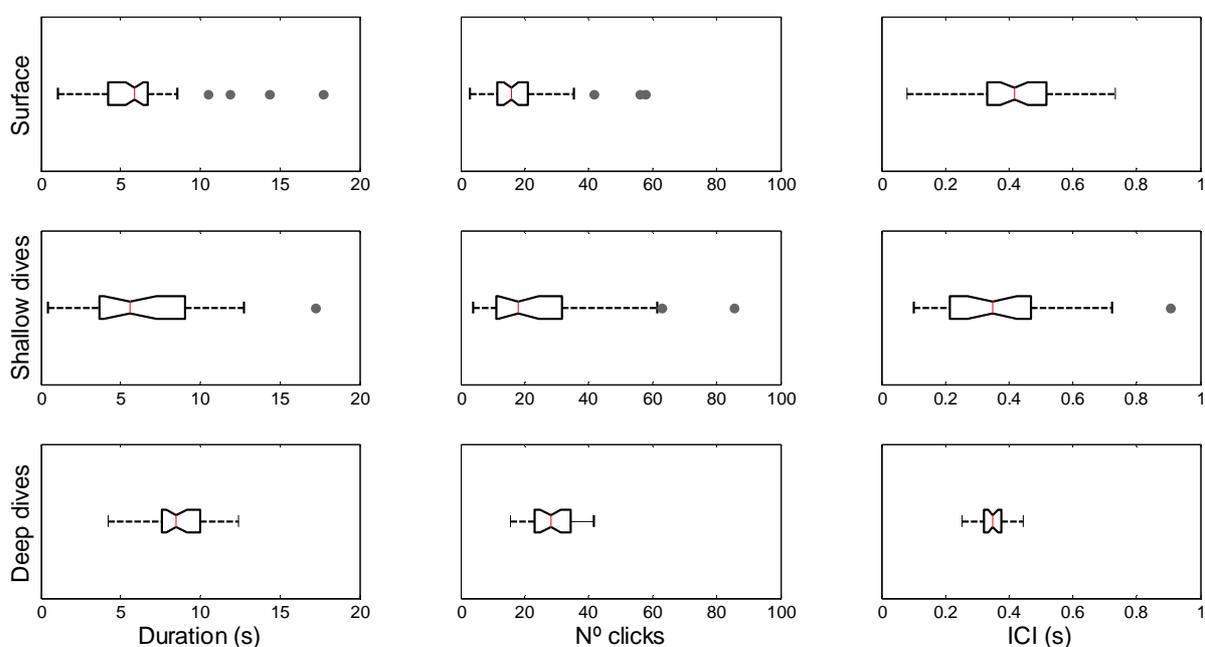


Figura 4.4. Diagramas de caja (“box-plot”) de las características principales de las series de chasquidos regulares (duración, N° de chasquidos por serie e intervalo entre chasquidos (“ICI”)) durante los periodos en superficie (“surface”), buceos someros (“Shallow dives”) y buceos profundos (“Deep dives”). El diagrama de cajas muestra la agrupación de todas las series de chasquidos obtenidas de los 49 calderones marcados, mostrando el 25, 50 (mediana) y 75 percentil (líneas a la izquierda, centro y derecha de la caja). Los bigotes señalan el rango intercuartil de 1,5. Los valores más alejados de este rango se representan como puntos grises.

Los AOA de los chasquidos en cada serie mostraron oscilaciones en todos los animales estudiados, que eran más pronunciadas cuando el dispositivo se encontraba más atrasado en el cuerpo de los animales (Fig. 4.2, y

CAPÍTULO 4: Caracterización del repertorio acústico más usual del calderón de aleta corta: sonidos para eco-localizar y sonidos para comunicarse

Fig. 4.5). Esto parece deberse a los movimientos de natación del animal (Wisniewska *et al.*, 2013; Fig. 4.5), aunque otras explicaciones como puede ser el ajuste en la orientación del haz sonoro (Moore *et al.*, 2008) no pueden ser descartadas. Estas variaciones fueron utilizadas para definir el rango de AOA esperado para otros tipos de vocalización en el método automático de clasificación de señales.

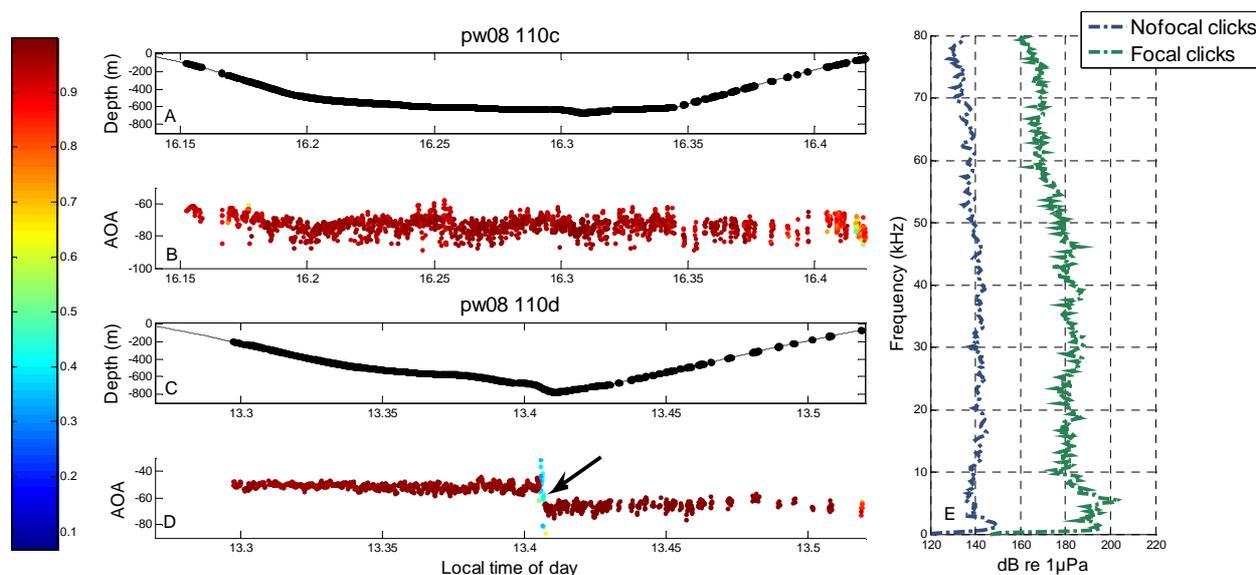


Figura 4.5. Características de los chasquidos de ecolocalización en dos animales con la marca situada en distintas posiciones del cuerpo. A) y C) muestran los perfiles de buceo de dos inmersiones profundas realizadas por dos calderones marcados en 2008 (códigos: pw08 110c y pw08 110d). Los puntos negros indican chasquidos en los buceos. B) y D) muestran las variaciones en los ángulos de llegada de estos chasquidos. Las diferencias de color indican los resultados del índice de la calidad en el cálculo del ángulo mediante “cross correlation”. Nótese que las variaciones en AoA de pw08 110c, que lleva la marca en el lateral del cuerpo y a la altura de la dorsal, son muy superiores a las que muestra pw08 110d, con la marca situada en el lomo y delante de la dorsal. El cambio drástico en los ángulos de llegada que pueden observarse en D) (marcado con una flecha) se deben al súbito desplazamiento de la marca por el cuerpo del animal, después de una aceleración brusca. El panel de la derecha muestra los valores medios de los 10 espectros de potencia de chasquidos focales y no focales escogidos al azar. Nótese el incremento en los componentes de baja frecuencia (por debajo de los 10 kHz) de los chasquidos focales (Marrero *et al.*, en revisión).

4.3.2 Las señales constituidas por chasquidos

Los zumbidos son estructuralmente similares a los rasps, ya que están constituidos por series de chasquidos emitidos en ráfagas. Sin embargo, pueden ser diferenciados auralmente y por inspección visual de los espectrogramas. Estas diferencias fueron confirmadas analíticamente ya que los zumbidos tienen un intervalo entre chasquidos significativamente menor que los rasps (Mann Whitney Wilcoxon test, $p < 0,05$) y una duración significativamente mayor (Mann Whitney Wilcoxon test, $p < 0,05$), lo que provoca que los zumbidos posean además un mayor número de chasquidos por señal que los rasps (Fig. 4.6).

4.3.2.1 Características espectrales de las señales constituidas por chasquidos (rasps y zumbidos)

El análisis de las señales no focales producidas en el eje, muestra que en el calderón de aleta corta, los zumbidos y los rasps están constituidos por chasquidos similares a los chasquidos regulares de ecolocalización. Existen algunas diferencias entre los chasquidos de las series regulares y los zumbidos al compararlos con los rasps (Fig. 4.6). La comparación de la duración de los chasquidos de los tres tipos de señales mostraron que no existían diferencias significativas (Kruskal-Wallis test: $p = 0,235$). Sin embargo, la frecuencia pico de los chasquidos que constituyen los rasps fue significativamente mayor que la de los chasquidos de las series regulares y los zumbidos (Kruskal-Wallis test: $p < 0,05$; Tukey-Kramer test: $p < 0,05$) (Fig. 4.6). No obstante, estos resultados hay que interpretarlos con precaución, ya que cuando se observan las bandas espectrales de -10 dB de los tres tipos de chasquidos, no se observan grandes variaciones entre los tres tipos de señales (Fig. 4.6). Las diferencias entre los chasquidos son sutiles, no son comparables al caso zifio de Blainville, especie en la que los rasps, pero no los zumbidos, están formados por chasquidos de frecuencia modulada, lo que se utiliza para discriminar entre estas señales

(Aguilar de Soto *et al.*, 2012). En el caso de los calderones, no parece que puedan clasificarse rasps y zumbidos por las características de los chasquidos.

Aunque en este apartado se ha intentado obtener la mejor representación de chasquidos no focales de cada uno de los tres tipos de señal (series regulares, rasps y zumbidos) emitidos en el eje, no puede garantizarse que estén perfectamente en el eje, además de que podrían existir diferencias en la direccionalidad de las señales. Así, si los chasquidos de los rasps fueran menos direccionales que los de las series regulares y los zumbidos, la marca podría estar registrando mayores frecuencias en los chasquidos no focales de los rasps, ya que en los chasquidos usuales y en los zumbidos los componentes de alta frecuencia se absorben muy rápido fuera del eje central de producción acústica del animal. Hay que considerar asimismo que el rango de frecuencias de los chasquidos de los tres tipos de señales excede el valor máximo que permite analizar este tipo de marcas, ya que debido al filtro anti-aliasing que se utiliza durante la conversión analógica-digital, la respuesta de frecuencia plana de esta marca solo llega a los 81 kHz.

CAPÍTULO 4: Caracterización del repertorio acústico más usual del calderón de aleta corta: sonidos para eco-localizar y sonidos para comunicarse

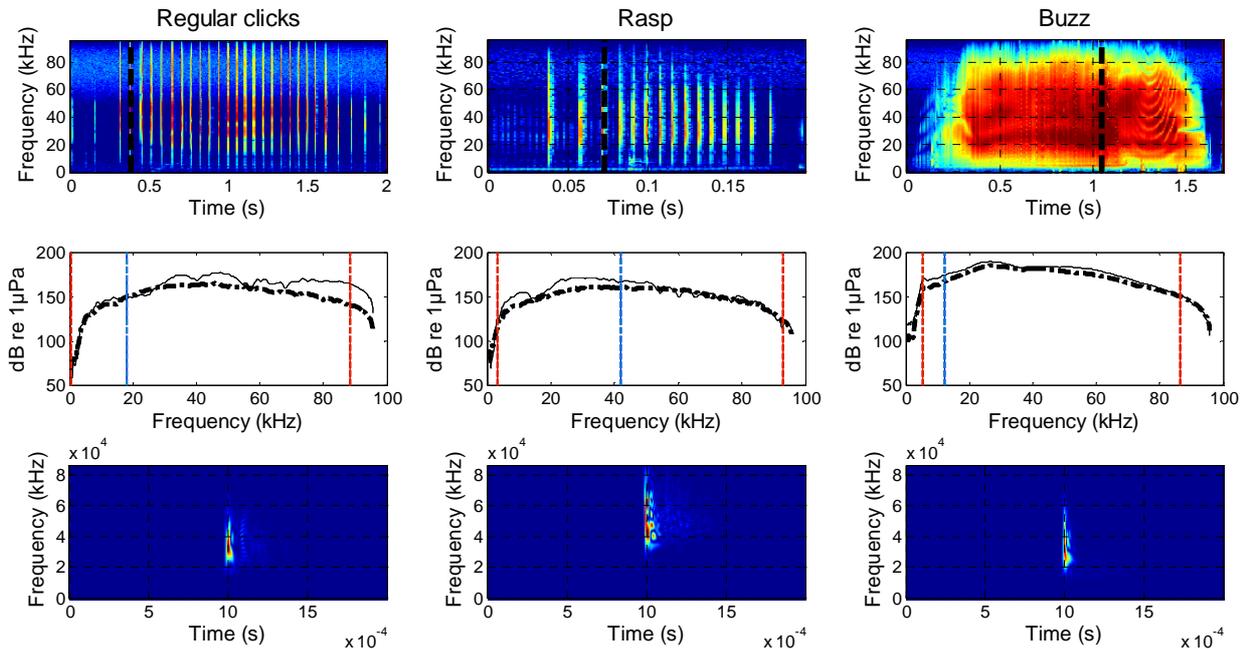


Figura 4.6. Características espectrales de las vocalizaciones constituidas por chasquidos. Los paneles superiores muestran los espectrogramas (ventana Hamming, 1024 NFFT, 50% de solapamiento) de una serie de chasquidos (“regular clicks”), un rasp y un zumbido (“buzz”). Estas señales provienen de animales no marcados (no focales) vocalizando hacia la marca, recibidos aproximadamente en el eje (“on axis”). Los paneles centrales muestran el espectro de potencia promedio de los 10 chasquidos no focales grabados con mayor intensidad en los tres tipos de señales (línea gruesa punteada). La línea punteada azul muestra el valor medio de la frecuencia pico de los 10 chasquidos representados, mientras que las líneas rojas muestran los límites superior e inferior de la banda de -10 dB para estos chasquidos. En los paneles inferiores utiliza la transformada tipo I de Wigner (secuencias de 256 muestras) para mostrar la distribución temporal y en frecuencias de los chasquidos de mayor intensidad de los ejemplos de los paneles superiores, cuyo espectro de potencia se representa como una línea punteada negra en los paneles centrales.

4.3.2.2 Características temporales de las señales constituidas por chasquidos (rasps y zumbidos)

El análisis de las señales focales revela que los zumbidos fueron el tipo de vocalización menos abundante en el repertorio acústico del calderón de aleta corta (11,1% de las señales, excluyendo a los chasquidos de ecolocalización), con sólo 91 zumbidos clasificados como focales en 17 de los animales analizados (Tabla 1). La duración media de estos zumbidos fue de 2,26 s (5-95 percentiles de 0,74 a 6,47 s), con un nivel aparente de emisión medio de 126 dB re 1 μ Pa (5-

CAPÍTULO 4: Caracterización del repertorio acústico más usual del calderón de aleta corta: sonidos para eco-localizar y sonidos para comunicarse

95 percentiles de 108 a 137 dB re 1 μ Pa) y un intervalo entre chasquidos medio de 5,26 ms (5-95 percentiles de 3,7 a 9,2 ms) (Tabla 2). A lo largo de los zumbidos se incrementa paulatinamente la tasa de emisión de los chasquidos (Fig. 4.7).

Los rasps fueron el segundo tipo de señal más abundante (después de las llamadas) dentro del total de las vocalizaciones focales detectadas (36,3%) con 297 rasps clasificados como focales en 33 de los calderones analizados (Tabla 1). La duración media de los rasps fue de 0,37 s (5-95 percentil de 0,17 a 0,63 s), con un nivel medio de emisión aparente de 131 dB re 1 μ Pa (5-95 percentil de 118 a 149 dB re 1 μ Pa) y un intervalo entre chasquidos medio de 21,4 ms (5-95 percentil de 11,6 a 57 ms) (Tabla 2). La mayoría de los rasps se caracterizan por mostrar un incremento central en la velocidad de producción de los chasquidos (Fig. 4.7).

CAPÍTULO 4: Caracterización del repertorio acústico más usual del calderón de aleta corta: sonidos para eco-localizar y sonidos para comunicarse

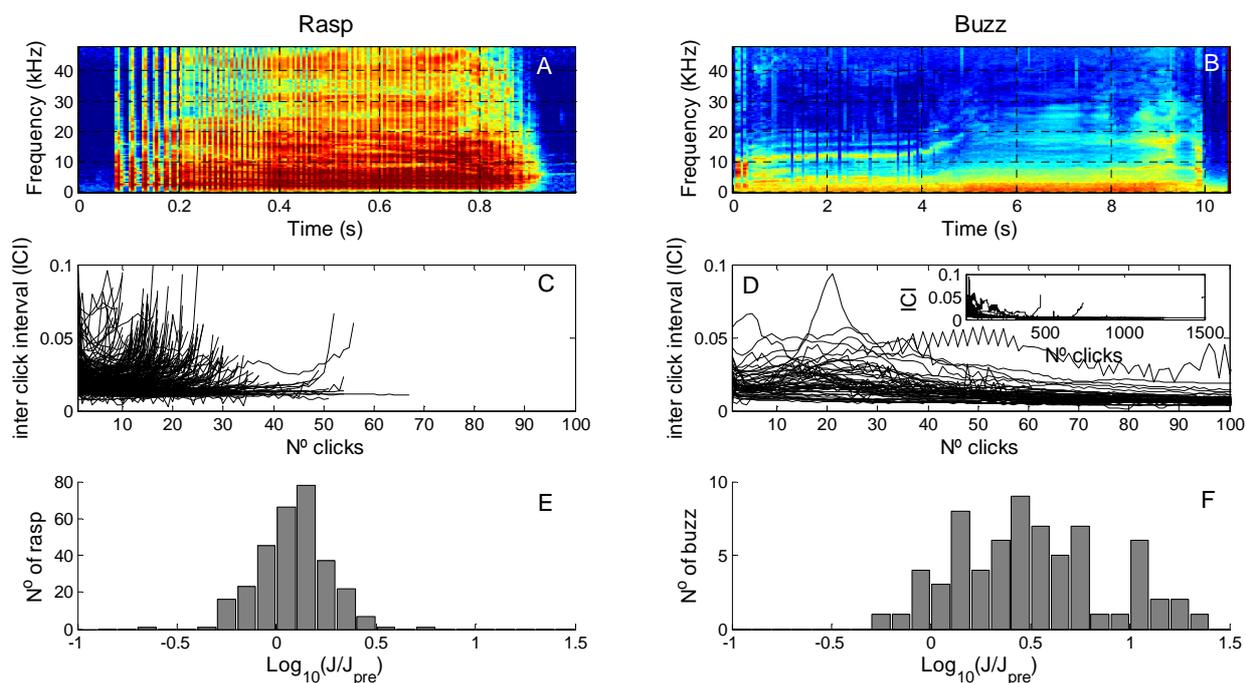


Figura 4.7. Características temporales y de contexto de emisión de rasps y zumbidos. (A) y (B) muestran los espectrogramas (Hamming, 1024 NFFT, 50% de solapamiento) de un rasp y un zumbido focal. (C) y (D) muestran la distribución del intervalo entre chasquidos (ICI) durante los 297 rasps y los 91 zumbidos focales analizados. El subgráfico en D) muestra esta variación para toda la duración de los zumbidos, ya que el eje de las x en el panel principal está ajustado para permitir la comparación con los rasps. (E) y (F): histogramas del logaritmo del ratio de la tasa de aceleración durante la producción de los rasps y los zumbidos con respecto a periodos de igual duración seleccionados justo antes de la producción de cada señal (Marrero *et al.*, en revisión).

4.3.3 Las llamadas focales: llamadas de baja frecuencia, llamadas de media frecuencia y llamadas de dos componentes

Las llamadas constituyeron el tipo vocal más abundante (50,5%) de las vocalizaciones focales seleccionadas (excluyendo a los chasquidos de ecolocalización), con 1065 llamadas registradas en 36 de los animales marcados. De éstas, las más abundantes fueron las llamadas de media frecuencia (MFC, 41,5% de todas las llamadas), con 442 MFC grabadas en 35 de los animales marcados, seguidas de las llamadas de baja frecuencia (32,6 %, 150 LFC en 21 animales) y de las llamadas de dos componentes (25,8 %, 122 TCC en 7 animales).

CAPÍTULO 4: Caracterización del repertorio acústico más usual del calderón de aleta corta: sonidos para eco-localizar y sonidos para comunicarse

Las llamadas de frecuencia media tienen una duración media de 0,23 s (5-95 percentil de 0,08 a 1,07 s) y un nivel aparente de emisión medio de 133 dB re 1 μ pa (5-95 percentil de 114 a 150 dB re 1 μ pa). La frecuencia fundamental de este tipo de llamadas es de 3 kHz (5-95 percentil de 2,4 a 7,3 kHz) (Tabla 2).

Las llamadas de baja frecuencia (LFC) poseen una duración media de 0,32 s (5-95 percentil de 0,1 a 0,66 s) y un nivel medio de producción aparente de 133 dB re 1 μ pa (5-95 percentil de 117 a 147 dB re 1 μ pa). La frecuencia fundamental de este tipo de llamadas es de 1,7 kHz (5-95 percentil de 1 a 2,2 kHz) (Tabla 2).

Las llamadas de dos componentes (TCC) contienen un componente de baja frecuencia y otro de alta frecuencia que se producen simultáneamente, cada uno de ellos con múltiples armónicos asociados (Fig. 4.7). Estas llamadas poseen una duración media de 0,54 s (5-95 percentil de 0,14 a 1,16 s) y un nivel aparente de emisión de 134 dB re 1 μ pa (5-95 percentil de 117 a 158 dB re 1 μ pa). Las frecuencias medias de la fundamental para el componente de baja frecuencia y el componente de alta frecuencia son de 2 kHz (5-95 percentil de 1,6 a 3 kHz) y de 9,2 kHz (5-95 percentil de 3,8 a 14,8 kHz) respectivamente (Tabla 2).

CAPÍTULO 4: Caracterización del repertorio acústico más usual del calderón de aleta corta: sonidos para eco-localizar y sonidos para comunicarse

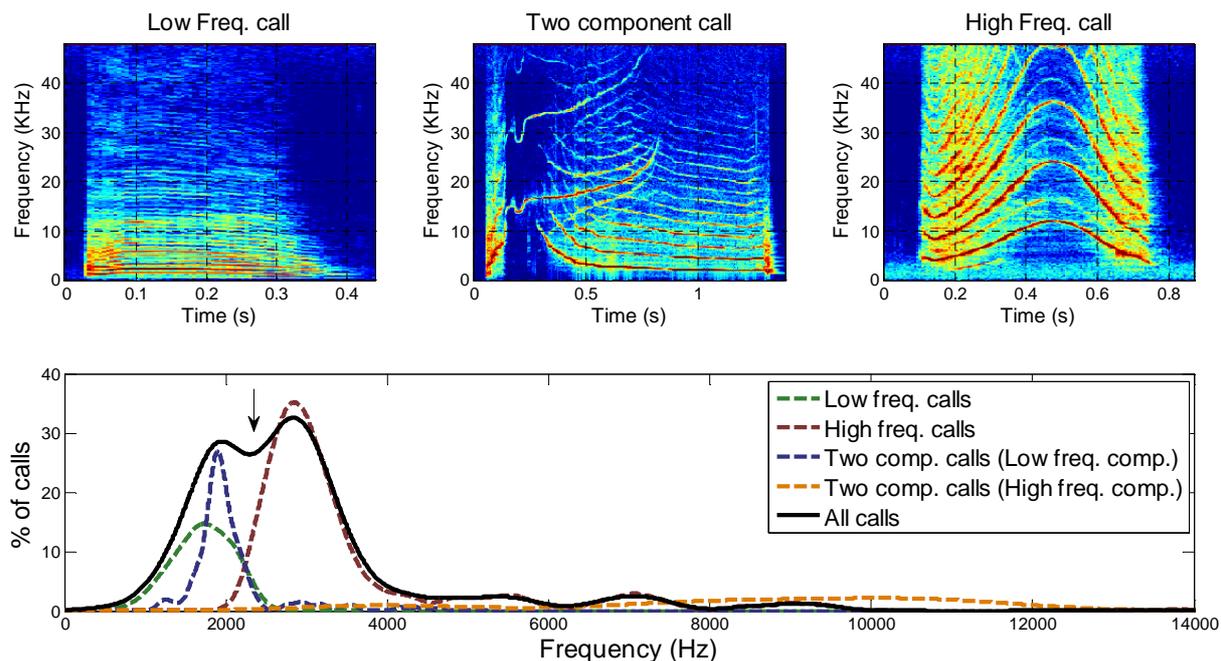


Figura 4.8. Tipos principales de llamadas producidas por el calderón de aleta corta. Los paneles superiores muestran el espectrograma (Hamming, 1024 NFFT, 50% superposición) de una llamada de baja frecuencia, una llamada de dos componentes y una llamada de frecuencia media. El panel inferior muestra la distribución de la media de la frecuencia fundamental para todas las llamadas (all calls, línea continua negra) y para los distintos tipos de llamadas (líneas punteadas). El cambio en la pendiente a 2300 Hz (marcado con una flecha negra) fue utilizado para separar entre llamadas de baja frecuencia (LFC) y llamadas de alta frecuencia (HFC) (Marrero *et al.*, en revisión).

Se observaron señales que no encajaban dentro de ninguno de los tipos principales descritos anteriormente (series de chasquidos, rasps, zumbidos y llamadas) y fueron clasificadas como indeterminadas (Tabla 1). Estas vocalizaciones representaron tan solo el 4,3% de todas las señales focales estudiadas y no se analizaron en este trabajo.

4.3.4 Contexto de emisión de llamadas, rasps y zumbidos

Se encontraron diferencias significativas en la tasa de aceleración (“jerk”) durante la producción de los llamadas, los zumbidos y los rasps con respecto a periodos de igual duración justo antes de la producción de cada señal (Wilcoxon signed rank test, $p < 0,05$ para todos los casos, Fig. 4.7). Sin embargo, el incremento en la tasa de aceleración media de los zumbidos fue

considerablemente mayor (media de 191%; CI: 146-269%) que el experimentado durante la emisión de rasps (media de 10%; CI: 5-16%) y de llamadas (media de -3%; CI: -6 a -1%) (Fig. 4.7). Las diferencias observadas en la variación de la tasa de aceleración para los tres tipos de señales mostraron diferencias significativas entre los tres tipos de señales (Kruskal-Wallis test: $p < 0,05$; Tukey-Kramer test: $p < 0,05$ para todos los casos), siendo los cambios durante la producción de los zumbidos los más acusados.

4.4 DISCUSIÓN

Para algunas especies y en determinadas situaciones, el individuo que vocaliza puede ser identificado visualmente si un observador o un equipo de grabación está lo suficientemente cerca (ej. Chapman & Weary, 1990; Rendall *et al.*, 1996), pero en agregaciones o grupos sociales puede llegar a ser muy complicado identificar al individuo que está emitiendo. En el medio marino esta situación se complica por las dificultades que existen para visualizar a los animales. Aunque para especies solitarias se puede determinar el individuo que emite utilizando técnicas acústicas de triangulación (Watkins & Shevill, 1972; Miller & Tyack, 1998; Janik *et al.*, 2000; Wahlberg *et al.*, 2001), para la mayoría de las especies sociales de delfínidos en la naturaleza resulta casi imposible determinar con exactitud al animal que emite en cada momento.

Las marcas acústicas son un método ampliamente empleado para el estudio de los comportamientos de alimentación de diferentes especies de cetáceos y su relación con la producción de chasquidos de ecolocalización (Miller *et al.*, 2004; Johnson *et al.*, 2004; Aguilar de Soto *et al.*, 2008; Wisniwieska *et al.*, 2012; Madsen *et al.*, 2013). Sin embargo, su uso en estudios sobre comunicación acústica es más limitado, debido a las dificultades que existen para distinguir las vocalizaciones del animal que lleva la marca de aquellas producidas por congéneres cercanos, al menos en determinadas situaciones (Johnson *et al.*, 2009).

4.4.1 Determinación de las vocalizaciones del animal marcado usando el método automático

Los chasquidos de ecolocalización del calderón marcado son, en la mayoría de los casos, claramente distinguibles de los producidos por congéneres cercanos, y estos chasquidos proporcionan una medida del ángulo de llegada (AOA) esperado para todas las vocalizaciones del animal que lleva la marca (Fig. 4.5, 4.6 y 4.7).

Hay que considerar que este método está basado en un patrón vocal para la determinación del origen de las señales, por lo que la distribución de las vocalizaciones en los distintos contextos de comportamiento de los calderones no es homogénea y se está subestimando el total de vocalizaciones que puede haber producido un individuo. La diferencia media en el número de vocalizaciones seleccionadas con el método manual y el método automático fue de 42.12%, ya que el método automático está subestimando muchas de las señales que se producen en superficie, donde las series de chasquidos son más escasas. Se ha de considerar sin embargo que un número indeterminado de falsos positivos se están generando cuando se realiza la selección de las señales de forma manual, por lo que resulta difícil estimar el número de vocalizaciones que se están subestimando realmente al usar este método de clasificación.

El método automático, con sus limitaciones, es el único método desarrollado hasta la fecha para DTAGs que es robusto a las fuentes de error identificadas (Capítulo 3), que no depende de ningún criterio de selección subjetivo, excepto la identificación de un patrón vocal estereotipado y suficientemente frecuente, y que permite la selección de todos los tipos de señales del calderón de aleta corta observados en los registros de las marcas, dado que todos ellos, excepto algunas señales indeterminadas de escasa ocurrencia, se encontraron asociados a este patrón vocal.

4.4.2 Características de las vocalizaciones e implicaciones sobre el sistema de producción acústica

La mayoría de las caracterizaciones de las vocalizaciones de los delfínidos se han llevado a cabo por inspección aural de las señales y visual de los espectrogramas, asumiendo que los repertorios están formados por señales divididas en unidades discretas (Tyack, 1986; Ford, 1989; Herzing, 1996). En esta tesis también se clasificaron inicialmente los rasps y los zumbidos atendiendo a diferencias aurales y espectrales, aunque esta clasificación fue posteriormente verificada por las diferencias observadas en su duración, intervalo entre chasquidos (ICI) y contexto de producción. Sin embargo, distinguir entre tipos de llamadas atendiendo a sus características pulsadas o tonales era más problemático, ya que los investigadores pueden definir categorías subjetivas que son irrelevantes para los animales, porque el sistema auditivo humano tiene menor resolución temporal que el de los cetáceos (Au *et al.*, 1988; Au, 1993; Mooney *et al.*, 2009). Además, el ancho de banda seleccionado para realizar los espectrogramas afecta la representación visual de los sonidos. Así, una señal constituida por pulsos que se emiten a mayor velocidad que lo que puede resolver un tamaño de ventana para el cálculo de la FFT, aparecerá en el espectrograma como una señal tonal con múltiples side-bands similares en apariencia a los armónicos de una señal tonal (Watkins, 1968). Así, al disminuir el tamaño de la ventana de análisis, una señal con apariencia tonal puede revelar un tren de chasquidos (Capítulo 1, Fig. 1.9).

En este capítulo, las llamadas fueron clasificadas atendiendo al valor umbral observado en la media de la frecuencia fundamental o de la primera side-band, que separa entre los dos tipos de llamadas monofónicas (Fig. 4.8). Inspecciones detalladas de las formas de onda y reproduciendo las grabaciones a 1/10 de su velocidad normal, revelaron que la mayoría de las llamadas de baja frecuencia parecen estar constituidas por pulsos emitidos con alta repetición. Además, un alto porcentaje de las llamadas de media frecuencia

(46%) mostraron gradaciones desde trenes de pulsos emitidos extremadamente rápido (frecuentemente al principio de la vocalización) hasta señales sinusoidales continuas de tipo tonal. Resultados similares ya habían sido observados previamente por Sayigh *et al.* (2012) en calderones de aleta corta de Bahamas. Esta gradación desde pulsos a tonos continuos parece confirmar la hipótesis de que la frecuencia fundamental de estas llamadas está formada por la vibración neumática de los labios de mono, como ha sido demostrado recientemente para los silbidos del delfín mular (Madsen *et al.*, 2011). Esto contradice la hipótesis de Lilly (1962), que sostiene que la frecuencia fundamental de las señales tonales se genera por la resonancia de los sacos nasales. Un único mecanismo de producción acústica para los calderones de aleta corta explicaría la aparente continuidad que se observa entre chasquidos regulares, ráfagas de pulsos y llamadas; fenómeno observado también en otros delfínidos (Murray *et al.*, 1998).

Las llamadas de dos componentes de los calderones de aleta corta, con los dos componentes superpuestos en el tiempo, sugiere que estos sonidos son producidos por la vibración simultánea de los dos pares de labios de mono, como parece ocurrir en otras especies de odontocetos como la orca (Tyson *et al.*, 2007) de modo que cada uno de los componentes sería emitido por uno de los pares de labios fónicos.

4.4.3 Contextos de emisión y uso de las señales

La ecolocalización ha evolucionado de forma independiente en las aves (Griffin, 1953; Novick, 1959; Medway, 1959) y en dos grupos de mamíferos: los murciélagos (Pierce & Griffin, 1938; Griffin 1958) y los cetáceos odontocetos (Kellogg, 1973; Au *et al.*, 1974), siendo la principal modalidad sensorial de estos animales para la navegación y localización de presas (Medway, 1967; Griffin *et al.*, 1960; Norris *et al.*, 1961; Collins & Murphy, 1994). Un odontoceto, al ecolocalizar, produce información pública acerca de su posición y actividad a

CAPÍTULO 4: Caracterización del repertorio acústico más usual del calderón de aleta corta: sonidos para eco-localizar y sonidos para comunicarse

otros miembros de su propio grupo u otros posibles oyentes que se encuentren en el rango audible de estas señales (revisado en Peake, 2005; Gregg *et al.*, 2007). Sin embargo, se asume que la función principal de los chasquidos usuales de ecolocalización y de los zumbidos, al menos para el animal que está produciendo las señales, es la de obtener información del entorno mediante la ecolocalización (Gordon, 1987; Miller *et al.*, 2004; Johnson *et al.*, 2004; Wisniwieska *et al.*, 2012; Madsen *et al.*, 2013).

Algunos autores han usado el término “zumbido” para describir señales asociadas a fenómenos de interacción social de delfínidos. Así, el término “zumbido genital” describe un tipo de señal que emiten los machos de delfín moteado (*Stenella frontalis*) sobre la zona genital de las hembras durante el cortejo (Herzing, 2000). Sin embargo, no se sabe si los delfines emplean estos zumbidos dentro de un contexto de ecolocalización, por ejemplo para reconocer la receptividad reproductiva de las hembras. En esta tesis se describen por primera vez las características temporales de los zumbidos de los calderones de aleta corta, observándose diferencias significativas con los rasps, otro tipo de señal constituida por ráfagas de pulsos.

Los zumbidos se asocian a súbitos incrementos en la tasa de aceleración (“jerk”) del animal que los produce. Los grandes cambios en la aceleración asociados con la producción de estas señales en el calderón y otras especies de odontocetos apoyan la hipótesis de que los zumbidos se asocian a los momentos previos a la captura de presas de forma homóloga a como sucede en los murciélagos (Miller *et al.*, 2004; Johnson *et al.*, 2006; Madsen *et al.*, 2005; Aguilar de Soto *et al.*, 2008, 2012). Los rasps se asemejan a los zumbidos, pero son significativamente más cortos y sus chasquidos se producen a tasas más bajas de repetición que las de éstos. Además, los rasps no se asocian a grandes cambios en la tasa de aceleración. Al contrario que los zumbidos, tanto las llamadas como los rasps mostraron tan solo pequeñas diferencias en la tasa de aceleración, lo que sugiere que los rasps, al igual que las llamadas, no están relacionados con la captura de presas.

CAPÍTULO 4: Caracterización del repertorio acústico más usual del calderón de aleta corta: sonidos para eco-localizar y sonidos para comunicarse

En líneas generales se considera que la emisión direccional de sonidos es beneficiosa para los emisores en ciertos contextos, ya que aumenta el nivel de la señal en el oyente deseado a la vez que se reduce el riesgo de ser detectado por un oyente no deseado (Witkin, 1977; Klump & Shalter, 1984; Brumm & Todt, 2003). Esto podría indicar que los calderones utilizan los rasps en situaciones en las que quieran evitar la intercepción por parte de posibles competidores o predadores, o bien que sacrifiquen el número de receptores de la señal a cambio de aumentar el nivel recibido por el receptor en el eje. Sin embargo, la información contenida en los rasps parece no ser suficiente en todas las ocasiones, dado que aunque el ratio entre la producción de rasps y llamadas aumenta en profundidad, los calderones usan estos dos tipos de señales incluso en profundidad (Fig. 4.3, Capítulo 5), cuando las llamadas están limitadas por la presión hidrostática (Jensen *et al.* 2011, Capítulo 5).

Los calderones de aleta corta de un grupo social no bucean todos de forma coordinada, sino que parte del grupo permanece en superficie mientras algunos individuos bucean a más de 500 m en busca de presas (Aguilar de Soto, 2006). Este comportamiento provoca que los animales, después de un buceo profundo, tengan que recuperar el contacto con los miembros que permanecen en superficie de su grupo familiar. La información sobre el individuo que está emitiendo está codificada en el contorno de la frecuencia fundamental de los silbidos en los delfines mulares (Janik *et al.*, 2006), mientras que las variaciones en la frecuencia en las llamadas de las orcas llevan codificada información sobre el grupo familiar (Ford, 1989, 1991; Yurk *et al.*, 2002). Se desconoce si las llamadas de los calderones de aleta corta llevan codificada información individual o sobre el grupo familiar, ya que aunque las orcas y los calderones poseen estructuras sociales similares (Biggs *et al.* 1990; Heimlich-Boram, 1993; Alves *et al.*, 2013), los calderones también comparten similitudes con las sociedades fluidas de los delfines mulares (Wells *et al.*, 1987). Sea como fuere, la población residente de calderones de aleta corta en Tenerife está formada por varios grupos sociales que comparten un área relativamente pequeña

CAPÍTULO 4: Caracterización del repertorio acústico más usual del calderón de aleta corta: sonidos para eco-localizar y sonidos para comunicarse

(Heimlich-Boram, 1993), y se espera que los animales que regresan de un buceo de alimentación quieran reunirse de nuevo con los miembros de su grupo familiar. En situaciones donde el riesgo de confusión es grande, las señales acústicas tienden a volverse más complejas (ej. Aubin & Jouventin, 1998, 2002; Jouventin & Aubin, 2002) o los animales aumentan la comunicación redundante repitiendo la misma señal varias veces (revisado en Mowles & Ord, 2012). Recientemente se ha descubierto que los calderones de aleta corta tienen llamadas estereotipadas que se registran de forma repetitiva (Sayigh *et al.*, 2012) y el aumento en su tasa de producción durante los ascensos de los buceos profundos, observado en esta tesis, parece confirmar la hipótesis de que se usan para reunirse de nuevo con su grupo familiar.

Las llamadas también se encontraron durante los descensos de los buceos, por lo que su función podría ser diferente a la de favorecer la reunión con el grupo familiar. Por ejemplo, las señales producidas durante los descensos podrían servir a los calderones para coordinar actividades durante la caza, con otros miembros del grupo buceando simultáneamente, como sucede con las “bray calls” descubiertas por Janik (2000) en otras especies de delfínidos. El estudio de esta y otras hipótesis requiere la continuación de la investigación iniciada en esta tesis, adquiriendo nuevos datos de marcaje, combinados con análisis del grupo social en superficie, para responder a estas cuestiones.

4.5 BIBLIOGRAFÍA.

- AGUILAR DE SOTO, N. (2006). Acoustic and foraging behaviour of short-finned pilot whales (*Globicephala macrorhynchus*) and Blainville's beaked whales (*Mesoplodon densirostris*) in the Canary islands. Implications for impacts of man-made noise and ship collisions. Phd Thesis, La Laguna University.
- AGUILAR DE SOTO, N., MADSEN, P. T., TYACK, P., ARRANZ, P., MARRERO, J., FAIS, A., REVELLI, E. & JOHNSON, M. (2012). No shallow talk: Cryptic strategy in the vocal communication of Blainville's beaked whales. *Marine Mammal Science* **28**, E75-E92.
- AGUILAR SOTO, N., JOHNSON, M. P., MADSEN, P. T., DÍAZ, F., DOMÍNGUEZ, I. N., BRITO, A. & TYACK, P. (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.
- ALVES, F., QUÉROUIL, S., DINIS, A., NICOLAU, C., RIBEIRO, C., FREITAS, L., KAUFMANN, M. & FORTUNA, C. (2013). Population structure of short-finned pilot whales in the oceanic archipelago of Madeira based on photo-identification and genetic analyses: implications for conservation. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* **23**, 758-776.
- AU, W. W. L. (1993). *The sonar of dolphins*. New York: Springer-Verlag.
- AU, W. W. L., FLOYD, R. W., PENNER, R. H. & MURCHISON, A. E. (1974). Measurement of echolocation signals of the Atlantic bottlenose dolphin, *Tursiops truncatus* Montagu, in open waters. *The Journal of the Acoustical Society of America* **56**, 1280-1290.
- AU, W. W. L., KASTELEIN, R. A., BENOIT-BIRD, K. J., CRANFORD, T. W. & MCKENNA, M. F. (2006). Acoustic radiation from the head of echolocating harbor porpoises. *Journal of Experimental Biology* **209**, 2726-2733.
- AU, W. W. L., MOORE, P. W. B. & PAWLOSKI, D. A. (1988). Detection of complex echoes in noise by an echolocating dolphin. *The Journal of the Acoustical Society of America* **83**, 662-668.
- AUBIN, T. & JOUVENTIN, P. (1998). Cocktail-party effect in king penguin colonies. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* **265**, 1665-1673.
- AUBIN, T. & JOUVENTIN, P. (2002). How to vocally identify kin in a crowd: the penguin model. *Advances in the Study of Behavior* **31**, 243-277.
- BIGG, M. A., OLESIUUK, P. F., ELLIS, G. M., FORD, J. K. B. & BALCOMB, K. C. (1990). Social organization and genealogy of resident killer whales (*Orcinus orca*) in the coastal waters of British Columbia and Washington State. *Rep Int Whal Comm (special issue)* **12**, 383-405.
- BRUMM, H. & TODT, D. (2003). Facing the rival: directional singing behaviour in nightingales. *Behaviour* **140**, 43-53.
- COLLINS, C. T. & MURPHY, R. (1994). Echolocation acuity of the Palawan swiftlet (*Aerodramus palawanensis*). *Avocetta* **17**, 157-62.

CAPÍTULO 4: Caracterización del repertorio acústico más usual del calderón de aleta corta: sonidos para eco-localizar y sonidos para comunicarse

- CONNOR, R. C. & SMOLKER, R. A. (1995). "Pop" goes the dolphin: a vocalization male bottlenose dolphins produce during consortships. *Behaviour*, 645-662.
- CHAPMAN, C. A. & WEARY, D. M. (1990). Variability in spider monkeys vocalizations may provide basis for individual recognition. *American Journal of Primatology* **22**, 279-284.
- DE STEPHANIS, R., VERBORGH, P., PÉREZ, S., ESTEBAN, R., MINVIELLE-SEBASTIA, L., GUINET, C. (2008). Long-term social structure of long-finned pilot whales (*Globicephala melas*) in the Strait of Gibraltar. *Acta ethologica* **11**, 81-94.
- DERUITER, S. L., SOUTHALL, B. L., CALAMBOKIDIS, J., ZIMMER, W. M. X., SADYKOVA, D., FALCONE, E. A., FRIEDLAENDER, A. S., JOSEPH, J. E., MORETIL, D. & SCHORR, G. S. (2013). First direct measurements of behavioural responses by Cuvier's beaked whales to mid-frequency active sonar. *Biology letters* **9**, 20130223.
- FORD, J. K. B. (1989). Acoustic behaviour of resident killer whales (*Orcinus orca*) off Vancouver Island, British Columbia. *Can. J. Zool.* **67**, 727-745.
- FORD, J. K. B. (1991). Vocal traditions among resident killer whales (*Orcinus orca*) in coastal waters of British Columbia. *Can. J. Zool.* **69**, 1454-1483.
- GORDON, J. C. D. (1987). Sperm whale groups and social behaviour observed off Sri Lanka. *Report of the International Whaling Commission* **37**, 205-217.
- GREGG, J. D., DUDZINSKI, K. M. & SMITH, H. V. (2007). Do dolphins eavesdrop on the echolocation signals of conspecifics? *International Journal of Comparative Psychology* **20**.
- GRIFFIN, D. R. (1953). Acoustic orientation in the oil bird, *Steatornis*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **39**, 884.
- GRIFFIN, D. R. (1958). *Listening in the dark: the acoustic orientation of bats and men*. Yale University press., New Haven.
- GRIFFIN, D. R., WEBSTER, F. A. & MICHAEL, C. R. (1960). The echolocation of flying insects by bats. *Animal Behaviour* **8**, 141-154.
- HEIMLICH-BORAN, J. R. (1993). Social organisation of the short-finned pilot whale, *Globicephala macrorhynchus*, with special reference to the comparative social ecology of delphinids. PhD Thesis, University of Cambridge.
- HERMAN, L. M. & TAVOLGA, W. N. (1980). The communication systems of cetaceans. *Cetacean behavior: Mechanisms and functions*, 149-209.
- HERZING, D. L. (1996). Vocalizations and associated underwater behavior of free-ranging Atlantic spotted dolphins, *Stenella frontalis* and bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*. *Aquatic Mammals* **22**, 61-79.
- HERZING, D. L. (2000). Acoustics and social behavior of wild dolphins: implications for sound society.
- JANIK, V. M. (2000). Food-related bray calls in wild bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). *Proceedings of the Royal Society* **267**, 923-927.

CAPÍTULO 4: Caracterización del repertorio acústico más usual del calderón de aleta corta: sonidos para eco-localizar y sonidos para comunicarse

- JANIK, V. M., PARIJS, S. M. & THOMPSON, P. M. (2000). A two dimensional acoustic localization system for marine mammals. *Marine Mammal Science* **16**, 437-447.
- JANIK, V. M., SAYIGH, L. S. & WELLS, R. S. (2006). Signature whistle shape conveys identity information to bottlenose dolphins. *PNAS* **13**, 8293-8297.
- JAQUET, N., DAWSON, S. & DOUGLAS, L. (2001). Vocal behavior of male sperm whales: Why do they click? *The Journal of the Acoustical Society of America* **109**, 2254-2259.
- JENSEN, F. H., PEREZ, J. M., JOHNSON, M., SOTO, N. A. & MADSEN, P. T. (2011). Calling under pressure: short-finned pilot whales make social calls during deep foraging dives. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **278**, 3017-3025.
- JOHNSON, M., AGUILAR DE SOTO, N. & MADSEN, P. T. (2009). Studying the behaviour and sensory ecology of marine mammals using acoustic recording tags: a review. *Marine Ecology Progress Series* **395**, 55-73.
- JOHNSON, M., HICKMOTT, L. S., AGUILAR SOTO, N. & MADSEN, P. T. (2008). Echolocation behaviour adapted to prey in foraging Blainville's beaked whale (*Mesoplodon densirostris*). *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* **275**, 133-139.
- JOHNSON, M., MADSEN, P. T., ZIMMER, W. M. X., AGUILAR DE SOTO, N. & TYACK, P. L. (2006). Foraging Blainville's beaked whales (*Mesoplodon densirostris*) produce distinct click types matched to different phases of echolocation. *The Journal of Experimental Biology* **209**, 5038-5050.
- JOHNSON, M., MADSEN, P. T., ZIMMER, W. M. X., DE SOTO, N. A. & TYACK, P. L. (2004). Beaked whales echolocate on prey. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* **271**, S383-S386.
- JOHNSON, M. P. & TYACK, P. L. (2003). A digital acoustic recording tag for measuring the response of wild marine mammals to sound. *Oceanic Engineering, IEEE Journal of* **28**, 3-12.
- JOUVENTIN, P. & AUBIN, T. (2002). Acoustic systems are adapted to breeding ecologies: individual recognition in nesting penguins. *Animal Behaviour* **64**, 747-757.
- KELLOGG, W. N. & BENNETT, T. L. (1973). Echo ranging in the porpoise. *Perception: an Adaptive Process* **128**, 42.
- KLUMP, G. M. & SHALTER, M. D. (1984). Acoustic Behaviour of Birds and Mammals in the Predator Context; I. Factors Affecting the Structure of Alarm Signals. II. The Functional Significance and Evolution of Alarm Signals. *Zeitschrift für Tierpsychologie* **66**, 189-226.
- LILLY, J. C. (1962). Vocal Behavior of the Bottlenose Dolphin. *Proceedings of the American Philosophical Society* **106**, 520-529.
- MADSEN, P., WAHLBERG, M. & MOHL, B. (2002). Male sperm whale (*Physeter macrocephalus*) acoustics in a high-latitude habitat: implications for

CAPÍTULO 4: Caracterización del repertorio acústico más usual del calderón de aleta corta: sonidos para eco-localizar y sonidos para comunicarse

- echolocation and communication. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **53**, 31-41.
- MADSEN, P. T., DE SOTO, N. A., ARRANZ, P. & JOHNSON, M. (2013). Echolocation in Blainville's beaked whales (*Mesoplodon densirostris*). *Journal of Comparative Physiology A* **199**, 451-469.
- MADSEN, P. T., JENSEN, F. H., CARDER, D. & RIDGWAY, S. (2011). Dolphin whistles: a functional misnomer revealed by heliox breathing. *Biology Letters* **8**, 211-213.
- MADSEN, P. T., JOHNSON, M., DE SOTO, N. A., ZIMMER, W. M. X. & TYACK, P. (2005). Biosonar performance of foraging beaked whales (*Mesoplodon densirostris*). *Journal of Experimental Biology* **208**, 181-194.
- MARRERO PÉREZ, J., JENSEN, F. H., JOHNSON, M., MADSEN, P. T. & AGUILAR SOTO, N. (2011). POSTER: Vocal behaviour of short-finned pilot whales (*Globicephala macrorhynchus*): Who is calling? In 25th Conference of the European Cetacean Society, Cádiz, Spain.
- MATTHEWS, J. N., BROWN, S., GILLESPIE, D., JOHNSON, M., MCLANAGHAN, R., MOSCROP, A., NOWACEK, D., LEAPER, R., LEWIS, T. & TYACK, P. (2001). Vocalisation rates of the North Atlantic right whale (*Eubalaena glacialis*). *Journal of Cetacean Research and Management* **3**, 271-282.
- MEDWAY, L. (1959). Echo-location among Collocalia. *Nature* **184**, 1352-1353.
- MEDWAY, L. (1967). The function of echolocation among swiftlets. *Animal Behaviour* **15**, 416-420.
- MILLER, P. J. & TYACK, P. L. (1998). A small towed beamforming array to identify vocalizing resident killer whales (*Orcinus orca*) concurrent with focal behavioral observations. *Deep-Sea Research Part II* **45**, 1389-1405.
- 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 B: Biological Sciences* **271**, 2239-2247.
- MOHL, B., WAHLBERG, M., MADSEN, P. T., HEERFORDT, A. & LUND, A. (2003). The monopulsed nature of sperm whale clicks. *Journal acoustics society Am.* **114**, 1143-1153.
- MOONEY, T. A., NACHTIGALL, P., TAYLOR, K., RASMUSSEN, M. & MILLER, L. (2009). Auditory temporal resolution of a wild white-beaked dolphin (*Lagenorhynchus albirostris*). *Journal of Comparative Physiology A* **195**, 375-384.
- MOORE, P. W., DANKIEWICZ, L. A. & HOUSER, D. S. (2008). Beamwidth control and angular target detection in an echolocating bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*). *The Journal of the Acoustical Society of America* **124**, 3324-3332.
- MOWLES, S. L. & ORD, T. J. (2012). Repetitive signals and mate choice: insights from contest theory. *Animal Behaviour* **84**, 295-304.
- MURRAY, S. O., MERCADO, E. & ROITBLAT, H. L. (1998). Characterizing the graded structure of false killer whale (*Pseudorca crassidens*) vocalizations. *The Journal of the Acoustical Society of America* **104**, 1679-1688.

CAPÍTULO 4: Caracterización del repertorio acústico más usual del calderón de aleta corta: sonidos para eco-localizar y sonidos para comunicarse

- NORRIS, K. S., PRESCOTT, J. H., ASA-DORIAN, P. V. & PERKINS, P. (1961). An experimental demonstration of echo-location behavior in the porpoise, *Tursiops truncatus* (Montagu). *Biological Bulletin*, 163-176.
- NOVICK, A. (1959). Acoustic orientation in the cave swiftlet. *Biological Bulletin*, 497-503.
- PARKS, S., TYACK, P., JOHNSON, M., NOWACEK, D. & BIASSONI, N. (2001). Use of a digital acoustic tag to document response of the North Atlantic right whale to surface active groups. In *European Research on Cetaceans 15: Fifteenth annual conference of the European Cetacean Society* (ed. P. G. H. Evans and E. O'Boyle), pp. 194, Rome, Italy.
- PARKS, S. E. (2003). Acoustic communication in the North Atlantic right whale (*Eubalaena glacialis*). DTIC Document.
- PEAKE, T. M. (2005). Eavesdropping in communication networks. *Animal communication networks*. Cambridge University Press, Cambridge, 13-37.
- PIERCE, G. W. & GRIFFIN, D. R. (1938). Experimental determination of supersonic notes emitted by bats. *Journal of Mammalogy* **19**, 454-455.
- POPPER, A. N. (1980). Sound emission and detection by delphinids. *Cetacean behavior: Mechanisms and functions*, 1-52.
- RENDALL, D., RODMAN, P. S. & EMOND, R. E. (1996). Vocal recognition of individuals and kin in free-ranging rhesus monkeys. *Animal Behaviour* **51**, 1007-1015.
- RICHARDSON, W. J., GREENE, C. R. J., MALME, C. I. & THOMPSON, D. H. (1995). *Marine mammals and noise*. Academic Press, Inc., San Diego.
- SAYIGH, L., QUICK, N., HASTIE, G. & TYACK, P. (2012). Repeated call types in short-finned pilot whales, *Globicephala macrorhynchus*. *Marine Mammal Science* **29**, 312-324.
- SERVIDIO, A. (2014). Distribution, social structure and habitat use of short-finned pilot whale, *Globicephala macrorhynchus*, in the Canary Islands. Phd. Thesis, University of St. Andrews.
- TYACK, P. (1986). Whistle repertoires of two bottlenosed dolphins, *Tursiops truncatus*: mimicry of signature whistles? *Behavioral Ecology and Sociobiology* **18**, 251-257.
- TYACK, P. L. (1998). Acoustic communication under the sea. In *Animal acoustic communication*, pp. 163-220. Springer.
- TYSON, R. B., NOWACEK, D. P. & MILLER, P. J. O. (2007). Nonlinear phenomena in the vocalizations of North Atlantic right whales (*Eubalaena glacialis*) and killer whales (*Orcinus orca*). *The Journal of the Acoustical Society of America* **122**, 1365-1373.
- VILLADSGAARD, A., WAHLBERG, M. & TOUGAARD, J. (2007). Echolocation signals of wild harbour porpoises, *Phocoena phocoena*. *Journal of Experimental Biology* **210**, 56-64.
- WAHLBERG, M., MOHL, B. & MADSEN, P. T. (2001). Estimating source position accuracy of a large-aperture hydrophone array for bioacoustics. *The Journal of the Acoustical Society of America* **109**, 397-406.

CAPÍTULO 4: Caracterización del repertorio acústico más usual del calderón de aleta corta: sonidos para eco-localizar y sonidos para comunicarse

- WATKINS, W. A. (1968). The harmonic interval: fact or artifact in spectral analysis of pulse trains. Woods Hole Oceanographic Institution.
- WATKINS, W. A. & SCHEVILL, W. E. (1972). Sound source location by arrival-times on a non-rigid three-dimensional hydrophone array. In *Deep Sea Research and Oceanographic Abstracts*, vol. **19**, pp. 691-706. Elsevier.
- WEILGART, L. S. (1990). Vocalizations of the sperm whale (*Physeter macrocephalus*) off the Galapagos Islands as related to behavioral and circumstantial variables. Phd. Thesis, University of Dalhousie.
- WELLS, R. S., SCOTT, M. D. & IRVINE, A. B. (1987). The social structure of free-ranging bottlenose dolphins. In *Current mammalogy*, pp. 247-305. Springer.
- WISNIEWSKA, D. M., JOHNSON, M., BEEDHOLM, K., WAHLBERG, M. & MADSEN, P. T. (2012). Acoustic gaze adjustments during active target selection in echolocating porpoises. *The Journal of experimental biology* **215**, 4358-4373.
- WISNIEWSKA, D. M., JOHNSON, M., BEEDHOLM, K., WAHLBERG, M. & MADSEN, P. T. (2013). Acoustic gaze adjustments during active target selection in echolocating porpoises. *The Journal of experimental biology* **215**, 4358-4373.
- WITKIN, S. R. (1977). The importance of directional sound radiation in avian vocalization. *Condor* **79**, 490-493.
- YURK, H., BARRETT-LENNARD, L., FORD, J. K. B. & MATKINS, C. O. (2002). Cultural transmission within maternal lineages: vocal clans in resident killer whales in southern Alaska. *Animal Behaviour* **63**, 1103-1119.

CAPÍTULO 5

**Factores limitantes en la comunicación
acústica del calderón de aleta corta:
Comunicación bajo los efectos de la presión.**



Foto: Chloe Yzoard

Partially submitted to Marine Mammals Science

**Different modes of acoustic communication in
deep-diving short-finned pilot whales
(*Globicephala macrorhynchus*).**

Jacobo Marrero Pérez¹, Frants H. Jensen^{2,3}, Laia Rojano-Doñate⁴,
Natacha Aguilar de Soto^{1,5}.

¹ BIOECOMAC. Department of Animal Biology, La Laguna University, La Laguna 38206, Tenerife, Canary Islands, Spain

² Ecology and Evolutionary Biology Dept., Princeton University, Princeton, NJ 08544, USA

³ Biology Dept., Woods Hole Oceanographic Institution, Woods Hole, MA 02543, USA

⁴ Zoophysiology, Department of Bioscience, Aarhus University, 8000 Aarhus, Denmark

⁵ Centre for Research into Ecological Modelling (CREEM), Scottish Ocean Institute. University of St. Andrews, Scotland, UK

5.1 INTRODUCCIÓN

La relación entre las propiedades físicas de las señales que emite un animal y las condiciones ambientales donde se propagan, determina la distancia a la cual una señal puede ser detectada y reconocida por un receptor (Brenowitz, 1982; Klump, 1996; Lohr *et al.*, 2003). En aguas abiertas, los factores principales que afectan la transmisión acústica son la temperatura, la salinidad y la presión; a ellos se une el nivel de ruido ambiente, que determina la distancia a la que el receptor puede detectar e interpretar las señales (Richardson *et al.*, 1995; Tyack, 1998; Tyack & Clark, 2000).

Los cetáceos odontocetos producen sonidos al presurizar aire a través de los conductos nasales, lo que provoca la vibración de los labios fónicos o de mono (Murray *et al.* 1998; Madsen *et al.* 2011). Los chasquidos de ecolocalización se generan al pasar pequeños volúmenes de aire a través del esfínter muscular de los labios fónicos, generándose una señal tonal cuando se hace pasar aire de forma continuada y la tensión en los labios alcanza un determinado valor crítico (Cranford *et al.* 1996; Madsen *et al.* 2011). Por tanto, la producción de un sonido tonal, como puede ser un silbido, requiere más cantidad de aire y con más presión del que se requiere para generar una señal pulsada de la misma intensidad y duración (Ridgway *et al.*, 2001).

Los cetáceos se han adaptado para permitir el colapso progresivo de los pulmones al incrementarse la presión con la profundidad (Ridgway & Howard, 1979; Moore *et al.*, 2011), de modo que el intercambio gaseoso con la sangre en los alveolos se limita a las capas más superficiales. Se estima que el colapso pulmonar sucede en el delfín mular a profundidades de 70-100m (Ridgway & Howard, 1979), y esta profundidad es probablemente similar en otras especies, por lo que el único aire disponible para la producción acústica a mayores profundidades es el que se encuentra en los pasajes nasales (Madsen *et al.*, 2002). Esto sugiere que las señales tonales y las llamadas son más susceptibles de verse afectadas por los limitados volúmenes de aire que van quedando en los pasajes nasales según el cetáceo desciende durante una inmersión.

Algunos estudios han descubierto que la producción de chasquidos de ecolocalización se mantiene durante la parte más profunda de los buceos, a pesar de que los odontocetos pueden descender hasta más de un kilómetro de profundidad (Madsen *et al.*, 2002; Capítulo 4 de esta Tesis). Sin embargo, los cetáceos parecen necesitar reciclar aire más a menudo al aumentar la profundidad, cuando el volumen de aire disponible es menor (Wahlberg, 2002). Dos estudios han encontrado evidencias de que los sonidos de naturaleza tonal son más susceptibles de verse afectados debido a cambios en los volúmenes de aire. Ridgway y colaboradores (2001) descubrieron, en dos belugas (*Delphinapterus leucas*) entrenadas, que al aumentar la profundidad, una de ellas emitía silbidos a menor intensidad que en superficie, mientras que la otra no producía ningún silbido. En calderones de aleta corta, Jensen y colaboradores (2011) descubrieron que tanto el contenido en energía como la duración de las llamadas tonales decrecían al aumentar la profundidad, lo que indica que existe una limitación biofísica en el aparato de fonación al reducirse el volumen de aire disponible.

En este capítulo se investiga cómo las diversas señales de comunicación del calderón de aleta corta se ven afectadas por la presión hidrostática, y cómo los animales combinan el uso de distintos tipos de vocalizaciones durante sus inmersiones profundas para satisfacer las necesidades comunicativas de la especie.

5.2 MÉTODOS

Para la realización de esta investigación, se analizó tanto la ocurrencia como las características, en relación a la profundidad, de los cuatro tipos de señales descritas en esta tesis con aparentes funciones de comunicación: llamadas de media frecuencia "MFC", llamadas de baja frecuencia "LFC", llamadas de dos componentes "TCC" y rasps "RS"). Se utilizaron tanto las señales determinadas manualmente (786 MFC, 348 LFC, 275 TCC y 767 RS), como las determinadas con el método automático (442 MFC, 150 LFC, 122 TCC

y 297 RS), pertenecientes a los 49 calderones marcados durante 2004, 2006 y 2008 (Capítulo 4, Tabla 1).

Como se vio en el capítulo 4 de esta tesis, el método automático está basado en un patrón vocal repetitivo para la determinación del origen de las señales, por lo que la distribución de las vocalizaciones en distintos contextos (superficie, buceos someros y buceos profundos) o durante las diferentes fases de los buceos de los calderones puede ser diferente de la real. Esto no supone un impedimento a la hora de comparar el efecto de la profundidad sobre las características de las vocalizaciones, para lo que es importante que no se cometan errores de interpretación por confundir vocalizaciones producidas por el animal marcado o por congéneres que pueden estar a distinta profundidad. Sin embargo, a la hora de comparar las tasas de emisión en diferentes contextos o durante las diferentes fases de los buceos, el método automático está seleccionando heterogeneamente en las distintas situaciones a testar, lo que puede llevar a errores drásticos en los resultados. Esto se debe a que se seleccionan más señales durante los buceos profundos que en los otros contextos, ya que durante los buceos profundos es más usual encontrar el patrón vocal del que depende el método automático. Es por ello que para la comparativa de las tasas de emisión se han escogido las señales seleccionadas manualmente, asumiendo que pueden existir errores de sobreestimación y que se está evaluando por tanto la actividad vocal del animal y probablemente de su grupo de congéneres más cercano.

5.2.1 Determinación de las tasas de emisión de las distintas vocalizaciones durante diferentes contextos de comportamiento

Para realizar esta comparativa se calculó la tasa de emisión como el número de señales de cada tipo por minuto. Se determinaron las tasas de emisión de las diferentes vocalizaciones en los siguientes contextos de emisión: i) buceos profundos, aquellos en los que la profundidad máxima superaba los

200 m, ii-) buceos someros, inmersiones superiores a 20 m e inferiores a 200 m, y iii) periodos en superficie, donde no se superaban los 20 m de profundidad de inmersión. Estos umbrales se definieron acorde a los estudios de Aguilar de Soto, 2006, y de Jensen et al. 2011). Para comprobar si existían diferencias entre el descenso y el ascenso de las inmersiones se utilizó el test no paramétrico de Mann Whitney con Matlab 7.5. , tanto en los buceos profundos como en los someros. Se estableció el nivel de significación en el 1%.

5.2.2 Patrones de emisión de llamadas y rasps durante los buceos

Para investigar los patrones de emisión en función de la profundidad, se usaron los datos de las marcas de calderones que contenían 50 o más señales de comunicación (llamadas y rasps), sumando un total de 20 individuos. Se calcularon las funciones de densidad de probabilidad (PDF) de la producción de llamadas y rasps dependiendo de la profundidad usando un modelo Gausiano de kernel cada 50 m de profundidad. Se cuantifico entonces cómo cambiaba el uso de los rasps con la profundidad, expresado en la forma del ratio entre el n° de rasps y el n° total de señales de comunicación. Se dividieron las distintas profundidades en 5 capas distintas, con la primera capa (de 0-50 m de profundidad) conteniendo el 75 % del total de señales producidas durante el buceo, y cada una de las siguientes 4 capas conteniendo aproximadamente el 25% de las señales restantes. Se usó un test de Kruskal-Wallis seguido de un análisis de post-hoc utilizando un test de Tukey-Kramer para testar si el uso relativo de las distintas vocalizaciones cambia entre capas de profundidad.

Las diferencias en la profundidad media de producción de llamadas y rasps fueron investigadas usando un modelo lineal de efectos mixtos (LME) con profundidad como variable respuesta y tipo de vocalización (MFC, LFC, TCC, RS) como variable explicativa. Se utilizó además un segundo modelo lineal de efectos mixtos, añadiendo como variable explicativa si las vocalizaciones eran llamadas o rasps. Se compararon los resultados de ambos modelos utilizando

un test de verosimilitud (Likelihood Ratio Test). Estos análisis se realizaron utilizando el software estadístico R versión 3.1.0 (www.R-project.org) utilizando un nivel de significación al 5%. Todos los resultados están expresados con un intervalo de confianza (CI) del 95%.

5.2.3 Efecto de la presión sobre las vocalizaciones

Para investigar el efecto de la profundidad en los niveles de emisión acústica, cada señal fue filtrada con un filtro de paso alto de 6 polos con una frecuencia de corte de 500 Hz, y el nivel recibido (RL) fue calculado como la raíz cuadrática media de los valores de presión de la onda al cuadrado (nivel RMS). Debido a que las marcas se adhieren al cuerpo de los animales en diferentes posiciones, el nivel recibido es una estimación poco precisa del nivel de emisión de los animales (SL), denominado en inglés “apparent output” (AO) (Madsen *et al.*, 2005). Para evitar errores en las comparaciones se homogeneizaron los niveles de cada una de las señales para cada animal marcado, dividiendo el nivel recibido para cada señal entre la media de los niveles de todas las señales del mismo tipo, consideradas focales para ese animal. Es por ello que todos los valores de nivel de este capítulo se expresan como decibelios referenciados a la media de la marca (dB re tag mean).

Como una medida del total de energía de las señales, se calculó la densidad del flujo de energía (“Energy flux density”, EFD) calculado como $AO + 10 \cdot \log(\text{duración de cada señal})$. Se construyó un modelo lineal de efectos mixtos (LME) con EFD como variable respuesta y el logaritmo de la profundidad, el tipo de señal y la interacción entre ellos como covariables. Para comprobar si los distintos individuos marcados o la fecha en la que se marcaron tenían alguna repercusión en los resultados, se incorporaron al modelo como factores aleatorios: “individuo” y “día”. Estos análisis se realizaron utilizando el software estadístico R versión 3.1.0 (www.R-project.org) utilizando un nivel de significación al 5% y expresando los resultados con un intervalo de confianza (CI) del 95%.

5.3 RESULTADOS

5.3.1 Tasas de emisión durante distintos contextos de comportamiento y diferencias durante las distintas fases de buceos profundos y someros

Se contabilizaron un total de 458 llamadas de media frecuencia (MFC) durante los buceos profundos (111 durante los descensos y 347 durante los ascensos), 87 en los buceos someros (46 durante los descensos y 41 durante los ascensos) y 241 durante los periodos en superficie. La tasa de emisión de las MFC durante los descensos fue significativamente menor que durante los ascensos durante los buceos profundos (Mann Whitney Wilcoxon test, $p < 0,01$), mientras que no se observaron diferencias significativas al 1% entre la tasa de producción durante el descenso y el ascenso de los buceos someros (Mann Whitney Wilcoxon test, $p = 0,03$). La tasa de emisión de MFC durante los periodos en superficie fue de 0,004/min (SD=0,003) (Fig. 5.1, Tabla 3).

La producción de llamadas de baja frecuencia (LFC) fue más abundante durante los buceos profundos (328 LFC) que durante los buceos someros (59 LFC) no encontrándose ninguna LFC en superficie. Se encontraron 139 LFC durante los descensos y 189 LFC durante los ascensos de los buceos profundos, y 30 durante los descensos y 29 durante los ascensos de los buceos someros. Al igual que las MFC, la tasa de emisión de las LFC fue significativamente menor durante los descensos que en los ascensos de los buceos profundos (Mann Whitney Wilcoxon test, $p < 0,01$), mientras que no se observaron diferencias significativas en las distintas fases de los buceos someros (Mann Whitney Wilcoxon test, $p = 0,07$) (Fig. 5.1, Tabla 3).

CAPÍTULO 5: Factores limitantes en la comunicación acústica del calderón de aleta corta: comunicación bajo los efectos de la presión

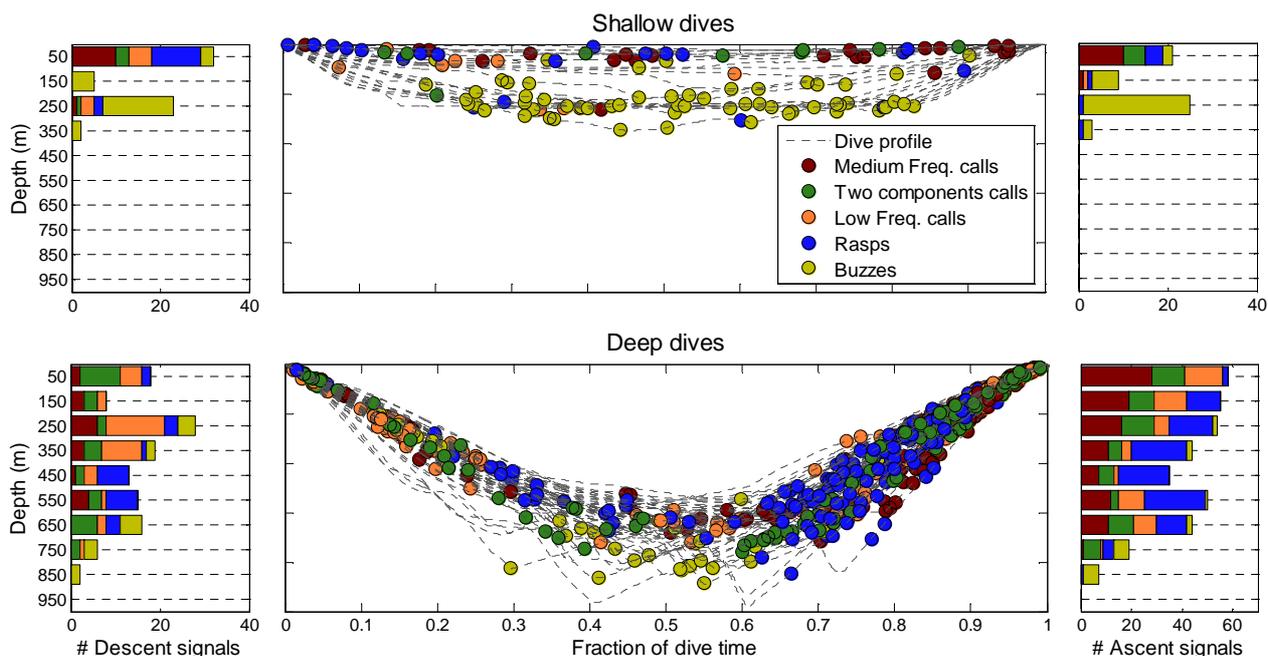


Figura 5.1. Contextos de emisión de los distintos tipos de señales de los 10 calderones de aleta corta con mayor número de vocalizaciones. Paneles centrales central: perfiles de buceos someros (arriba) y profundos (abajo) mostrando los momentos de producción de los distintos tipos de vocalizaciones según la leyenda. Paneles laterales: distribución en profundidad de las señales registradas en los buceos someros (arriba) y profundos (abajo) durante los descensos (izquierda) y ascensos (derecha) de las inmersiones.

Se encontraron un total de 175 llamadas de dos componentes (TCC) durante los buceos profundos (42 y 133 durante los descensos y ascensos respectivamente), 24 durante los buceos someros (3 durante los descensos y 21 durante los ascensos) y 74 durante los periodos en superficie. Al contrario que para las MFC y LFC, la tasa de producción de TCC durante los descensos y los ascensos de los buceos profundos no mostraron diferencias significativas (Mann Whitney Wilcoxon test, $p=0,07$). No fue posible realizar el test para observar diferencias entre las distintas fases de los buceos someros debido a que solo se encontraron tres TCC durante los descensos (Fig. 5.1, Tabla 3).

Se contabilizaron 494 rasps durante los buceos profundos de alimentación (83 durante los descensos y 411 durante los ascensos), 60 durante los buceos someros (30 en descensos y 30 en ascensos) y 123 durante los periodos en superficie. Al igual que para MFC y LFC, la tasa de emisión de los rasps durante los descensos de los buceos profundos fue significativamente

menor que durante los ascensos (Mann Whitney Wilcoxon test, $p < 0,01$), mientras que durante los buceos someros no se observaron diferencias significativas entre el ascenso y el descenso (Mann Whitney Wilcoxon test, $p = 0,24$) (Fig. 5.1, Tabla 3).

5.3.2 Patrones de emisión de las señales de comunicación durante los buceos

El promedio de las llamadas fueron producidas 105 m (95% CI 74-136 m) más superficialmente que los rasps (LME, $p < 0,05$), mientras que no se encontraron diferencias significativas en relación a la profundidad de emisión en los tres tipos diferentes de llamadas (LME, $p = 0,20$). De los 49 calderones analizados, los 20 individuos que producían 50 o más señales de comunicación (llamadas o rasps) mostraron variaciones en los patrones de producción de las llamadas y los rasps con la profundidad (Fig. 5.2). Nueve animales, que incluyen la mayoría de los individuos con el mayor número de vocalizaciones (media de 121 señales por individuo), mostraron una disminución general en la producción de llamadas, que coincide con un aumento de la producción de rasps según aumenta la profundidad (Fig. 5.2.A). Cinco individuos (media de 99 señales por individuo) siguen la tendencia general anterior, pero muestran un pico en la producción de llamadas en la parte más profunda del buceo (Fig. 5.2.B). Otros cinco individuos (media de 65 señales por individuo) muestran una reducción general tanto en la producción de llamadas como de rasps con la profundidad, con ligeros incrementos en la producción de ambos durante la parte más profunda de los buceos (Fig. 5.2.C). Un individuo (62 señales) no producía llamadas cerca de la superficie y mostró incrementos generales tanto en la producción de llamadas como de rasps al aumentar la profundidad (Fig. 5.2.D).

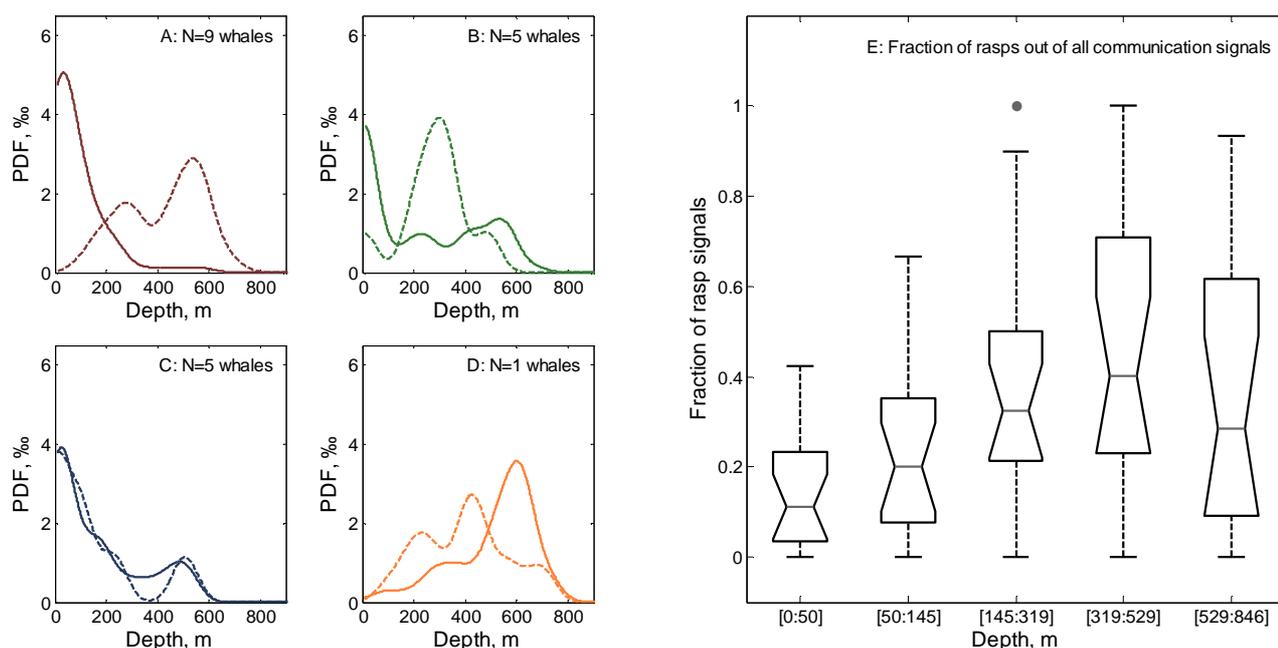


Figura 5.2. Patrones de producción de señales comunicativas en función de la profundidad de los 20 calderones que producían más de 50 vocalizaciones. (A) a (D) muestran las funciones de densidad de probabilidad de la producción de llamadas (línea continua) y rasps (línea punteada) de los 4 tipos de patrones dependientes de la profundidad observados, usando un modelo Gaussiano de kernel cada 50 m de profundidad (más información en el texto). (E) muestra la fracción de rasps comparada con el número total de llamadas y rasps para la capa superficial (0-50 m) y para profundidades mayores, con cada capa de profundidad conteniendo aproximadamente el 25% del número total de vocalizaciones (nótese la tendencia generalizada a incrementar el uso relativo de rasps al aumentar la profundidad).

5.3.3 Efecto de la presión en las características de las señales de comunicación

La relación entre el logaritmo de la profundidad y el EFD para todos los tipos de señales parece ser aproximadamente lineal, con dos cambios en la pendiente de la curva dependiendo de la profundidad a la que se hallaba el animal. Esta relación mostró un punto de inflexión alrededor de los 20 metros de profundidad y por lo tanto, los modelos incluyeron un coeficiente de interacción dependiendo de si el animal estaba por encima o por debajo de esta cota de profundidad (Fig. 5.3). Los resultados mostraron que a profundidades menores de 20 metros, los EFDs para todos los tipos de señales eran muy variables en relación con la profundidad. Por debajo de los 20 metros, los rasps

CAPÍTULO 5: Factores limitantes en la comunicación acústica del calderón de aleta corta: comunicación bajo los efectos de la presión

eran más largos y tenían un EFD mayor que las llamadas (Fig. 5.3). Además, los EFDs de los rasps no estuvieron significativamente relacionados con el aumento de profundidad por debajo de 20 m (LME, $p=0.4995$). En contraste con los rasps, el EFD disminuyó significativamente con el aumento de profundidad para todos los tipos de llamada. La disminución promedio de EFD por cada incremento de 10% de profundidad era de 1 dB (IC del 95%: 1.0-1.5) para MCF, 2 dB (IC 95% 1.3-2.2) para TCC y 1 dB (IC del 95% 0.6-1.4) para LFC (LME, $p<0.0001$, en todos los casos). La tasa de cambio en el EFD por debajo de 20 metros fue la misma para MFC y LFC (LME, $p=0.3$), mientras que fue significativamente más rápida en TCC al compararla con MFC (LME, $p=0.0245$, Fig. 5.3).

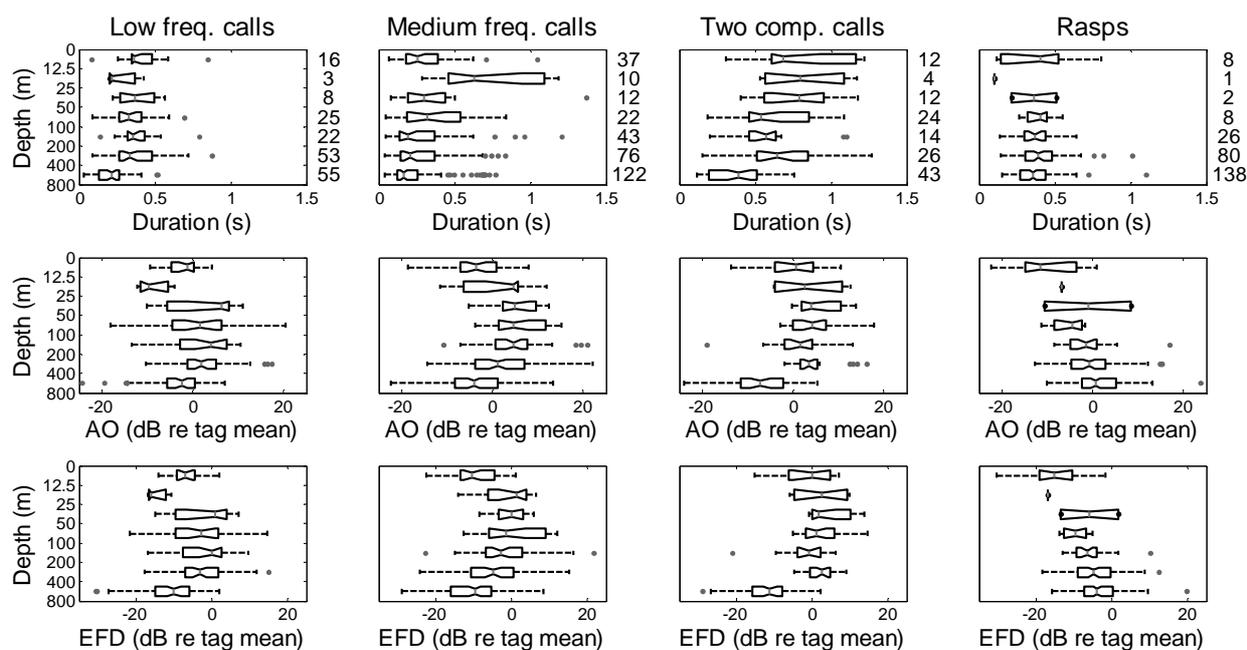


Figura 5.3. Duración, nivel aparente de emisión (AO) y densidad del flujo de energía (“Energy flux density”, EFD) de los tres tipos de llamadas focales y de los rasps (182 llamadas de baja frecuencia (Low freq. calls), 322 llamadas de media frecuencia (Medium freq. calls), 135 llamadas de dos componentes (Two comp. calls) y 263 rasps) en función de la profundidad. El número a la derecha de las figuras superiores representa el n° de vocalizaciones en cada capa de profundidad. Para evitar el potencial efecto de los diversos lugares de adherencia de la marca en el cuerpo de los calderones los valores de AO y EFD fueron corregidos dividiendo el nivel de cada señal por el nivel medio obtenido de todas las señales del mismo tipo grabadas en cada animal marcado. Los diagramas de cajas (“box-plot”) muestran el 25, 50 (mediana) y 75 percentil (líneas a la izquierda, centro y derecha de la caja). Los bigotes señalan los datos más bajos y más altos entre el rango intercuartil de 1,5. Los valores más alejados de este rango se representan como puntos grises.

5.4 DISCUSIÓN

Las características de las señales acústicas están condicionadas por una combinación de factores funcionales y ambientales, debidas tanto a la fisiología de los mecanismos de producción y auditivo de los animales como a las limitaciones físicas impuestas por el medio de transmisión de la señal. La producción acústica de algunos odontocetos, como los cachalotes, los zifios y las marsopas, está dominada por sonidos pulsados, tipo chasquido (Madsen *et al.*, 2005; Aguilar Soto *et al.*, 2012), lo que sugiere que estas especies podrían codificar la información social en los patrones temporales de las series de chasquidos que constituyen sus señales de comunicación (Watkins & Schevill, 1977; Clausen *et al.*, 2010; Antunes *et al.*, 2011). Otras especies, que incluyen la mayor parte de los delfínidos, se comunican utilizando una variedad de señales tonales y pulsadas. Las señales tonales de frecuencia modulada han sido relativamente bien estudiadas y, en algunos casos, relacionadas con fenómenos de reconocimiento individual (Caldwell, 1965; Sayigh *et al.*, 1999), o de distintos grupos sociales (Ford, 1991). En contraste, las señales pulsadas de comunicación en delfínidos (ráfagas de pulsos, “burst pulses” en inglés) han recibido muy poca atención, y aunque algunos tipos de señales pulsadas parecen estar implicadas en la comunicación (Overstrom, 1983; Dawson, 1991; Lammers *et al.*, 2003) poco se sabe acerca de su significado. Algunos autores han sugerido que las señales pulsadas juegan un importante rol en encuentros agonísticos (Overstrom, 1983; McCowan & Reiss, 1995), mientras que otros han propuesto que funcionan como señales graduadas que transmitirían el estado emocional de los animales (Lilly & Miller, 1961; Herzing, 1996; Lammers *et al.*, 2003). En esta tesis, los rasps, que parecen ser utilizados por los calderones para la comunicación (capítulo 4), no parecen asociarse a comportamientos de tipo agonístico, no siendo posible descartar que puedan ser usados en otros contextos o para transmitir otros tipos de información de los animales.

Se ha demostrado que el aumento de la presión hidrostática con la profundidad impone una restricción ambiental en la producción de las llamadas tonales, limitando su duración y amplitud (Jensen *et al.* 2011) mientras

que la amplitud de los chasquidos de ecolocalización no parece verse afectada por la profundidad (Madsen *et al.* 2002, Johnson *et al.* 2004). Sin embargo, no está claro si las señales de comunicación constituidas por ráfagas de pulsos se ven afectadas por la profundidad, y si los odontocetos en condiciones naturales pueden verse influenciados por la profundidad en su elección de los diferentes tipos de señales acústicas que producen durante las inmersiones, lo que se ha investigado en esta tesis.

5.4.1 El nivel aparente y la duración de las llamadas está fisiológicamente limitado por la presión hidrostática

Todos los tipos de llamadas investigados en este estudio mostraron una disminución significativa en el EFD conforme aumentaba la profundidad (Fig. 5.3) por lo que parece que las características estructurales de las llamadas tienen limitaciones importantes para la comunicación acústica bajo presión. Los mamíferos buceadores se han adaptado para permitir el colapso progresivo de los pulmones al incrementarse la presión en profundidad (Ridgway & Howard 1979), de modo que el intercambio gaseoso con los pulmones está limitado a menos de 100 m de la superficie y se ha estimado en 70 m para el delfín mular (Ridgway & Howard, 1979). Esto sugiere que en aguas superficiales los pulmones pueden actuar como un reservorio de aire para el sistema de sacos nasales en el sistema de producción acústico, asegurando que la producción sonora no se vea afectada por la profundidad. A mayores profundidades, los animales dependen del aire acumulado en los sacos nasales, por lo que el volumen de aire disponible para la producción acústica irá disminuyendo progresivamente según el animal desciende, lo que lleva consigo la progresiva disminución en EFD de las llamadas. Las llamadas monofónicas (LFC y MFC) sufrieron disminuciones similares en el EFD con la profundidad, pero las llamadas de dos componentes (TCC) se vieron significativamente más afectadas (Fig. 5.3). Esto parece ser una consecuencia natural de las limitaciones del sistema neumático de producción acústica con la profundidad, ya que las TCC

probablemente precisan de la activación de los dos pares de labios fónicos para su producción (Capítulo 4), lo que inevitablemente requiere más volumen de aire que el necesario para producir una llamada monofónica.

5.4.2 Los rasps no están fisiológicamente limitados por la presión hidrostática

Los rasps son señales constituidas por chasquidos, que recuerdan a los zumbidos de alimentación, pero que parecen ser utilizados en la comunicación del calderón de aleta corta (Capítulo 4), así como en otras especies de buceo profundo de tamaño similar, como es el zifio de Blainville (Aguilar de Soto *et al.*, 2012). Al igual que las llamadas monofónicas, los rasps se producen en todos los contextos de comportamiento investigados en este capítulo, observándose incrementos significativos en su producción durante la fase de ascenso de los buceos profundos. La cantidad de rasps encontrados y la tendencia al incremento en su ocurrencia (en relación a las llamadas) durante las fases profundas de los buceos (Fig. 5.2.E) sugieren que los rasps juegan un importante papel en la comunicación del calderón de aleta corta. Al contrario que las llamadas, el EFD de los rasps no se ve limitado por la presión hidrostática (Fig. 5.3), observándose ligeros incrementos en el EFD con la profundidad. Esto parece confirmar la hipótesis de que las señales constituidas por chasquidos no se ven afectadas por la profundidad y podría explicar los aumentos en las tasas de producción de rasps en calderones que se alimentan en capas mesopelágicas (Fig. 5.2). La comunicación en profundidad utilizando señales pulsadas puede ayudar a los calderones al intercambio de información cuando la producción de llamadas se ve limitada por la presión, ya que se requiere menos volumen de aire para producir una señal pulsada que una llamada (Ridgway & Carder, 1988). El cambiar parcialmente durante las inmersiones, de producir llamadas a rasps, constituidos por chasquidos de alta frecuencia, tiene implicaciones importantes en cuanto a la transmisión de información y las posibles audiencias, ya que los chasquidos son más

direccionales que las llamadas. Esto puede resultar en que los rasps tengan una mejor relación señal-ruido (SNR) que las llamadas para receptores ubicados frente al animal que vocaliza y una SNR baja para receptores situados en otras posiciones, lo que aumenta el rango de detección para animales en el eje, y disminuye el riesgo de intercepción por receptores no deseados o indiferentes (Klump & Shalter, 1984; Brumm & Todt, 2003).

Una posible explicación para la abundancia de rasps observados durante los buceos podría ser el de que estas señales sean utilizadas para mantener el contacto con animales lejanos, en condiciones en las que se requiere un mayor rango espacial de comunicación, o hay un alto nivel de ruido antropogénico. Las llamadas profundas de bajo nivel producidas por los calderones son especialmente susceptibles al enmascaramiento debido al ruido generado por la abundancia de barcos a motor en el área de estudio de esta tesis (por ejemplo barcos de avistamiento comercial de cetáceos). Los rasps producidos durante las inmersiones son una buena alternativa a las débiles llamadas profundas en situaciones susceptibles de enmascaramiento por ruido, ya que no poseen limitaciones biofísicas ni en nivel ni en duración con la profundidad. Sin embargo, se observa que los rasps no sustituyen completamente a las llamadas al aumentar la profundidad, lo que sugiere que la información codificada en las llamadas debe ser esencial para algunos aspectos de la comunicación del calderón de aleta corta.

5.4.3 Llamadas para el mantenimiento de la cohesión del grupo y para la coordinación de actividades

Los calderones de aleta corta viven en grupos sociales estables (Heimlich-Boran, 1993; Alves *et al.*, 2013; Servidio, 2014) y son cetáceos de buceo profundo que se alimentan a profundidades que pueden exceder los 1000 m de profundidad (Aguilar de Soto *et al.*, 2008). Dada la variabilidad en la sincronía de los perfiles de buceo observada en esta especie, con individuos en

CAPÍTULO 5: Factores limitantes en la comunicación acústica del calderón de aleta corta: comunicación bajo los efectos de la presión

inmersiones profundas de alimentación mientras otros permanecen en superficie (Aguilar de Soto, 2006), cabe esperar que los calderones posean mecanismos de comunicación que les permitan mantener la cohesión de sus grupos sociales. La hipótesis de que las señales acústicas sirven para restablecer vínculos en animales que se separan habitualmente de sus núcleos sociales ya ha sido planteada para el calderón de aleta larga (Weilgart & Whitehead, 1990) y es una de las ideas que se tiene en la actualidad de la función de las señales acústicas en otras especies de odontocetos (Herzing, 2000; Tyack, 2000) y en otros grupos de animales sociales como aves (Marler, 2004) y primates (Palombit, 1992; Egnor *et al.*, 2005). En este estudio se ha observado que los calderones de aleta corta producen llamadas en todos los contextos de comportamiento investigados (excepto en el caso de las LFC, que no se dan en superficie) y tanto durante las fases de descenso como en los ascensos de los buceos someros y profundos (Fig. 5.1). Sin embargo, existen aumentos significativos en la tasa de emisión de MFC y LFC durante la fase de ascenso de los buceos profundos, lo que parece apoyar la hipótesis planteada en esta tesis y por Jensen y colaboradores (2011) de que al menos una parte de estas señales les sirven a los individuos que están en inmersiones de alimentación para restablecer el contacto con el resto de su grupo en superficie.

En los primates las llamadas largas (“long calls”) para la comunicación a larga distancia se producen en contextos de encuentros territoriales, para la atracción de pareja y como señales de alarma, siendo señales de alta intensidad y de baja frecuencia, que sirven como señales de localización para sus congéneres. En cambio, las llamadas para la comunicación de corto alcance, dentro del grupo, son señales de alta frecuencia con bajos niveles de emisión (Waser & Waser, 1977; Waser & Brown, 1986). Para mantener el contacto con el núcleo de sus grupos sociales, se esperaría que los calderones que se sumergen en busca de alimento realizaran llamadas más intensas o más largas conforme aumenta la profundidad, para garantizar la transmisión de información a larga distancia. Al contrario de lo que se esperaría de esta predicción, las llamadas

CAPÍTULO 5: Factores limitantes en la comunicación acústica del calderón de aleta corta: comunicación bajo los efectos de la presión

profundas del calderón son menos intensas, mucho más simples y de menor duración que las llamadas que se producen más superficialmente (Fig. 5.4), por lo que no parecen buenas candidatas para ser detectadas por los animales que permanecen en superficie. Además, la información para el reconocimiento individual en delfines mulares o para el reconocimiento del grupo en orcas está codificada en las variaciones en frecuencia a lo largo del tiempo de la señal (Sayigh *et al.* 1999, Ford 1991). Por lo que la reducción de la duración de las llamadas con la profundidad limitaría el uso de un sistema de reconocimiento similar en el calderón, ya que la corta duración de las llamadas profundas limita la modulación espectral de las mismas.

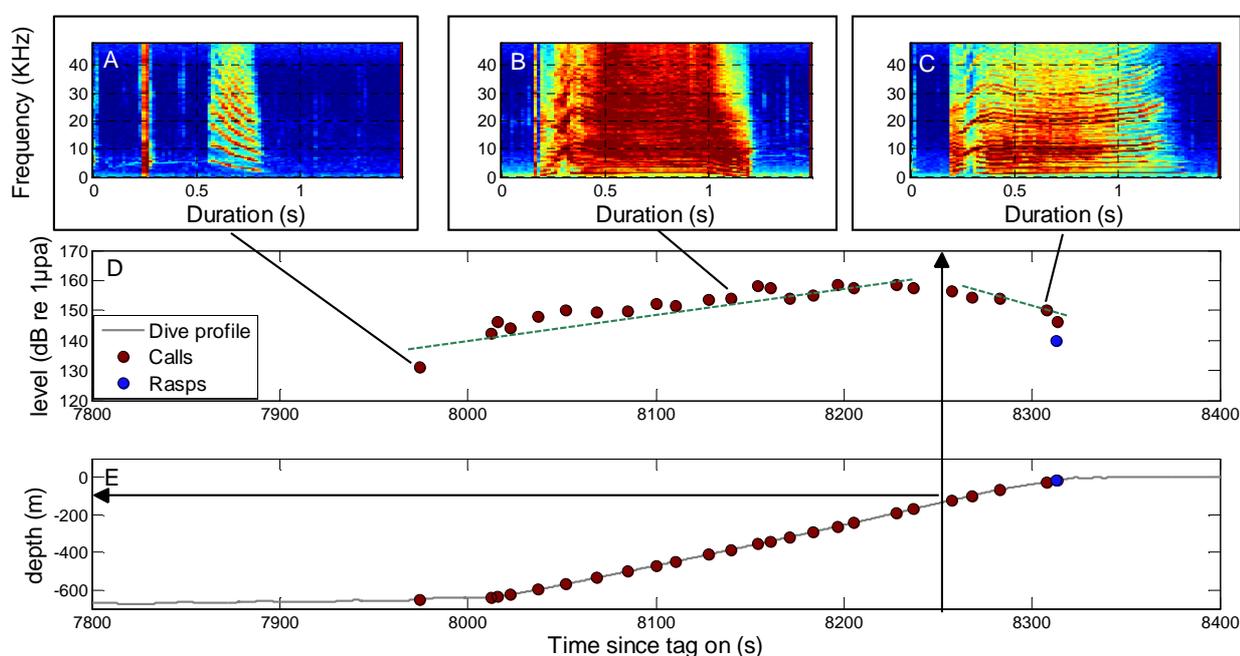


Figura 5.4. Detalle de un ascenso de un buceo profundo mostrando los cambios en nivel de las llamadas (“calls”) y los rasps. (A) a (C) espectrogramas (Hamming, 1024 NFFT, 50% de superposición) de una llamada profunda (A), una llamada producida a mitad del ascenso (B) y una llamada producida en superficie (C). (D) variaciones en nivel de las llamadas y los rasps durante el ascenso. Las líneas punteadas de color verde representan las tendencias de: i) aumento general de nivel (desde 800 a los 20 m de profundidad) y ii-) disminución general de nivel (desde 20 m a superficie). (E) sección de la fase de ascenso de un buceo profundo de un calderón de aleta corta, mostrando los momentos de producción las llamadas y los rasps. Nótese el cambio en la tendencia general de aumento del nivel de las llamadas (marcado con flechas negras) a partir de 20 m de profundidad hasta superficie.

CAPÍTULO 5: Factores limitantes en la comunicación acústica del calderón de aleta corta: comunicación bajo los efectos de la presión

Una explicación posible de las funciones de las llamadas profundas es que sirvan para transmitir información a otros individuos que se encuentran buceando de forma simultánea al animal que lleva la marca. Aguilar de Soto (2006) observó que tres calderones de aleta corta en la misma zona de estudio permanecían juntos durante muchos buceos, separándose unos 300 metros durante la parte más profunda de las inmersiones. Esto sugiere que algunos calderones están buceando de forma simultánea, encontrándose por tanto en el rango acústico de las llamadas profundas. De esta forma, las llamadas profundas podrían servir para coordinar actividades durante la caza, del mismo modo que las señales asociadas a alimento ("bray calls") descubiertas en otros delfínidos (Janik, 2000), aunque otras posibles funciones de las llamadas profundas no pueden ser descartadas.

5.5 BIBLIOGRAFÍA

- AGUILAR DE SOTO, N. (2006). Acoustic and foraging behaviour of short-finned pilot whales (*Globicephala macrorhynchus*) and Blainville's beaked whales (*Mesoplodon densirostris*) in the Canary islands. Implications for impacts of man-made noise and ship collisions. Phd Thesis, La Laguna University.
- AGUILAR DE SOTO, N., MADSEN, P. T., TYACK, P., ARRANZ, P., MARRERO, J., FAIS, A., REVELLI, E. & JOHNSON, M. (2012). No shallow talk: Cryptic strategy in the vocal communication of Blainville's beaked whales. *Marine Mammal Science* **28**, E75-E92.
- AGUILAR SOTO, N., JOHNSON, M. P., MADSEN, P. T., DÍAZ, F., DOMÍNGUEZ, I. N., BRITO, A. & TYACK, P. (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.
- ALVES, F., QUÉROUIL, S., DINIS, A., NICOLAU, C., RIBEIRO, C., FREITAS, L., KAUFMANN, M. & FORTUNA, C. (2013). Population structure of short-finned pilot whales in the oceanic archipelago of Madeira based on photo-identification and genetic analyses: implications for conservation. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* **23**, 758-776.
- ANTUNES, R., SCHULZ, T., GERO, S., WHITEHEAD, H., GORDON, J. & RENDELL, L. (2011). Individually distinctive acoustic features in sperm whale codas. *Animal Behaviour* **81**, 723-730.
- BRENOWITZ, E. A. (1982). The active space of red-winged blackbird song. *Journal of Comparative Physiology* **147**, 511-522.
- BRUMM, H. & TODT, D. (2003). Facing the Rival: Directional Singing Behaviour in Nightingales. *Behaviour* **140**, 43-53.
- CALDWELL, M. C. (1965). Individualized whistle contours in bottle-nosed dolphins (*Tursiops truncatus*). *Nature* **207**, 434-435.
- CLAUSEN, K. T., WAHLBERG, M., BEEDHOLM, K., DERUITER, S. & MADSEN, P. T. (2010). Click communication in harbour porpoises *Phocoena phocoena*. *Bioacoustics* **20**, 1-28.
- CRANFORD, T. W., AMUNDIN, M. & NORRIS, K. S. (1996). Functional morphology and homology in the odontocete nasal complex: Implications for sound generation. *Journal of Morphology* **228**, 223-285.
- DAWSON, S. M. (1991). Clicks and communication: the behavioural and social contexts of Hector's dolphin vocalizations. *Ethology* **88**, 265-276.
- EGNOR, R., MILLER, C. & HAUSER, M. D. (2005). Nonhuman primate communication. *Encyclopedia of Language and Linguistics*. Oxford: Elsevier.
- FORD, J. K. B. (1991). Vocal traditions among resident killer whales (*Orcinus orca*) in coastal waters of British Columbia. *Can. J. Zool.* **69**, 1454-1483.
- HEIMLICH-BORAN, J. R. (1993). Social organisation of the short-finned pilot whale, *Globicephala macrorhynchus*, with special reference to the comparative social ecology of delphinids. PhD Thesis thesis, University of Cambridge.

CAPÍTULO 5: Factores limitantes en la comunicación acústica del calderón de aleta corta: comunicación bajo los efectos de la presión

- HERZING, D. L. (1996). Vocalizations and associated underwater behavior of free-ranging Atlantic spotted dolphins, *Stenella frontalis* and bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*. *Aquatic Mammals* **22**, 61-80.
- HERZING, D. L. (2000). Acoustics and social behavior of wild dolphins: implications for sound society.
- JANIK, V. M. (2000). Food-related bray calls in wild bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* **267**, 923-927.
- JENSEN, F. H., PEREZ, J. M., JOHNSON, M., SOTO, N. A. & MADSEN, P. T. (2011). *Calling under pressure: short-finned pilot whales make social calls during deep foraging dives.*
- JOHNSON, M., MADSEN, P. T., ZIMMER, W. M. X., DE SOTO, N. A. & TYACK, P. L. (2004). Beaked whales echolocate on prey. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* **271**, S383-S386.
- KLUMP, G. M. (1996). Bird communication in the noisy world. *Ecology and evolution of acoustic communication in birds*, 321-338.
- KLUMP, G. M. & SHALTER, M. D. (1984). Acoustic Behaviour of Birds and Mammals in the Predator Context; I. Factors Affecting the Structure of Alarm Signals. II. The Functional Significance and Evolution of Alarm Signals. *Zeitschrift für Tierpsychologie* **66**, 189-226.
- LAMMERS, M. O., AU, W. W. L. & HERZING, D. L. (2003). The broadband social acoustic signaling behavior of spinner and spotted dolphins. *The Journal of the Acoustical Society of America* **114**, 1629-1639.
- LILLY, J. C. & MILLER, A. M. (1961). Sounds Emitted by the Bottlenose Dolphin The audible emissions of captive dolphins under water or in air are remarkably complex and varied. *Science* **133**, 1689-1693.
- LOHR, B., WRIGHT, T. F. & DOOLING, R. J. (2003). Detection and discrimination of natural calls in masking noise by birds: estimating the active space of a signal. *Animal Behaviour* **65**, 763-777.
- MADSEN, P. T., JENSEN, F. H., CARDER, D. & RIDGWAY, S. (2011). Dolphin whistles: a functional misnomer revealed by heliox breathing. *Biology Letters* **8**, 211-213.
- MADSEN, P. T., JOHNSON, M., DE SOTO, N. A., ZIMMER, W. M. X. & TYACK, P. (2005). Biosonar performance of foraging beaked whales (*Mesoplodon densirostris*). *Journal of Experimental Biology* **208**, 181-194.
- MADSEN, P. T., PAYNE, R., KRISTIANSEN, N. U., WAHLBERG, M., KERR, I. & MOHL, B. (2002). Sperm whale sound production studied with ultrasound time/depth-recording tags. *The Journal of Experimental Biology* **205**, 1899-1906.
- MARLER, P. (2004). Bird calls: their potential for behavioral neurobiology. *Annals of the New York Academy of Sciences* **1016**, 31-44.
- MCCOWAN, B. & REISS, D. (1995). Maternal aggressive contact vocalizations in captive bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*): Wide-band, low-frequency signals during mother/aunt-infant interactions. *Zoo Biology* **14**, 293-309.

CAPÍTULO 5: Factores limitantes en la comunicación acústica del calderón de aleta corta: comunicación bajo los efectos de la presión

- MOORE, M. J., HAMMAR, T., ARRUDA, J., CRAMER, S., DENNISON, S., MONTIE, E. & FAHLMAN, A. (2011). Hyperbaric computed tomographic measurement of lung compression in seals and dolphins. *The Journal of experimental biology* **214**, 2390-2397.
- MURRAY, S. O., MERCADO, E. & ROITBLAT, H. L. (1998). Characterizing the graded structure of false killer whale (*Pseudorca crassidens*) vocalizations. *The Journal of the Acoustical Society of America* **104**, 1679-1688.
- OVERSTROM, N. A. (1983). Association between burst-pulse sounds and aggressive behavior in captive Atlantic bottlenosed dolphins (*Tursiops truncatus*). *Zoo Biology* **2**, 93-103.
- PALOMBIT, R. A. (1992). A preliminary study of vocal communication in wild long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). II. Potential of calls to regulate intragroup spacing. *International Journal of Primatology* **13**, 183-207.
- RICHARDSON, W. J., GREENE JR, C. R., MALME, C. I. & THOMSON, D. H. (1995). *Marine Mammals and Noise* (Academic, New York).
- RIDGWAY, S. H. & CARDER, D. A. (1988). Nasal pressure and sound production in an echolocating white whale, *Delphinapterus leucas*. In *Animal Sonar*, pp. 53-60. Springer.
- RIDGWAY, S. H., CARDER, D. A., KAMOLNICK, T., SMITH, R. R., SCHLUNDT, C. E. & ELSBERRY, W. R. (2001). Hearing and whistling in the deep sea: depth influences whistle spectra but does not attenuate hearing by white whales (*Delphinapterus leucas*)(Odontoceti, Cetacea). *Journal of Experimental Biology* **204**, 3829-3841.
- RIDGWAY, S. H. & HOWARD, R. (1979). Dolphin lung collapse and intramuscular circulation during free diving: evidence from nitrogen washout. *Science* **206**, 1182-1183.
- SAYIGH, L. S., TYACK, P. L., WELLS, R. S., SOLOW, A. R., SCOTT, M. D. & IRVINE, A. B. (1999). Individual recognition in wild bottlenose dolphins: a field test using playback experiments. *Animal Behaviour* **57**.
- SERVIDIO, A. (2014). Distribution, social structure and habitat use of short-finned pilot whale, *Globicephala macrorhynchus*, in the Canary Islands. Phd. Thesis thesis, University of St. Andrews.
- TYACK, P. L. (1998). Acoustic communication under the sea. In *Animal acoustic communication*, pp. 163-220. Springer.
- TYACK, P. L. & CLARK, C. W. (2000). Communication and acoustic behavior of dolphins and whales. In *Hearing by whales and dolphins*, pp. 156-224. Springer.
- WAHLBERG, M. (2002). The acoustic behaviour of diving sperm whales observed with a hydrophone array. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **281**, 53-62.
- WASER, P. M. & BROWN, C. H. (1986). Habitat acoustics and primate communication. *American Journal of Primatology* **10**, 135-154.
- WASER, P. M. & WASER, M. S. (1977). Experimental Studies of Primate Vocalization: Specializations for Long-distance Propagation. *Zeitschrift für Tierpsychologie* **43**, 239-263.

CAPÍTULO 5: Factores limitantes en la comunicación acústica del calderón de aleta corta: comunicación bajo los efectos de la presión

- WATKINS, W. A. & SCHEVILL, W. E. (1977). Sperm whale codas. *The Journal of the Acoustical Society of America* **62**, 1485-1490.
- WEILGART, L. S. & WHITEHEAD, H. (1990). Vocalizations of the North Atlantic pilot whale (*Globicephala melas*) as related to behavioral contexts. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **26**, 399-402.

CAPÍTULO 6

Efectos no lineales en las llamadas del calderón de aleta corta: implicaciones de la presión y posible función



Foto: Teo Lucas

Manuscript in preparation

**Non linear phenomena in short-finned pilot whales
(*Globicephala macrorhynchus*) calls: depth
implications and possible function.**

Jacobo Marrero Pérez^{1,5}, Natacha Aguilar de Soto^{1,2}, Miguel Molina
Borja⁵, Frants H. Jensen³.

¹ BIOECOMAC. Department of Animal Biology, La Laguna University, La Laguna 38206, Tenerife, Canary Islands, Spain

² Sea Mammal Research Unit, Scottish Ocean Institute. University of St. Andrews, Scotland, UK

³ Woods Hole Oceanographic Institution, Woods Hole, MA 02543, USA.

⁴ Zoophysiology, Department of Biological Sciences, Aarhus University, 8000 Aarhus, Denmark

⁵ Research group in Ethology and Ecology of behaviour, Department of Animal Biology, La Laguna University, Tenerife , Canary Islands, Spain

6.1 INTRODUCCIÓN

En mamíferos terrestres, la fonación se produce por la vibración inducida por aire de las cuerdas vocales, una serie de repliegues membranosos cuyo término en anatomía es “pliegues vocales” (Titze, 1993). El modelo más sencillo de vocalización tonal es una señal armónica pura, constituida por una frecuencia fundamental (F_0) y una serie de armónicos (F_1, F_2, F_3 , etc.), que son múltiplos enteros de esa frecuencia. Tradicionalmente, el análisis de las señales tonales se centraba en aquellas vocalizaciones que cumplían el principio de superposición, donde la forma de onda de la señal puede obtenerse sumando algebraicamente $F_0+F_1+F_2+F_3$, etc.; lo que permite su análisis siguiendo los principios de la dinámica lineal. Los sonidos que presentaban características anómalas eran, o bien excluidos de los análisis (ej. Hauser, 1993), ignorados (ej. Rendall *et al.*, 1996), o identificados de forma agrupada como “señales atonales” (ej. Parks & Tyack, 2005). Sin embargo, estas señales parecen ser importantes para la comunicación, ya que son comunes en las vocalizaciones de muchos taxones, tales como seres humanos, primates, cérvidos, pájaros, cánidos o sirénidos (manatíes) (Mende *et al.*, 1990; Herzel *et al.*, 1995; Wilden *et al.*, 1998; Fee *et al.*, 1998; Fletcher, 2000; Riede *et al.*, 2000; Fitch *et al.*, 2002; Facchini *et al.*, 2003; Robb, 2003; Riede *et al.*, 2004; Mann *et al.*, 2006; Volodina *et al.*, 2006). Se ha descubierto que muchas de estas señales poseen características que obedecen a la dinámica no lineal, no estando sujetas al principio de superposición y exhibiendo a menudo un comportamiento impredecible o caótico. La abundancia de aparición de fenómenos no lineales en los repertorios de diferentes especies ha llevado a algunos autores a sugerir que podrían servir para comunicar el estado de salud del emisor, la urgencia de la llamada, el tamaño o la identidad individual (Fitch *et al.*, 2002).

Todos los odontocetos, a excepción de los cachalotes (Familia *Physeteridae*), poseen dos pares independientes de labios fónicos, o labios de mono y están equipados por tanto con dos posibles generadores acústicos (Cranford *et al.*, 1996; Cranford & Amundin, 2003). Los sonidos son producidos

neumáticamente, debido a la vibración inducida por aire de los labios de mono, de forma análoga a como sucede en las cuerdas vocales (Nowicki, 1987; Laje & Mindlin, 2005; Madsen *et al.*, 2011). De acuerdo con la teoría aerodinámica-mioelástica de van den Berg (1958), la vibración de las cuerdas vocales está determinada por un equilibrio dinámico entre las fuerzas elástico-viscosas de las membranas y las fuerzas aerodinámicas relacionadas con el efecto Bernoulli. La longitud efectiva y la tensión de las cuerdas vocales están a su vez determinadas por la acción de los músculos, que permiten controlar la frecuencia fundamental y la forma de onda de los sonidos. Además, de forma complementaria, el tracto vocal y las estructuras accesorias actúan a modo de filtro, modificando el contenido espectral de la señal (Fant, 1971; Fitch & Hauser, 1995). La interacción de todas estas estructuras anatómicas provoca que pequeñas variaciones en el sistema de producción acústico generen señales acústicas complejas y muy variables individualmente (Fitch *et al.*, 2002). Recientemente se han descrito fenómenos no lineales en las vocalizaciones, tanto de mysticetos (la ballena franca del norte, *Eubalaena glacialis*), como de odontocetos (la orca, *Orcinus orca*) (Tyson *et al.*, 2007). Se ha observado que, en el caso de los odontocetos, estos fenómenos provocan la aparición de diferentes anomalías en las vocalizaciones, como son: saltos en la frecuencia, subarmónicos, bifonación o caos.

En este capítulo se analiza la presencia de estos fenómenos en las llamadas del calderón de aleta corta (*Globicephala macrorhynchus*), explorándose las implicaciones que tiene su aparición en distintos contextos de comportamiento y a distintas profundidades, así como para nuestra comprensión del funcionamiento del sistema de emisión vocal.

6.2 MÉTODOS

Para llevar a cabo esta analítica, se escogieron solo las llamadas focales de los 36 calderones marcados que tenían al menos una llamada identificada como focal en su repertorio (Capítulo 4), eliminando así todas aquellas señales

que aparecen en momentos de la grabación con mucho ruido y excluyendo también las que están enmascaradas por la producción simultánea de otras vocalizaciones. Aunque todas estas llamadas poseen una alta relación señal/ruido, no se puede descartar la presencia de artefactos debido a las condiciones de grabación de la marca, situada en el lomo de los animales; ello puede provocar la aparición de ruidos debidos a: movimiento de las ventosas de sujeción, las burbujas de aire o al flujo del agua sobre el dispositivo. Por tanto, si se detectaba una característica susceptible de ser generada por las condiciones de grabación, se optó por no incluir esa señal en los análisis.

Para determinar la presencia de fenómenos no lineales en las llamadas de los calderones, se calcularon los espectrogramas (Hamming, 1024 NFFT, 50% de superposición) de cada una de las señales, utilizando protocolos propios programados en Matlab 7.5 (*The Mathworks, Inc.*). En cada llamada inspeccionada manualmente se calcularon los espectros de potencia (Fig. 6.3) de regiones dentro de cada vocalización y se valoró si incluía alguno o varios de los cuatro fenómenos no lineales descritos por Tyson *et al.* (2007) como se expone a continuación.

6.2.1 Saltos en la frecuencia (FJ)

Los saltos en la frecuencia representan puntos donde se alcanza un régimen de inestabilidad en el sistema de producción acústica, en donde la oscilación de los pliegues vocales sufre cambios impredecibles (Wilden *et al.*, 1998; Riede, 2004; Tyson *et al.*, 2007), incrementando o disminuyendo súbitamente la frecuencia fundamental de la llamada (Fig. 6.1. A).

6.2.2 Subarmónicos (SH)

En determinados momentos durante la producción de una señal, la frecuencia a la que vibran dos osciladores puede ser ligeramente diferente. Por ejemplo, si existe más tensión en una cuerda vocal que en la otra, existiendo un acoplamiento en la oscilación de las dos estructuras, pero a diferentes frecuencias. El resultado es un componente espectral adicional que, a diferencia de los armónicos simples (múltiplos enteros de la frecuencia fundamental, F_0), aparecen como la fracción de una frecuencia identificada (Por ejemplo: $F_0/2$, $F_1/2$, y así sucesivamente) en el análisis espectral (Fig. 6.1 B y Fig. 6.3).

6.2.3 Señales de dos componentes

Las señales de dos componentes consisten en la producción de dos frecuencias independientes de forma simultánea en una misma vocalización.

CAPÍTULO 6: Efectos no lineales en las llamadas del calderón de aleta corta: implicaciones de la presión y posible función

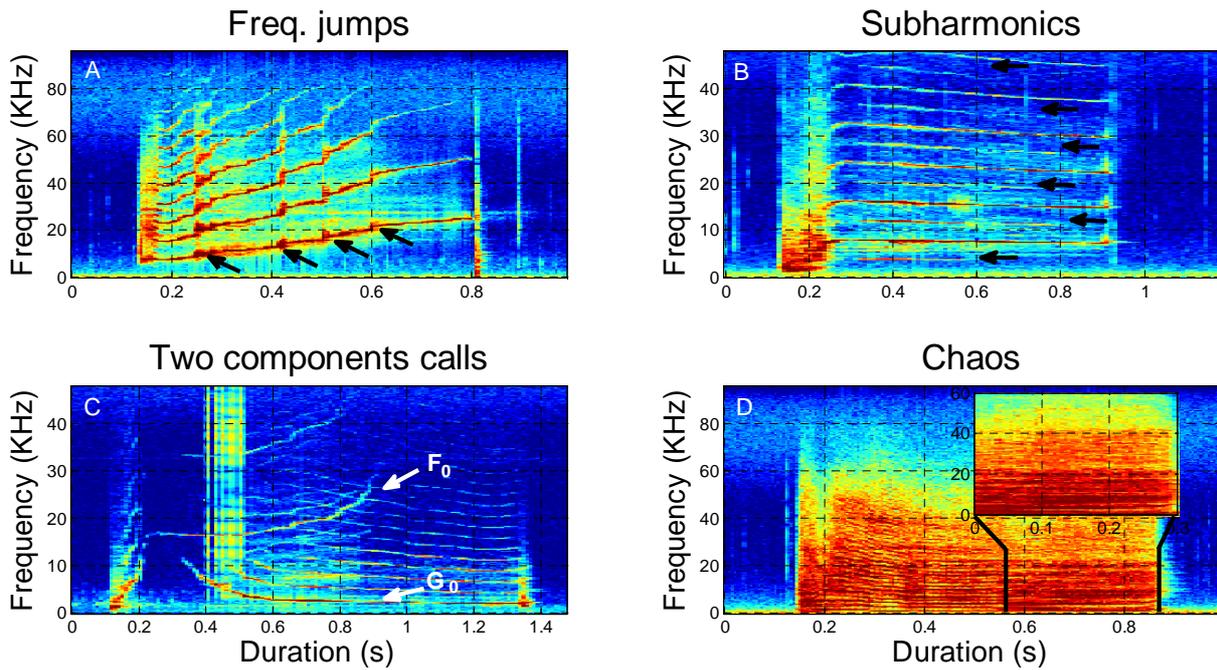


Figura 6.1. Espectrogramas (Hamming, 1024 NFFT, 50% de superposición) de los cuatro tipos de efectos no lineales analizados en las llamadas del calderón de aleta corta. A) llamada de media frecuencia de un calderón mostrando cuatro saltos en la frecuencia (flechas negras). B) llamada de media frecuencia mostrando la presencia de subarmónicos (flechas negras) entre los armónicos. C) llamada de dos componentes mostrando la emisión simultánea de un componente de baja frecuencia (G_0) y un componente de frecuencia media (F_0). D) llamada de baja frecuencia mostrando una región caótica (zona ampliada del espectrograma).

A diferencia del caso de los subarmónicos, las señales de dos componentes se caracterizan porque no parece existir un acoplamiento en la frecuencia de oscilación de las estructuras que la generan, apareciendo en los espectrogramas como dos frecuencias fundamentales independientes y no paralelas (F_0 y G_0) (Fig. 6.1 C).

En este capítulo, las señales que presentan dos frecuencias independientes de forma simultánea han sido consideradas como uno de los tipos de llamadas que conforman el repertorio del calderón de aleta corta: las de dos componentes (TCC) (Capítulo 4) y, por tanto, no se las ha considerado como un efecto no lineal. Esto se debe a que las señales de dos componentes en odontocetos parecen ser generadas por la acción de los dos pares de labios de mono de forma independiente, por lo que cada componente puede ser analizado siguiendo los principios de la dinámica lineal, no siendo un

fenómeno no lineal *per se* (Tyson *et al.*, 2007). Sin embargo, Tyson y colaboradores (2007) plantean que la interacción de los dos contornos podría generar otros fenómenos no lineales asociados, por lo que en este capítulo se ha investigado si existen otros fenómenos no lineales asociados a la producción de este tipo de llamadas.

6.2.4 Caos (CH)

El caos parece producirse por la ausencia de sincronización de una pareja de osciladores y se puede observar en los espectrogramas como periodos de ruido. Estas regiones caóticas recuerdan superficialmente al ruido por turbulencia, que es similar al “ruido blanco” (sonido que posee igual energía para todas las frecuencias), aunque difiere de éste en que puede observarse en los espectrogramas cierta energía residual a lo largo de una banda relativamente estrecha de frecuencias, relacionadas con los componentes armónicos de los que derivan (Fig. 6.1 D y Fig. 6.2). Estas regiones caóticas representan la superposición de ciclos armónicos inestables, donde el sistema salta erráticamente desde una frecuencia de vibración a otra durante el tiempo que dura la desincronización de la pareja de osciladores (Fitch *et al.*, 2002).

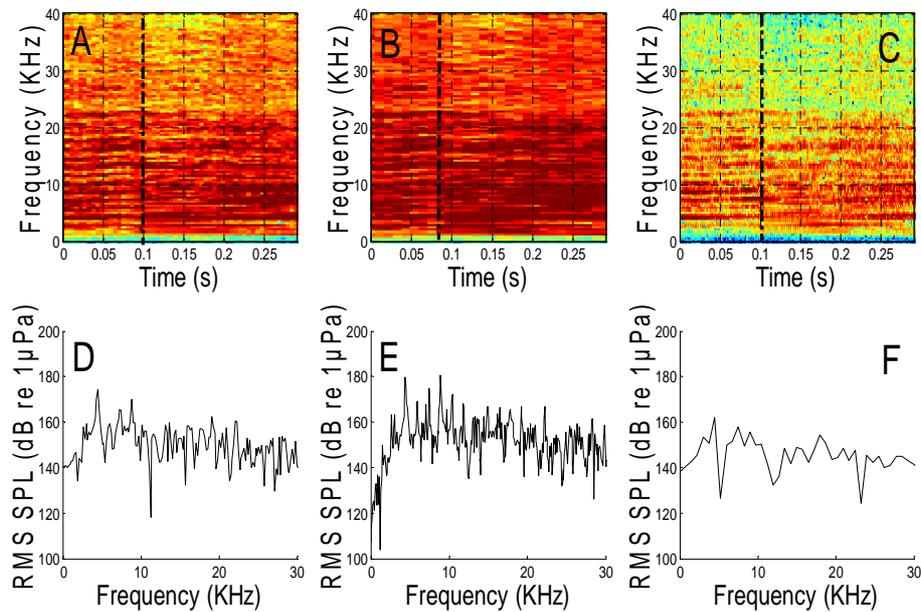


Figura 6.2. Ejemplos de ocurrencia de caos en una llamada de baja frecuencia (LFC) donde se pasa de un régimen estable de bandas paralelas (sidebands) a un régimen caótico, cuyo comienzo se señala con una línea punteada). A) Espectrograma utilizado normalmente durante los análisis, con una ventana Hamming de 1024 NFFT y 50% de superposición. D) espectro de potencia correspondiente (1024 NFFT). B) Espectrograma con mayor resolución espectral de la FFT (Hamming, 2048 NFFT, 50% de superposición). E) espectro de potencia (2048 NFFT). C) Espectrograma con mayor resolución temporal (Hamming, 256 NFFT, 50% de superposición). F) espectro de potencia (256 NFFT). Nótese como la presencia de caos se hace patente independientemente del número de muestras que se utilice para el cálculo de la FFT.

6.2.5 Análisis estadístico

Para determinar si la aparición de un tipo de fenómeno no lineal condicionaba la aparición de otro tipo de estos fenómenos (en la misma llamada), se calculó la tabla de contingencia de la matriz de llamadas en bruto (3X3) para pares de efectos (factores cualitativos bilaterales: 0=no aparición del fenómeno; 1=aparición del fenómeno); y se comprobó la independencia de los distintos efectos entre sí utilizando la prueba de chi-cuadrado de Pearson (χ^2), utilizando la herramienta CROSSTAB de Matlab.

Para investigar la influencia del tipo de llamada y de la profundidad en la proporción de ocurrencia de los diferentes fenómenos no lineales, se usaron

CAPÍTULO 6: Efectos no lineales en las llamadas del calderón de aleta corta: implicaciones de la presión y posible función

MANOVAs no paramétricas basadas en permutaciones, con distancias euclídeas de la proporción de señales con fenómenos no lineales, usando el paquete de análisis FATHOM para Matlab (Jones, 2015). Para realizar este test, se homogenizaron los datos, expresando el porcentaje de señales con fenómenos no lineales como el ratio entre el número de llamadas de cada tipo con cada uno de los fenómenos no lineales, en cada capa de profundidad, y el número total de llamadas de cada tipo en cada capa de profundidad. Para testear posibles diferencias entre los individuos analizados, usamos diseños ortogonales con 1000 permutaciones, en las que se consideraron los factores fijos: “tipo de llamada” (3 niveles) y “capa de profundidad” (7 niveles); considerando el factor “individuo” como aleatorio (36 niveles). Las diferentes capas de profundidad fueron definidas considerando la profundidad a la que se reduce a la mitad el aire disponible para realizar una vocalización, al doblarse la presión hidrostática (*sensu* Jensen et al., 2011, Capítulo 5). Cuando fue necesario, se realizaron comparaciones por pares a posteriori (pairwise *a posteriori* comparisons) usando permutaciones (Anderson, 2001; Anderson & Braak, 2003, Anderson, 2005).

Para investigar si existía relación entre la proporción de señales con fenómenos no lineales y el contexto general de emisión (buceos profundos, buceos someros y periodos en superficie) se usaron también MANOVAs no paramétricas basadas en permutaciones. En este caso, se homogenizaron los datos expresando el porcentaje de señales con fenómenos no lineales como el ratio entre el número de llamadas con cada uno de los fenómenos no lineales en cada contexto y el número total de llamadas en cada contexto. Al igual que en el caso anterior, para examinar posibles diferencias entre los diferentes individuos analizados, usamos diseños ortogonales con 1000 permutaciones, en las que se consideró “contexto” como un factor fijo (3 niveles) y el factor “individuo” como aleatorio (36 niveles). Cuando fue necesario se realizaron comparaciones

por pares a posteriori (pairwise *a posteriori* comparisons) usando permutaciones (Anderson, 2001; Anderson & Braak, 2003, Anderson, 2005).

6.3 RESULTADOS

Se analizaron un total de 816 llamadas (443 llamadas de alta frecuencia, 122 llamadas de dos componentes y 251 llamadas de baja frecuencia), pertenecientes a 36 calderones de aleta corta que poseían al menos una llamada focal en su repertorio (Tabla 4). Los fenómenos no lineales fueron comunes en los diferentes tipos de llamadas que posee esta especie: llamadas de baja frecuencia (LFC), media frecuencia (MFC) y de dos componentes (TCC) (Capítulo 4). Además, el 92% de los animales analizados (33 de 36) presentaron al menos un efecto no lineal en alguna de sus llamadas.

Se encontraron 403 llamadas con CH (49,4%), siendo el fenómeno no lineal más abundante en las vocalizaciones de esta especie, seguidas de 283 llamadas con SH y 198 llamadas con FJ (34,7 y 24,3% respectivamente). Un 31,4% de las llamadas (256 llamadas) presentaron más de un fenómeno no lineal en la misma vocalización (18,4% de MFC, 9,2% de TCC y 3,8% de LFC; ej. Fig. 6.3) observándose relaciones significativas entre la aparición de FJ y SH ($\chi^2=47,37$ y $p<0,05$) y entre SH y CH ($\chi^2=16,09$ y $p<0,05$), pero no entre FJ y CH ($\chi^2=1,65$ y $p=0,19$).

CAPÍTULO 6: Efectos no lineales en las llamadas del calderón de aleta corta: implicaciones de la presión y posible función

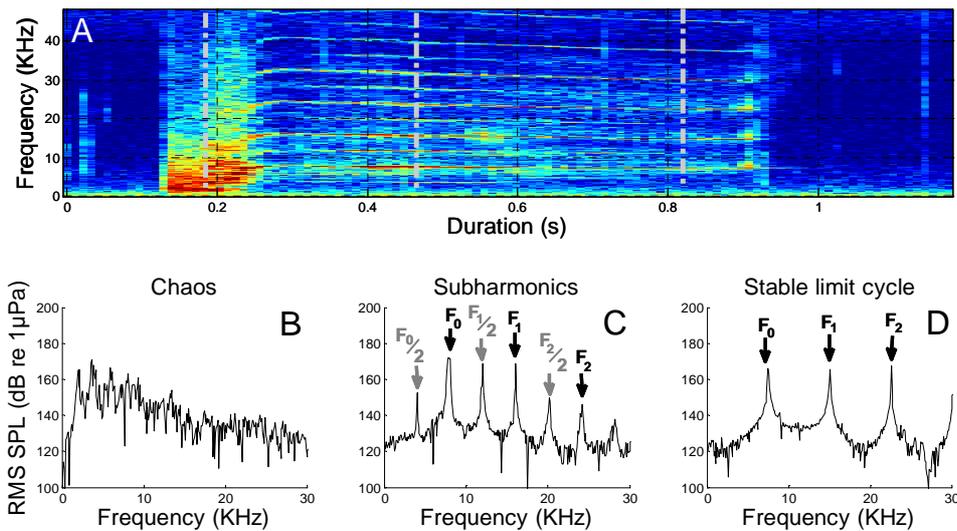


Figura 6.3. Espectrograma (Hamming, 1024 NFFT, 50 % de superposición) de una llamada de calderón de aleta corta con dos tipos de fenómenos no lineales en la misma: caos y subarmónicos (A). En los paneles inferiores pueden observarse los espectros de potencia de tres regiones escogidas durante la producción de la señal. B) Al principio de la señal, durante la generación de un régimen caótico en la vocalización (marcado con una línea punteada en A). C) A mitad de la señal, durante la generación de subarmónicos (marcado con una línea punteada en A). D) Al final de la señal, durante un periodo de producción armónica simple (stable limit cycle) (marcado con una línea punteada en A).

6.3.1 Saltos en la frecuencia

Los saltos en la frecuencia (FJ) fueron más abundante en las llamadas de dos componentes (TCC) de los calderones, apareciendo en una media del 34,4% de las TCC realizadas por cada calderón (0-100%, n=7 calderones con TCC). Las TCC fueron seguidas por las llamadas de media frecuencia (MFC), donde el 23,9% de las MFC por individuo (0-100%, n=35 calderones con MFC) presentaba FJ, y por las llamadas de baja frecuencia (LFC) con una media de 13,4% LFC por individuo (0-100%, n=27 calderones con LFC) mostrando este fenómeno no lineal.

CAPÍTULO 6: Efectos no lineales en las llamadas del calderón de aleta corta: implicaciones de la presión y posible función

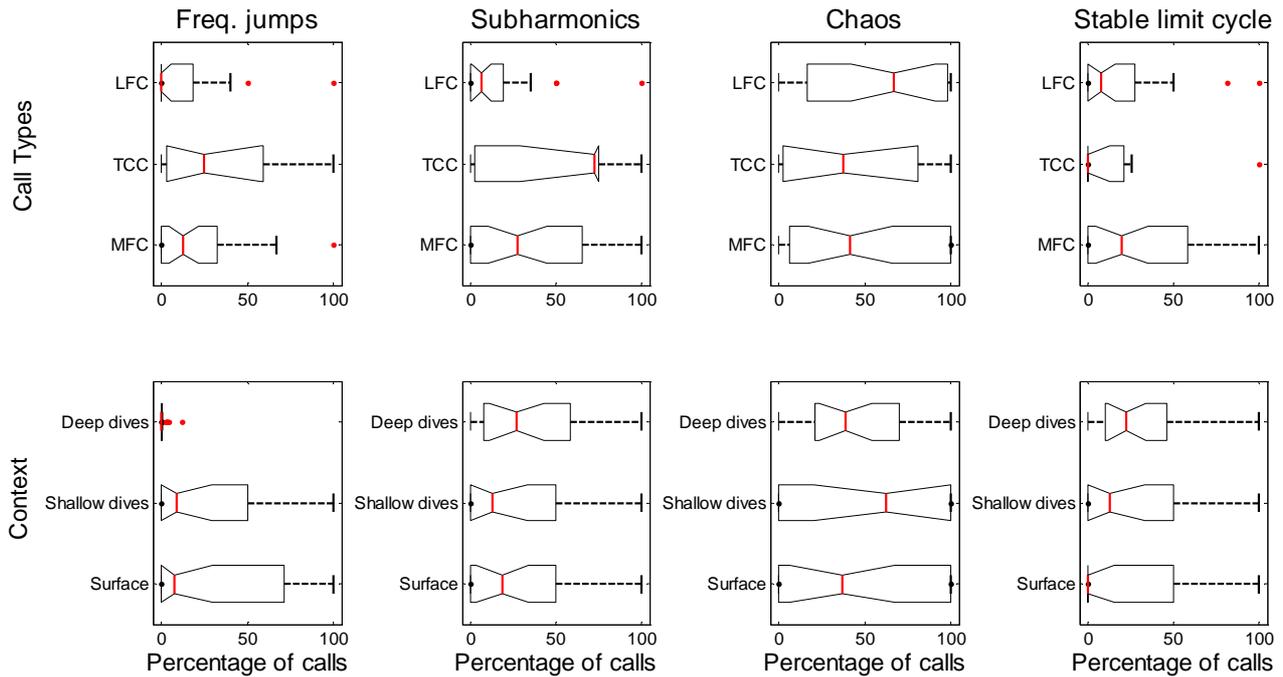


Figura 6.4. Porcentaje de aparición de fenómenos no lineales en las llamadas del calderón de aleta corta. En los paneles superiores se muestra el porcentaje de llamadas de cada tipo: llamadas de media frecuencia (MFC), llamadas de dos componentes (TCC) y llamadas de baja frecuencia (LFC); que presentan fenómenos no lineales; además de aquellas que están constituidas por ciclos armónicos estables (stable limit cycle). En los paneles inferiores se muestra el porcentaje de aparición de fenómenos no lineales en relación al contexto de emisión: superficie (surface), buceos someros (shallow dives) y buceos profundos (deep dives). Los diagramas de cajas (“box-plot”) muestran el 25, 50 (mediana) y 75 percentiles (líneas a la izquierda, centro y derecha de la caja). Los bigotes señalan los datos más bajos y más altos entre el rango intercuartil de 1,5. Los valores más alejados de este rango se representan como puntos rojos.

La abundancia de FJ difirió significativamente dependiendo del contexto general de emisión (Non parametric -permutation-based- MANOVA, $p < 0,05$; Tabla 5), siendo más abundantes durante buceos someros y periodos en superficie (pair-wise comparisons, $p < 0,05$ entre superficie y buceos profundos, y $p < 0,05$ entre buceos someros y buceos profundos; Fig. 6.4). No se encontraron diferencias entre los diferentes individuos analizados (Non parametric -permutation-based- MANOVA, $p = 0,14$).

La abundancia de FJ fue además significativamente diferente en las distintas capas de profundidad estudiadas (Non parametric -permutation-based- MANOVA, $p < 0,05$; Tabla 6), observándose más FJ en las capas más

CAPÍTULO 6: Efectos no lineales en las llamadas del calderón de aleta corta: implicaciones de la presión y posible función

superficiales (0-100 m) frente a las capas más profundas (desde 100 a 800 m) (Fig. 6.5). No se encontraron diferencias para la abundancia de FJ ni entre los diferentes tipos de llamadas, ni entre los individuos analizados (Non parametric -permutation-based- MANOVA, $p=0,05$ y $p=0,21$ respectivamente).

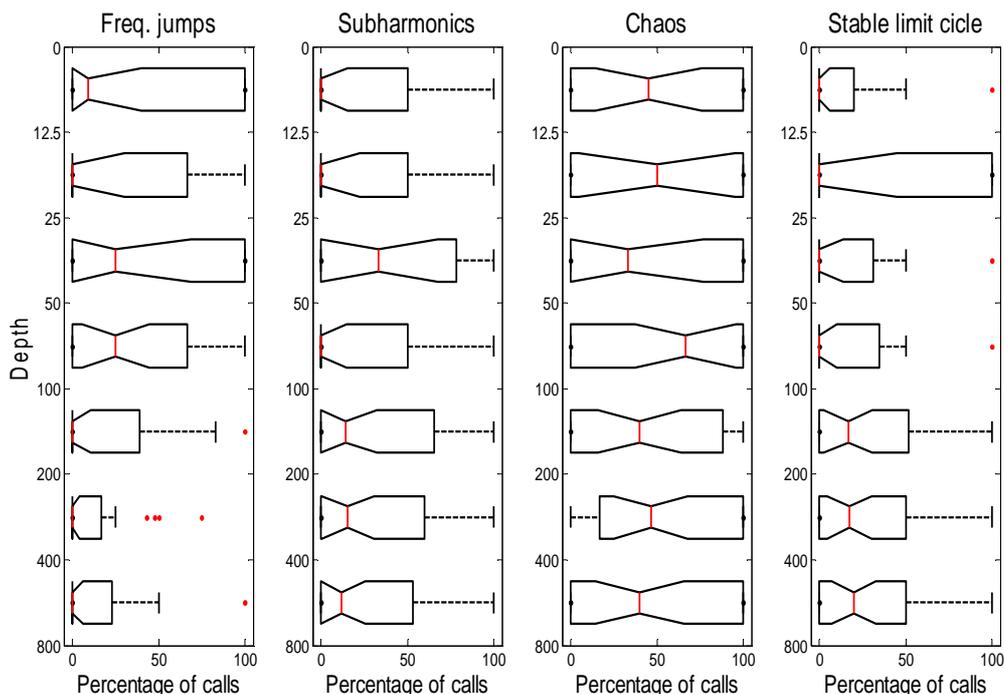


Figura 6.4. Porcentaje de aparición de fenómenos no lineales en las llamadas del calderón de aleta corta dependiendo de la profundidad. Los diagramas de cajas ("box-plot") muestran el 25, 50 (mediana) y 75 percentil (líneas a la izquierda, centro y derecha de la caja). Los bigotes señalan los datos más bajos y más altos entre el rango intercuartil de 1,5. Los valores más alejados de este rango se representan como puntos rojos.

6.3.2 Subarmónicos

Los subarmónicos (SH) aparecen en mayor medida en las TCC que en las MFC y LFC. Para cada calderón, la media de las llamadas con SH fue de 47,2% (0-100% en 7 calderones con TCC); 37,4% (0-100% de 35 calderones con MFC) y 17,1% (0-100% en 27 calderones con LFC).

La abundancia de SH fue similar en los distintos contextos de emisión estudiados (Non parametric (permutation-based) MANOVA, $p=0,86$; Tabla 5),

CAPÍTULO 6: Efectos no lineales en las llamadas del calderón de aleta corta: implicaciones de la presión y posible función

observándose diferencias significativas dependiendo del individuo (Non parametric (permutation-based) MANOVA, $p < 0,05$; Tabla 5).

La abundancia de SH fue además similar en las distintas capas de profundidad estudiadas (Non parametric (permutation-based) MANOVA, $p = 0,89$; Tabla 6), aunque se observaron diferencias significativas dependientes tanto del tipo de llamada como del individuo (Non parametric (permutation-based) MANOVA, $p < 0,05$ y $p < 0,05$ respectivamente; Tabla 6). Los SH fueron significativamente más abundantes en las MFC y en las TCC que en las LFC (pair-wise comparisons, $p = 0,78$ entre MFC y TCC, $p < 0,05$ entre MFC y LFC, y $p < 0,05$ entre TCC y LFC; Fig. 6.4).

6.3.3 Caos

El caos (CH), a diferencia de los saltos en la frecuencia y de los subarmónicos, aparece más frecuentemente en las LFC. Para cada calderón, se observó CH en una media del: 58,8% de las LFC (0-100%, $n = 27$ calderones con LFC); 48,8% de las MFC (0-100%, $n = 35$ calderones con HFC) y 41,3% de las TCC (0-100%, $n = 5$ calderones con TCC).

La abundancia de CH fue similar en los distintos contextos de emisión estudiados (Non parametric (permutation-based) MANOVA, $p = 0,57$; Tabla 5), observándose diferencias significativas dependiendo del individuo (Non parametric (permutation-based) MANOVA, $p < 0,05$; Tabla 5).

La abundancia de CH fue similar en las distintas capas de profundidad estudiadas (Non parametric (permutation-based) MANOVA, $p = 0,78$; Tabla 6), aunque se observaron diferencias significativas dependientes tanto del tipo de llamada como del individuo (Non parametric (permutation-based) MANOVA, $p < 0,05$ en ambos casos; Tabla 6). Las llamadas con CH fueron significativamente más abundantes en las LFC, al compararlas con las MFC y

TCC (pair-wise comparisons, $p=0,89$ entre MFC y TCC, $p<0,05$ entre MFC y LFC y $p<0,05$ entre TCC y LFC; Fig. 6.4).

6.3.4 Señales armónicas puras

Las MFC fueron el tipo de llamada que mostró un mayor porcentaje de llamadas sin ningún tipo de fenómeno no lineal (SLC, del inglés “Stable Limit Cycle”). Para cada calderón, se observó SLC en una media del: 31,7% de las MFC (0-100%, $n=35$ calderones con MFC); 23,4% de las LFC (0-100%, $n=27$ calderones con LFC) y 19,1% de las TCC (0-100%, $n=7$ calderones con TCC).

La abundancia de SLC fue similar en los distintos contextos de emisión estudiados (Non parametric (permutation-based) MANOVA, $p=0,93$; Tabla 5), no observándose diferencias significativas dependiendo del individuo (Non parametric (permutation-based) MANOVA, $p=0,27$; Tabla 5).

La abundancia de SLC fue similar para los distintos tipos de llamadas y en las distintas capas de profundidad estudiadas (Non parametric (permutation-based) MANOVA, $p=0,15$ y $p=0,56$ respectivamente; Tabla 6), aunque se observaron diferencias significativas dependientes del individuo (Non parametric (permutation-based) MANOVA, $p<0,05$; Tabla 6).

6.4 DISCUSIÓN

La elevada frecuencia de aparición de fenómenos no lineales observada en las llamadas del calderón de aleta corta sugiere que estos fenómenos podrían jugar un papel importante en la comunicación de esta especie, como se ha sugerido para otras especies animales (Mende *et al.*, 1990; Herzel *et al.*, 1995; Wilden *et al.*, 1998; Fee *et al.*, 1998; Fletcher, 2000; Riede *et al.*, 2000; Fitch *et al.*, 2002; Facchini *et al.*, 2003; Robb, 2003; Riede *et al.*, 2004; Mann *et al.*, 2006; Volodina *et al.*, 2006). Tyson y colaboradores (2007) llevaron a cabo el único

CAPÍTULO 6: Efectos no lineales en las llamadas del calderón de aleta corta: implicaciones de la presión y posible función

estudio previo a este, en la bibliografía, acerca de la presencia de fenómenos no lineales en cetáceos. En su trabajo se calculaban las abundancias relativas de algunos de estos fenómenos en las vocalizaciones de las orcas, delfínidos que pertenecen a la misma subfamilia, Globicephalinae (Barnes, 1984; Barnes *et al.*, 1985), que los calderones analizados en este capítulo. Sin embargo, la comparativa de sus resultados para la orca, y los de esta tesis para el calderón de aleta corta, debe realizarse con precaución. Esto se debe a que Tyson y colaboradores (2007) utilizaban un sistema de hidrófonos situado a unos 100 m del animal que emitía las señales, mientras que en este capítulo se han analizado señales grabadas con un sistema adherido al propio cuerpo de los animales. Así, los bajos porcentajes de subarmónicos (6,4% de todas las llamadas) obtenidos en orcas, en comparación con los obtenidos aquí (34,7%) para calderón de aleta corta, podrían deberse a los diferentes métodos de grabación empleados; ya que la baja intensidad de los SH en las llamadas observadas en nuestros datos, reduciría su probabilidad de detección en un sistema de grabación lejano. De la misma forma, Tyson y coautores (2007) obtuvieron porcentajes muy elevados de TCC en las vocalizaciones de orcas (89% de todas las llamadas) en comparación a los observados en este capítulo para el calderón de aleta corta (14,9%). Las TCC de las orcas se producen a mayor intensidad que otros tipos de llamadas (Miller, 2006), lo que aumenta su probabilidad de detección relativa en un sistema alejado de los animales emisores, de forma que se puede estar subestimando la proporción de otras vocalizaciones emitidas a menor intensidad y que sí son registradas con la DTAG.

A la hora de comparar entre especies hay que considerar además las limitaciones inherentes a nuestra selección de llamadas focales, que son las analizadas en este capítulo (ver Capítulo 4). El método automático utilizado para seleccionar estas llamadas está basado en la ocurrencia de las mismas dentro de un patrón vocal estereotipado, para la determinación del origen de las señales. La ocurrencia de este patrón es menor cuando los animales se

encuentran cerca de superficie, lo que podría resultar en una fuente de error si ciertos fenómenos no lineales tendieran a producirse con mayor frecuencia relativa en llamadas superficiales (Capítulo 4). Aún con estas limitaciones, al comparar los porcentajes de aparición de otros fenómenos no lineales en las TCC de orcas y calderones, encontramos porcentajes muy similares (27,3% de FJ y 34,9% de CH para orcas frente a 34,4% de FJ y 41,4% de CH para calderones), lo que corrobora que estos fenómenos son un proceso común en las llamadas de ambas especies.

6.4.1 Señales de dos voces ó señales bifónicas

Las señales con dos componentes simultáneos se pueden clasificar en: sonidos de dos voces (del inglés “two-voiced signals”), si las señales son producidas por la activación de dos fuentes de forma independiente, como en el caso de muchas especies de aves (Floody & Arnold, 1997, Suthers, 1999), y señales bifónicas, si una sola fuente productora es la responsable de generar los dos componentes de la señal, como en el caso de los mamíferos terrestres (Titze, 1993; Wilden *et al.*, 1998). En el caso de los odontocetos, dotados con dos posibles fuentes productoras, no se han hecho hasta el momento distinciones entre sonidos de dos voces y bifónicos. Cranford (2000) utilizó endoscopias con una cámara de alta velocidad para demostrar que los chasquidos de ecolocalización podían ser generados con el par izquierdo y el derecho de los labios de mono de forma simultánea, por lo que parece probable que las llamadas de dos componentes sean en realidad sonidos de dos voces. Sin embargo, algunos autores proponen que el par izquierdo de labios de mono (de menor tamaño) estaría implicado en la producción de sonidos tonales tipo silbido, mientras que el par derecho estaría implicado en la producción de chasquidos de ecolocalización (Cranford, 2000)..

Se ha observado que las llamadas de dos componentes aparecen en ciertas patologías del aparato fonador humano (p.ej. en la parálisis unilateral de una de las cuerdas vocales) o en algunos casos inusuales de desacoplamiento de

CAPÍTULO 6: Efectos no lineales en las llamadas del calderón de aleta corta: implicaciones de la presión y posible función

las cuerdas vocales, lo que demuestra que sólo se necesita un par de osciladores para la producción de una llamada con dos frecuencias independientes (Tigges *et al.*, 1997). Sin embargo, hay que considerar también que el acoplamiento entre las cuerdas vocales es muy fuerte en mamíferos terrestres, lo que convierte a las llamadas de dos componentes en un fenómeno poco usual (Fitch *et al.*, 2002), presente solo en casos patológicos. En un estudio reciente sobre silbidos con dos frecuencias simultáneas e independientes en *T. truncatus*, se constató que no existían signos observables de enfermedad en ninguno de los delfines que emitían silbidos con dos componentes (Papale *et al.*, 2015).

Las llamadas de dos componentes en odontocetos parecen ser un fenómeno común en los repertorios de algunas especies (Tyson *et al.*, 2007; Papale *et al.*, 2015), lo que parece apoyar la idea de que este tipo de llamadas se generan por la vibración simultánea de los dos pares de labios de mono de forma independiente. Por tanto, las señales con dos frecuencias independientes en odontocetos deberían considerarse como un fenómeno lineal, donde las dos frecuencias independientes cumplen el principio de superposición, aunque de forma separada, lo que permite su análisis siguiendo los principios de la dinámica lineal. Miller *et al.* (2007) y Tyson *et al.* (2007) argumentan en este sentido afirmando que las llamadas con dos componentes de las orcas no constituyen *per se* un tipo de fenómeno no lineal, aunque no descartan que la interacción de las dos frecuencias que conforman estas llamadas pueda generar otros fenómenos no lineales. En este capítulo, las TCC de calderones mostraron mayor presencia de subarmónicos que las LFC ($p < 0,05$, Fig. 6.4), pero no más que las MFC ($p = 0,78$, Fig. 6.4) y no mostraron mayor abundancia significativa de ningún otro tipo de fenómeno no lineal ($p > 0,05$ para todos los casos). Esto indica que la interacción entre las dos frecuencias individuales de las TCC no induce la aparición de otros fenómenos no lineales en los calderones de aleta corta.

6.4.2 Producción monofónica ó bifónica en las llamadas de odontocetos

Investigaciones en cánidos han revelado que la asimetría en la anatomía de las cuerdas vocales, que se traduce en diferentes patrones de vibración de cada una de ellas, juega un papel fundamental en la generación de fenómenos no lineales en los sonidos que se generan (Moore *et al.*, 1987). A diferencia de los mamíferos terrestres, los odontocetos producen sus vocalizaciones en los complejos nasales, al vibrar el sistema MLDB (labios de mono o “monkey lips-dorsal bursae”), donde la frecuencia fundamental está determinada por la tensión de los labios de mono, así como por la presión de aire que los hace vibrar (Capítulo 1). Todas las especies de odontocetos, excepto el cachalote, poseen dos pares de labios de mono (complejos MLDB) funcionales e independientes (Cranford *et al.*, 1996, Capítulo 1 de esta Tesis). En los delfínidos que producen señales tonales, como es el caso del calderón de aleta corta, estos complejos son asimétricos y se ha indicado en varios estudios que pueden activarse a la vez para la producción simultánea de chasquidos y silbidos (Lammers & Castellote, 2009) e incluso de diferentes señales tonales (Caldwell & Caldwell, 1969).

La cantidad de calderones con al menos un fenómeno no lineal en alguna de sus llamadas (91,6% de los individuos analizados) y la abundancia de fenómenos no lineales en las llamadas de los calderones (p.ej. CH 49,4%), parece corroborar que estos efectos no son un fenómeno casual o aislado. Si consideramos que los dos pares de labios de mono actúan de forma simultánea para generar las llamadas, las asimetrías en el tamaño de los labios podrían explicar *per se* la abundancia de fenómenos no lineales observadas en este estudio. Sin embargo, la generación de subarmónicos, por ejemplo (SH 34,7%) requiere que exista desincronización entre osciladores que están acoplados entre sí, por lo que este tipo de fenómeno no lineal parece generarse como consecuencia del efecto independiente de uno solo de los dos pares de labios de

mono, independientemente de si la vocalización se está produciendo con uno o con los dos pares de labios de mono.

6.4.3 Fenómenos no lineales y profundidad ¿Se generan los fenómenos no lineales como consecuencia de resonancias en los sacos nasales?

Aunque se observa una tendencia generalizada a que aumente el porcentaje de llamadas armónicas puras con la profundidad (Fig. 6.4), las diferencias no son significativas y la abundancia de FJ es el único fenómeno no lineal que se ve afectado significativamente tanto por el contexto, como por la capa de profundidad en donde son producidas las llamadas. Los FJ son más abundantes en superficie y en buceos someros, y a profundidades menores de 100 m (Fig. 6.3 y 6.4). El aumento en la presión hidrostática, como consecuencia del aumento en la profundidad, limita tanto la duración como la intensidad de las llamadas de los calderones de aleta corta, lo que parece estar relacionado con el menor volumen de aire disponible para hacer vibrar los labios de mono (Jensen *et al.* 2011, Capítulo 5). Es por ello que la explicación más plausible para las diferencias observadas en la abundancia de FJ es que, al verse reducida la duración de las llamadas con la profundidad (Capítulo 5), existe menos tiempo disponible para que suceda un FJ. Además, las llamadas profundas suelen tener poca modulación espectral, siendo por tanto menos probable que ocurra un FJ.

Experimentos realizados en humanos utilizando videoestroboscopia laríngea evidenciaron que los SH y el CH se generaban al aumentar la presión subglótica del aire, siendo las ligeras asimetrías en las cuerdas vocales el mecanismo subyacente a la generación de estos fenómenos (Giovanni *et al.*, 1999). Durante los buceos, los odontocetos deben reciclar el aire en sus conductos nasales para poder mantener la producción acústica (Dormer, 1979). Los aumentos en la presión que provocan que se supere la tensión muscular de los labios fónicos, dejan pasar pequeños volúmenes de aire a través de los

CAPÍTULO 6: Efectos no lineales en las llamadas del calderón de aleta corta: implicaciones de la presión y posible función

conductos nasales, que se acumulan en los sacos vestibulares, al menos en delfínidos y marsopas (Mackay & Liam, 1981; Amudin & Andersen, 1983; Ridway & Carder, 1988). Si se disminuyera la presión en los conductos nasales de los calderones, como consecuencia del menor volumen de aire disponible en los sacos nasales durante los buceos, se esperaría que disminuyeran asimismo la cantidad de SH y CH presentes en las llamadas profundas de esta especie. Sin embargo, la abundancia de fenómenos como los SH o el C durante los buceos profundos de los calderones, parecen contradecir esta predicción. Jensen y colaboradores (2011) descubrieron que la frecuencia de las llamadas de los calderones no se veía afectada por la profundidad, lo que sugiere que los calderones son capaces de mantener la presión de aire que hace vibrar los labios de mono, independientemente de la cantidad de aire disponible en sus sacos nasales. En concordancia con lo observado para mamíferos terrestres, esto explicaría que la abundancia de SH y CH en las llamadas del calderón de aleta corta no se vea afectada por la profundidad. No puede descartarse sin embargo que la disminución del volumen en los sacos nasales pueda afectar, no tanto a la abundancia de estos fenómenos no lineales, sino a alguna característica de los mismos, como pudiera ser su duración.

6.4.4 Posible función de los fenómenos no lineales

Tyson *et al.* (2007) plantean que el CH en las llamadas de las orcas se genera al pasar los labios de mono desde un estado estacionario a un estado vibratorio activo, siendo un subproducto del sistema de producción acústico. Esta hipótesis es coherente con el hecho de que en los calderones, la mayoría de las MFC y TCC poseen las regiones caóticas al principio de la vocalización (ej. Fig. 6.1 A, B y C). Sin embargo, el CH es significativamente más frecuente en las LFC que en los otros tipos de llamadas. Las LFC representan un punto intermedio entre un régimen de producción pulsado y un régimen de producción tonal (Capítulo 4), en el que podrían darse condiciones idóneas para la producción de caos. Cabe preguntarse qué sucede en el caso de las llamadas

donde no aparece ningún tipo de CH en calderones y orcas, así como en otras especies de definidos, como *T. truncatus*, cuyos silbidos son en general de mayor frecuencia que las llamadas de orcas y calderones.

Aunque la presencia de CH sea un subproducto del sistema de emisión acústica, no puede descartarse que su presencia en las vocalizaciones juegue algún papel comunicativo. Por ejemplo, una de las características más relevantes de los llantos de humanos recién nacidos es la presencia de caos, habiéndose propuesto que este tipo de efecto no lineal serviría para mantener la imprevisibilidad de la señal, siendo así más difíciles de ignorar por parte de los progenitores (Mende *et al.*, 1990).

6.4.5 Fenómenos no lineales para el reconocimiento individual

Existen evidencias de que es posible distinguir individualmente (por las características de sus vocalizaciones) al animal emisor en grupos de mamíferos terrestres y aves, lo que es especialmente útil para el reconocimiento entre hembras y su progenie en colonias de cría (ej. Rendall *et al.*, 1996; Aubin *et al.*, 2002). Se ha propuesto que las diferencias anatómicas individuales en los tractos vocales, combinadas con la presencia de fenómenos no lineales en las llamadas, pueden provocar marcadas diferencias en las características de las señales de los individuos, que podrían servir para facilitar el reconocimiento entre los mismos (Fitch *et al.*, 2002).

En el estudio de Tyson *et al.* (2007), las vocalizaciones de las orcas no se pudieron identificar a nivel individual, por lo que se desconoce si existe algún tipo de variación individual en las vocalizaciones de esta especie. En el caso de los calderones, se han encontrado llamadas estereotipadas que podrían servir para reconocimiento individual (Sayigh *et al.*, 2012). Además, los resultados de esta tesis muestran diferencias significativas en la frecuencia de aparición de SH y CH para los diferentes individuos analizados (Tabla 4). Una posible

CAPÍTULO 6: Efectos no lineales en las llamadas del calderón de aleta corta: implicaciones de la presión y posible función

explicación para la existencia de estas diferencias individuales es la distinta posición que ocupaba la marca en el cuerpo de los 36 calderones analizados, pudiendo aumentar el número de fenómenos no lineales cuanto más cerca se encontrara la marca de la cabeza, ya que posibles efectos resonantes del aparato fonador podrían no registrarse a mayores distancias. Sin embargo, los test realizados *a posteriori* (tanto en el caso de SH como de CH) mostraron diferencias significativas en el porcentaje de llamadas con estos fenómenos producidas por animales que tenían la marca situada en la misma región del cuerpo (ej. para calderones con la marca situada en la parte anterior del cuerpo: Pair-wise comparisons, $p < 0,05$ entre pw04 295b y pw04 296b; $p < 0,05$ entre pw04 296c y pw08 113a). Estas pruebas permiten además descartar otras posibles explicaciones a las diferencias observadas, ya que calderones marcados en el mismo grupo o pertenecientes al mismo sexo (determinado genéticamente), también mostraron diferencias significativas (ej. para dos hembras marcadas en el mismo grupo: Pair-wise comparisons, $p < 0,05$ entre pw08 113a y pw08 113d). Estos resultados corroboran que los calderones de aleta corta, independientemente de su sexo o del grupo al que pertenecen, poseen una alta variabilidad individual en cuanto a la abundancia de subarmónicos y caos, lo que podría servirles para el reconocimiento individual.

6.5 BIBLIOGRAFÍA

- AMUNDIN, M. & ANDERSEN, S. H. (1983). Bony nares air pressure and nasal plug muscle activity during click production in the harbour porpoise, *Phocoena phocoena*, and the bottlenosed dolphin, *Tursiops truncatus*. *Journal of Experimental Biology* **105**, 275-282.
- ANDERSON, M. & BRAAK, C. T. (2003). Permutation tests for multi-factorial analysis of variance. *Journal of statistical computation and simulation* **73**, 85-113.
- ANDERSON, M. J. (2001). A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology* **26**, 32-46.
- ANDERSON, M. J. (2005). Permutational multivariate analysis of variance. *Department of Statistics, University of Auckland, Auckland*.
- AUBIN, T., JOUVENTIN, P. & PETER J. B. SLATER, J. S. R. C. T. S. A. T. J. R. (2002). How to vocally identify kin in a crowd: The penguin model. In *Advances in the Study of Behavior*, vol. Volume 31, pp. 243-277. Academic Press.
- BARNES, L. G. (1984). *Fossil Odontocetes (Mammalia: Cetacea) from the Almejas Formation, Isla Cedros, Mexico*. University of California, Museum of Paleontology.
- BARNES, L. G., DOMNING, D. P. & RAY, C. E. (1985). Status of studies on fossil marine mammals. *Marine Mammal Science* **1**, 15-53.
- CALDWELL, M. C. & CALDWELL, D. K. (1969). Simultaneous but different narrow-band sound emissions by a captive eastern Pacific pilot whale, *Globicephala scammoni*. *Mammalia* **33**, 505-508.
- CRANFORD, T. W. (2000). In search of impulse sound sources in odontocetes. In *Hearing by whales and dolphins*, pp. 109-155. Springer.
- CRANFORD, T. W. & AMUNDIN, M. (2003). *Biosonar Pulse Production in Odontocetes: The State of Our Knowledge*. The University of Chicago Press, Chicago.
- CRANFORD, T. W., AMUNDIN, M. & NORRIS, K. S. (1996). Functional morphology and homology in the odontocete nasal complex: Implications for sound generation. *Journal of Morphology* **228**, 223-285.
- DORMER, K. J. (1979). Mechanism of sound production and air recycling in delphinids: Cineradiographic evidence. *The Journal of the Acoustical Society of America* **65**, 229-239.
- FACCHINI, A., BASTIANONI, S., MARCHETTINI, N. & RUSTICI, M. (2003). Characterization of chaotic dynamics in the vocalization of *Cervus elaphus corsicanus* (L). *The Journal of the Acoustical Society of America* **114**, 3040-3043.
- FANT, G. (1971). *Acoustic theory of speech production: with calculations based on X-ray studies of Russian articulations*. Walter de Gruyter.
- FEE, M. S., SHRAIMAN, B., PESARAN, B. & MITRA, P. P. (1998). The role of nonlinear dynamics of the syrinx in the vocalizations of a songbird. *Nature* **395**, 67-71.

CAPÍTULO 6: Efectos no lineales en las llamadas del calderón de aleta corta: implicaciones de la presión y posible función

- FITCH, W. T. & HAUSER, M. D. (1995). Vocal production in nonhuman primates: Acoustics, physiology, and functional constraints on “honest” advertisement. *American Journal of Primatology* **37**, 191-219.
- FITCH, W. T., NEUBAUER, J. R. & HERZEL, H. (2002). Calls out of chaos: the adaptive significance of nonlinear phenomena in mammalian vocal production. *Animal Behaviour* **63**, 407-418.
- FLETCHER, N. H. (2000). A class of chaotic bird calls? *The Journal of the Acoustical Society of America* **108**, 821-826.
- FLOODY, O. R. & ARNOLD, A. P. (1997). Song lateralization in the zebra finch. *Hormones and behavior* **31**, 25-34.
- GIOVANNI, A., OUAKNINE, M., GUELFUCCI, B., YU, P., ZANARET, M. & TRIGLIA, J.-M. (1999). Nonlinear behavior of vocal fold vibration: the role of coupling between the vocal folds. *Journal of Voice* **13**, 465-476.
- HAUSER, M. D. (1993). The Evolution of Nonhuman Primate Vocalizations: Effects of Phylogeny, Body Weight, and Social Context. *The American Naturalist* **142**, 528-542.
- HERZEL, H., BERRY, D., TITZE, I. & STEINECKE, I. (1995). Nonlinear dynamics of the voice: Signal analysis and biomechanical modeling. *Chaos* **5**, 30-34.
- JENSEN, F. H., PEREZ, J. M., JOHNSON, M., SOTO, N. A. & MADSEN, P. T. (2011). Calling under pressure: short-finned pilot whales make social calls during deep foraging dives. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **278**, 3017-3025.
- JONES, D. L. (2015). Fathom Toolbox for Matlab: software for multivariate ecological and oceanographic data analysis. . College of Marine Science, University of South Florida, USA., St. Petersburg.
- LAJE, R. & MINDLIN, G. B. (2005). Modeling source-source and source-filter acoustic interaction in birdsong. *Physical Review E* **72**, 036218.
- LAMMERS, M. O. & CASTELLOTE, M. (2009). The beluga whale produces two pulses to form its sonar signal. *Biology letters* **5**, 297-301.
- MACKAY, R. S. & LIAW, H. M. (1981). Dolphin vocalization mechanisms. *Science* **212**, 676-678.
- MADSEN, P. T., JENSEN, F. H., CARDER, D. & RIDGWAY, S. (2012). Dolphin whistles: a functional misnomer revealed by heliox breathing. *Biology Letters* **8**, 211-213.
- MANN, D. A., O'SHEA, T. J. & NOWACEK, D. P. (2006). Nonlinear dynamics in Manatee vocalizations. *Marine Mammal Science* **22**, 548-555.
- MENDE, W., HERZEL, H. & WERMKE, K. (1990). Bifurcations and chaos in newborn infant cries. *Physics Letters A* **145**, 418-424.
- MILLER, P. J. O. (2006). Diversity in sound pressure levels and estimated active space of resident killer whale vocalizations. *Journal of Comparative Physiology A* **192**, 449-459.
- MILLER, P. J. O., SAMARRA, F. I. P. & PERTHUISON, A. L. D. (2007). Caller sex and orientation influence spectral characteristics of two-voice stereotyped calls produced by free-ranging killer whales. *The Journal of the Acoustical Society of America* **121**, 3932-3937.

CAPÍTULO 6: Efectos no lineales en las llamadas del calderón de aleta corta: implicaciones de la presión y posible función

- MOORE, D. M., BERKE, G. S., HANSON, D. G. & WARD, P. H. (1987). Videostroboscopy of the canine larynx: the effects of asymmetric laryngeal tension. *The Laryngoscope* **97**, 543-553.
- NOWICKI, S. (1987). Vocal tract resonances in oscine bird sound production: evidence from birdsongs in a helium atmosphere. *Nature* **325**, 53-55.
- PAPALE, E., BUFFA, G., FILICIOTTO, F., MACCARRONE, V., MAZZOLA, S., CERAULO, M., GIACOMA, C. & BUSCAINO, G. Biphonic calls as signature whistles in a free-ranging bottlenose dolphin. *Bioacoustics*, 1-9.
- PARKS, S. E. & TYACK, P. L. (2005). Sound production by North Atlantic right whales (*Eubalaena glacialis*) in surface active groups. *The Journal of the Acoustical Society of America* **117**, 3297-3306.
- RENDALL, D., RODMAN, P. S. & EMOND, R. E. (1996). Vocal recognition of individuals and kin in free-ranging rhesus monkeys. *Animal Behaviour* **51**, 1007-1015.
- RIDGWAY, S. H. & CARDER, D. A. (1988). Nasal pressure and sound production in an echolocating white whale, *Delphinapterus leucas*. In *Animal Sonar*, pp. 53-60. Springer.
- RIEDE, T., HERZEL, H., MEHWALD, D., SEIDNER, W., TRÜMLER, E., BÄHME, G. & TEMBROCK, G. N. (2000). Nonlinear phenomena in the natural howling of a dog-wolf mix. *The Journal of the Acoustical Society of America* **108**, 1435-1442.
- RIEDE, T., OWREN, M. J. & ARCADI, A. C. (2004). Nonlinear acoustics in pant hoots of common chimpanzees (*Pan troglodytes*): Frequency jumps, subharmonics, biphonation, and deterministic chaos. *American Journal of Primatology* **64**, 277-291.
- ROBB, M. P. (2003). Bifurcations and Chaos in the Cries of Full-Term and Preterm Infants. *Folia Phoniatrica et Logopaedica* **55**, 233-240.
- SAYIGH, L., QUICK, N., HASTIE, G. & TYACK, P. (2012). Repeated call types in short-finned pilot whales, *Globicephala macrorhynchus*. *Marine Mammal Science* **29**, 312-324.
- SUTHERS, R., GOLLER, F. & PYTTE, C. (1999). The neuromuscular control of birdsong. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* **354**, 927-939.
- TIGGES, M., MERGELL, P., HERZEL, H., WITTENBERG, T. & EYSHOLDT, U. (1997). Observation and modelling of glottal biphonation. *Acta Acustica united with Acustica* **83**, 707-714.
- TITZE, I. R. (1993). *Vocal fold physiology: frontiers in basic science*. Singular Publishing Group.
- TYSON, R. B., NOWACEK, D. P. & MILLER, P. J. O. (2007). Nonlinear phenomena in the vocalizations of North Atlantic right whales (*Eubalaena glacialis*) and killer whales (*Orcinus orca*). *The Journal of the Acoustical Society of America* **122**, 1365-1373.
- VAN DEN BERG, J. (1958). Myoelastic-Aerodynamic Theory of Voice Production. *Journal of Speech, Language, and Hearing Research* **1**, 227-244.

CAPÍTULO 6: Efectos no lineales en las llamadas del calderón de aleta corta: implicaciones de la presión y posible función

- VOLODINA, E. V., VOLODIN, I. A., ISAEVA, I. V. & UNCK, C. (2006). Biphonation May Function to Enhance Individual Recognition in the Dhole, *Cuon alpinus*. *Ethology* **112**, 815-825.
- WILDEN, I., HERZEL, H., PETERS, G. & TEMBROCK, G. (1998). Subharmonics, biphonation and deterministic chaos in mammal vocalization. *The International Journal of Animal Sound and its Recording* **9**, 171-196.

CONCLUSIONES



Foto: Joaquín Gutiérrez

CONCLUSIONES

Este trabajo presenta un estudio pionero sobre la comunicación acústica del calderón de aleta corta, ya que se utiliza un método de estudio no invasivo (marcas acústicas DTAGs), que permite obtener datos sobre el contexto de comportamiento de los calderones de forma simultánea a grabaciones acústicas y en condiciones naturales.

Las principales conclusiones obtenidas durante el desarrollo de esta tesis son las siguientes:

1. Se identificaron vocalizaciones producidas por los calderones que llevaban la marca utilizando un método objetivo automatizado desarrollado en esta tesis. Los resultados obtenidos ofrecen un importante avance metodológico para el estudio del comportamiento acústico de cetáceos sociales utilizando dispositivos adheridos a los animales. Este método selecciona las señales de alta calidad emitidas en patrones vocales repetitivos y con un ángulo de llegada a la marca circunscrito a los movimientos de los animales durante la natación. Esto significa que el método automático no es útil para cuantificar tasas de producción acústica de los animales. Sin embargo, la asignación manual de las vocalizaciones que pertenecen a los cetáceos marcados es propensa a errores de sobreestimación incluyendo señales de congéneres cercanos. Sin embargo, pese a sus limitaciones, este método de selección es el único desarrollado hasta la fecha que es robusto a las fuentes de error más comunes a la hora de seleccionar las señales del animal que lleva la marca, que no depende de ningún criterio de selección subjetivo y que permite la selección de señales tanto tonales como pulsadas.
2. Durante sus contextos naturales de comportamiento, los calderones de aleta corta producen cinco tipos principales de vocalizaciones (además de los chasquidos de ecolocalización): zumbidos, rasps, y llamadas de baja frecuencia, de media frecuencia y de dos componentes, cuyas características se describen en este trabajo. El incremento en la aceleración

CONCLUSIONES

que experimentan los calderones durante la producción de los zumbidos es consistente con su emisión en contextos de ecolocalización, mientras que estas aceleraciones no se registraron durante la emisión de vocalizaciones estructuralmente similares como son los rasps, lo que parece apoyar la idea de que estos últimos se utilizan para la comunicación. La diferenciación entre rasps y zumbidos en los calderones supone un gran avance para no cometer errores de cuantificación en estudios sobre ecología trófica y de comunicación social.

3. Se observó que el EFD de todos los tipos de llamadas del calderón disminuye con la profundidad, al contrario de lo que sucede con los rasps. Esto parece deberse a que la producción de llamadas requiere más cantidad de aire y con más presión del que se requiere para generar los rasps (constituidos por chasquidos). Es por ello que, al reducirse el volumen de aire disponible para vocalizar debido al aumento en la presión hidrostática, las llamadas se ven más influenciadas que los rasps con la profundidad. Además, en línea con esta idea, se observó que las llamadas de dos componentes se vieron más afectadas que las monofónicas con la profundidad, ya que se requiere más aire para producir dos contornos de forma simultánea que uno sólo.
4. Los patrones de emisión de los diversos tipos de señales con la profundidad mostraron que existe una sustitución parcial de llamadas por rasps en la mayoría de los animales, aunque con variaciones individuales. Esto es coherente con la mayor influencia de la presión sobre las llamadas que sobre los rasps.
5. La corta duración y el bajo nivel de producción de las llamadas que producen los calderones en la parte más profunda de los buceos las convierte en malas candidatas para la comunicación a larga distancia, siendo más probable que las llamadas profundas de baja intensidad se estén produciendo en un contexto de coordinación de las actividades de individuos buceando al mismo tiempo.

CONCLUSIONES

6. La tasa de producción de las llamadas, así como de los rasps, aumenta durante la fase de ascenso de los buceos profundos, lo que parece apoyar la hipótesis de que estas señales juegan un papel importante para el restablecimiento del contacto con los grupos en superficie.
7. Los fenómenos no lineales: saltos en la frecuencia (FJ), subarmónicos (SH) y caos (CH) son un fenómeno común en las llamadas del calderón de aleta corta. Además, se estudió por primera vez en cetáceos la relación entre la abundancia relativa de éstos fenómenos con los contextos generales de comportamiento donde se producen, la profundidad de emisión y si existían variaciones entre diversos individuos. Estos fenómenos se deben a interacciones entre las estructuras anatómicas del sistema productor de sonidos, que provocan un comportamiento anómalo en las vocalizaciones, siendo comunes en las señales acústicas de multitud de especies animales. Se descubrió que la interacción de las dos frecuencias simultáneas, presentes en las llamadas de dos componentes de los calderones, no inducen la aparición de otros fenómenos no lineares. Además, la abundancia relativa de las llamadas de dos componentes parece indicar que éstas son producidas por la acción simultánea de los dos pares de labios de mono de forma independiente, por lo que deben ser consideradas como sonidos de dos voces y no como señales bifónicas. Los FJ fueron el único fenómeno no lineal que mostró diferencias de ocurrencia tanto con la profundidad como con el contexto, aunque estas diferencias parecen deberse a las limitaciones en duración y en la modulación espectral de las llamadas con la profundidad. El CH aparece más frecuentemente en las LFC del calderón, lo que parece corroborar que este tipo de señales representa un punto intermedio entre un régimen de producción pulsado y un régimen de producción tonal, lo que provoca inestabilidad en el mecanismo de producción acústico y la aparición de regiones caóticas en las vocalizaciones. Además, se demostró que los calderones poseen una alta variabilidad individual en cuanto a la

CONCLUSIONES

abundancia de CH y SH, lo que quizá podría servirles para el reconocimiento individual, como se ha propuesto para otras especies.

CONCLUSIONS

This thesis constitutes a pioneering study about the acoustic communication behaviour of the short-finned pilot whale in the wild. Here, the characteristics of the vocalizations of the whales are studied in relation to their behavioural context and the physiological limitations posed by increasing hydrostatic pressure at depth to vocalise.

The main conclusions of this work are the following:

1. A subset of the vocalizations emitted by tagged whales was identified using an objective automated method developed in this study. This constitutes an important methodological contribution to research on the acoustic behaviour of social toothed whales using animal-borne tags, where identifying the vocalising animal can be challenging. The automated method selects signals of high quality with an angle of arrival to the tag consistent with the clicks of the whales, and emitted within a stereotyped vocal pattern identified in parts of the recordings when tagged whales seem isolated. This means that the automated method is not useful to quantify absolute vocal rates of the animals. However, manual allocation of vocalizations to tagged whales is highly prone to overestimation biases when conspecifics vocalise near tagged whales. While the use of this method is limited to specific research objectives, it is the first method to date that is robust to known sources of bias when identifying vocalizations of tagged whales, and can be used to select both tonal and pulsed signals.
2. Short-finned pilot whales in their natural habitat in the Canary Islands emit five main types of vocalizations (in addition to echolocation clicks): buzzes, rasps and low frequency, medium frequency and two component calls, whose characteristics are described in this thesis. The increment in the acceleration rate (jerk) of pilot whales during buzz production is consistent with the foraging context of buzzes, interpreted as marking prey capture attempts in pilot whales and other species. In contrast, jerk is much lower

CONCLUSIONS

during rasps, which are superficially similar to buzzes, and calls, supporting the hypothesis that rasps and calls have a communicative function. The separation between rasps and buzzes in short-finned pilot whales is highly relevant to avoid bias when quantifying foraging and communication activities in studies of trophic ecology or social communication.

3. The duration and apparent output of calls, but not rasps, decreased with increasing depth. This is interpreted in the light of the effect of pressure reducing the volume of air available for the pneumatic sound production system of toothed whales. The production of calls requires more air volume and pressure than click-based signals such as rasps. This means that calls are more affected than rasps by the reduction in air volume with depth. This interpretation is supported by two component calls being more affected by depth than monophonic calls, because producing two components simultaneously is expected to require more air than producing one.
4. Short-finned pilot whales tend to substitute partially calls for rasps at depth during dives, albeit with some inter-individual variation. This may be due to rasps not being affected by depth. However, calls are still emitted at depth, where their low output level makes them ill suited candidates for long range communication between diving whales and surface animals. These deep calls might be used by pilot whales to communicate with other group members diving at the same time.
5. The production rate of low and medium frequency calls, as well as rasps, was higher during the ascent than in the descent of dives, supporting the hypothesis that whales use acoustic signals to re-establish contact among diving whales and their social group at the surface.
6. Calls of short finned-pilot whales frequently contain non-linear phenomena: frequency jumps (FJ), sub-harmonics (SH) and chaos (CH). Biphonality is described as another type of non-linear phenomenon in other species, but two component calls of pilot whales seem to be produced by the simultaneous activation of the two pairs of monkey lips, meaning that they

CONCLUSIONS

should be considered two-voiced sounds and not biphonic signals. FJ were the only non-linear phenomenon showing differences in relative abundance with depth and with behavioural context. The lower occurrence of FJ in the deeper part of deep dives may be due to the shorter duration and lower spectral modulation of these calls. Chaos was more frequent in low frequency calls. This may be due to instabilities in the mechanisms of sound production of these calls with an apparent pulsed origin. Pilot whales showed a high individual variation in the occurrence of Ch and SH. This is consistent with the behaviour of other species and it has been proposed that non-linear phenomena provide cues for individual recognition.

ANEXO I: Tablas

Foto: Joaquín Gutiérrez



ANEXO I. Tablas

Tabla 1. Resumen de resultados obtenidos para todos los calderones analizados (n=49). El código de cada animal marcado está formado por los dos últimos dígitos del año (2204, 2006 ó 2008) y el día juliano en el que se marcaron, seguido de una letra que corresponde a cada uno de los animales marcados ese día. Se muestran el número de vocalizaciones clasificadas manualmente como producidas por el animal marcado y usando el método automático (señales marcadas con un asterisco) para cada tipo de vocalización. “All nearby signals” indica el número total de vocalizaciones de alta calidad que se grabaron en cada una de las marcas. Por ejemplo, todas las llamadas con suficiente SNR como para poder caracterizar la frecuencia fundamental (ver texto capítulo 4).

Tagname	Duration (h)	# deep dives >500m	# Medium Freq. Calls (MFC)	# Low Freq. Calls (LFC)	# Two Comp. Calls (TCC)	# Rasps	# Indeterminate sounds	# Buzzes	All nearby signals
pw04 295a	3,12	5	0/0*	0/0*	0/0*	8/4*	0/0*	3/3*	16
pw04 295b	7,56	10	85/50*	2/0*	0/0*	66/21*	9/2*	14/3*	213
pw04 295f	3	5	35/34*	0/0*	4/3*	17/12*	3/0*	6/6*	73
pw04 296a	5,65	9	40/31*	46/31*	9/0*	39/14*	11/8*	12/7*	162
pw04 296b	2,33	2	2/2*	22/1*	0/0*	7/4*	3/0*	2/0*	51
pw04 296c	0,43	0	1/1*	0/0*	0/0*	1/0*	0/0*	0/0*	2
pw04 296d	5,07	12	24/11*	23/9*	4/0*	52/24	4/0*	12/3*	160
pw04 297a	1,74	2	2/2*	4/1*	2/0*	7/3*	1/0*	1/1*	21
pw04 297b	1	1	1/1*	3/1*	0/0*	11/5*	1/0*	0/0*	22
pw04 297d	0,9	0	0/0*	0/0*	0/0*	2/2*	0/0*	0/0*	3
pw04 297e	0,85	0	0/0*	0/0*	0/0*	0/0*	0/0*	2/1*	2
pw04 297f	16,2	12	43/16*	16/15*	0/0*	8/3*	27/2*	10/6*	107
pw04 297h	10,09	6	8/5*	14/5*	1/0*	29/5*	10/3*	47/15*	148

ANEXO I: Tablas

pw04 297i	5,4	2	31/27*	9/3*	2/0*	18/1*	21/9*	3/2*	92
pw04 297j	3,8	0	2/0*	0/0*	0/0*	2/1*	4/0*	0/0*	19
pw04 297k	2,43	1	1/1*	0/0*	0/0*	0/0*	2/1*	0/0*	13
pw04 299a	5,68	0	41/22*	0/0*	0/0*	38/1*	5/0*	0/0*	96
pw04 299b	5,52	1	0/0*	0/0*	0/0*	0/0*	0/0*	2/1*	16
pw04 299c	12,06	6	24/1*	10/6*	0/0*	24/5*	26/10*	32/26*	444
pw06 081a	2,43	0	0/0*	0/0*	0/0*	0/0*	16/1*	0/0*	61
pw06 081b	3	0	0/0*	0/0*	0/0*	0/0*	1/0*	0/0*	1
pw06 081c	3,46	1	8/1*	8/0*	0/0*	10/1*	17/0*	3/0*	76
pw06 081d	3,29	1	3/0*	1/0*	0/0*	7/0*	3/1*	1/0*	17
pw06 081e	8,15	7	66/51*	26/13*	0/0*	39/13*	36/10*	13/4*	313
pw06 081f	1,89	0	0/0*	0/0*	0/0*	0/0*	0/0*	0/0*	1
pw06 082b	3,08	0	7/4*	1/0*	0/0*	6/0*	13/0*	2/0*	82
pw06 082c	4,42	2	32/0*	19/0*	0/0*	18/0*	17/0*	0/0*	115
pw06 083e	9,9	0	3/2*	2/0*	0/0*	0/0*	1/1*	7/6*	55
pw06 085h	6,29	5	11/2*	0/0*	0/0*	7/3*	7/1*	2/1*	34
pw08 108a	8,13	0	0/1*	0/0*	0/0*	0/0*	7/0*	0/0*	77
pw08 108b	1,21	0	0/0*	0/0*	0/0*	2/0*	2/1*	0/0*	8
pw08 108c	2,6	0	0/0*	0/0*	0/0*	0/0*	0/0*	0/0*	1
pw08 108d	8	8	19/18*	9/2*	0/0*	30/20*	9/1*	2/0*	130
pw08 110a	9,9	5	4/2*	12/1*	37/4*	9/2*	19/3*	18/0*	412
pw08 110b	4,27	4	82/41*	28/15*	1/0*	39/13*	11/3*	4/0*	191
pw08 110c	9,75	4	5/3*	3/2*	0/0*	8/1*	6/3*	0/0*	64
pw08 110d	7,49	8	37/16*	35/19*	4/1*	40/28*	7/3*	4/0*	197
pw08 112a	0,74	1	1/1*	0/0*	0/0*	10/3*	0/0*	1/0*	19
pw08 112b	2,81	5	41/27*	3/2*	1/0*	25/15	1/0*	1/0*	78
pw08 112d	1,52	0	0/0*	0/0*	0/0*	0/0*	1/0*	3/0*	10
pw08 112e	1,12	2	16/9*	0/0*	0/0*	34/21*	2/1*	1/0*	57
pw08 113a	2,23	0	5/2*	0/0*	15/4*	4/1*	4/0*	0/0*	65
pw08 113b	2,58	1	11/5*	24/13*	34/8*	5/5*	12/4*	0/0*	187
pw08 113c	12,77	14	10/12*	3/2*	137/90*	114/56*	27/2*	7/3*	655
pw08 113d	1,48	0	1/1*	0/0*	0/0*	2/1*	1/1*	0/0*	9
pw08 113e	2,18	2	78/35*	1/0*	8/0*	12/4*	19/10*	0/0*	148

ANEXO I: Tablas

pw08 115a	0,62	0	1/3*	12/7*	15/12*	8/2*	35/6*	0/0*	91
pw08 115b	0,84	0	0/0*	7/1*	0/0*	4/3*	9/3*	19/3*	60
pw08 115c	1,78	0	5/2*	5/1*	1/0*	5/0*	13/2*	1/0*	78
Total	220,76	144	786/442*	348/150*	275/122*	767/297*	423/92*	235/91*	4952

Tabla 2. Principales parámetros de las señales focales analizadas: 150 llamadas de baja frecuencia (LFC) grabadas en 21 animales, 442 llamadas de frecuencia media (MFC) grabadas en 35 animales, 122 llamadas de dos componentes (TCC) grabadas en 7 animales, 297 Rasps (RS) grabados en 33 animales y 91 zumbidos (BZ) grabados en 17 animales.

Parameters	Unit	LFC		MFC		TCC		RS		BZ	
		Median	(5-95%)	Median	(5-95%)	Median	(5-95%)	Median	(5-95%)	Median	(5-95%)
Duration	s	0.32	(0,1-0,7)	0,2	(0,08-1,07)	0,54	(0,14-1,16)	0,37	(0,17-0,63)	2,3	(0,7-6,5)
Apparent Output	dB re 1µPa	133	(117-147)	133	(114-150)	134	(116-159)	131	(118-149)	126	(108-137)
Inter Click Interval	ms	-	-	-	-	-	-	21	(11-57)	5	(4-9)
Depth	m	230	(3-632)	258	(3-629)	236	(4-706)	400	(44-675)	359	(119-822)
						<u>Low Freq. Comp.</u>	<u>High Freq. Comp.</u>	<u>Low Freq. Comp.</u>	<u>High Freq. Comp.</u>		
Fundamental Freq.	kHz	1,7	(1,1-2,3)	3,0	(2,4-7,3)	2	9	(1,6-3,0)	(3,8-14,8)	-	-

ANEXO I: Tablas

Tabla 3. Tasas de producción (vocalizaciones por minuto) de los distintos tipos de vocalizaciones determinados manualmente (348 llamadas de baja frecuencia (LFC), 786 llamadas de media frecuencia (MFC), 275 llamadas de dos componentes (TCC), 767 rasps (RS)) durante los contextos generales de comportamiento del calderón de aleta corta.

	Surface periods	Shallow dives		Deep dives	
		Descent phase	Ascent phase	Descent phase	Ascent phase
LFC	0	0,406 (SD=0,269)	0,728 (SD=0,708)	0,265 (SD=0,189)	0,509 (SD=0,414)
MFC	0,004 (SD=0,003)	0,623 (SD=0,718)	0,890 (SD=0,800)	0,303 (SD=0,289)	0,700 (SD=0,708)
TCC	$4,5 \times 10^{-3}$ (SD= $3,9 \times 10^{-3}$)	1,712 (SD=2,215)	1,648 (SD=1,465)	0,348 (SD=0,353)	0,747 (SD=0,939)
RS	1×10^{-4} (SD= 2×10^{-4})	1,155 (SD=2,505)	0,543 (SD=0,449)	0,162 (SD=0,087)	0,625 (SD=0,505)

ANEXO I: Tablas

Tabla 4. Resumen de resultados obtenidos para todos los calderones que tenían al menos una llamada focal en su repertorio (n=36). El código de cada animal marcado está formado por los dos últimos dígitos del año (2204, 2006 ó 2008) y el día juliano en el que se marcaron, seguido de una letra que corresponde a cada uno de los animales marcados ese día. El sexo de los animales muestra los resultados del análisis genético obtenido para cada uno de los animales analizados (Indeterminate= individuos que no se pudieron analizar, Female=hembras, Male= machos). Se muestran el número total de llamadas de cada tipo (“MFC” llamadas de media frecuencia, “TCC” llamadas de dos componentes y “LFC” llamadas de baja frecuencia), el nº de ellas que presentaba saltos en la frecuencia (“freq. Jumps”), subarmónicos (“Subharm.”) y caos (“chaos”). Además, también se muestra el nº de llamadas de cada tipo que no presentaban ningún fenómeno no lineal (“stable limit cycle”) y aquellas que presentaban más de un fenómeno no lineal en la misma llamada (ver texto capítulo 6).

Tag code	Sex	Call type	# total	# Freq.jumps	# Subharm.	# Chaos	# Stable limit cycle	# With more than one nonlinearity
pw04_295b	Indeterminate	MFC	50	5	15	29	12	9
		TCC	0	0	0	0	0	0
		LFC	13	0	0	12	1	0
pw04_295f	Indeterminate	MFC	34	18	23	20	6	23
		TCC	3	0	0	3	0	0
		LFC	4	0	0	4	0	0
pw04_296a	Indeterminate	MFC	31	4	15	10	9	12
		TCC	0	0	0	0	0	0
		LFC	39	5	5	23	11	5

ANEXO I: Tablas

pw04_296b	Indeterminate	MFC	2	0	0	0	2	0
		TCC	0	0	0	0	0	0
		LFC	1	1	0	0	0	1
pw04_296c	Female	MFC	1	0	0	0	1	0
		TCC	0	0	0	0	0	0
		LFC	0	0	0	0	0	0
pw04_296d	Indeterminate	MFC	11	1	3	1	6	4
		TCC	0	0	0	0	0	0
		LFC	11	1	1	1	9	1
pw04_297a	Female	MFC	2	0	2	1	0	1
		TCC	0	0	0	0	0	0
		LFC	1	0	0	0	1	0
pw04_297b	Indeterminate	MFC	1	0	0	0	1	0
		TCC	0	0	0	0	0	0
		LFC	2	0	1	1	0	1
pw04_297f	Indeterminate	MFC	16	2	3	2	10	4
		TCC	0	0	0	0	0	0
		LFC	16	3	1	6	8	2
pw04_297h	Indeterminate	MFC	5	0	1	1	3	1
		TCC	0	0	0	0	0	0
		LFC	5	0	0	0	5	0
pw04_297i	Indeterminate	MFC	27	7	4	9	16	5
		TCC	0	0	0	0	0	0
		LFC	5	2	1	2	1	2
pw04_297k	Indeterminate	MFC	1	1	1	0	0	1
		TCC	0	0	0	0	0	0
		LFC	0	0	0	0	0	0
pw04_299a	Female	MFC	22	22	8	22	0	8

ANEXO I: Tablas

		TCC	0	0	0	0	0	0
		LFC	10	0	0	10	0	0
pw04_299c	Indeterminate	MFC	1	0	0	1	0	0
		TCC	0	0	0	0	0	0
		LFC	6	1	0	6	0	0
pw06_081c	Indeterminate	MFC	1	0	1	1	0	0
		TCC	0	0	0	0	0	0
		LFC	0	0	0	0	0	0
pw06_081e	Male	MFC	51	15	29	32	3	20
		TCC	0	0	0	0	0	0
		LFC	50	5	8	46	3	5
pw06_082b	Male	MFC	4	2	0	4	0	0
		TCC	0	0	0	0	0	0
		LFC	0	0	0	0	0	0
pw06_083e	Female	MFC	2	0	1	2	0	0
		TCC	0	0	0	0	0	0
		LFC	0	0	0	0	0	0
pw06_085h	Female	MFC	2	0	0	2	0	0
		TCC	0	0	0	0	0	0
		LFC	1	0	0	1	0	0
pw08_108a	Female	MFC	1	1	1	1	0	1
		TCC	0	0	0	0	0	0
		LFC	0	0	0	0	0	0
pw08_108d	Female	MFC	18	5	1	1	12	5
		TCC	0	0	0	0	0	0
		LFC	2	1	2	0	0	2
pw08_110a	Indeterminate	MFC	2	0	0	0	2	0
		TCC	4	1	4	2	0	3

ANEXO I: Tablas

		LFC	1	0	1	0	0	1
		MFC	41	5	25	16	8	17
		TCC	0	0	0	0	0	0
pw08_110b	Indeterminate	LFC	16	4	2	13	3	0
		MFC	3	2	1	0	1	2
		TCC	0	0	0	0	0	0
pw08_110c	Indeterminate	LFC	16	0	1	14	1	1
		MFC	16	6	12	6	3	10
		TCC	1	0	0	0	1	0
pw08_110d	Indeterminate	LFC	20	7	7	9	5	8
		MFC	1	0	0	1	0	0
		TCC	0	0	0	0	0	0
pw08_112a	Indeterminate	LFC	0	0	0	0	0	0
		MFC	27	5	6	6	13	8
		TCC	0	0	0	0	0	0
pw08_112b	Indeterminate	LFC	2	0	1	2	0	0
		MFC	9	2	6	0	2	7
		TCC	0	0	0	0	0	0
pw08_112e	Indeterminate	LFC	0	0	0	0	0	0
		MFC	2	1	2	2	0	1
		TCC	4	4	3	0	0	4
pw08_113a	Female	LFC	1	0	0	1	0	0
		MFC	5	1	3	4	0	2
		TCC	8	1	6	3	0	5
pw08_113b	Indeterminate	LFC	13	0	0	12	1	0
		MFC	12	2	1	5	6	1
		TCC	90	33	65	9	23	62
pw08_113c	Indeterminate	LFC	6	1	1	4	1	1

ANEXO I: Tablas

pw08_113d	Female	MFC	1	0	0	0	1	0
		TCC	0	0	0	0	0	0
		LFC	0	0	0	0	0	0
pw08_113e	Indeterminate	MFC	35	10	3	16	13	7
		TCC	0	0	0	0	0	0
		LFC	1	0	0	0	1	0
pw08_115a	Indeterminate	MFC	3	1	3	3	0	1
		TCC	12	8	1	11	1	1
		LFC	7	2	2	6	1	1
pw08_115b	Indeterminate	MFC	0	0	0	0	0	0
		TCC	0	0	0	0	0	0
		LFC	2	0	0	1	1	0
pw08_115c	Female	MFC	2	0	0	2	0	0
		TCC	0	0	0	0	0	0
		LFC	1	0	0	1	0	0
Total			816	198	283	403	208	256

ANEXO I: Tablas

Tabla 5. Resultados de las MANOVAs no paramétricas basadas en permutaciones para los factores fijes: tipos de llamada (Calltype) y capa de profundidad (divelayer) en diseño ortogonal, y como factor aleatorio: individuo (tagid).

Nonparametric (Permutation-based) MANOVA

	Source	df	SS	MS	F	p
Freq.jumps	Calltype	2	6,450x10 ⁺³	3,225x10 ⁺³	3,103	0,053
	Divelayer	6	2,180x10 ⁺⁴	3,634x10 ⁺³	4,962	0,004*
	Tagid	35	4,522x10 ⁺⁴	1,292x10 ⁺³	0,645	0,219
	Calltype x Divelayer	12	1,816x10 ⁺⁴	1,513x10 ⁺³	-6,529	0,803
	Calltype x Tagid	70	7,274x10 ⁺⁴	1,039x10 ⁺³	-4,483	0,072
	Divelayer x Tagid	210	1,538x10 ⁺⁵	732,387	-3,159	0,19
	Residual	420	-9,736x10 ⁺⁴	-231,818	-	-
	Total	187	2,208x10 ⁺⁵	-	-	-
Subharm.	Calltype	2	4,003x10 ⁺⁴	2,001x10 ⁺⁴	17,963	1,000x10 ^{-3*}
	Divelayer	6	2,912x10 ⁺³	485,335	0,543	0,895
	Tagid	35	7,419x10 ⁺⁴	2,119x10 ⁺³	0,917	0,019*
	Calltype x Divelayer	12	9,562x10 ⁺³	796,888	-2,623	0,074
	Calltype x Tagid	70	7,800x10 ⁺⁴	1,114x10 ⁺³	-3,667	1,000x10 ^{-3*}
	Divelayer x Tagid	210	1,876x10 ⁺⁵	893,691	-2,941	0,047
	Residual	420	-1,276x10 ⁺⁵	-303,807	-	-

ANEXO I: Tablas

Chaos	Total	187	2,647x10 ⁺⁵	-	-	-
	Calltype	2	1,735x10 ⁺⁴	8,676x10 ⁺³	8,074	0,002*
	Divelayer	6	3,748x10 ⁺³	624,789	0,784	0,784
	Tagid	35	1,719x10 ⁺⁵	4,913x10 ⁺³	2,301	1,000x10 ⁻³ *
	Calltype x Divelayer	12	1,834x10 ⁺⁴	1,529x10 ⁺³	-5,789	0,704
	Calltype x Tagid	70	7,522x10 ⁺⁴	1,074x10 ⁺³	-4,068	0,002*
	Divelayer x Tagid	210	1,673x10 ⁺⁵	796,915	-3,017	0,062
	Residual	420	-1,109x10 ⁺⁵	-264,098	-	-
	Total	187	3,430x10 ⁺⁵	-	-	-
Stable limit cicle	Calltype	2	5,132x10 ⁺³	2,566x10 ⁺³	1,950	0,156
	Divelayer	6	5,214x10 ⁺³	869,051	1,114	0,567
	Tagid	35	9,611x10 ⁺⁴	2,746x10 ⁺³	1,165	0,003*
	Calltype x Divelayer	12	1,201x10 ⁺⁴	1,001x10 ⁺³	-3,848	0,296
	Calltype x Tagid	70	9,208x10 ⁺⁴	1,315x10 ⁺³	-5,058	0,537
	Divelayer x Tagid	210	1,637x10 ⁺⁵	779,941	-2,998	0,066
	Residual	420	-1,092x10 ⁺⁵	-260,081	-	-
	Total	187	2,651x10 ⁺⁵	-	-	-

ANEXO I: Tablas

Tabla 6. Resultados de las MANOVAs no paramétricas basadas en permutaciones para el factor fijo: tipos contexto (divetype) y como factor aleatorio: individuo (tagid).

Nonparametric (Permutation-based) MANOVA

	Source	df	SS	MS	F	p
Freq.jumps	Divetype	2	1,605x10 ⁺⁴	8,029x10 ⁺³	28,227	0,003*
	Tagid	35	4,003x10 ⁺⁴	1,144x10 ⁺³	4,021	0,147
	Residual	70	1,991x10 ⁺⁴	284,454	-	-
	Total	64	7,600x10 ⁺⁴	-	-	-
Subharm.	Divetype	2	190,185	95,092	0,388	0,862
	Tagid	35	5,261x10 ⁺⁴	1,503x10 ⁺³	6,137	0,020*
	Residual	70	1,714x10 ⁺⁴	244,927	-	-
	Total	64	6,994x10 ⁺⁴	-	-	-
Chaos	Divetype	2	1,100x10 ⁺³	550,389	1,518	0,573
	Tagid	35	7,127x10 ⁺⁴	2,036x10 ⁺³	5,616	0,012*
	Residual	70	2,538x10 ⁺⁴	362,583	-	-
	Total	64	9,775x10 ⁺⁴	-	-	-
Stable limit cicle	Divetype	2	139,481	69,74	0,16	0,938
	Tagid	35	4,757x10 ⁺⁴	1,359x10 ⁺³	3,129	0,279
	Residual	70	3,040x10 ⁺⁴	434,414	-	-
	Total	64	7,812x10 ⁺⁴	-	-	-

ANEXO II:

**Relación de artículos, informes técnicos,
pósters y presentaciones orales**



Foto: Chloe Yzoard

ANEXO II: Relación de artículos, informes técnicos, posters y presentaciones orales relacionadas con esta Tesis

- TO CLICK OR TO CALL: DIFFERENT MODES OF ACOUSTIC COMMUNICATION IN SHORT-FINNED PILOT WHALES (*Globicephala macrorhynchus*). **Jacobo Marrero**, Frants H. Jensen, Laia Rojano-Doñate, Natacha Aguilar (Presentación. IV congreso de ciencias del mar. 2014).
- FROM METABOLISM TO SOCIAL LIFE: TEN YEARS OF RESEARCH ON THE ACOUSTIC ECOLOGY OF DEEP DIVING CETACEANS IN THE CANARY ISLANDS. N. Aguilar de Soto, P. Madsen, P. Arranz, **J. Marrero**, and M. Johnson (Presentación. IV congreso de ciencias del mar. 2014).
- QUIEN DICE QUÉ Y PARA QUÉ: CARACTERIZACIÓN DEL REPERTORIO ACÚSTICO DEL CALDERÓN TROPICAL (*Globicephala macrorhynchus*) USANDO MARCAS ACÚSTICAS DE ADHERENCIA. **Jacobo Marrero**, Natacha Aguilar, Frants H. Jensen, Laia Rojano-Doñate, Peter T. Madsen (Presentación. VI congreso de la Sociedad Española de Cetáceos. 2013).
- USO DE PERFILES DE ÁCIDOS GRASOS DE LECHE MATERNA COMO COEFICIENTES DE CALIBRACIÓN EN ESTUDIOS DIETÉTICOS DE CACHALOTE (*Physeter macrocephalus*) MEDIANTE Q-FASA. **Jacobo Marrero**, Alejandro Escánez, Ana Crespo, Sara Rodríguez, Marta Moral, Andrea Fais, N. Guadalupe Acosta, Covadonga Rodríguez (Poster. VI congreso de la Sociedad Española de Cetáceos. 2013).
- CETÁCEOS DE LAS ISLAS CANARIAS. **Jacobo Marrero Pérez** (Presentación. I ciclo de conferencias de cetáceos. Organizada por el Decanato de la Facultad de Biología y el Grupo Oceania. 2013).
- MÉTODOS DE ESTUDIO DE CETÁCEOS. **Jacobo Marrero Pérez** (Presentación. I ciclo de conferencias de cetáceos. Organizada por el Decanato de la Facultad de Biología y el Grupo Oceania. 2013).
- COMUNICACIÓN DE CETÁCEOS. **Jacobo Marrero Pérez** (Presentación. I ciclo de conferencias de cetáceos. Organizada por el Decanato de la Facultad de Biología y el Grupo Oceania. 2013).
- CONTACT CALLS OF SHORT-FINNED PILOT WHALES (*Globicephala macrorhynchus*). Frants H. Jensen, **Jacobo Marrero Pérez**, Mark Johnson, Natacha Aguilar Soto, Peter Lloyd Tyack, Peter Teglberg Madsen (Marine Mammals Society conference, 2013).
- TÁCTICAS DE FORRAJEО DEL CACHALOTE (*Physeter macrocephalus*) EN DIFERENTES PROFUNDIDADES DE ALIMENTACIÓN. Andrea Fais

- López de Hierro, Mark Johnson, Natacha Aguilar de Soto, **Jacobo Marrero Pérez**, Peter T. Madsen. (Poster. XIV Congreso Nacional y XI Iberoamericano de Etología, 2012).
- COMUNICACIÓN EN CETÁCEOS. **Jacobo Marrero Pérez** (Presentación. Jornadas sobre cetáceos en Canarias. Ben Magec. 2012).
 - ¡NO TE COMAS LA CABEZA! ... LA IMPORTANCIA DE PRESERVAR LAS GRASAS ACÚSTICAS PARA UN DELFÍN COMÚN (*Delphinus delphis*) EN ESTADO DE INANICIÓN. **Jacobo Marrero Pérez**, Nieves G. Acosta, Marta Moral Cendón, Sara Rodríguez Ramallo, Covadonga Rodríguez, Natacha Aguilar de Soto. (Poster. Simposio Ibérico de estudios de biología marina S.I.E.B.M. 2012).
 - VOCAL BEHAVIOUR OF SHORT-FINNED PILOT WHALES (*Globicephala macrorhynchus*): WHO'S CALLING? **Jacobo Marrero Pérez**, Frants H. Jensen, Natacha Aguilar de Soto, Mark Johnson, Peter T. Madsen. (Poster. 25 Annual conference of the European Cetacean Society, 2011).
 - MÉTODOS EN EL ESTUDIO DE CETÁCEOS. **Jacobo Marrero Pérez** (Presentación. II curso de iniciación a la Biología marina. 2011).
 - CALLING UNDER PRESSURE: SHORT-FINNED PILOT WHALES MAKE SOCIAL CALLS DURING DEEP FORAGING DIVES. Frants H. Jensen, **Jacobo Marrero Pérez**, Mark Johnson, Natacha Aguilar de Soto, Peter T. Madsen. (Paper. Proceedings of the Royal Society B, 2011).
 - SYMPTOMS OF IMMUNOLOGIC DECREASE IN BOTTLENOSE DOLPHINS AND SHORT-FINNED PILOT WHALES IN THE SOUTH WEST OF TENERIFE. María del Mar Cañado Caparrós, Marcos Gonzalez Rubio, **Jacobo Marrero Pérez**. (Poster. 25 Annual conference of the European Cetacean Society, 2011).
 - DEPTH LIMITS CALLS PRODUCED BY DEEP-DIVING SHORT-FINNED PILOT WHALES. Frants H. Jensen, Mark Johnson, Natacha Aguilar de Soto, **Jacobo Marrero Pérez**, Peter T. Madsen. (Poster. 4th international symposium on Bio-logging, 2011).
 - NO SHALLOW TALK: CRYPTIC STRATEGY IN THE VOCAL COMMUNICATION OF BLAINVILLE'S BEAKED WHALES. Natacha Aguilar de Soto, Peter T. Madsen, Peter Tyack, Patricia Arranz, **Jacobo Marrero Pérez**, Andrea Fais, Electa Revelli, Mark Jonson (Paper. Marine Mammal Science, 2011).
 - FENÓMENOS DE COMUNICACIÓN EN CETÁCEOS. DESDE UNA PERSPECTIVA ETOLÓGICA. **Jacobo Marrero Pérez**, Natacha Aguilar de Soto, Lucía Martín Lopez, Amalis Riera, Frants Jensen. (Presentación. II Curso de Cetáceos en Canarias. 2010).
 - DISTRIBUCIÓN DE ÁCIDOS GRASOS EN TEJIDOS DE CACHALOTE (*Physeter macrocephalus*). IMPLICACIONES EN ESTUDIOS DIETÉTICOS.

Jacobo Marrero Pérez, N. Guadalupe Acosta Gonzalez, Alejandro Escanez Pérez, Andrea Fais de Hierro, Covadonga Rodríguez, Natacha Aguilar de Soto. (Poster. Simposio Ibérico de estudios de biología marina S.I.E.B.M. 2010).

- DETERMINACIÓN DE LAS ZONAS DE PRESENCIA EN ÁREAS OCEÁNICAS Y ESTIMACIÓN DEL TAMAÑO DE LA POBLACIÓN DE LAS ESPECIES DE LAS FAMILIAS ZIPHIIDAE Y EL CACHALOTE COMÚN EN EL ARCHIPIÉLAGO CANARIO. Andrea Fais, Tim Lewis, Natacha Aguilar, Omar Álvarez, **Jacobo Marrero**, Lucía Martín, Patricia Arranz, Alejandro Escánez, Cristina Reyes, Agustina Shiavi, Jacinto Barquín. (Memoria para el Gobierno de Canarias. 2010).
- ZIFIOS EN LAS ISLAS CANARIAS OCCIDENTALES. TAMAÑO POBLACIONAL Y DISTRIBUCIÓN EN EL HIERRO. Natacha Aguilar, M^a Cristina Reyes, Ana Crespo, Agustina Schiavi, Cristina Aparicio, Patricia Arranz, **Jacobo Marrero**, Andrea Fais, Alejandro Escanez, Francisco Aguilar y Alberto Brito. (Informe para TRAGSEGA y ministerio de medio ambiente rural y marino. 2010).

ANEXO III:
**Perspectivas y futuras líneas
de investigación**



Foto: Bonadea II

ANEXO III: Perspectivas y futuras líneas de investigación

Los estudios sobre comunicación acústica en la naturaleza en delfínidos han estado muy limitados debido a la dificultad que existe para determinar qué animales están vocalizando en cada momento. Esta complicación es especialmente importante en animales con repertorios vocales diversos y grupos sociales complejos, como el calderón de aleta corta, donde diferentes tipos de vocalizaciones, originadas por varios animales diferentes, se pueden producir de forma simultánea. La asignación de las vocalizaciones que pertenecen a los calderones marcados con DTAGs utilizando el método automático (Capítulo 1), abre la posibilidad de realizar trabajos de investigación sobre la comunicación acústica de esta especie a niveles nunca antes explorados.

Diferencias en las señales de comunicación entre machos y hembras

La mayoría de los trabajos realizados sobre comunicación en cetáceos considera que las señales producidas por los animales sirven para facilitar y coordinar las interacciones sociales, donde la información transmitida puede ser de tipo ambiental, sobre la identidad y/o el estado fisiológico y motivacional del emisor (ej. Ford, 1989, 1991; Deecke & Janik, 2006; Janik, 2000; Janik, *et al.*, 2006). Un aspecto apenas explorado en cetáceos es el uso de señales de comunicación en el contexto de la elección de pareja.

La **selección sexual** (Darwin, 1872) considera que ciertos caracteres, que suelen ser los mismos que hacen a un macho más competitivo en un enfrentamiento con otro, se han ido seleccionando en función de lo atractivos que resulten para el otro sexo. Machos y hembras están obligados a cooperar para dejar descendientes. Sin embargo, los intereses de cada sexo (en términos evolutivos) generalmente no coinciden, lo que provoca un conflicto de intereses; siendo las condiciones ecológicas y ciclos vitales de cada especie los factores que determinan la forma en que dicho conflicto se resuelve. Zahavi (1975) defiende que los sistemas de comunicación son en esencia “honestos”, debido al coste que conlleva la producción de las señales. Zahavi definió este concepto como **el principio del handicap** e implica que la función de una señal es la de

proporcionar un índice preciso de algún valor de interés para el receptor. Los colores vistosos, plumas más largas, cornamentas más desarrolladas, etc. suponen un coste para sus portadores en cuanto al gasto que hay que invertir en el desarrollo de los mismos, además de que los hacen más vistosos para los predadores. Si las hembras eligen para reproducirse a los machos con estos rasgos, y si existen genes implicados en la expresión de éstos, sus descendientes los heredarán, lo que incrementa su eficacia para encontrar pareja en futuras generaciones (**Teoría del hijo sexy**; Fisher, 1930).

El dimorfismo sexual que presentan los calderones de aleta corta (Ver capítulo 2) hace sospechar que debe existir algún mecanismo de selección sexual en esta especie, en donde las hembras elijan a los machos de mayor tamaño para reproducirse y/o existan fenómenos de competición entre machos. Existen multitud de ejemplos en la literatura científica acerca de especies que utilizan las señales acústicas para transmitir información “honesta” acerca de la “calidad” de los machos. Por ejemplo, en el orden Paseriformes (clase Aves), parámetros como la mayor tasa de producción acústica, la variabilidad de los cantos y la intensidad de las vocalizaciones, pueden proporcionar información sobre la calidad de los machos (Hill *et al.*, 1994; von Schantz *et al.*, 1999; Byers & Kroodsma, 2009).

Durante los análisis que se llevaron a cabo para la realización de esta Tesis, se observó que existe una tendencia a que los machos de calderón produjeran más llamadas que las hembras. Hay que considerar esta tendencia con precaución, ya que sólo se incluyeron en esta comparativa a los tres machos adultos y cinco hembras que pudieron ser determinadas genéticamente y que no se consideran todos los casos posibles, ya que no se marcaron hembras con crías, donde la tendencia pudiera ser diferente. Además, las llamadas de los machos parecen ser más complejas (estimado como la suma de las diferencias en la frecuencia de la fundamental a lo largo de la llamada, y expresado en la forma de un índice: 0=sin variación; 1=máxima variación), de mayor intensidad y duración que las que producen las hembras (Fig. III.1, Fig. III.2).

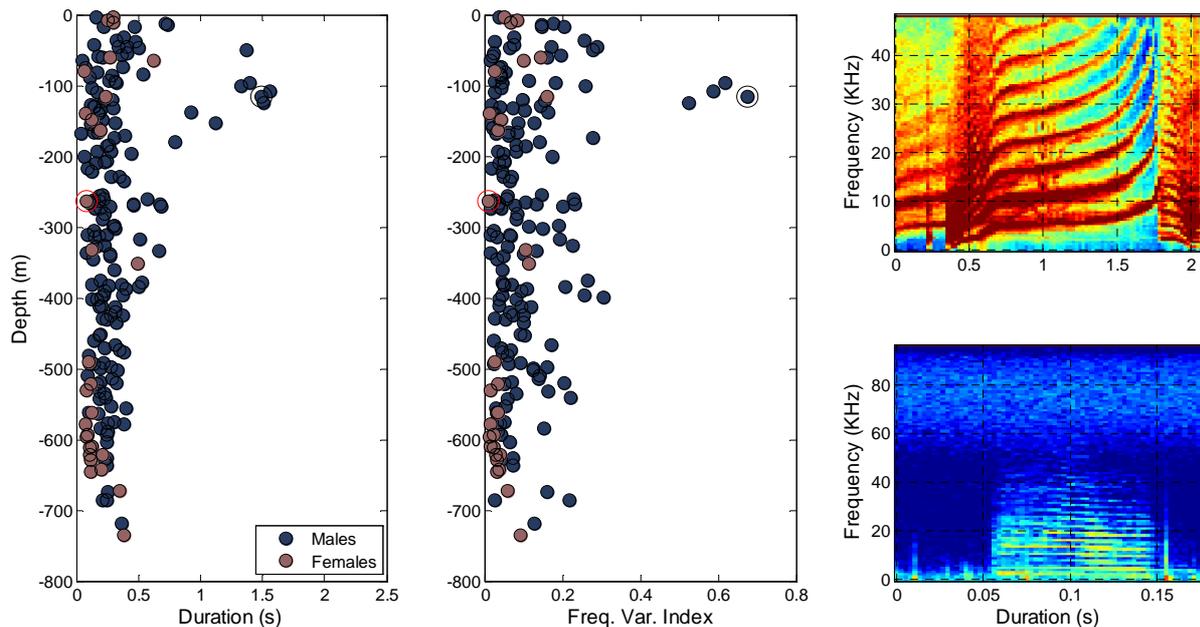


Figura III.1. Diferencias en la duración y el índice de complejidad de las llamadas de media frecuencia de los 3 machos adultos y 5 hembras de calderón (determinadas genéticamente). Se puede observar como existe una tendencia generalizada a que las llamadas de los machos duren más y sean más complejas que las de las hembras. Esta tendencia parece ser más acusada en las capas más superficiales, donde la duración de las llamadas no se ve tan afectada por el incremento en la presión hidrostática. Los espectrogramas de la derecha corresponden a la señal más compleja (marcada con un círculo negro) y la señal menos compleja (marcada con un círculo rojo).

Cuando la tasa de producción de las señales es importante, se puede pensar que el coste intrínseco de producir la señal debe ser un buen indicador de la calidad del emisor. Por ejemplo, si la vocalización es una señal energéticamente costosa (“**señales extenuantes**”) sólo será producida por machos en buenas condiciones de salud, por lo que las hembras pueden preferir reproducirse con machos que produzcan mayores tasas sonoras. Este es el caso por ejemplo del caso de los bramidos del ciervo rojo (*Cervus elaphus*), donde las hembras prefieren a machos con mayores tasas de emisión (McComb, 1991) y las señales resultan en la extenuación de los machos (Clutton-Brock & Albon, 1979). Sin embargo, el coste intrínseco de la producción de sonidos no es universal entre las distintas especies (Horn *et al.*, 1995; Weary *et al.*, 1991). Por ejemplo, Horn y colaboradores (1995) descubrieron que el canto de los gallos (*Gallus gallus domesticus*) provoca un incremento en el consumo de oxígeno menor que el necesario para realizar actividades de bajo nivel de consumo energético, como puede ser el alimentarse, beber o acicalarse. Esto llevó a estos

autores a concluir que otros costes, como podrían ser la predación o el castigo social (Leonard & Horn, 1995), debían ser más importantes para asegurar que el canto de los gallos fuera una señal honesta. Con tal diversidad en la variedad y el nivel de coste asociados a la producción de sonidos, el principio del handicap, que afirma que las señales deben ser costosas para asegurar su honestidad (Zahavi, 1975), resulta desafiado regularmente, con multitud de trabajos que sugieren que los costes de la producción de señales no son necesarios para asegurar la honestidad de la información transferida (ej. Johnstone, 1995; Lachmann *et al.*, 2001; Getty, 2006; Számadó, 2011).

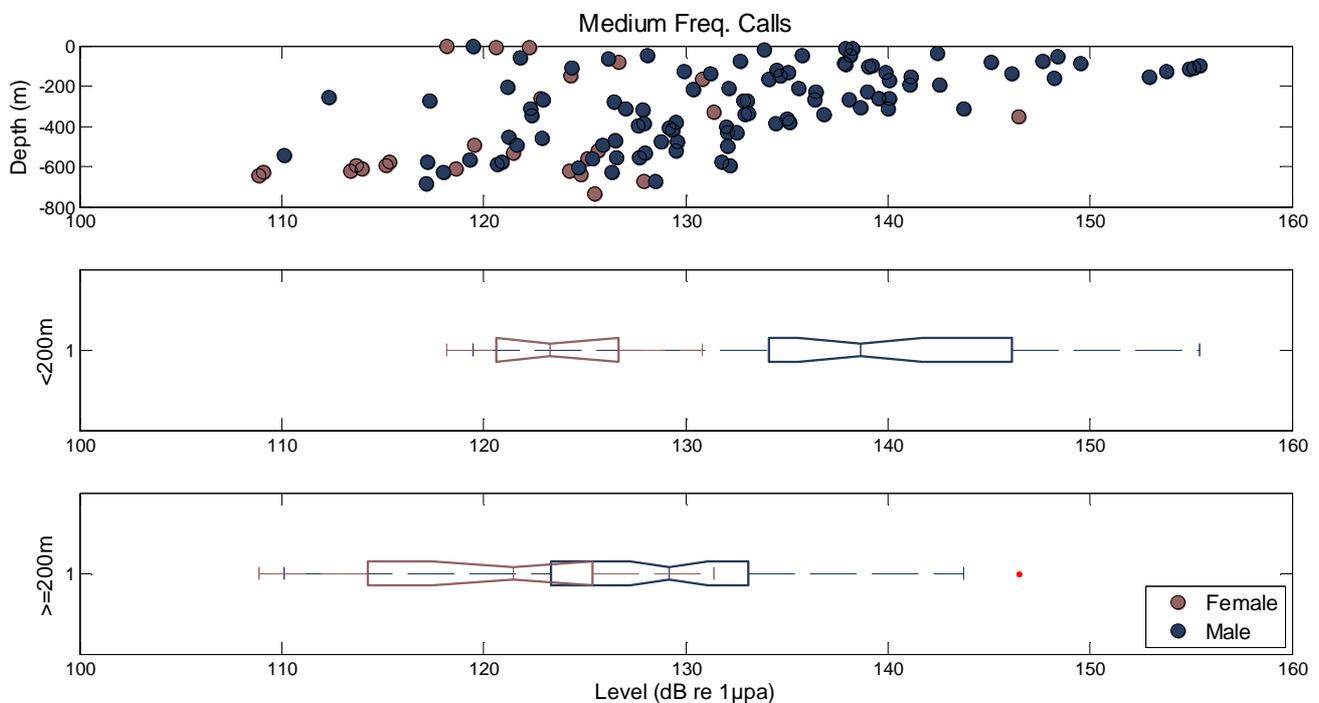


Figura III.2. Diferencias en el nivel de las llamadas de media frecuencia de los 3 machos adultos y 5 hembras de calderón (determinadas genéticamente). Los diagramas de cajas ("box-plot") muestran el 25, 50 (mediana) y 75 percentil (líneas a la izquierda, centro y derecha de la caja). Los bigotes señalan los datos más bajos y más altos entre el rango intercuartil de 1,5. Los valores más alejados de este rango se representan como puntos rojos. Puede observarse una diferencia en el nivel de emisión de las llamadas de hembras y machos en las capas más superficiales, mientras que esas diferencias desaparecen al aumentar la profundidad por debajo de los 200 m.

Existen pocos datos empíricos sobre el coste de la producción acústica en cetáceos. Vía cálculos teóricos, el coste metabólico de los silbidos de delfín mular fue estimado en 1.7 J por silbido (Jensen *et al.*, 2012), lo que es un valor muy bajo en comparación a la alta tasa metabólica de esta especie. Por otro

lado, Noren y colaboradores (2013) estimaron que el coste metabólico de los silbidos en delfines mulares (usando el oxígeno total consumido) variaba entre los 15.1-60.1 J. De esta forma, estos autores sí hallaron una relación entre la duración de los silbidos y el oxígeno consumido, observando que la duración media de los sonidos estaba positivamente relacionada con el oxígeno total consumido (Noren *et al.*, 2013). Estas demandas metabólicas asociadas a la duración de las señales tonales parecen estar relacionadas con la vibración de los labios de mono (Madsen *et al.*, 2011). Si éste es el caso, se esperaría también una correlación positiva entre la velocidad de vibración de los labios de mono y el oxígeno consumido, ya que para aumentar la frecuencia de una señal tonal, es necesario un aumento proporcional de las tasas de actividad muscular que producen el sonido (Skoglund, 1961). Así, señales de frecuencia más altas (que conllevan normalmente más complejidad), de igual forma a como sucede para la duración, podrían llevar asociada información honesta sobre el remitente. Lamentablemente, en el estudio de Noren y colaboradores (2013), no se testó el consumo energético asociado a silbidos con diferentes frecuencias, y estos autores sólo estudiaron las vocalizaciones producidas por machos de delfín mular.

En animales donde existen datos sobre el coste energético asociado a la producción de señales para ambos sexos, como en los peces eléctricos del orden Gymnotiformes, se ha descubierto que los machos producen señales de mayor intensidad y duración que las hembras (Curtis & Stoddard, 2003). Asimismo, estos autores descubrieron que las hembras prefieren aparearse con machos más grandes, siendo aquellos que producen las señales eléctricas más largas (Curtis & Stoddard, 2003).

Independientemente del coste energético, se ha observado que los mayores valores que se observan tanto en la intensidad como en la duración y en la complejidad de las llamadas de los machos de calderón parecen indicar algún tipo de divergencia relacionada con el sexo. El mayor desarrollo del melón en los machos adultos, al compararlos con los de las hembras (ver capítulo 2 de esta Tesis, Fig. 2.3), podría ser uno de los factores determinantes

que permite a los machos la producción de llamadas más intensas, más largas y complejas que las de las hembras. Este mayor desarrollo de la zona de la cabeza en machos sugiere que los machos de esta especie podrían tener más desarrollados los sacos nasales, lo que resultaría en mayores volúmenes de aire disponibles para la producción acústica. Dado que el volumen de aire disponible se reduce hiperbólicamente con el aumento de la presión hidrostática, las diferencias en los volúmenes de aire disponible entre machos y hembras deben ser más acusados en superficie, lo que podría explicar las diferencias observadas a profundidades menores de 200 m (Fig. III.2)

Estos resultados preliminares abren la puerta a la realización de estudios más detallados sobre diferencias dependientes del sexo en las llamadas de los calderones, explorándose su posible uso como señales de apareamiento o implicadas en la defensa del territorio.

Diferencias individuales o entre grupos en los tipos de llamadas

Los cetáceos poseen una gran variedad de sistemas sociales. En el delfín mular por ejemplo, encontramos asociaciones del tipo fusión-fisión, en donde los individuos muestran patrones de asociación definidos que varían en función de la edad o el género de los animales (Connor *et al.*, 1998; 2001). Por otro lado, las orcas forman grupos sociales matriarcales estables, en donde los miembros de una misma familia tienden a permanecer en sus grupos de nacimiento durante toda su vida, saliendo de ellos en momentos puntuales para reproducirse con miembros de otros grupos (Bigg *et al.*, 1990). Se ha propuesto que las señales de comunicación (especialmente aquellas que transmiten información de identidad individual o grupal) se asocian a la estructura social de cada especie y al número de individuos o grupos (Searby & Jouventin, 2004). Así, el denominado “silbido firma” (signature whistle), descubierto en delfines mulares, parece servir para el mantenimiento de la cohesión social en las fluidas asociaciones de fusión fisión que forman estos animales (Caldwell, 1965; Janik & Slater, 1998), funcionando como una señal de reconocimiento individual

(Tyack, 1986; Sayigh *et al.*, 1999). En cambio, los estudios realizados por Ford (1989 y 1991) demostraron que las orcas poseen dialectos específicos de grupo, que parecen servir como señales para el mantenimiento de la cohesión social y para la coordinación de actividades (Ford, 1989, 1991; Deecke *et al.*, 2010).

El calderón de aleta corta posee un sistema social donde existen relaciones duraderas entre sus miembros, aunque parece existir cierto grado de intercambio de miembros entre los grupos (Mahaffy, 2012; Alves *et al.*, 2013; Servidio, 2014). Esto sugiere que podrían existir señales de reconocimiento en el calderón que podrían funcionar a distintos niveles, tanto individual como grupal.

Para la descripción de los diferentes tipos de vocalizaciones de los calderones, se marcaron y guardaron todos los contornos de las llamadas producidas por los animales. Una comparativa preliminar de los mismos, realizada por varios observadores, reveló que parecen existir similitudes en las llamadas de diferentes individuos, existiendo un segundo nivel de similitud a nivel grupal (Fig. III.3).

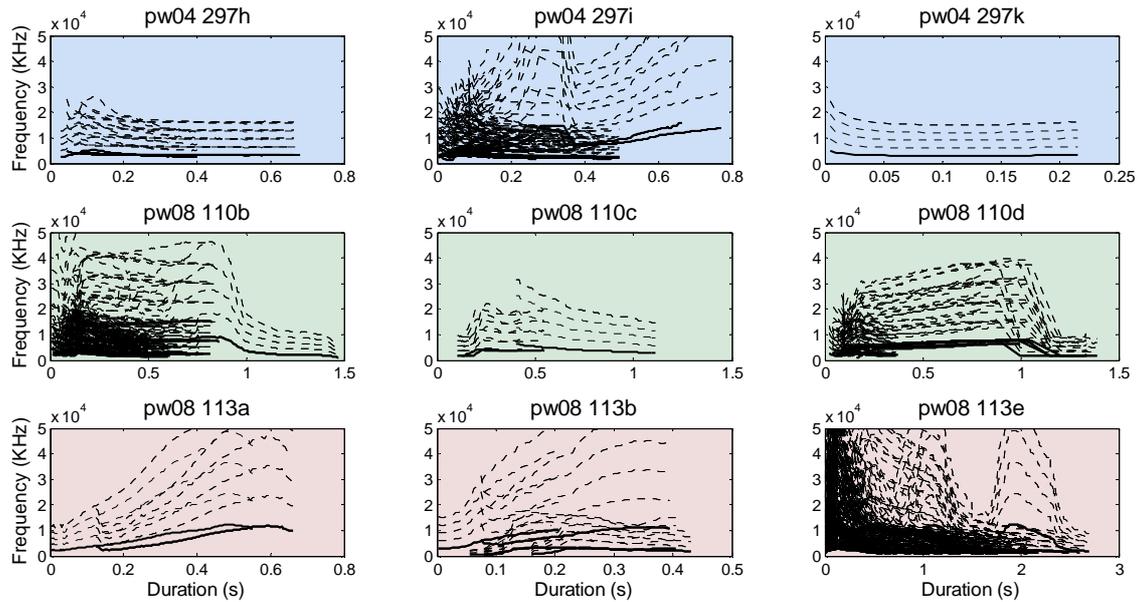


Figura III.3. Diferencias en los contornos de todas las llamadas de media frecuencia analizadas entre diferentes animales marcados, y a nivel de grupo. En cada caso se han incluido todas las llamadas localizadas con el método automático durante los periodos en que la marca permanecía adherida al animal. Cada fila representa a tres individuos diferentes marcados en el mismo grupo (señalados con el mismo color de fondo de cada recuadro). La línea continua representa los contornos de la fundamental y las líneas punteadas los 4 primeros armónicos. Nótese el parecido entre las llamadas producidas por un mismo individuo y entre miembros de un mismo grupo.

Estos resultados preliminares abren la puerta a la realización de estudios más detallados sobre las señales que sirven para el reconocimiento, pudiendo estudiar los diferentes niveles de información transmitidos dentro de los diferentes niveles de organización social observados en el calderón de aleta corta en Canarias.

BIBLIOGRAFÍA

- ALVES, F., QUÉROUIL, S., DINIS, A., NICOLAU, C., RIBEIRO, C., FREITAS, L., KAUFMANN, M. & FORTUNA, C. (2013). Population structure of short-finned pilot whales in the oceanic archipelago of Madeira based on photo-identification and genetic analyses: implications for conservation. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 23, 758-776.
- BIGG, M. A., OLESIU, P. F., ELLIS, G. M., FORD, J. K. B. & BALCOMB, K. C. (1990). Social organization and genealogy of resident killer whales (*Orcinus orca*) in the coastal waters of British Columbia and Washington State. *Rep Int Whal Comm (special issue)* 12, 383-405.
- BYERS, B. E. & KROODSMA, D. E. (2009). Female mate choice and songbird song repertoires. *Animal Behaviour* 77, 13-22.
- CALDWELL, M. C. (1965). Individualized whistle contours in bottle-nosed dolphins (*Tursiops truncatus*). *Nature* 207, 434-435.
- CLUTTON-BROCK, T. H. & ALBON, S. D. (1979). The roaring of red deer and the evolution of honest advertisement. *Behaviour* 69, 145-170.
- CONNOR, R. C., HEITHAUS, M. R. & BARRE, L. M. (2001). Complex social structure, alliance stability and mating access in a bottlenose dolphin 'super-alliance'. *Proc. R. Soc. Lond. B* 268, 263-267.
- CONNOR, R. C., MANN, J., TYACK, P. L. & WHITEHEAD, H. (1998). Social evolution in toothed whales. *TREE* 13.
- CURTIS, C. C. & STODDARD, P. K. (2003). Mate preference in female electric fish, *Brachyhyppopomus pinnicaudatus*. *Animal Behaviour* 66, 329-336.
- DARWIN, C. & BRITANNICA, E. (1872). The origin of species by means of natural selection.
- DEECKE, V. B., BARRETT-LENNARD, L. G., SPONG, P. & FORD, J. K. B. (2010). The structure of stereotyped calls reflects kinship and social affiliation in resident killer whales (*Orcinus orca*). *Naturwissenschaften* 97, 513-518.
- DEECKE, V. B. & JANIK, V. M. (2006). Automated categorization of bioacoustic signals: Avoiding perceptual pitfalls. *J. Acoust. Soc. Am.* 119.
- FISHER, R. A. (1930). *The genetical theory of natural selection: a complete variorum edition*. Oxford University Press.
- FORD, J. K. B. (1989). Acoustic behaviour of resident killer whales (*Orcinus orca*) off Vancouver Island, British Columbia. *Canadian Journal of Zoology* 67, 727-745.
- FORD, J. K. B. (1991). Vocal traditions among resident killer whales (*Orcinus orca*) in coastal waters of British Columbia. *Canadian Journal of Zoology* 69, 1454-1483.
- GETTY, T. (2006). Sexually selected signals are not similar to sports handicaps. *Trends in Ecology & Evolution* 21, 83-88.
- HILL, G. E., MONTGOMERIE, R., ROEDER, C. & BOAG, P. (1994). Sexual selection and cuckoldry in a monogamous songbird: implications for sexual selection theory. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 35, 193-199.
- HORN, A. G., LEONARD, M. L. & WEARY, D. M. (1995). Oxygen consumption during crowing by roosters: talk is cheap. *Animal Behaviour* 50, 1171-1175.
- JANIK, V. M. (2000). Food-related bray calls in wild bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). *Proceedings of the Royal Society* 267, 923-927.
- JANIK, V. M., SAYIGH, L. S. & WELLS, R. S. (2006). Signature whistle shape conveys identity information to bottlenose dolphins. *PNAS* 103, 8293-8297.

- JANIK, V. M. & SLATER, P. J. B. (1998). Context-specific use suggest that bottlenose dolphin signature whistles are cohesion calls. *Animal Behaviour* 56, 829-838.
- JENSEN, F. H., BEEDHOLM, K., WAHLBERG, M., BEJDER, L. & MADSEN, P. T. (2012). Estimated communication range and energetic cost of bottlenose dolphin whistles in a tropical habitat. *The Journal of the Acoustical Society of America* 131, 582-592.
- JOHNSTONE, R. A. (1995). Honest advertisement of multiple qualities using multiple signals. *Journal of theoretical Biology* 177, 87-94.
- LACHMANN, M., SZAMADO, S. & BERGSTROM, C. T. (2001). Cost and conflict in animal signals and human language. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 98, 13189-13194.
- LEONARD, M. L. & HORN, A. G. (1995). Crowing in relation to status in roosters. *Animal Behaviour* 49, 1283-1290.
- MADSEN, P. T., JENSEN, F. H., CARDER, D. & RIDGWAY, S. (2011). Dolphin whistles: a functional misnomer revealed by heliox breathing. *Biology Letters* 8, 211-213.
- MAHAFFY, S. D. (2012). Site fidelity, associations and long-term bonds of short-finned pilot whales off the island of Hawai'i. Master thesis, DTIC Document.
- MCCOMB, K. E. (1991). Female choice for high roaring rates in red deer, *Cervus elaphus*. *Animal Behaviour* 41, 79-88.
- NOREN, D. P., HOLT, M. M., DUNKIN, R. C. & WILLIAMS, T. M. (2013). The metabolic cost of communicative sound production in bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). *The Journal of experimental biology* 216, 1624-1629.
- SAYIGH, L. S., TYACK, P. L., WELLS, R. S., SOLOW, A. R., SCOTT, M. D. & IRVINE, A. B. (1999). Individual recognition in wild bottlenose dolphins: a field test using playback experiments. *Animal Behaviour* 57.
- SEARBY, A. & JOUVENTIN, P. (2004). How to measure information carried by a modulated vocal signature? *The Journal of the Acoustical Society of America* 116, 3192-3198.
- SERVIDIO, A. (2014). Distribution, social structure and habitat use of short-finned pilot whale, *Globicephala macrorhynchus*, in the Canary Islands. PhD thesis, St Andrews.
- SKOGLUND, C. R. (1961). Functional analysis of swim-bladder muscles engaged in sound production of the toadfish. *The Journal of biophysical and biochemical cytology* 10, 187-200.
- SZÁMADÓ, S. (2011). The cost of honesty and the fallacy of the handicap principle. *Animal Behaviour* 81, 3-10.
- TYACK, P. (1986). Whistle repertoires of two bottlenosed dolphins, *Tursiops truncatus*: mimicry of signature whistles? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 18, 251-257.
- VON SCHANTZ, T., BENSCH, S., GRAHN, M., HASSELQUIST, D. & WITZELL, H. (1999). Good genes, oxidative stress and condition-dependent sexual signals. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 266, 1-12.
- WEARY, D. M., LAMBRECHTS, M. M. & KREBS, J. R. (1991). Does singing exhaust male great tits? *Animal Behaviour* 41, 540-542.
- ZAHAVI, A. (1975). Mate selection-a selection for a handicap. *Journal of theoretical Biology* 53, 205-214.



Foto: Joaquín Gutiérrez