

Treball de Fi de Grau Experimental

ESTUDI DEL NÍNIXOL AMBIENTAL DE LES ESPÈCIES DE CETACIS DE LA COSTA CENTRAL-SUD CATALANA

EDGARD BALLESTA EDO

Grau en Biologia

Tutor: Joan Giménez Verdugo

Co-tutora: Montserrat Capellas Herms

Vic, juny de 2022

Agraïments

Aquest Treball de Final de Grau neix de l'interès i passió que sempre he tingut i ha anat creixent per la biologia marina. En primer lloc, agrair a tot el professorat de la Universitat de Vic de la Facultat de Ciències, Tecnologia i Enginyeria per despertar la meva curiositat i permetre'm aprendre sobre àmbits molt diferents de la biologia i també allunyats del mar. Gràcies a la Montserrat Capellas per ser la tutora d'aquest treball i marcar-me les pautes a seguir. I també a tots els amics que he fet a la universitat; Julia, Èlia, Germán, David, Gerard, Carla, Jaume i molts d'altres, sense ells no haguessin sigut tant entretinguts aquests anys.

Un any abans de fer el treball, vaig fer les pràctiques universitàries a Namíbia, a una associació anomenada Namibian Dolphin Project, una entitat que estudia els cetacis presents a la costa oest de Sud-Àfrica. Thanks to Simon Elwen, who accepted me as an intern and thanks to Jack Fearey, my internship tutor who made me learn and be more passionate about these lovely creatures, and made me realize that I wanted to study whales and dolphins around the world (I hope I'll be back to see our "TT's" populations). Also thanks to Ashlynn, Antonia and Sabrina who made my days there amazing.

A partir d'aquí, vaig contactar amb l' Associació Cetàcea, una organització que es dedica a la investigació i recerca de cetacis a la costa del Garraf, per tal de fer aquest Treball de Final de Grau. És per això que vull agrair a tots els membres de l'associació que em van obrir les portes des del primer dia i que m'han fet sentir com a casa en les sortides al mar. M'agradaria agrair a en Jorge Salamanca, a en Jason i especialment a en Fernando de Alvarado, els patrons i propietaris de les embarcacions que han permès les sortides al mar. També m'agradaria agrair als voluntaris i a les persones amigues de l'Associació que han participat en alguna de les sortides i han mostrejat i nutrit de dades aquest treball. I a tot l'equip de l'Associació Cetàcea encarregat de que tot funcioni; la Montse Valls, la Laura Almarcha, l'Eva Rizo, l'Abraham Mas, l'Abel Tomás, la Sílvia Juncà, l'Anna Conde, la Natàlia Fernández, el Blai Ruiz, el David Rodés, el David Jara, el Marc Caballero, l'Alba Martínez, l'Iris Anfruns, la Berta Muñoz, el Carlos Molina, el Ricard Marcos i l'Oriol Giralt.

I gràcies en especial al Joan Giménez i l'Oriol Giralt, de qui més he après escoltant-los parlar en les sortides al mar sobre cetacis i altres temes relacionats amb el medi marí i han fet que la meua passió per aquest món augmenti. També juntament amb el Ricard, amb qui malauradament no he coincidit en cap sortida, han tutoritzat i aportat la visió més científica i l'experiència necessària que m'han permès confeccionar aquesta memòria correctament.

Durant la confecció del treball, el Joan Giménez, juntament amb el Renaud de Stephanis m'han donat l'oportunitat de treballar a CIRCE (Conservation, Information and Research on Cetaceans), una associació que es dedica a investigar i fer recerca de les espècies de cetacis presents a l'Estret de Gibraltar com a tècnic d'investigació. Entendre les preferències ambientals i ecològiques de les espècies presents a l'Estret m'han ajudat a l'hora de discutir els resultats. La meua estància aquí ha sigut més amena gràcies a totes les persones que he conegut. Sobretot gràcies a la Cinta i la Maria, amb qui he conviscut dia a dia i han aguantat els meus dilemes amb la discussió del treball.

Finalment, m'agradaria agrair a totes les persones que han estat al meu costat dia a dia, a la meua gent de Sabadell, que m'impulsen a ser millor i em fan tocar de peus a terra quan és necessari; infinites gràcies Judit, Jan, Quim, Gerard, Marta, Maria, Albert, Àlex, Berta entre d'altres. De veritat que sense vosaltres tot hagués sigut una mica més difícil.

Gràcies també a tota la meua família, de qui aprenc cada dia i m'ha recolzat i dona't tot el necessari perquè pugui estudiar el que més m'agrada. Gràcies als meus pares Magda i Vicenç i al meu germà Jan. Aquest treball també té un troçet vostre.

Resum

El Mar Mediterrani és una àrea molt rica en biodiversitat, fins a 10 espècies de cetacis s'hi poden trobar i conviure-hi al llarg de les dues conques. Aquest estudi fet a la conca occidental utilitza quatre variables geogràfiques, dues estàtiques (profunditat i pendent) i dues dinàmiques (temperatura de la superfície del mar i concentració de clorofil·la a), per tal de determinar la preferència d'hàbitat i el solapament i/o partició del nínxol ambiental de quatre espècies que habiten la costa central-sud catalana. El rorqual comú habita aigües oceàniques, generalment més enllà de la plataforma continental i amb estacionalitat durant els mesos d'hivern i primavera. El cap d'olla gris és oceànic i queda confinat en aigües profundes i de forts pendents associat als canyons submarins. El dofí ratllat es troba distribuït per tota l'àrea d'estudi amb preferència per la zona oceànica d'aquesta, evitant les àrees nerítiques. Finalment, el dofí mular habita les aigües costaneres amb un pendent baix. El solapament entre les espècies és comparativament elevat en el cas del dofí ratllat amb el cap d'olla gris i el rorqual comú, suggerint que poden conviure a l'àrea oceànica degut a no competir pels mateixos recursos. El dofí mular no mostra solapament amb cap de les espècies, ja que, té una distribució costanera. Totes les espècies poden coexistir degut a diferències en el nínxol ambiental i/o en el tròfic.

Paraules clau: preferència ambiental, solapament i/o partició del nínxol, coexistència d'espècies, costa central-sud Mediterrani, variables ecogeogràfiques.

Summary

The Mediterranean sea is an area rich in biodiversity, up to ten species can be found in it. This study at the Western Basin, uses four ecogeographical variables, two static (depth and slope) and two dynamic (sea surface temperature and chlorophyll a concentration), to determine the habitat preference and the niche overlap and/or partitioning of four species that inhabit the South Central Catalan Coast. The fin whale generally inhabits oceanic waters, sometimes on the continental shelf, in both cases during winter and spring. The Risso's dolphin is oceanic and is confined in deep waters and high slope, associated with submarine canyons. The striped dolphin is distributed throughout the study area with a preference for the oceanic zone, avoiding neritic areas. Finally, the bottlenose dolphin inhabits shallow waters with low slope. The overlap between species is comparatively high in the case of striped dolphins with Risso's dolphins and fin whales, suggesting that they can coexist in the oceanic area because they do not compete for the same resources. The bottlenose dolphin shows no overlap with any of the species, as it has a coastal distribution. All species can coexist due to differences in environmental and/or trophic niche.

Key words: habitat preference, niche overlap and/or partitioning , species coexistence, Mediterranean South Central Coast, ecogeographical variables.

Índex

1. Introducció	1
1.1. Nínxol fonamental i real	1
1.2. Nínxol Grinel·lià i Eltonià.....	1
1.3. Partició i solapament dels nínxols ambientals.....	2
1.4. Cetacis i el Mar Mediterrani.....	2
2. Objectius	8
3. Metodologia.....	9
3.1. Àrea d'estudi.....	9
3.2. Recollida de dades.....	10
3.3. Variables ecogeogràfiques (EGV).....	10
3.4. Anàlisi de dades	12
4. Resultats	13
4.1. Albiraments i sortides al mar.....	13
4.2. Anàlisi de correlació.....	15
4.3. Relació entre espècies i variables ecogeogràfiques.....	16
4.4. Mida i solapament dels nínxols ambientals	18
5. Discussió.....	21
6. Conclusions.....	25
7. Bibliografia	26

1. Introducció

L'estudi del medi ambient i les interaccions entre diferents organismes i el seu entorn és essencial per entendre el bon funcionament dels ecosistemes. L'ecologia és la branca de la biologia que investiga totes aquestes relacions (Ballance, 2018). Un concepte destacable que ha estat definit i estudiat històricament és el nínxol ecològic o ambiental de les espècies. Definit per Hutchinson (1957) com l'hiperespai d'n-dimensions format per diversos factors ambientals que permeten que una espècie hi pugui viure en funció dels seus requeriments. A la vegada, el mateix autor diferencia el nínxol ambiental entre el nínxol fonamental i el real. El present estudi, utilitza variables geogràfiques per determinar la preferència ambiental i el solapament i/o partició del nínxol ambiental real de quatre espècies de cetacis a la costa central-sud catalana.

1.1. Nínxol fonamental i real

El nínxol ambiental fonamental fa referència a un hiperespai multidimensional comprès per unes condicions ambientals determinades (abiòtiques i biòtiques) en què una espècie es pot reproduir i sobreviure, ja que els seus requeriments s'adeqüen a aquelles condicions (Hutchinson, 1957).

D'altra banda, el nínxol ambiental real, és aquell espai dins del nínxol ambiental fonamental en què l'espècie persisteix i habita tot i la presència d'altres espècies amb les quals competeix (Hutchinson, 1957). Aquest últim és el que s'analitzarà i en el que es centra el present estudi. Descriure i estudiar els nínxols ambientals de les espècies és cada cop més freqüent en l'ecologia moderna, ja que permet un millor enteniment de les respostes ecològiques d'aquestes als canvis ambientals ràpids (Franklin, 2013).

1.2. Nínxol Grinel·lià i Eltonià

La definició de nínxol esmentada anteriorment, genera controvèrsia dins la comunitat científica perquè no fa distinció entre les respostes que tenen els organismes a l'ambient ni l'efecte que aquests hi causen (Chase & Leibold, 2003; Peterson et al., 2011). Per això, és de gran utilitat diferenciar els factors ambientals que conformen el nínxol; els recursos i les condicions (Soberón, 2007). Els recursos són consumits i els organismes generen un impacte sobre ells i hi competeixen (Chase & Leibold, 2003; Leibold, 1995). Les condicions són les variables ambientals, per les quals la competició no és rellevant (Austin & Smith, 1990; Hutchinson, 1978). Aquesta diferenciació permet fer una distinció entre nínxols ambientals que s'adequa més al funcionament dels ecosistemes de forma pràctica. Es fa referència als conceptes de nínxol descrits per Grinnell i Elton (Devictor et al., 2010; Soberón, 2007).

El nínxol Grinel·lià (Grinnell, 1917) té en compte l'hàbitat i presenta les condicions ambientals com a variables, també descriu les respostes que tenen les espècies en forma d'adaptacions.

D'altra banda, el nínxol Eltonià es centra en dinàmiques que involucren els recursos i els consumidors (Elton, 1927; Leibold, 1995; MacArthur, 1968; Vandermeer, 1972). Els conceptes real i fonamental definits per Hutchinson (1957,1978) poden ser utilitzats en els dos nínxols acabats d'exposar. Tot i això, la manera d'estudiar cada un dels nínxols és diferent i també la forma de mesurar les variables (Soberón, 2007). L'estudi presentat es centra en l'estudi del nínxol Grinel·lià dels cetacis de la costa central-sud catalana. Tot i així , tenir en compte el funcionament del nínxol Eltonià és essencial per poder tenir un millor enteniment del què passa realment.

1.3. Partició i solapament dels nínxols ambientals

Determinar i analitzar el nínxol ecològic de les espècies pot donar una bona visió de les diverses interaccions que hi ha entre espècies diferents que ocupen una mateixa àrea. Es dona partició o segregació del nínxol en el moment en què els nínxols de les espècies en qüestió no siguin prou similars, permetent així la coexistència en una mateixa àrea. Malgrat això, si els nínxols són semblants, es preveu que una de les espècies es vegi exclosa per competició directa, ja sigui tròfica, espacial, etc., sempre i quan els recursos siguin limitants o s'arribi a la capacitat de càrrega màxima de l'ecosistema (Fernández et al., 2013). La diferenciació dels nínxols es veu afectada per l'especialització de les espècies i la competició envers l'explotació de recursos, tal que una competitivitat més elevada comporta un major nombre de mecanismes de segregació (especialització) per tal d'assegurar la supervivència i coexistència de les espècies (Frontier et al., 2008; Lévêque, 2001; Mancini et al., 2014; Navarro et al., 2013). Seguint amb això, aplicar models d'estudi de nínxols a espècies individuals dins d'una comunitat, possibilita avaluar la coexistència i preferència d'hàbitats (Ballard et al., 2012), com seria l'exemple de comparar nínxols ecològics per avaluar els mecanismes que permeten la coexistència i predir com les espècies respondran a canvis ambientals i a possibles alteracions en la distribució d'altres espècies simpàtriques (Chase & Leibold, 2003; MacLeod et al., 2009).

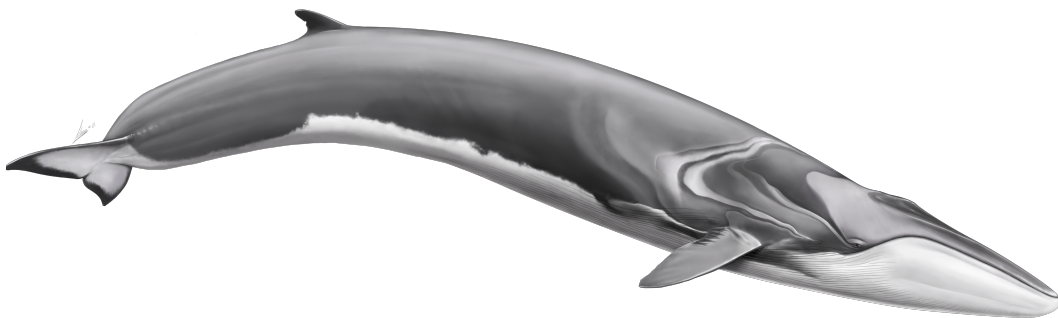
1.4. Cetacis i el Mar Mediterrani

Recentment, s'han elaborat diversos estudis que analitzen la preferència d'hàbitat i els nínxols ambientals de diverses espècies (Borrell et al., 2021; Fernández et al., 2013; Giménez et al., 2018). Alguns d'aquests estudis s'han dut a terme al Mar Mediterrani, un mar semitancat considerat un punt calent de biodiversitat tant en flora com en fauna, principalment a les zones costaneres, amb una gran quantitat d'endemismes (Coll et al., 2010). Dins de tota aquesta biodiversitat s'hi troben els cetacis, depredadors marins de gran mida que es troben als nivells més alts de la xarxa tròfica i són proposats com a bons indicadors de l'estat de salut de l'ecosistema (Santos & Pierce, 2015). Actualment, hi ha deu espècies considerades residents en aquest mar. Nou d'elles històriques; el roqual comú (*Balaenoptera physalus*), el dofí ratllat (*Stenella coeruleoalba*), el dofí mular (*Tursiops truncatus*), el cap d'olla gris (*Grampus griseus*), el dofí comú (*Delphinus delphis*), el catxalot (*Physeter macrocephalus*), el cap d'olla negra d'aleta llarga (*Globicephala melas*), el zifid de

Cuvier (*Ziphius cavirostris*) i l'orca (*Orcinus orca*) a l'Estret de Gibraltar (Notarbartolo & Sciara, 2002). Recentment s'ha afegit el dofí rostrat (*Steno bredanensis*) a la conca oriental del Mediterrani (Kerem et al., 2016). El present estudi es centra en l'anàlisi del nínxol ambiental de les quatre espècies de cetacis més albirades a la conca occidental del Mediterrani:

Rorqual Comú

És l'únic misticet o balena amb barbes resident al Mar Mediterrani i pertany a la família Balaenopteridae (Notarbartolo di Sciara, 2016).



Imatge 1. Il·lustració del rorqual comú cedida per Associació Cetàcea, realitzada per Gonzalo Jara.

Al Mediterrani, es distribueix de forma heterogènia i amb força variacions tant al llarg de l'any com entre un any i un altre. Presenta preferència pels mesos d'estiu en zones d'alta producció primària com podria ser el mar de Ligúria on hi ha una alta abundància de preses (Druon et al., 2012). Durant els mesos de tardor i primavera es donen moviments migratoris al llarg de la costa catalana, sent presents els albiraments en àrees com la costa del Garraf o el Cap de Creus. El seu hàbitat varia segons la regió sent més comú trobar-lo en aigües pelàgiques, tot i també ser present en aigües costaneres. Malgrat tot, ni el patrons de moviments ni els cicles estacionals són molt clars per aquest cetaci (Notarbartolo Di Sciara et al., 2003).

L'alimentació al Mediterrani és principalment de krill (*Meganyctiphanes norvegica*) que capturen fins i tot més enllà dels 470 metres de profunditat. Es suggereix que els moviments verticals migratoris diaris que duu a terme el krill, tenen un efecte en l'ecologia del rorqual (Geijer et al., 2016; Notarbartolo Di Sciara et al., 2003).



Imatge 2. Dors del rorqual comú. Fotografia realitzada per Ricard Marcos, Associació Cetàcea.

Cap d'olla gris

Cetaci que pertany a la família Delphinidae i es caracteritza per tenir el cap bulbós i el cos gris ple de cicatrius fetes generalment per individus de la mateixa espècie. La seva distribució al Mediterrani no és molt coneguda, malgrat això se sol albirar en arxipèlags allunyats de la costa o en zones de la plataforma continental i sobretot al talús continental associat a canyons submarins en profunditats mitjanes d'entre els 700 i 1.280 metres (Cañadas & Sagarminaga, 1994; Notarbartolo Di Sciara et al., 1993). Això es deu a que s'alimenta principalment de cefalòpodes, amb una clara preferència pels calamars mesopelàgics (Bearzi et al., 2011).



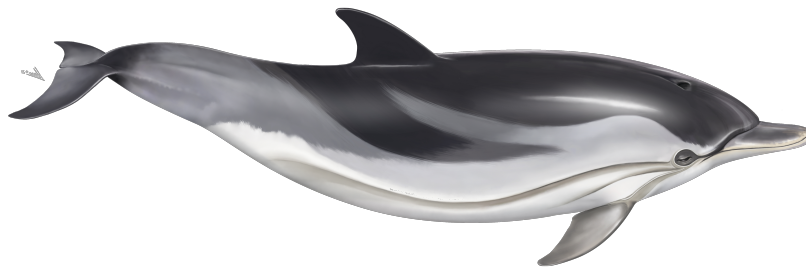
Imatge 3. Il·lustració del cap d'olla gris cedida per Associació Cetàcea, realitzada per Gonzalo Jara.



Imatge 4 i 5. Tres exemplars de cap d'olla gris, a l'esquerra un individu solitari adult i a la dreta la mare adulta amb la cria. Fotografia de l'esquerra realitzada per Joan Giménez i la de la dreta per Ricard Marcos, Associació Cetàcea.

Dofí ratllat

És un petit dofí d'uns 2,5 metres de longitud, cos estilitzat i un patró cromàtic diferencial que inclou una llarga franja entre blanca i gris clar que s'estén des de l'alçada de les espatlles cap amunt i en direcció a l'aleta dorsal (Reeves et al., 2005). Forma part de la família Delphinidae i és el cetaci més comú i abundant al mar Mediterrani.



Imatge 6. Il·lustració del dofí ratllat cedida per Associació Cetàcea, realitzada per Gonzalo Jara.

Es distribueix per tota la conca, tot i que especialment a l'occidental, on habita essencialment aigües oceàniques, més enllà de la plataforma continental, freqüentant àrees on les profunditats ascendeixen al voltant dels 600 metres. Generalment, coincidint amb zones on es donen processos d'aflorament d'aigües profundes d'alta productivitat primària (Aguilar, 2000; Archer & Perrin, 1999). La principal conseqüència d'aquest augment de productivitat és un major nombre de peixos i cefalòpodes, les principals preses del dofí ratllat.

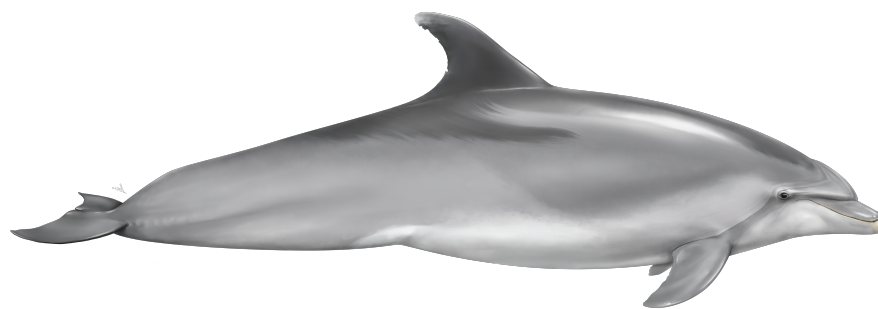


Imatge 7 i 8. Dos exemplars de dofí ratllat a l'esquerra i un grup nombrós de dofins ratllats viatjant a la dreta. Fotografia de l'esquerra realitzada per Ricard Marcos i la de la dreta per Sílvia Juncà, Associació Cetàcea.

La dieta del dofí ratllat al Mediterrani ha evolucionat durant les últimes dècades degut a canvis en les densitats poblacionals de les seves preses. L'estudi de Aznar et al. (2017) suggereix que actualment s'alimenta de preses nerítiques, sobretot els juvenils de lluç (*Merluccius merluccius*) que han patit un augment els últims anys degut a un descens dels depredadors demersals.

Dofí mular

El dofí mular, és un odontocet de la família Delphinidae de gran mida que pot arribar als 3,7 metres de longitud en algunes zones del planeta. Presenta una coloració gris monocromàtica i es distribueix per tota la conca del Mediterrani. A diferència del dofí ratllat, el mular freqüenta aigües més properes a la costa fins uns 200 metres de profunditat i menys present en aigües pelàgiques (Reeves & Notarbartolo Di Sciara, 2006).



Imatge 9. Il·lustració del dofí mular cedida per Associació Cetàcea, realitzada per Gonzalo Jara.

La dieta del dofí mular pot ser molt variada segons la zona geogràfica, ja que es tracta d'un depredador oportunista. A la conca occidental del Mediterrani, la principal presa d'aquest odontocet és el lluç i de forma excepcional alguna espècie de cefalòpode (Bearzi et al., 2009; Blanco et al., 2001).



Imatge 10 i 11. Grup de dofins mulars a l'esquerra i dos exemplars de la mateixa espècie a la dreta. Fotografia de l'esquerra realitzada per Ricard Marcos i la de la dreta per Oriolt Giral, Associació Cetàcea.

L'estatus de conservació del rorqual comú i els dofins ratllat i mular és vulnerable, mentre que el cap d'olla gris no es tenen dades suficients segons la llista roja de la UICN (Unió Internacional per la Conservació de la Naturalesa). Aquest fet és preocupant des de fa temps degut als impactes antropogènics que han augmentat durant les últimes dècades. La sobrepesca, la contaminació tant química com acústica, les interaccions amb pesqueries, les col·lisions amb embarcacions i en general la degradació de l'hàbitat són les principals amenaces que afecten negativament aquests mamífers marins (Avila et al., 2018; Marsili et al., 2018).

2. Objectius

Per tal de tenir en un millor enteniment dels requeriments ambientals del rorqual comú, el dofí ratllat, el dofí mular i el cap d'olla gris i les interaccions que existeixen entre ells i així servir d'ajuda per a futurs estudis i accions de conservació, aquest estudi té com a objectius:

- Determinar quina és la preferència ambiental del rorqual comú, el dofí ratllat, el dofí mular i el cap d'olla gris a la costa central-sud catalana.
- Determinar si existeix segregació i/o solapament dels nínxols ambientals de les quatre espècies esmentades anteriorment a la costa central-sud catalana.

3. Metodologia

3.1. Àrea d'estudi

L'àrea estudiada es troba al mar Mediterrani, un mar semitancat format per dues conques diferenciades físicament per la península italiana. El present estudi es duu a terme a la conca nord-occidental, més concretament al mar Catalano-balear. El litoral català compta amb una plataforma continental més aviat estreta que oscil·la entre els 15 i els 25 km d'amplada. En la major part del seu recorregut, s'hi acostumen a trobar canyons submarins (Amblas et al., 2006). Aquestes estructures submarines permeten zones d'altres profunditats relativament properes a la costa, que afavoreixen la presència de diferents hàbitats i com a conseqüència una alta biodiversitat.

Centrats estrictament en l'àrea mostrejada per fer l'estudi, va des del municipi de Gavà (Baix Llobregat) fins a Segur de Calafell (Baix Penedès), compresa dins un semicercle de 25 milles nàutiques de radi des del port del Garraf. Dins del semicercle s'hi troba la plataforma continental relativament estreta esmentada anteriorment i fins a quatre canyons submarins; el Canyó de Cubelles, el del Foix, el de Berenguera i el de Morràs. També s'hi troben fins a tres àrees de protecció marines. Les dues àrees més properes a la costa formen part de Xarxa Natura 2000 i donen protecció pràcticament a tota la plataforma continental que es troba a l'àrea d'estudi (Figura 1).

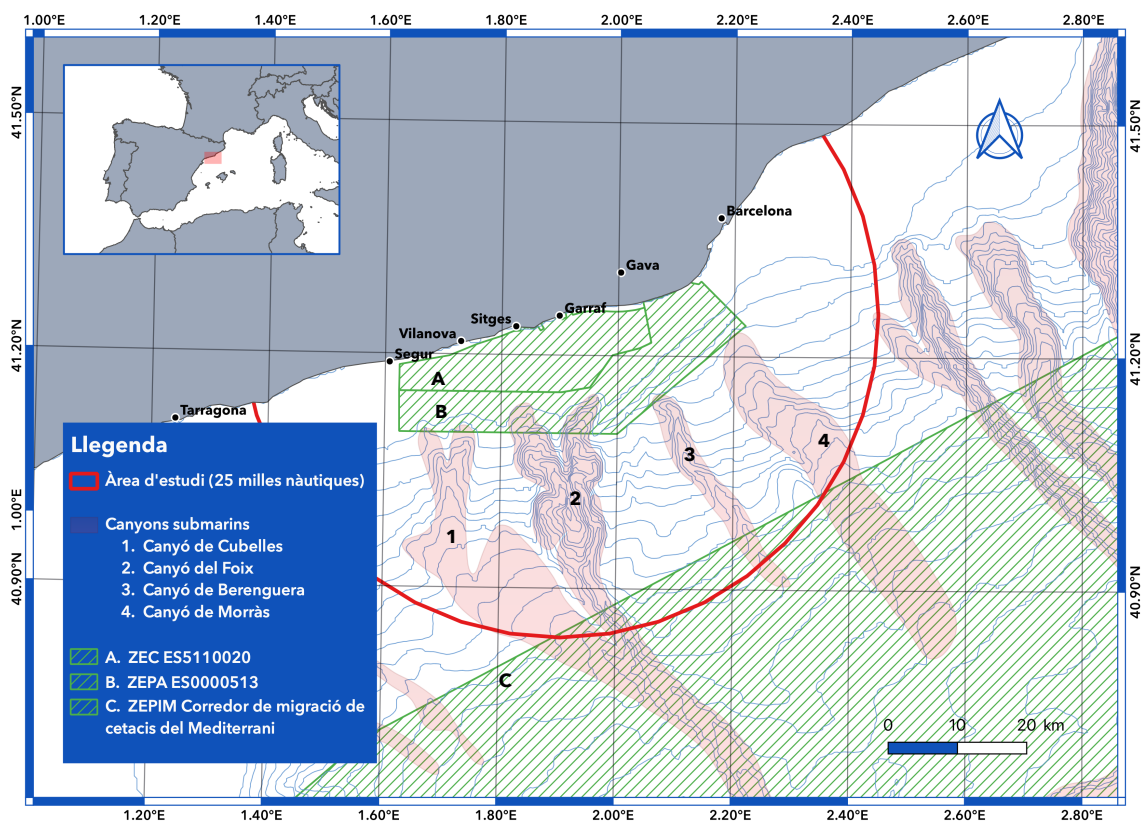


Figura 1. Àrea de mostreig on s'ha realitzat l'estudi. Mapa on es mostra la localització tant dels canyons submarins com de les àrees de protecció. Font pròpia.

L'àrea de protecció en contacte amb la costa s'anomena Costes del Garraf i es reconeix com una Zona d'Especial Conservació (ZEC ES5110020) per a 15 espècies d'aus marines, la tortuga careta (*Caretta caretta*) i el dofí mular. Pel que fa l'àrea més allunyada de la costa i en contacte amb el talús continental s'anomena Espai Marí del Baix Llobregat-Garraf i és una Zona de Protecció per a les Aus (ZEPA ES0000513) que té com a finalitat protegir fins a 22 espècies d'aus marines. Per últim, hi ha una última àrea de protecció, la qual no forma part de Xarxa Natura 2000 i que es troba a les zones més allunyades dels canyons submarins i a la part final de l'àrea mostrejada anomenada Corredor de migració de cetacis del Mediterrani i és una Zona Especialment Protegida d'Importància per al Mediterrani (ZEPIM) (Figura 1).

3.2. Recollida de dades

Les dades s'han obtingut a partir de sortides a l'àrea d'estudi realitzades per l'Associació Cetàcea des de l'any 2013 fins a mitjans de 2021 englobades en el marc del Projecte Foto-Identificació: Balenes i dofins del litoral català. Tot el període d'estudi s'ha mostrejat amb la mateixa metodologia per a la recollida de les dades.

Les dades es recullen mitjançant sortides al mar amb un mínim de dos investigadors. Les sortides s'han efectuat mitjançant diverses embarcacions d'almenys 11-12 metres d'eslora a motor amb una elevació d'entre 2-3 metres sobre el nivell del mar per a una millor observació dels cetacis. Totes les sortides respecten les directrius que demana el Reial Decret 1727/2007 i l'autorització administrativa del Ministeri per a la Transició Ecològica i el Repte Demogràfic.

Quan es produeix un albirament s'enregistra mitjançant el GPS les coordenades de posició de l'albirament, juntament amb la composició del grup i el seu comportament.

Per al present estudi, les dades posteriorment analitzades es centren principalment en quina és l'espècie albirada i quines són les coordenades GPS (latitud i longitud).

3.3. Variables ecogeogràfiques (EGV)

Per analitzar el nínxol ambiental s'utilitzen 5 variables per cada albirament. Per una banda tres estàtiques; la profunditat, el pendent del sòl submarí i la distància a la costa, i dues variables dinàmiques; la temperatura de la superfície del mar (TSM) i la concentració de clorofil·la a (CHL). S'ha utilitzat aquestes variables perquè són àmpliament utilitzades en estudis sobre preferència d'habitat en cetacis (Cañadas et al., 2005; Hooker et al., 1999).

Variables estàtiques

Les variables estàtiques són aquelles que es mantenen constants en el temps. Posteriorment, es tracten i relacionen amb els albiraments a partir del programari QGIS 3.22 Biatowieza. Tant les coordenades dels albiraments, com les capes utilitzades i les variables ecogeogràfiques es tracten en el mateix sistema de referència (EPSG: 32631 - WGS 84 / UTM zone 31N).

Primerament s'introdueixen les coordenades dels albiraments formant així una capa de punts i una capa shapefile dels països del món obtinguda de Eurostat (<https://ec.europa.eu/eurostat>).

La **profunditat** (metres) s'obté de la Carta Batimètrica General dels Oceans (GEBCO) (<https://www.gebco.net>) descarregant una capa ràster compresa entre les coordenades que corresponen a l'àrea d'estudi. El **pendent** (percentatge) s'obté modificant la mateixa capa ràster descarregada per la profunditat i extreient els diferents valors del pendent amb l'eina de Ràster "Pendent". A partir d'aquí s'utilitza el complement "Point Sampling Tool" per associar un valor de profunditat i pendent a cada albirament.

Per obtenir la **distància a la costa** (metres) de cada albirament s'ha utilitzat el complement "NNJoin", que permet obtenir els valors de distància en metres entre el punt que correspon a l'albirament, i el punt més proper a la costa de la capa shapefile de països del món.

Variables dinàmiques

Les variables dinàmiques són aquelles que canvien contínuament, segons el dia de l'any. Per això la seva obtenció és diferent en relació a les estàtiques. Per a tractar aquestes variables i associar-les a cada un dels albiraments, s'utilitza el programari R 4.1.2, havent descarregat prèviament les dades de TSM i CHL de la base de dades Copernicus (<https://marine.copernicus.eu>).

Les dades de **concentració de clorofil·la a** (mg/m^3) s'extreuen d'una base de dades anomenada OCEANCOLOUR_GLO_CHL_L4_REP_OBSERVATIONS_009_082 que via satèl·lit capta les dades de clorofil·la a dissolta a l'aigua des del 1997 fins al present.

Pel que fa les dades corresponents a la **temperatura de la superfície del mar** (en graus Kelvin) s'han extret de la base de dades anomenada SST_MED_SST_L4_NRT_OBSERVATIONS_010_00 que proporciona informació diària també via satèl·lit de la temperatura del mar Mediterrani.

Les dues variables s'han analitzat de forma igual a partir del programari R. En primer lloc s'han importat les capes .nc descarregades de Copernicus i el csv. amb les dades dels albiraments; l'espècie, la data (ex: 2021-02-12), les coordenades (latitud/longitud). Posteriorment es busca i s'extreu el valor de la variable per a cada localització disponible.

3.4. Anàlisi de dades

Només s'analitzen els albiraments que contenen valors per a totes les variables ecogeogràfiques de l'anàlisi. L'estudi utilitza com a metodologia principal per analitzar les dades el paquet d'R "Dynamic Range Boxes" (DynRB). És un mètode robust no paramètric que quantifica la mida i el solapament. Es calcula el solapament i el volum dels nínxols ambientals a partir del mètode d'agregació mitjana (mean), que avalua el grau de similitud de dos nínxols basant-se en la mitjana del solapament de les diferents dimensions (Junker et al., 2016), en el cas de l'estudi les variables ecogeogràfiques. També s'obtenen dades sobre la mida real del nínxol de cada espècie aplicant el mateix mètode d'agregació "mean". El paquet permet utilitzar dos altres mètodes d'agregació. Malgrat això, s'ha utilitzat el mètode "mean" perquè és el que es creu que permet una millor comparació amb altres anàlisis elaborats.

És important remarcar que aquest anàlisi no permet identificar quin és el nínxol fonamental de les espècies, sinó comparar el nínxol real, tant pel solapament com per la mida d'aquest. També és interessant fer un anàlisi de correlació de les diferents variables utilitzades i en cas que la correlació sigui significativa es recomana eliminar una de les variables causals de la relació. En el cas de l'estudi s'utilitza la correlació de Pearson aplicant el p-valor $< 0,05$ (Junker et al., 2016).

4. Resultats

4.1. Albiraments i sortides al mar

Un total de 171 sortides al mar es van realitzar entre els anys 2013 i 2021. L'any amb menys sortides va ser el 2015 amb un total de 5, i l'any amb més sortides va ser el 2021 amb un total de 31 (Figura 2). Tot i això, de l'any 2021 només s'han agafat dades fins el 15 de juny degut a que només hi ha valors de la variable dinàmica CHL fins aquesta data. La mitjana de sortides per any és de 19, amb una desviació estàndar (DE) de 8,23.

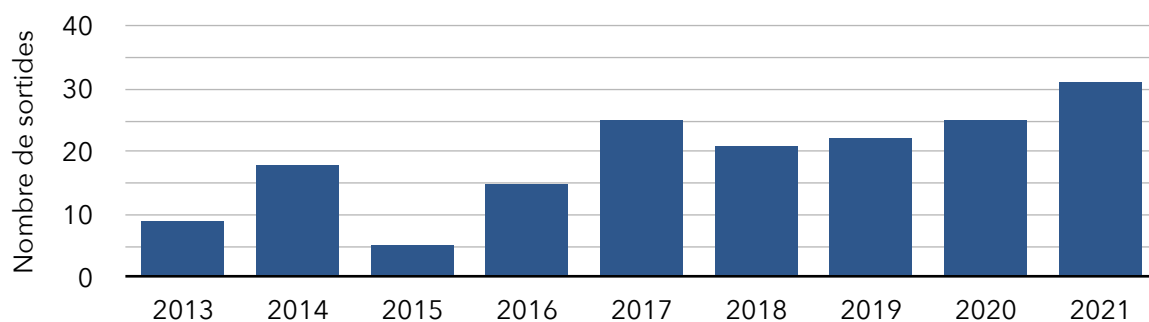


Figura 2. Nombre de sortides total per cada any. Font pròpia.

Seguint amb això, l'any amb menys albiraments és el 2015 amb només 5, coincidint amb l'any que menys sortides es van realitzar. El 2021 es van fer fins a un màxim de 120 albiraments coincidint també l'any de més albiraments amb l'any de més sortides. Pel que fa la mitjana d'albiraments per any és de 39,89 i la DE de 34,32 (Figura 3).

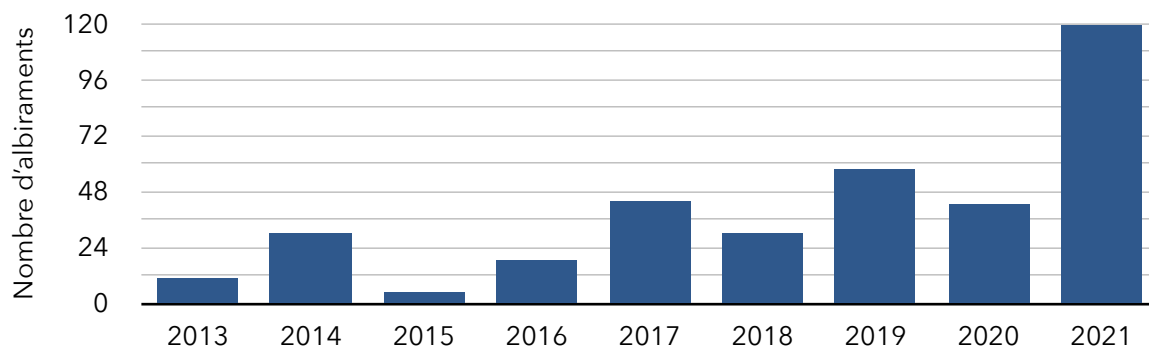


Figura 3. Nombre d'albiraments total per any. Font pròpia.

L'espècie amb més albiraments al llarg dels 9 anys de recollida de dades és el dofí ratllat (230), el segueixen el dofí mular (57) i el rorqual comú (51). L'espècie amb menys albiraments és el cap d'olla gris (21) (Figura 4).

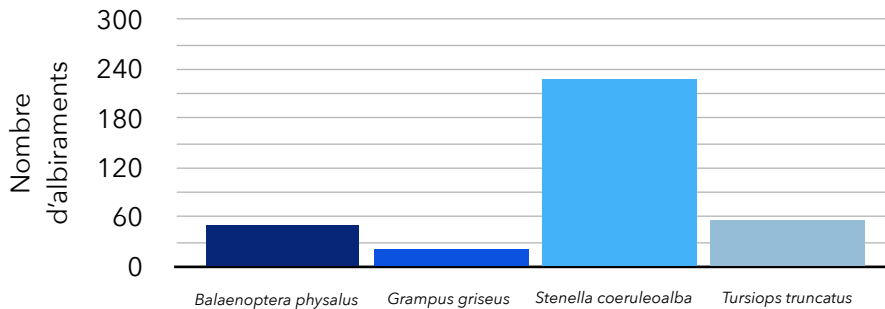


Figura 4. Gràfic de barres del total d'albirament per cada espècie entre el 2013-2021. Font pròpia.

També es fa una comparativa dels albiraments de cada espècie per cada un dels anys. Pel que fa l'espècie més albirada cada un dels anys mostrejats ha sigut el dofí ratllat a excepció del 2016 que tant el dofí ratllat com el rorqual comú compten amb el mateix nombre d'albiraments. La mitjana i DE del dofí ratllat és de 25,56 albiraments per any i DE de 24,68. El segueixen el dofí mular i el rorqual amb una mitjana i DE de 6,33 i 3,84 pel dofí i 5,67 i 7,4 pel rorqual. Altra vegada, l'espècie amb una mitjana més baixa és el cap d'olla gris que compta amb una mitjana de 2,33 albiraments per any i DE de 2,24 (Figura 5).

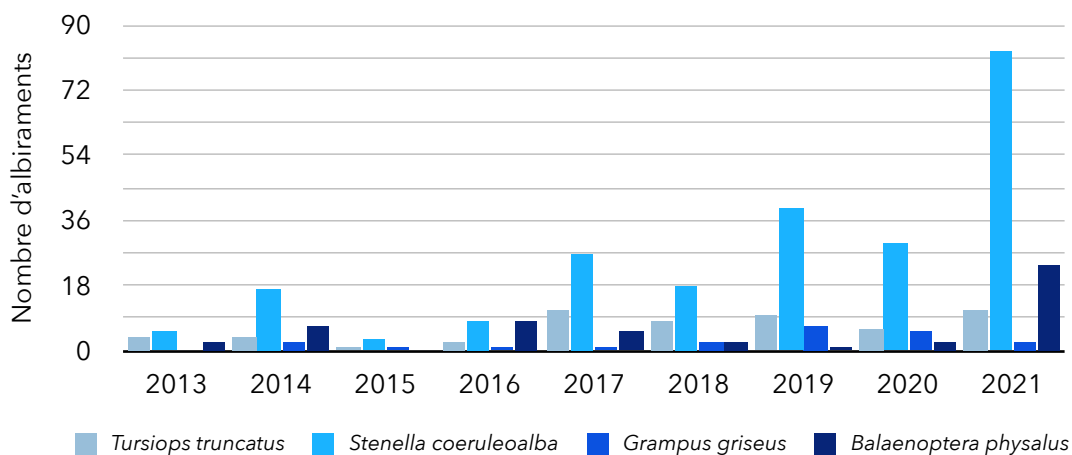


Figura 5. Gràfic de barres que mostra una comparativa dels albiraments de cada espècie per cada any. Font pròpia.

S'aprecien certs patrons en quant a la distribució espacial de les quatre espècies mostrejades. En general, el dofí mular és principalment albirat a prop de la costa sobre la plataforma continental, produint-se la majoria dels albirs en aquestes zones. El cap d'olla gris també mostra un patró bastant marcat, sent principalment albirat en zones associades a canyons submarins allunyats de la costa. El dofí ratllat no és present a la plataforma continental i es comença a albirar a la zona del talús, mentre que el rorqual comú si que se l'ha albirat tant a la plataforma continental com al talús. Malgrat això, sembla que aquestes dues últimes espècies estan més àmpliament distribuïdes (Figura 6).

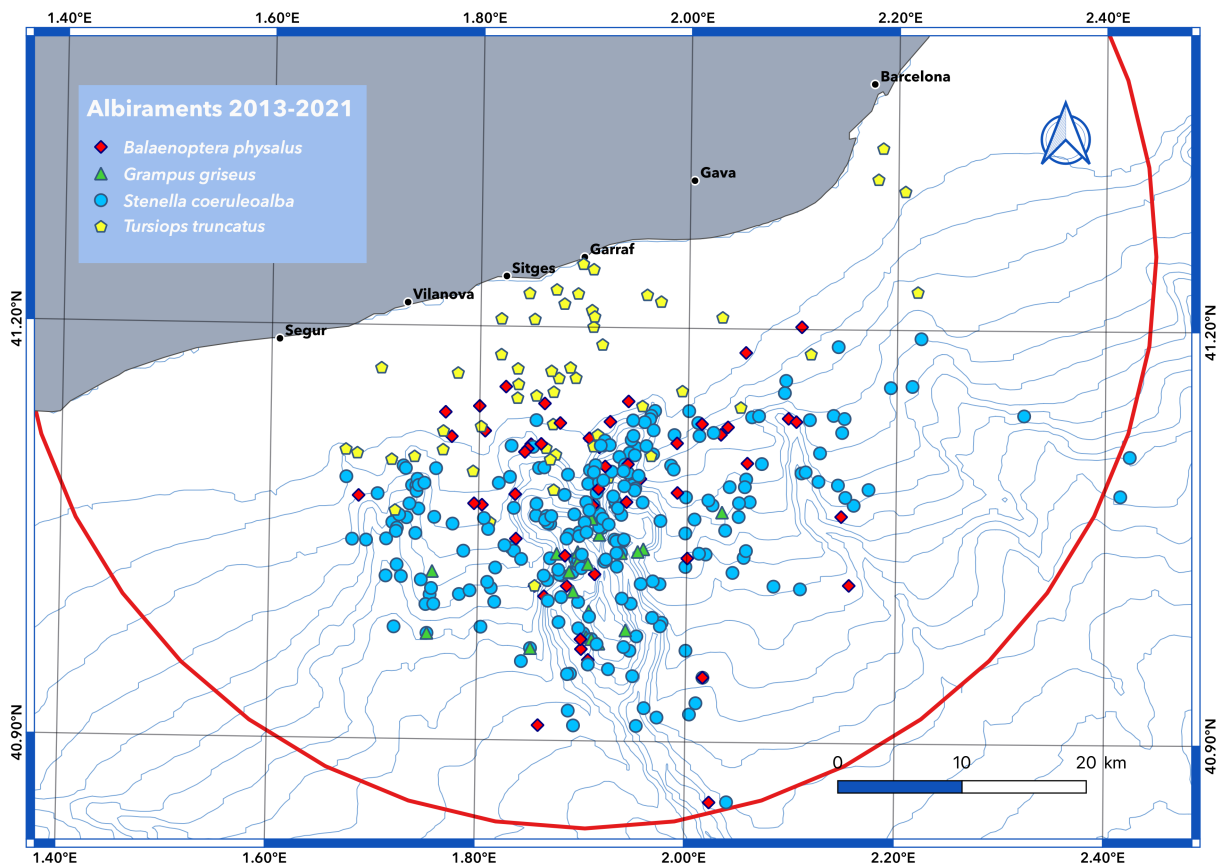


Figura 6. Mapa de la distribució dels albirs a l'àrea d'estudi. Les isòbates o corbes de profunditat es mostren cada 100 metres. Font pròpia.

4.2. Anàlisi de correlació

Com s'ha comentat al apartat 3.4., s'ha fet l'anàlisi de correlació de les diferents variables. Els resultats mostren que el p-valor és menor de 0,05 en tots els casos excepte en el càlcul de la correlació entre el pendent i la TSM (Figura 7). Això significa que la correlació és significativa en tots els casos restants i que existeix correlació lineal entre elles (Dormann et al., 2013).

Malgrat això, els valors de correlació són relativament baixos, excepte en el cas de la profunditat i la distància a la costa (-0,89) (Figura 7). És per això que s'elimina la variable distància a la costa de l'anàlisi perquè no condicioni els resultats finals de l'estudi.

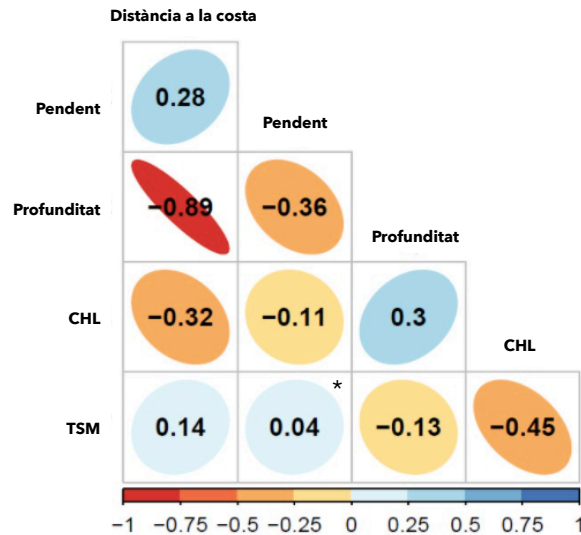


Figura 7. Taula de la correlació de Pearson entre les diferents variables. Els valors en negreta representen el valor de correlació. TSM (Temperatura de la superfície del mar), CHL (Concentració de clorofil·la a). Valors de correlació amb * (p-valor > 0,05). Font pròpia.

4.3. Relació entre espècies i variables ecogeogràfiques

El rorqual comú i el cap d'olla gris comparteixen valors similars pel que fa a CHL, la mitjana és de $0,31 \text{ mg/m}^3 \pm 0,12$ (DE) en el cas del primer i $0,2 \text{ mg/m}^3 \pm 0,11$ (DE) en el cas del segon, no superant els $0,61 \text{ mg/m}^3$ cap de les dues espècies. D'altra banda, tant el dofí ratllat com el mular divergeixen en els valors màxims respecte les dues primeres espècies, explotant àrees on aquests valors ascendeixen a $1,55 \text{ mg/m}^3$ pel ratllat i $1,03 \text{ mg/m}^3$ pel mular (Taula 1). Malgrat aquestes diferències, les quatre espècies tenen una major densitat d'albiraments al voltant dels $0,3 \text{ mg/m}^3$ (Figura 8).

Referint a la TSM, no s'aprecien diferències entre el dofí ratllat, el mular i el rorqual comú pel que fa la densitat d'albiraments. La majoria d'aquests es concentren al voltant dels 290 graus Kelvin ($16,85^\circ \text{C}$). El rorqual comú però és l'espècie de les tres que compta amb una mitjana i una DE més baixa ($289 \text{ K} (15,85^\circ \text{C}) \pm 1,83$ (DE)), seguit del dofí ratllat ($290 \text{ K} (16,85^\circ \text{C}) \pm 3,96$ (DE)) i per últim el dofí mular ($291 \text{ K} (17,85^\circ \text{C}) \pm 3,88$ (DE)). És en aquest aspecte que el cap d'olla gris mostra diferències, concentrant els albiraments a temperatures de 294 graus Kelvin ($20,85^\circ \text{C}$) de mitjana $\pm 3,57$ (DE). El rorqual també difereix en el rang màxim respecte

les tres altres espècies, no presenta albiraments per sobre dels 293 (19,85 ° C) graus Kelvin, mentre que pels dofins i el cap d'olla hi ha albiraments a 300 graus Kelvin (26,85 ° C) (Taula 1).

Els albiraments en relació amb la profunditat es poden dividir en dos grups; el rorqual comú i el dofí ratllat presenten albiraments de forma regular des de zones de poca profunditat fins a àrees que ascendeixen fins els 1400 metres de profunditat. Mentre que el cap d'olla i el dofí mular tenen majors densitats en profunditats més concretes, el primer en zones profundes i el segon en zones poc profundes (Figura 8). La profunditat mitjana en metres més baixa és la del dofí mular (146,6 ± 175,68 (DE)), seguit del rorqual comú (519,55 ± 414,71 (DE)), el dofí ratllat (686,49 ± 321,46 (DE)) i finalment el cap d'olla gris (905,95 ± 214,85 (DE)).

Finalment, hi ha diferències entre el dofí mular i les altres espècies en quant al pendent. El mular presenta la mitjana i desviació estàndard més baixes (3,18 % ± 4,46 (DE)), implicant una densitat d'albiraments gran en àrees amb poc pendent. D'altra banda, el cap d'olla gris presenta la mitjana de pendent més alta (8,62 % ± 5,17 (DE)). Pel que fa les dues espècies restants, el dofí ratllat (7,59% ± 5,55 (DE)) i el rorqual (6,12 % ± 5,42 (DE)), es pot veure a la figura 8 que mostren patrons de densitats semblants tot i que la mitjana del primer sigui més alta (Taula 1).

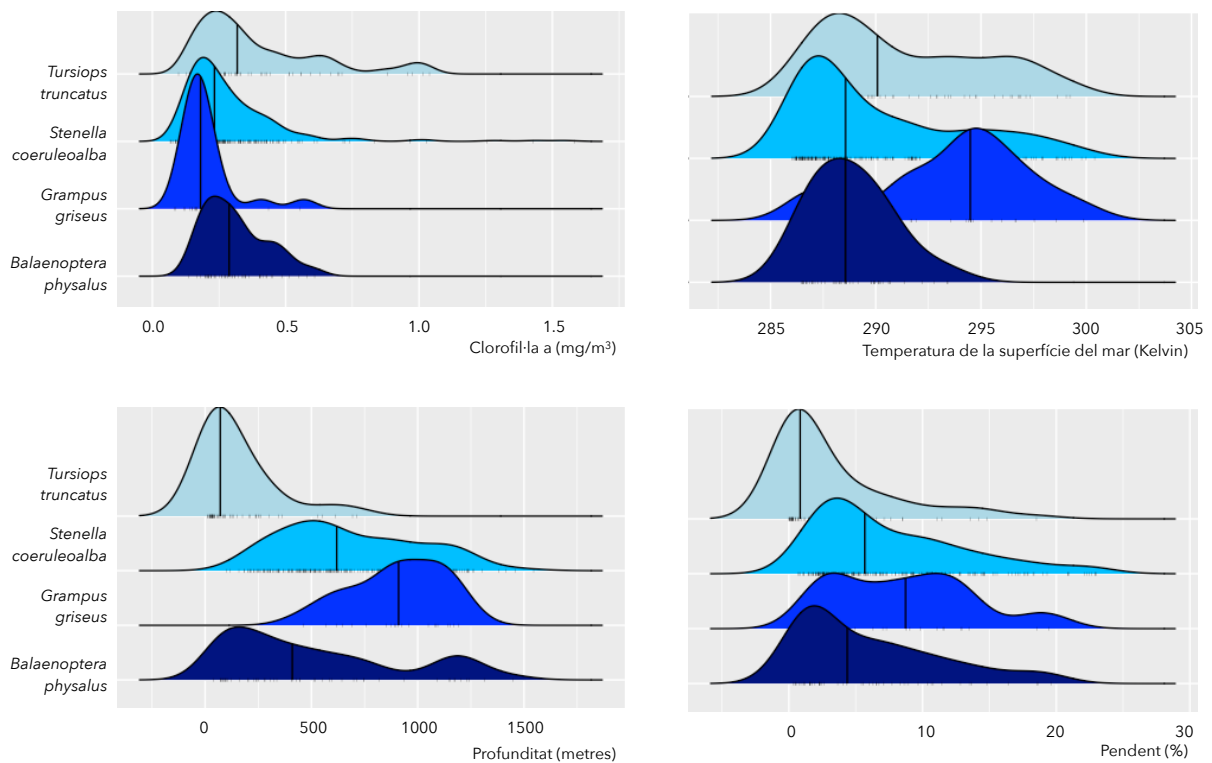


Figura 8. Gràfics de densitats dels albiraments de cada espècie segons les variables ecogeogràfiques. La ratlla negra vertical fa referència a la mitjana. Font pròpia.

Taula 1. Mitjana, desviació estàndar (DE), mínims, màxims i rang dels valors de les variables ecogeogràfiques per cada una de les espècies. Bp (*Balaenoptera physalus*), Gg (*Grampus griseus*), Sc (*Stenella coeruleoalba*), Tt (*Tursiops truncatus*). Font pròpia.

EGV	Espècie	Mitjana	DE	Mín/Màx	Rang
CHL (mg/m ³)	Bp	0,31	0,12	0,16 / 0,61	0,45
	Gg	0,2	0,11	0,1 / 0,57	0,47
	Sc	0,29	0,2	0,09 / 1,55	1,46
	Tt	0,4	0,24	0,13 / 1,03	0,9
TSM (graus Kelvin)	Bp	289	1,83	286 / 293	7
	Gg	294	3,57	287 / 300	13
	Sc	290	3,96	286 / 300	14
	Tt	291	3,88	286 / 299	13
Profunditat (metres)	Bp	519,55	414,71	40 / 1448	1408
	Gg	905,95	214,85	461 / 1192	731
	Sc	686,49	321,76	100 / 1546	1446
	Tt	146,6	175,68	5 / 712	707
Pendent (%)	Bp	6,12	5,42	0,31 / 19,62	19,31
	Gg	8,62	5,17	2,02 / 19,39	17,37
	Sc	7,59	5,55	0,7 / 23,04	22,34
	Tt	3,18	4,46	0 / 18,53	18,53

4.4. Mida i solapament dels nínxols ambientals

Els valors que quantifiquen la mida del nínxol ambiental de les diferents espècies a partir del mètode d'agregació "mean" tenint en compte totes les variables varien entre 0 i 1 (0 = mida petita i 1 = mida gran), i determinen que el cap d'olla gris presenta la mida del nínxol ambiental més petit (0,86), seguit del rorqual comú (0,88), el dofí mular (0,90) i l'espècie amb una mida del nínxol més gran és el dofí ratllat (0,97) (Taula 2).

Totes les espècies mostren un cert grau de solapament en el seu nínxol ambiental. Malgrat això, algunes espècies presenten un solapament més elevat que d'altres. En aquest cas els valors de solapament segueixen el mateix patró que per la mida, els valors pròxims a 0 impliquen un baix solapament i els propers a 1 impliquen un solapament gran. Comparativament, el dofí ratllat és l'espècie que més grau de solapament mostra amb totes les altres. El solapament del nínxol més elevat és amb el cap d'olla gris (0,9), sent el pendent i la profunditat les variables en les que presenten més similituds. També té un alt grau de solapament amb el rorqual comú (0,87). I el solapament més baix és amb el dofí mular (0,75). Malgrat que el nínxol del dofí ratllat es solapi amb el del rorqual comú i el cap d'olla gris, aquestes dues últimes espècies tenen un solapament més baix (0,66). El dofí mular, té un baix solapament amb les altres espècies; de 0,57 amb el cap d'olla gris i 0,63. Sent així l'espècie que més segregació té respecte les altres (Figura 9 i Taula 2).

Cada emparellament d'espècies té dos valors de solapament (Taula 2), aquest fet es dona ja que Dynamic Range Boxes obté els diferents valors a partir de sobreposar els nínxols ambientals de les espècies en qüestió. Un dels valors correspon a la porció de l'espècie B que queda coberta per A, i l'altre valor al revés (porció de A coberta per B). Per discutir posteriorment els resultats, s'utilitzen els valors de solapament més elevats per a cada emparellament (Junker et al., 2016) (Taula 2).

Taula 2. Valors de solapament entre les diferents espècies utilitzant "Dynamic Range Boxes" (Els valors amb * corresponen als més alts de solapament per cada una de les parelles). Els valors de la diagonal en negreta indiquen la mida del nínxol ambiental. Bp (*Balaenoptera physalus*), Gg (*Grampus griseus*), Sc (*Stenella coeruleoalba*), Tt (*Tursiops truncatus*). Font pròpia.

Espècies	Bp	Gg	Sc	Tt
Bp	0,88	0,59	0,87 *	0,63 *
Gg	0,67 *	0,86	0,9 *	0,58 *
Sc	0,73	0,68	0,97	0,62
Tt	0,6	0,5	0,75 *	0,9

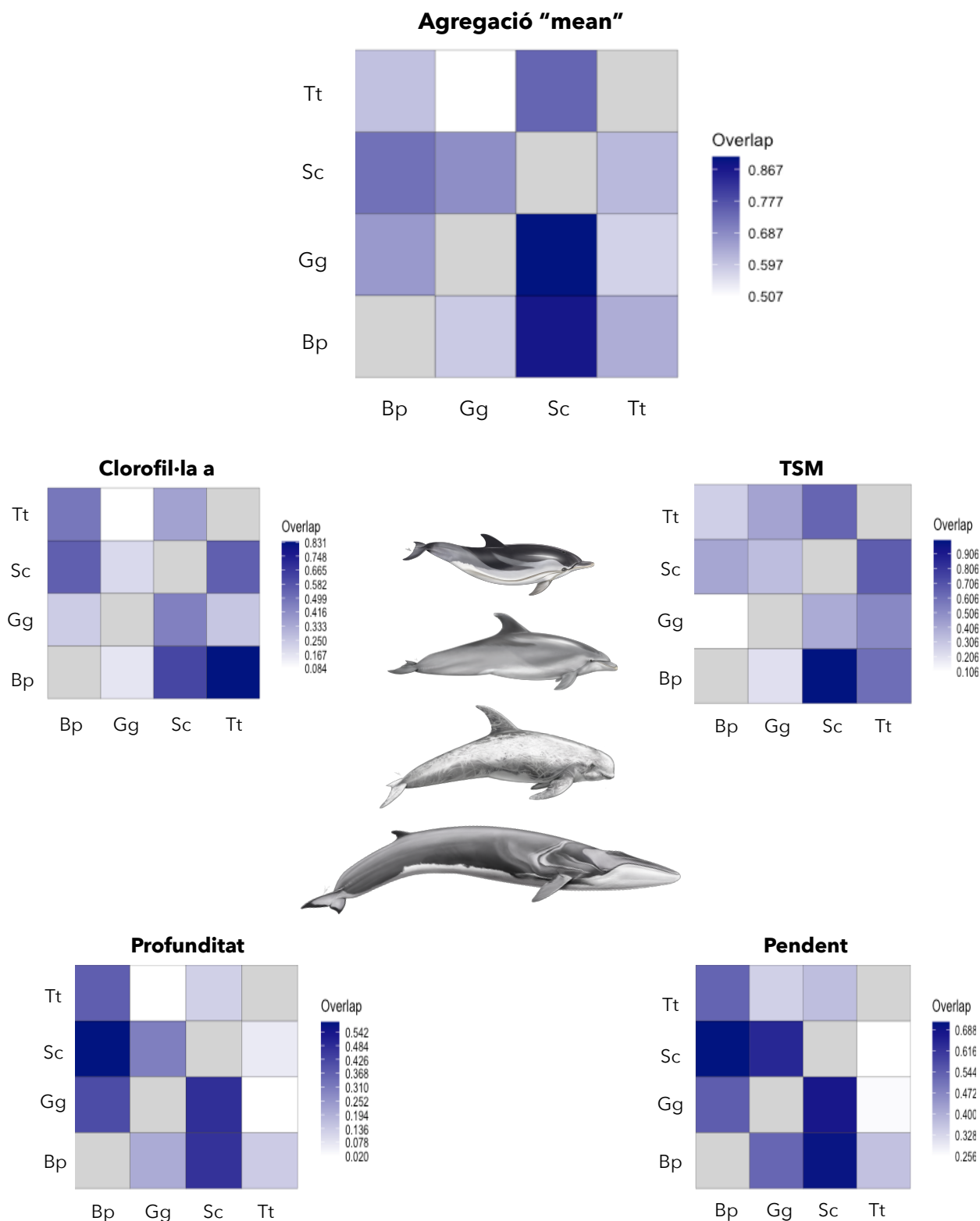


Figura 9. Mapa de calor superior mostra el solapament del nínxol ambiental de les espècies, calculat a partir del mètode d'agregació "mean". Els quatre mapes inferiors mostren el solapament del nínxol de les espècies tenint en compte només una de les variables ecogeogràfiques. Bp (*Balaenoptera physalus*), Gg (*Grampus griseus*), Sc (*Stenella coeruleoalba*) i Tt (*Tursiops truncatus*). Colors clars indiquen un baix solapament o no solapament. Font pròpia.

5. Discussió

La coexistència de les espècies està íntimament lligada a la segregació del nínxol ambiental, ja sigui a nivell tròfic, espacial i/o temporal (Giménez et al., 2017; Hutchinson, 1957). En el cas del present estudi s'estudia el solapament i/o segregació de les espècies a nivell espacial a partir de les quatre variables ecogeogràfiques. És important tenir en compte els requeriments tròfics de les diferents espècies per tal de tenir un millor enteniment del perquè del solapament o segregació. Pel que fa els resultats de forma general, les quatre espècies del present estudi mostren un cert grau de solapament.

Els solapaments principals es donen a la zona oceànica de l'àrea d'estudi, on habiten en àrees similars el rorqual comú, el cap d'olla gris i el dofí ratllat. D'altra banda, el dofí mular és l'única de les espècies que té una distribució clarament costanera, essent l'única espècie que es distribueix de forma general al llarg de la plataforma continental i, per tant, mostrant un baix solapament espacial amb els altres cetacis.

El rorqual comú és una espècie que es distribueix al llarg de la zona oceànica de l'àrea d'estudi. Mostra el grau de solapament més gran amb el dofí ratllat (0,87), degut a una alta coincidència de les dues espècies en àrees similars en quant a CHL, TSM, profunditat i pendent. El rorqual s'alimenta de preses que es troben a nivells tròfics baixos, i la seva presa principal al Mediterrani, el krill, està àmpliament associat a àrees d'alta producció primària on la concentració de clorofil·la és elevada (Druon et al., 2012; Notarbartolo-di-Sciara et al., 2003). Referent als resultats obtinguts, la mitjana de la concentració de clorofil·la a de $0,31 \text{ mg/m}^3 \pm 0,12$ (DE) del rorqual, és la més elevada en comparació a les altres espècies que es troben a l'àrea oceànica (dofí ratllat i cap d'olla gris). Malgrat això, les tres espècies presenten mitjanes semblants pel que fa la CHL. A la vegada, el rorqual s'alimenta per filtració, i de preses diferents que es troben clarament a un nivell tròfic més baix a la xarxa tròfica pel que fa les preses dels tres odontocets de l'estudi, per tant, no competeixen pels recursos ni l'espai (Aguilar & García-Vernet, 2018; Borrell et al., 2021). És segurament aquest el motiu principal pel qual el rorqual comú i el dofí ratllat són capaços de solapar-se en la major part dels seus nínxols ambientals. Un exemple sobre això seria el cas del dofí mular i el dofí comú (*Delphinus delphis*) al mar d'Alborán, ambdues espècies conviuen en àrees properes a la costa degut a que presenten segregació pel que fa al nínxol tròfic (Giménez et al., 2018).

El solapament del rorqual amb el cap d'olla gris (0,67) i el dofí mular (0,63) és semblant i més baix que en el cas del dofí ratllat. En el cas del dofí mular, el baix solapament es deu a la marcada preferència ambiental del dofí mular per aigües de baix pendent i baixa profunditat pròximes a la costa. El cas del cap d'olla és diferent, ja que les dues espècies són oceàniques, fet pel qual el solapament és lleugerament més elevat. Malgrat això, es creu que les dues espècies se solaparien preferiblement només en els diferents canyons submarins de l'àrea d'estudi i es podria pensar que ho fan de forma temporal (Figura 1). Els canyons submarins són zones on en certs moments hi ha augments de la productivitat degut a l'aflorament d'aigües fredes carregades de nutrients, que comporten un augment del fitoplàncton, posteriorment del zooplàncton i finalment de krill (Aguilar, 2000), permetent la presència per

a alimentar-se dels rorquals. D'altra banda, el cap d'olla gris presenta preferència d'hàbitat per les immediacions dels canyons submarins, zones allunyades de la costa, molt profundes i del talús continental, que presenten un fort pendent (Azzellino et al., 2008; Borrell et al., 2021; Cañadas et al., 2002; Praca & Gannier, 2008), fet que també coincideix amb els resultats, ja que el cap d'olla gris és l'espècie estudiada que té una mitjana pel que fa el pendent més elevada ($8,62 \% \pm 5,17$ (DE)), i també per a la profunditat ($905,95$ metres $\pm 214,85$ (DE)) (Taula 1). Juntament presentant la mida del nínxol ambiental més petit en relació a les altres espècies (0,86), suggerint una especialització i distribució per aquesta zona concreta. La mida del nínxol ambiental del rorqual és comparativament el segon més petit (0,88), només per sobre del nínxol del cap d'olla gris. Aquest fet coincideix amb la distribució principalment oceànica i associada als afloraments de productivitat primària que ha sigut descrita en certs estudis com, per exemple, al de Forcada et al., (1996). També es pot deure al fet que el rorqual no és present a l'àrea d'estudi quan la temperatura de la superfície és elevada, es discuteix posteriorment.

Estudis que tenen en compte isòtops estables per determinar el solapament suggereixen que tant el dofí mular com el cap d'olla gris s'alimenten d'espècies que es troben en el mateix nivell tròfic a la conca nord-occidental del Mediterrani, des del mar Catalano-Balear fins al Mar d'Alborán (Borrell et al., 2021; Giménez et al., 2018). El fet de que s'alimentin d'espècies del mateix nivell tròfic, no implica que presentin la mateixa dieta. El cap d'olla gris s'alimenta principalment de cefalòpodes meso i batipelàgics, principalment de les famílies Histiotreuthidae i Ommastrephidae. Les espècies més habituals serien *Todarodes sagittaus*, *Ancistroteuthis lichtensteinii* o *Ommastrephes bartramii* (Bearzi et al., 2011; Blanco et al., 2006; Praca & Gannier, 2008). D'altra banda, el dofí mular s'alimenta majoritàriament de lluç a la conca mediterrània, tot i que és una espècie molt generalista que s'alimenta en funció de la disponibilitat d'aliment, en algunes ocasions es pot alimentar també de peixos tals com *Mullus surmuletus*, *Trachurus trachurus*, *Seriola dumerili* i en alguns casos fins i tot de cefalòpodes (Bearzi et al., 2009; Blanco et al., 2001; Borrell et al., 2021; Giménez et al., 2017). A més, la preferència i distribució de les dues espècies també difereix de forma significativa, mostrant una forta segregació del nínxol espacial permetent la coexistència. El cap d'olla queda confinat a aigües profundes amb una mitjana de $905,95$ metres $\pm 214,85$ (DE) i pendent mitjà descrit anteriorment. Mentre que el dofí mular, sol estar en aigües properes a la plataforma continental amb una profunditat mitjana de $146,6$ metres $\pm 175,68$ (DE) i el pendent més baix de les espècies estudiades ($3,18 \% \pm 4,46$ (DE)), fet que coincideix amb la distribució descrita del dofí mular i el cap d'olla gris en relació al pendent i la profunditat per Azzellino et al., (2008) que determina que aquestes dues variables estan fortament associades a característiques ambientals ben marcades.

En canvi, el solapament del dofí mular i el dofí ratllat és més qüestionable. Aquestes dues espècies presenten un cert grau de solapament (0,75), però s'ha de tenir en compte que segons els resultats obtinguts, es deu a l'alta coincidència de la temperatura de la superfície del mar i la concentració de clorofil·la a. Això és important, ja que, pel que fa al pendent i la profunditat, mostren segregació. Suggestint que no es distribueixen en la mateixa àrea tot i el valor del solapament ser alt. Malgrat això, el grau de solapament es podria donar de forma

temporal a les capçaleres dels canyons submarins. Els resultats mostren que és força estrany albirar dofins mulars més enllà de la plataforma continental i tampoc s'albiren dofins ratllats propers a la costa. Com ha sigut descrit anteriorment, el dofí mular és una espècie generalista que s'adapta a la disponibilitat de preses. El mateix passa amb el dofí ratllat, una espècie oportunista que al Mediterrani ha variat la seva dieta en funció dels recursos disponibles. Al mar Balear per exemple, els individus adults d'aquesta espècie van canviar la seva alimentació principal de sardina a lluç entre el 1987-2010 (Gómez-Campos et al., 2011). A l'àrea d'estudi, l'alimentació del dofí ratllat sembla que ha pogut variar cap a zones més nerítiques (àrea de distribució del dofí mular) per alimentar-se majoritàriament de juvenils de lluç i el calamar d'aleta curta del sud (*Illex coindetii*), degut a una disminució dels depredadors demersals suggerint un canvi parcial cap a una dieta menys oceànica (Aznar et al., 2017). Al mateix temps, el dofí ratllat és l'espècie que presenta una mida del nínxol més gran (0,97), mostrant valors molt diversos per a totes les variables excepte la profunditat i el pendent, evidenciant que evita l'àrea de distribució del dofí mular. A més, tot i que històricament s'ha associat el dofí mular a tenir comportaments agressius entre coespecífics, recentment, Crespo-Picazo et al., (2021) ha descrit atacs de dofins mulars a ratllats a la costa valenciana. El fet que el dofí ratllat es distribueixi per tota l'àrea d'estudi exceptuant l'àrea del dofí mular i al mateix temps sembla que podria alimentar-se en àrees properes a la costa, suggereix que el dofí ratllat podria ser exclòs de l'àrea costanera per competició amb el dofí mular, presentant mecanismes de segregació que permeten la coexistència de les dues espècies.

El fet que el dofí ratllat sigui l'espècie que té un nínxol ambiental més ampli, coincideix amb que és l'espècie més abundant de cetaci al nord-oest del Mediterrani (Aguilar, 2000). Els resultats mostren que és l'espècie amb els rangs més elevat per a totes les variables (Taula 1). És l'espècie que mostra més solapament amb les altres de forma general. El solapament més elevat és amb el cap d'olla gris (0,9), sobretot en relació a les variables de profunditat i pendent. Aquestes dues variables s'han utilitzat a l'hora de determinar el solapament espacial i la distribució de les espècies (Cañadas et al., 2002). Suggestint que ambdues espècies presenten solapament espacial a les àrees dels canyons submarins. Els resultats coincideixen amb l'idea que les dues espècies poden coexistir en la mateixa àrea gràcies a l'alimentació descrita anteriorment de les dues, ja que al Mediterrani no competeixen per les mateixes preses, estant el cap d'olla gris en un nivell tròfic superior (Borrell et al., 2021). En altres zones del Mediterrani on s'ha estudiat la segregació de diverses espècies de cetacis, com és al mar d'Alborán, també es descriu segregació tròfica entre el cap d'olla gris i el dofí llistat per tal poden de coexistir malgrat el solapament espacial (Giménez et al., 2018).

Finalment, la variable de la temperatura de la superfície del mar, no es creu que sigui determinant a l'hora d'identificar la preferència d'hàbitat de les espècies en qüestió al Mediterrani. Les tres espècies de dofins estudiades es distribueixen mundialment per tots els mars temperats com el Mediterrani i tropicals del món. El rorqual comú però, no se sol distribuir per mars tropicals, concentrant-se principalment en mars temperats i en algunes ocasions als pols (Jefferson et al., 2011). El Mediterrani és un mar temperat i pel que fa les temperatures, totes les espècies es poden distribuir en qualsevol àrea. Tot i això, la

temperatura de la superfície del mar ens pot donar una idea de l'estacionalitat de les espècies a l'àrea d'estudi i com a indicador de la presència de les preses de les diferents espècies (Druon et al., 2012). Les temperatures més baixes registrades són de 286 graus Kelvin (12,85 ° C) per a totes les espècies excepte pel cap d'olla gris que la temperatura més baixa registrada és a 287 graus Kelvin (13,85 ° C), coincidint amb els mesos d'hivern. A l'hora, les temperatures registrades més altes es troben al voltant dels 300 graus Kelvin (26,85° C) per als tres dofins i només de 293 graus Kelvin (19,85° C) per al rorqual, presentant la mitjana més baixa (289 graus Kelvin (15,85° C \pm 1,83 (DE)). Aquesta primera diferència suggereix que els rorquals comuns no es troben a l'àrea d'estudi durant els mesos d'estiu on la temperatura de l'aigua ascendeix a més de 20° C segons el CEAM (Centro de Estudios Ambientales del Mediterráneo). Coincidint amb el fet que l'espècie, a l'estiu es troba al mar de Ligúria, la seva principal àrea d'alimentació (Druon et al., 2012; Notarbartolo di Sciarra et al., 2003). D'altra banda, tot i que el cap d'olla gris presenta albiraments en temperatures que suggereixen que es troben a la zona durant tot l'any, hi ha una clara concentració d'albiraments en temperatures més elevades (mitjana de 294 K (20,85° C) \pm 3,57 (DE)), posant en dubte la residència de l'espècie a l'àrea d'estudi ja que la major part dels albiraments es donen durant els mesos de primavera i estiu, obrint la porta a futurs estudis. Aquesta diferència notable en quant a temperatura entre el rorqual i el cap d'olla gris és la que explicaria el solapament més baix entre aquestes dues espècies malgrat distribuir-se a la mateixa àrea. Els resultats també mostren que tant el dofí mular com el ratllat es troben a l'àrea d'estudi durant tot l'any, ja que mostren albiraments de forma regular per a totes les temperatures amb una major concentració al voltant dels 290 graus Kelvin (16,85° C).

Seria interessant de cara a futurs estudis, afegir més variables, tant estàtiques com dinàmiques (ex: salinitat, rugositat, etc). D'aquesta manera es podria determinar d'una forma més acurada quina és tant la preferència ambiental com la distribució o solapament de les espècies. A l'hora, estudis de la dieta de les espècies a partir d'analitzar el contingut estomacal d'individus que pateixen avarament pot ajudar a determinar la segregació i solapament tròfic que ja apunten els estudis d'isòtops estables (Borrell et al., 2021).

Per acabar, a la discussió s'ha esmentat que el solapament entre espècies es podria donar de forma temporal en alguns casos i no permanentment en el temps, tal i com suggereix Crespo-Picazo et al. (2021). En el present estudi no s'analitza si el solapament és permanent o no i es podria valorar d'analitzar en futurs estudis.

6. Conclusions

A tall de reflexió, la preferència ambiental dels tres odontocets estudiats a la costa central-sud catalana es pot dividir en dos grups; el dofí mular presenta una preferència ambiental costanera, en àrees de baixes profunditats i pendents poc pronunciats mentre que el dofí ratllat i el cap d'olla gris es distribueixen en aigües oceàniques. Els dofins ratllats presenten el tamany del nínxol més gran degut a la seva distribució al llarg de tota l'àrea d'estudi de forma regular a excepció de l'àrea ocupada pels dofins mulars, i el cap d'olla gris, degut a la distribució de les seves preses, presenta una preferència notable als canyons submarins, on la profunditat i el pendent són elevats, i per tant una mida del nínxol ambiental més petita comparativament. La preferència ambiental del rorqual és també oceànica i similar a la del dofí ratllat, amb presència durant els mesos de finals d'hivern, primavera i inicis d'estiu, quan migra cap al Mar de Ligúria.

Pel que fa el solapament i/o partició del nínxol ambiental de les espècies, es mostra que el dofí mular mostra partició amb totes les altres espècies degut a la seva distribució costanera. Aquest fet permet que tant el cap d'olla gris com el dofí mular puguin coexistir en l'àrea d'estudi tot i alimentar-se en el mateix nivell tròfic. El dofí ratllat per contra, mostra solapament del nínxol tant amb el rorqual i el cap d'olla gris degut a la seva àmplia distribució per tota l'àrea d'estudi i degut a no tenir els mateixos requeriments tròfics que les altres dues espècies, podent habitar la mateixa àrea sense competir pels recursos. El dofí ratllat i el dofí mular no mostren solapament dels seus nínxols ambientals, es creu que per la competició per l'espai i possiblement pels recursos. El rorqual i el cap d'olla gris es solapen a les capçaleres dels canyons submarins, tot i que els resultats suggereixen que el rorqual no es troba a l'àrea d'estudi durant els mesos d'estiu degut a la seva presència al mar de Ligúria per alimentar-se, i sembla que el cap d'olla és present a l'àrea d'estudi preferiblement els mesos on la temperatura superficial de l'aigua és més elevada.

7. Bibliografía

Aguilar, A. (2000). Population biology, conservation threats and status of Mediterranean striped dolphins (*Stenella coeruleoalba*). In *J. Cetacean Res. Manag.*: Vol. 2 (1) (pp. 17-26).

Aguilar, A., & García-Vernet, R. (2018). Fin Whale. In *Encyclopedia of Marine Mammals* (pp. 368-371). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-804327-1.00128-X>

Araújo, M. B., & Guisan, A. (2006). Five (or so) challenges for species distribution modelling. *Journal of Biogeography*, 33(10), 1677-1688. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01584.x>

Archer, F. I., & Perrin, W. F. (1999). *Stenella Coeruleoalba*. *Mammalian Species*, 603, 1-9.

Austin, M. P. (2002). Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling. *Ecological Modelling*, 157(2-3), 101-118. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(02\)00205-3](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(02)00205-3)

Austin, M. P., & Smith, T. M. (1990). A new model for the continuum concept. In *Progress in theoretical vegetation science* (pp. 35-47). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-009-1934-1_4

Avila, I. C., Kaschner, K., & Dormann, C. F. (2018). Current global risks to marine mammals: Taking stock of the threats. *Biological Conservation*, 221, 44-58. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.02.021>

Aznar, F., Míguez-Lozano, R., Ruiz, B., de Castro, A., Raga, J., & Blanco, C. (2017). Long-term changes (1990-2012) in the diet of striped dolphins *Stenella coeruleoalba* from the western Mediterranean. *Marine Ecology Progress Series*, 568, 231-247. <https://doi.org/10.3354/meps12063>

Azzellino, A., Gaspari, S., Airoidi, S., & Nani, B. (2008). Habitat use and preferences of cetaceans along the continental slope and the adjacent pelagic waters in the western Ligurian Sea. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 55(3), 296-323. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2007.11.006>

Ballance, L. T. (2018). Cetacean Ecology. In *Encyclopedia of Marine Mammals* (pp. 172-180). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-804327-1.00087-x>

Ballard, G., Jongsomjit, D., Veloz, S. D., & Ainley, D. G. (2012). Coexistence of mesopredators in an intact polar ocean ecosystem: The basis for defining a Ross Sea marine protected area. *Biological Conservation*, 156, 72-82. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.11.017>

Bearzi, G., Fortuna, C. M., & Reeves, R. R. (2009). Ecology and conservation of common bottlenose dolphins *Tursiops truncatus* in the Mediterranean Sea. In *Mammal Review* (Vol. 39, Issue 2, pp. 92-123). Blackwell Publishing Ltd. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.2008.00133.x>

- Bearzi, G., Reeves, R. R., Remonato, E., Pierantonio, N., & Airoidi, S. (2011). Risso's dolphin *Grampus griseus* in the Mediterranean Sea. *Mammalian Biology*, 76(4), 385–400. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2010.06.003>
- Blanco, C., Aznar, J., & Raga, J. A. (1995). Cephalopods in the diet of the striped dolphin *Stenella coeruleoalba* from the western Mediterranean during an epizootic in 1990. *Journal of Zoology*, 237(1), 151–158. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1995.tb02753.x>
- Blanco, C., Raduán, M. Á., & Raga, J. A. (2006). Diet of Risso's dolphin (*Grampus griseus*) in the western Mediterranean Sea. *Scientia Marina*, 70(3), 407–411. <https://doi.org/10.3989/scimar.2006.70n3407>
- Blanco, C., Salomón, O., & Raga, J. A. (2001). Diet of the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) in the western Mediterranean Sea. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 81(6), 1053–1058. <https://doi.org/10.1017/S0025315401005057>
- Borrell, A., Gazo, M., Aguilar, A., Raga, J. A., Degollada, E., Gozalbes, P., & García-Vernet, R. (2021). Niche partitioning amongst northwestern Mediterranean cetaceans using stable isotopes. *Progress in Oceanography*, 193. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2021.102559>
- Cañadas, A. M., & Sagarminaga, R. (1994). Estudio de distribución y dinámica de las poblaciones de cetáceos en las aguas del sudeste Español. *Boletín Del Instituto de Estudios Almerienses. Ciencias*, 13, 7–24.
- Cañadas, A., Sagarminaga, R., de Stephanis, R., Urquiola, E., & Hammond, P. S. (2005). Habitat preference modelling as a conservation tool: proposals for marine protected areas for cetaceans in southern Spanish waters. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 15(5), 495–521. <https://doi.org/10.1002/aqc.689>
- Cañadas, A., Sagarminaga, R., & García-Tiscar, S. (2002). Cetacean distribution related with depth and slope in the Mediterranean waters off southern Spain. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 49(11), 2053–2073. [https://doi.org/10.1016/S0967-0637\(02\)00123-1](https://doi.org/10.1016/S0967-0637(02)00123-1)
- Chase, J. M., & Leibold, M. A. (2003). *Ecological niches : linking classical and contemporary approaches*. University of Chicago Press.
- Coll, M., Piroddi, C., Steenbeek, J., Kaschner, K., Lasram, F. B. R., Aguzzi, J., Ballesteros, E., Bianchi, C. N., Corbera, J., Dailianis, T., Danovaro, R., Estrada, M., Frogli, C., Galil, B. S., Gasol, J. M., Gertwagen, R., Gil, J., Guilhaumon, F., Kesner-Reyes, K., ... Voultsiadou, E. (2010). The biodiversity of the Mediterranean Sea: Estimates, patterns, and threats. In *PLoS ONE* (Vol. 5, Issue 8). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0011842>
- Crespo-Picazo, J. L., Rubio-Guerri, C., Jiménez, M. A., Aznar, F. J., Marco-Cabedo, V., Melero, M., Sánchez-Vizcaíno, J. M., Gozalbes, P., & García-Párraga, D. (2021). Bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) aggressive behavior towards other cetacean species in the western Mediterranean. *Scientific Reports*, 11(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-021-00867-6>

- Devictor, V., Clavel, J., Julliard, R., Lavergne, S., Mouillot, D., Thuiller, W., Venail, P., Villéger, S., & Mouquet, N. (2010). Defining and measuring ecological specialization. *Journal of Applied Ecology*, 47(1), 15–25. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2009.01744.x>
- Dormann, C. F., Elith, J., Bacher, S., Buchmann, C., Carl, G., Carré, G., Marquéz, J. R. G., Gruber, B., Lafourcade, B., Leitão, P. J., Münkemüller, T., McClean, C., Osborne, P. E., Reineking, B., Schröder, B., Skidmore, A. K., Zurell, D., & Lautenbach, S. (2013). Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography*, 36(1), 27–46. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07348.x>
- Druon, J., Panigada, S., David, L., Gannier, A., Mayol, P., Arcangeli, A., Cañadas, A., Laran, S., di Mèglio, N., & Gauffier, P. (2012). Potential feeding habitat of fin whales in the western Mediterranean Sea: an environmental niche model. *Marine Ecology Progress Series*, 464, 289–306. <https://doi.org/10.3354/meps09810>
- Elton, C. (1927). *Animal ecology*. Sedgwick & Jackson Ltd.
- Fernández, R., MacLeod, C. D., Pierce, G. J., Covelo, P., López, A., Torres-Palenzuela, J., Valavanis, V., & Santos, M. B. (2013). Inter-specific and seasonal comparison of the niches occupied by small cetaceans off north-west Iberia. *Continental Shelf Research*, 64, 88–98. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2013.05.008>
- Forcada, J., Acuña, A., & Hammond, P. (1996). Distribution and abundance of fin whales (*Balaenoptera physalus*) in the western Mediterranean sea during the summer. In *J. Zool* (Vol. 238). <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1996.tb05377.x>
- Franklin, J. (2013). Species distribution models in conservation biogeography: Developments and challenges. In *Diversity and Distributions* (Vol. 19, Issue 10, pp. 1217–1223). <https://doi.org/10.1111/ddi.12125>
- Frontier, S., Pichod-Viale, D., Leprêtre, A., Davoult, D., & Luczak, C. (2008). *Ecosystèmes. Structure, fonctionnement, évolution* (Vol. 4). Dunod. <https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-00481137>
- Geijer, C. K. A., Notarbartolo di Sciara, G., & Panigada, S. (2016). Mysticete migration revisited: are Mediterranean fin whales an anomaly? *Mammal Review*, 46(4), 284–296. <https://doi.org/10.1111/mam.12069>
- Giménez, J., Cañadas, A., Ramírez, F., Afán, I., García-Tiscar, S., Fernández-Maldonado, C., Castillo, J. J., & de Stephanis, R. (2017). Intra-and interspecific niche partitioning in striped and common dolphins inhabiting the southwestern Mediterranean Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 567, 199–210. <https://doi.org/10.3354/meps12046>
- Giménez, J., Cañadas, A., Ramírez, F., Afán, I., García-Tiscar, S., Fernández-Maldonado, C., Castillo, J. J., & de Stephanis, R. (2018). Living apart together: Niche partitioning among Alboran Sea cetaceans. *Ecological Indicators*, 95, 32–40. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.07.020>

- Gómez de Segura, A., Hammond, P. S., & Raga, J. A. (2008). Influence of environmental factors on small cetacean distribution in the Spanish Mediterranean. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 88(6), 1185-1192. <https://doi.org/10.1017/S0025315408000386>
- Gómez-Campos, E., Borrell, A., Cardona, L., Forcada, J., & Aguilar, A. (2011). Overfishing of Small Pelagic Fishes Increases Trophic Overlap between Immature and Mature Striped Dolphins in the Mediterranean Sea. *PLoS ONE*, 6(9), e24554. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0024554>
- Grinnell, J. (1917). The Niche-Relationships of the California Thrasher. *The Auk*, 34(4), 427-433. <https://doi.org/10.2307/4072271>
- Hooker, S. K., Whitehead, H., & Gowans, S. (1999). Marine Protected Area Design and the Spatial and Temporal Distribution of Cetaceans in a Submarine Canyon. *Conservation Biology*, 13(3), 592-602. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1999.98099.x>
- Hutchinson, G. E. (1957). Concluding Remarks.
- Hutchinson, G. E. (1978). *An Introduction to Population Ecology*. Yale University Press.
- Jefferson, T. A., Webber, M. A., & Pitman, R. (2011). *Marine mammals of the world: a comprehensive guide to their identification*. Elsevier.
- Junker, R. R., Kuppler, J., Bathke, A. C., Schreyer, M. L., & Trutschnig, W. (2016). Dynamic range boxes - a robust nonparametric approach to quantify size and overlap of n -dimensional hypervolumes. *Methods in Ecology and Evolution*, 7(12), 1503-1513. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12611>
- Kerem, D., Goffman, O., Elasar, M., Hadar, N., Scheinin, A., & Lewis, T. (2016). The Rough-Toothed Dolphin, *Steno bredanensis*, in the Eastern Mediterranean Sea. In *Advances in Marine Biology* (Vol. 75, pp. 233-258). <https://doi.org/10.1016/bs.amb.2016.07.005>
- Leibold, M. A. (1995). The Niche Concept Revisited: Mechanistic Models and Community Context. In *Source: Ecology* (Vol. 76, Issue 5).
- Lévêque, C. (2001). *Ecologie, de l'écosystème à la biosphère*. Dunod.
- MacArthur, R. (1968). The theory of the niche. In K. C. Lewontin (Ed.), *Population Biology and Evolution* (pp. 159-176). Syracuse University Press.
- MacLeod, C. D., Brereton, T., & Martin, C. (2009). Changes in the occurrence of common dolphins, striped dolphins and harbour porpoises in the English Channel and Bay of Biscay. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 89(5), 1059-1065. <https://doi.org/10.1017/S0025315408002828>

- Mancini, P., Hobson, K., & Bugoni, L. (2014). Role of body size in shaping the trophic structure of tropical seabird communities. *Marine Ecology Progress Series*, 497, 243-257. <https://doi.org/10.3354/meps10589>
- Marsili, L., Jiménez, B., & Borrell, A. (2018). Persistent Organic Pollutants in Cetaceans Living in a Hotspot Area. In *Marine Mammal Ecotoxicology* (pp. 185-212). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-812144-3.00007-3>
- Navarro, J., Votier, S. C., Aguzzi, J., Chiesa, J. J., Forero, M. G., & Phillips, R. A. (2013). Ecological Segregation in Space, Time and Trophic Niche of Sympatric Planktivorous Petrels. *PLoS ONE*, 8(4). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0062897>
- Notarbartolo di Sciara, G. (2016). Marine Mammals in the Mediterranean Sea: An Overview. In *Advances in marine biology* (Vol. 75, pp. 1-36). <https://doi.org/10.1016/bs.amb.2016.08.005>
- Notarbartolo Di Sciara, G., Venturino, M. C., Zanardelli, M., Bearzi, G., Borsani, F. J., & Cavalloni, B. (1993). Cetaceans in the central Mediterranean Sea: Distribution and sighting frequencies. *Bolletino Di Zoologia*, 60(1), 131-138. <https://doi.org/10.1080/11250009309355800>
- Notarbartolo, G., & Sciara, D. (2002). Cetaceans of the Mediterranean and Black Seas.
- NOTARBARTOLO-DI-SCIARA, G., ZANARDELLI, M., JAHODA, M., PANIGADA, S., & AIROLDI, S. (2003). The fin whale *Balaenoptera physalus* (L. 1758) in the Mediterranean Sea. *Mammal Review*, 33(2), 105-150. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2907.2003.00005.x>
- Peterson, A. T., Soberón, J., Pearson, R. G., Anderson, R. P., Martínez-Meyer, E., Nakamura, M., & Araújo, M. B. (2011). *Ecological niches and geographic distributions* (Vol. 49). Princeton University Press. <https://doi.org/10.1515/9781400840670>
- Praca, E., & Gannier, A. (2008). Ecological niches of three teuthophageous odontocetes in the northwestern Mediterranean Sea. In *Ocean Sci* (Vol. 4). www.ocean-sci.net/4/49/2008/
- Reeves, R. R., & Notarbartolo Di Sciara, G. (2006). The status and distribution of cetaceans in the Black Sea and Mediterranean Sea.
- Reeves, R. R., Stewart, B. S., Clapham, P. J., & Powell, J. A. (2005). *Guía de los mamíferos marinos del mundo*.
- Santos, M. B., & Pierce, G. J. (2015). Marine mammals and good environmental status: science, policy and society; challenges and opportunities. In *Hydrobiologia* (Vol. 750, Issue 1, pp. 13-41). Kluwer Academic Publishers. <https://doi.org/10.1007/s10750-014-2164-2>
- Soberón, J. (2007). Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. In *Ecology Letters* (Vol. 10, Issue 12, pp. 1115-1123). <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01107.x>

Turner, W., Spector, S., Gardiner, N., Fladeland, M., Sterling, E., & Steininger, M. (2003). Remote sensing for biodiversity science and conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, 18(6), 306-314. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(03\)00070-3](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(03)00070-3)

Vandermeer, J. H. (1972). Niche Theory. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 3(1), 107-132. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.03.110172.000543>