

UNIVERSIDAD NACIONAL
SISTEMA DE ESTUDIOS DE POSTGRADO
ESCUELA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE MAESTRIA EN CIENCIAS MARINAS Y COSTERAS

TÍTULO DE TESIS:

**TAMAÑO POBLACIONAL, DISTRIBUCIÓN Y USO DE HÁBITAT DE DOS
ESPECIES SIMPÁTRICAS DE DELFINES EN EL REFUGIO NACIONAL DE
VIDA SILVESTRE GANDOCA-MANZANILLO, COSTA RICA**

Por: Mónica Patricia Gamboa Poveda

Puntarenas, Costa Rica
2009

Tesis presentada para optar al grado académico de Magister Scientiae en Ciencias
Marinas y Costeras, con énfasis en Evaluación de Recursos Marinos y Costeros.
Cumple con los requisitos establecidos por el Sistema de Estudios de Postgrado de la
Universidad Nacional, Heredia, Costa Rica

La presente Tesis de Maestría se _____ por el Comité de Gestión Académico del Programa de Maestría en Ciencias Marinas y Costeras de la Escuela de Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional, como requisito parcial para optar por el grado académico de Magister Scientiae con énfasis en Evaluación de Recursos Marinos y Costeros.

M.Sc. Luis Villalobos Chacon
Coordinador
Programa de Maestría en Ciencias Marinas y Costeras

Ph.D Ricardo Jiménez Montealegre
Director
Escuela de Ciencias Biológicas
Miembro del Comité de Gestión Académica

Ph.D. Luis Sierra Sierra
Miembro del Comité de Gestión Académica

Ph.D. Laura May Collado
Tutora

M.Sc. Oscar Ramírez
Asesor

Ph.D. Álvaro Morales Ramírez
Asesor

Resumen

Alrededor de 30 especies de cetáceos habitan aguas costarricenses, pero solamente seis especies han sido confirmadas para la costa Caribe de Costa Rica. Las dos especies costeras más comunes son el delfín de Guyana (*Sotalia guianensis*) y delfín nariz de botella (*Tursiops truncatus*) que han venido desarrollando una relación de simpatria dentro del Refugio Nacional de Vida Silvestre Gandoca - Manzanillo. Este estudio se llevó a cabo durante los meses de época seca (julio-noviembre) entre el 2003 y 2006. Se observó un total de 114 grupos y 1065 delfines, para un total de 46 días de esfuerzo. Se tomó datos físico-químicos (temperatura, salinidad, y penetración de la luz en la columna de agua) en tres estaciones de muestreo. Un 50% de los grupos consistieron de delfines de Guyana, 27.2% de grupos inter-específicos (grupos mixtos de ambas especies), y 22.8% de delfines nariz de botella. Un total de 146 delfines fueron foto-identificados, 64 individuos del delfín de Guyana y 82 individuos del delfín nariz de botella. La tasa de residencia del delfín de Guyana varió entre el 3.12% y 56.25%, y la del delfín nariz de botella osciló entre 3.12% y 37.5%. El tamaño poblacional para el delfín de Guyana varió entre 81 y 100 individuos, mientras que para el delfín nariz de botella varió entre 116 y 147 individuos. El tamaño de grupo promedio varió por año, hora del día, por especie y según la categoría de comportamiento. La distribución espacial del delfín de Guyana varió respecto a la del delfín nariz de botella y a la de los grupos inter-específicos. El delfín de Guyana invirtió más tiempo en desplazamiento (45.45%) y alimentación (37.97%). Los delfines nariz de botella invirtieron más tiempo desplazamiento (52.89%) y socialización (33.06%). Los grupos inter-específicos invirtieron más tiempo en actividades sociales (63.80%) y en desplazamiento (29.45%). Existe un traslape importante en los sitios en los que ambas especies desarrollan sus actividades.

Abstract

Although 30 cetacean species are expected to occur in Costa Rica, only six of these have been confirmed to the Costa Rican Caribbean. The two most common species are the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) and the Guyanese dolphin (*Sotalia guianensis*), which appear to live in a sympatric relationship in the Gandoca-Manzanillo Wildlife Refuge. 114 groups and 1065 dolphins were observed in 46 days between 2003-2006. Half of the groups observed been Guyanese dolphins, 27.2% of it was inter-specific groups, and 22.8% been bottlenose dolphins. A total of 64 Guyanese dolphins and 82 of bottlenose dolphins were photo-identified and had been frequently observed in the study area. The residence rates for Guyanese dolphins varied between 3.12% y 56.25%, and varied between 3.12% y 37.5% for bottlenose dolphins. The population size for Guyanese dolphins varied between 81 and 100 individuals, and 116 and 147 individuals for bottlenose dolphins. Average group size varied by year, hour during the day, species, and behavioral category. Spatial distributions were different for each specie and inter-specific groups. Guyanese dolphins invested most of the time traveling (45.45%) and, on feeding activities (37.97%). Bottlenose dolphins invested most time on traveling (52.89%), and social activities (33.06%). Inter-specific

groups invested 63.80% of the time on social activities, and 29.45% of the time traveling.

Palabras clave: *Sotalia guianensis*, delfín de Guyana, *Tursiops truncatus*, delfín nariz de botella, tamaño de población, tamaño de grupo, distribución espacial, tasas de residencia, uso de hábitat.

Key words: *Sotalia guianensis*, Guyanese dolphin, *Tursiops truncatus*, bottlenose dolphin, population size, group size, spatial distribution, residence rates, habitat use.

Agradecimientos

A Earthwatch por financiar parte de esta investigación. A Ph.D. Alejandro Acevedo-Gutiérrez (Western Washington University) y Ph.D. Susana Caballero, por permitirme ser parte del proyecto.

A Dennis y Alfonso por su gran colaboración como boteros y observadores en el campo.

A las autoridades del MINAE y la comunidad en Gandoca-Manzanillo por dejarnos desarrollar esta investigación en el Refugio.

A Laura y Pala, por su incondicional apoyo y dedicación en nuestras largas horas en el campo.

A Laura y Oscar por el apoyo y gran ayuda para finalizar esta tesis.

A Luigie, María Parker, Maritza, Rigo Viquez e Iván Sandoval por todo su apoyo moral.

A mis compañeros de maestría, los Kinokola, José, Didhier y Baruch.

A la Estación de Biología Marina por el equipo prestado.

A toda mi familia, por apoyarme siempre, en las buenas y en las malas. A mis abuelos, Tía Mima, Nana y Nano.

A mis incondicionales amigos de toda una vida, Pri, Fede, Andrés, Deivo, Mahe, Jessi y Laurinis, los quiero con el alma.

Un agradecimiento especial a mi amiga Zahira, que siempre se ha esmerado en sacar lo mejor de mí, que ha estado a mi lado en los momentos en que creí que ya no se podía más. Y con mucho cariño quiero agradecer a su familia, don Eliécer, dona Eli, Ari y By, de veras que esta tesis no se hubiera terminado sin ustedes en mi camino. Los quiero mucho.

Dedicatoria

A Rod, por las tantas veces que me empujó a seguir adelante, por creer en mí como persona y profesional, te amo incondicionalmente.

A mis papás, por darme la vida y estar conmigo en cada momento.

A mis hermanos. A Randall por haberme hecho tanta falta y a Papo, por nunca faltarme.

A los niños de mis ojos, Angélica, Andresito y Giada. Nunca olviden que cuando uno quiere, puede, nunca se den por vencidos.

ÍNDICE GENERAL

	CONTENIDO	PÁGINA
	Hoja de aprobación	ii
	Resumen/Abstract	iii
	Agradecimientos	v
	Dedicatoria	vi
	Índice de contenidos	vii
	Índice de cuadros	x
	Índice de figuras	xi
	Índice de anexos	xiii
	CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN	1
	1.a Problema	4
	1.b Objetivo General	4
	1.b.1 Objetivos específicos	5
	1.c Justificación	6
	1.d Antecedentes	9
	1.d.1 El delfín de Guyana (<i>Sotalia guianensis</i>)	9
	1.d.2 El delfín nariz de botella (<i>Tursiops truncatus</i>)	11
	1.d.3 Simpatría	13
	1.d.4 Factores que determinan la formación de grupos inter-específicos	13

CAPÍTULO 2. MARCO TEÓRICO	17
2.a Ecología de comunidades	17
2.b. Ecología de poblaciones	17
2.c. Tamaño de población	18
2.d. Distribución	18
2.e. Uso de hábitat	18
2.f. Patrones de Residencia	19
2.g. Abundancia	19
2.h. Grupo	19
2.i. Comportamiento animal	20
2.j. Descripción de <i>Sotalia guianensis</i>	21
2.k. Descripción de <i>Tursiops truncatus</i>	23
CAPÍTULO 3. MATERIAL Y MÉTODOS	26
3.a. Área de estudio	26
3.b. Variables ambientales	27
3.c. Datos	27
3.c.1. Tamaño de Población y Residencia: Foto-identificación	27
3.c.2. Distribución, Ocurrencia: Recorridos	29
3.c.3. Uso del Hábitat	31
3.c.4. Análisis Espaciales y Estadístico	32
CAPÍTULO 4. RESULTADOS	34
4.a. Variables ambientales	34
4.b. Ocurrencia	35

4.c. Residencia	37
4.d. Tamaño Poblacional	40
4.e. Tamaño de grupo	41
4.f. Distribución	45
4.g. Uso del Hábitat	47
CAPÍTULO 5. DISCUSIÓN	51
5.a. Variables ambientales	51
5.b. Ocurrencia	52
5.c. Residencia	53
5.d. Tamaño Poblacional	55
5.e. Tamaño de grupo	56
5.f. Distribución	58
5.g. Uso del Hábitat	60
5.f. Consecuencias de la formación de grupos inter-específicos en REGAMA	65
CAPÍTULO 6. CONCLUSIONES	67
CAPÍTULO 7. RECOMENDACIONES	71
LITERATURA CITADA	74
ANEXOS	90

ÍNDICE DE CUADROS

CUADRO	PÁGINA
Cuadro 1. Promedio de los parámetros de temperatura, salinidad y penetración de luz en la columna de agua en tres distintos puntos del sitio de muestreo (promedio \pm desviación estándar, seguido del rango) en el REGAMA en el periodo 2003-2005.	34
Cuadro 2. Análisis de tamaño de población (R 2.7.2.) para el delfín de Guyana y el delfín nariz de botella en el REGAMA en el periodo 2003-2005.	41
Cuadro 3. Valores del tamaño promedio de grupos uniespecíficos del delfín de Guyana (<i>S. guianensis</i>), del delfín nariz de botella (<i>T. truncatus</i>), y agrupaciones inter-específicas en REGAMA en el periodo 2003-2005, y en otras localidades.	42

ÍNDICE DE FIGURAS

FIGURAS	PÁGINA
Figura 1. Localización y extensión marítima del Refugio Nacional de Vida Silvestre Gandoca Manzanillo, Limón, Costa Rica.	27
Figura 2. Hoja cartográfica de Sixaola. (Modificado de la hoja cartográfica de Sixaola 1:50.000, Instituto Geográfico Nacional) mostrando la ubicación de los transectos seguidos durante este estudio.	30
Figura 3. Densidad por grupos (a) y por individuos (b) por año y tipo de agrupación en relación al esfuerzo total en días en el REGAMA, en el periodo 2003-2006.	36
Figura 4. Individuos de a) <i>Sotalia guianensis</i> y b) <i>Tursiops truncatus</i> más foto-recapturados en el REGAMA en el periodo 2003-2005.	37
Figura 5. Curvas acumulativas de recaptura para el delfín de Guyana (a) y el delfín nariz de botella (b) en el REGAMA durante el periodo 2003-2005.	39
Figura 6. Tasas de residencia para el delfín de Guyana (<i>S. guianensis</i>) y el delfín nariz de botella (<i>T. truncatus</i>) en el REGAMA durante el periodo 2003-2005.	40
Figura 7. Variación del tamaño promedio del grupo por año y tipo de agrupación (uniespecífica e inter-específica) en el REGAMA en el periodo 2003-2005.	43
Figura 8. Variación en el tamaño promedio del grupo en relación a la categoría de comportamiento en el REGAMA en el periodo 2003-2005.	44
Figura 9. Variación en el tamaño promedio de grupo por especies y categoría de comportamiento con intervalos de confianza al 95% en el REGAMA en el periodo 2003-2005.	45
Figura 10. Resultados de distribución espacial utilizando el análisis Kernel al 95% para el delfín de Guyana, el delfín nariz de botella, y agrupaciones inter-específicas de ambas especies en el REGAMA durante el periodo 2003-2005.	47

Figura. 11. Resultado del análisis de correspondencia donde se muestra una relación entre los patrones de comportamiento por tipo de grupo y especie (Tt = *T. truncatus*, Sg = *S. guianensis*) en REGAMA en el periodo 2003-2005. 49

Figura. 12. Distribución espacial de las actividades de comportamiento del delfín de Guyana (a), delfín nariz de botella (b) y agrupaciones inter-específicas (c) con relación al tipo de agrupación dentro de los límites de REGAMA en el periodo 2003-2005. 50

ÍNDICE DE ANEXOS

	ANEXOS	PÁGINA
Anexo 1.		
Ilustraciones del delfín nariz de botella (<i>Tursiops truncatus</i>)		90
y delfín de Guyana (<i>Sotalia guianensis</i>).		

INTRODUCCIÓN

Los patrones de distribución, movimiento, y uso del hábitat de los individuos en una población están influenciados espacial y temporalmente por las características físicas del hábitat, distribución y disponibilidad de los recursos, e incluso por las relaciones zoogeográficas entre especies de organismos a nivel inter e intra- específico (Danancher *et al.* 2004).

En particular, la interacción entre delfines y su hábitat es compleja debido a que ellos ocupan hábitats con escalas espaciales y temporales variables (Allen *et al.* 2001). Estudios a varias escalas espaciales han encontrado una relación entre la disponibilidad de presas y la distribución y ocurrencia de delfines (e.g., Waples 1995, Ballance 1990, Barco *et al.* 1999). Por ejemplo, Waples (1995) documentó cambios estacionales en la distribución y uso de hábitat de delfines nariz de botella (*Tursiops truncatus*) en la Bahía de Sarasota, Florida, donde éstos utilizaban canales y pasajes profundos durante el invierno y áreas ricas en pastos marinos durante el verano. Estos cambios se asociaron a cambios estacionales en los movimientos de sus presas. A una escala más ‘fina’ Shane (1990) asoció comportamiento de delfines nariz de botella a hábitats y horas específicas, como por ejemplo las actividades de alimentación ocurrían en áreas de pastos marinos con corrientes fuertes, a horas del día relacionados a los patrones de movimiento de sus presas. Recientemente, Allen *et al.* (2001) encontraron una asociación entre el tipo de hábitat y la presencia de delfines con la hora del día, y una relación negativa entre el tamaño del grupo y la frecuencia de alimentación.

De forma similar, Daura-Jorge *et al.* (2005) establecieron que los requerimientos espaciales e intensidad de movimiento de la población de *Sotalia guianensis* en Bahía Norte, Brasil, varían estacionalmente; mientras que la población de Caravelas, otra localidad de la costa brasileña, no presenta estacionalidad alguna en el espacio utilizado. Estas diferencias ecológicas parecen ser el resultado de variaciones en temperatura, transparencia y salinidad del agua, mareas, corrientes, luz, profundidad y estructura del hábitat de ambos hábitats. Además, asociaron los cambios en requerimientos espaciales como una consecuencia de la fluctuación en la abundancia de recursos alimenticios.

Por otro lado, se ha documentado que especies de delfines que viven en simpatría estratifican el hábitat. Por ejemplo, Wedekin *et al.* (2007) determinaron que el uso heterogéneo del hábitat por parte de *S. guianensis* y *T. truncatus* en Bahía Norte, se estratifica con base a diferencias en selección de hábitat, o por territorialidad inter-específica. Oviedo (2007) encuentra que poblaciones simpátricas de *T. truncatus* y *Stenella attenuata* (delfín manchado) en el Golfo Dulce estratifican su hábitat con base a la topología y batimetría del Golfo, factores que parecen jugar un papel importante en la presencia de presas para estas especies.

En Costa Rica el estudio de abundancia, residencia, distribución, y uso de hábitat de delfines se ha concentrado en aguas del Pacífico, particularmente en dos especies de delfines: el delfín nariz de botella (*T. truncatus*) (e.g., Cubero-Pardo 1998, Palacios 2007, Oviedo 2007, 2008), y el delfín manchado (*Stenella attenuata graffmani*) (May-Collado & Forcada 2001, May-Collado & Morales-Ramírez 2005, May-Collado *et al.* 2005, Montero 2007, Martínez 2007, Palacios 2007). En ambas

especies se ha reportado una asociación del uso del hábitat con la hora del día y la época del año (e.g., Cubero-Pardo 1998, May-Collado & Morales-Ramírez 2005) y las características topográficas del hábitat (Acevedo-Gutiérrez & Burkhart 1998).

Varias especies de delfines se han documentado en aguas del Caribe costarricense (May-Collado 2009). Sin embargo, solo dos especies parecen mantener poblaciones residentes: el delfín de Guyana (*S. guianensis*) y el delfín nariz de botella (*T. truncatus*) (Di Berardinis *et al.* 1997, Acevedo-Gutiérrez *et al.* 2005, Gamboa-Poveda & May-Collado 2006). Ambas especies conviven en simpatria dentro de los límites del Refugio Nacional de Vida Silvestre Gandoca Manzanillo (REGAMA), donde comúnmente se les observa en grupos mixtos (Di Berardinis *et al.* 1997, Acevedo-Gutiérrez *et al.* 2005, Gamboa-Poveda & May-Collado 2006).

La naturaleza de estos grupos mixtos es desconocida, pero un estudio anterior sugiere que estos agrupamientos ocurren principalmente durante actividades sociales (desde fines sexuales hasta agresivos), que podrían estar conllevando a la producción de híbridos de diversos tipos (Forestell *et al.* 1999, Acevedo-Gutiérrez *et al.* 2005).

El conocimiento del estado de estas poblaciones se limita a pocos estudios que se han limitado a describir el comportamiento de grupos mixtos y uni-específicos, y a la descripción de las señales comunicativas de estas dos especies de delfines (Acevedo-Gutiérrez *et al.* 2005, May-Collado & Wartzok 2008, 2009). Hasta el presente no hay información sobre tamaño poblacional, residencia, uso de hábitat, o del efecto de actividades antropogénicas que puedan estar afectando directa o indirectamente el hábitat y a las poblaciones de estos delfines. ¿Qué factores determinan la formación de estos grupos? ¿Existe o no una estratificación del hábitat por especies? ¿Cómo varía el

tamaño poblacional? ¿Qué porcentaje de los individuos en estas poblaciones son residentes? Estas son algunas preguntas que esta tesis de grado pretende responder.

1a. Problema

El Refugio Nacional de Vida Silvestre Gandoca Manzanillo (REGAMA) es el hogar de las dos especies de delfines en el Caribe costarricense que mantiene poblaciones aparentemente residentes. Estas son el delfín nariz de botella (*T. truncatus*) y el delfín de Guyana (*S. guianensis*). El REGAMA es el único lugar donde ambas especies habitan de forma simpátrica. En el caso particular del delfín de Guyana, el Refugio es el único lugar donde la especie ha sido reportada en el país, por lo que se cree que esta población se encuentra aislada de otras en Centro y Suramérica. Esta especie está generalmente asociada a áreas cercanas a desembocaduras de ríos (en este caso el Río Sixaola) por lo que las actividades humanas que afectan la salud de estos ecosistemas pueden repercutir en la salud de delfines de forma directa (niveles altos de varios metales pesados asociados a plaguicidas) e indirecta (salud de presas). Adicionalmente, REGAMA es una de las pocas áreas a nivel mundial donde dos especies de delfines forman comúnmente agrupaciones inter- específicas estables que parecen estar generando individuos híbridos. Esta situación refleja que las necesidades básicas de dichas especies se están viendo comprometidas. De esta manera, establecer información sobre la biología básica de ambas especies es importante para que conservacionistas y guardaparques puedan plantear estrategias de conservación adecuadas a la situación del refugio.

1.b. Objetivo General

Generar información sobre el tamaño poblacional, distribución, y uso de hábitat de dos poblaciones simpátricas del delfín de Guyana (*Sotalia guianensis*) y el delfín nariz de botella (*Tursiops truncatus*), en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Gandoca Manzanillo (REGAMA), la cual sentará las bases para futuras estrategias de conservación y de manejo de estas especies y su hábitat dentro del área protegida.

1.b.1. Objetivos específicos

- Describir mediante variables ambientales estándares (temperatura, salinidad, visibilidad) el hábitat de los delfines dentro del Refugio Nacional de Vida Silvestre Gandoca Manzanillo.
- Estimar el tamaño de las poblaciones de ambas especies utilizando modelos de captura-recaptura con base a datos de foto-identificación (uso de marcas naturales en las aletas dorsales de los delfines).
- Determinar el grado de residencia de ambas especies utilizando datos de foto-identificación.
- Determinar la distribución y ocurrencia de ambas especies dentro del Refugio Nacional de Vida Silvestre Gandoca Manzanillo utilizando métodos de Sistema de Información Geográfica (SIG).

- Determinar si hay una variación en el tamaño de grupos uniespecíficos y mixtos.
- Determinar el uso del hábitat de grupos uniespecíficos y mixtos utilizando estimaciones de inversión de tiempo de varias actividades.

1.c. Justificación

El estudio de los cetáceos en aguas del Caribe de Costa Rica se restringe solamente a una lista de especies para el área (May-Collado 2009). Las únicas especies que parecen mantener una presencia anual son el delfín de Guyana (*S. guianensis*) y el delfín nariz de botella (*T. truncatus*) (May-Collado 2009).

Hasta el momento no se conoce el estatus poblacional de estas dos especies de delfines en el REGAMA. Los pocos estudios que se han realizado de estas tratan sobre los patrones de comportamiento de ambas especies cuando forman grupos mixtos (Acevedo-Gutiérrez *et al.* 2005), y sobre el repertorio de sus sonidos en asociación a los niveles de ruido ambiental y en relación a su simpatria (May-Collado & Wartzok 2008, 2009).

El delfín de Guyana es una especie endémica para Latinoamérica. La gran parte de la información sobre su estatus poblacional y esfuerzos de conservación se concentran en Brasil (e.g., Geise *et al.* 1999, Wedekin *et al.* 2002, Guedes *et al.* 2005), pese a que su distribución incluye más países a lo largo de la costa de Centro y Suramérica (e.g. Gueise & Borobia 1987, Carr & Bonde 2000, Edwards & Schnell 2001).

En cuanto al delfín nariz de botella esta es la especie de delfín más estudiada debido a su distribución cosmopolita (Mann 2000). Sin embargo, la gran mayoría de estudios se concentran en pocas partes de su distribución principalmente en aguas templadas y subtropicales (Barco *et al.* 1999, Defran & Weller 1999, Baird *et al.* 2001, 2002, Gubbins *et al.* 2002, Culloch 2004). En Costa Rica, su estudio se ha limitado a aguas del Pacífico incluyendo la Isla del Coco (Acevedo y Wursig 1991, Cubero-Pardo 1998, Acevedo-Gutiérrez 1999, Acevedo-Gutiérrez & Parker 2000, Acevedo-Gutiérrez & Stienessen 2004, Palacios 2007, Oviedo 2007).

La falta de información sobre distribución, abundancia, uso de hábitat, tamaño poblacional, y amenazas por actividades antropogénicas de estas especies de delfines dificulta el establecimiento de medidas de conservación y manejo a nivel local y regional, razón por la cual ambas especies están en la lista roja de especies amenazadas de la UICN (<http://www.iucnredlist.org/>, Reeves *et al.* 2008).

El REGAMA hoy día representa un lugar clave en cuanto a conservación de cetáceos por varias razones: (1) es uno de los pocos lugares en el mundo donde dos especies de delfines no emparentadas (May-Collado & Agnarsson 2006, May-Collado *et al.* 2007), se asocian regularmente a lo largo del año. Además, observaciones en la morfología de la aleta dorsal de ambas especies, sugiere la posibilidad de individuos híbridos producidos por el cruce de ambas especies (Caballero *et al.* 2007). De esta manera, los patrones de asociación entre estas dos especies de delfines son únicos y las razones por las cuales éstas ocurren (aún desconocidas) son claves para establecer medidas de conservación.

(2) Debido a la cercanía con el Río Sixaola, el REGAMA presenta características especiales que favorecen la presencia del delfín de Guyana (tales como estructura de hábitat, parámetros físico-químicos, entre otras). Sin embargo, el Río Sixaola es objeto de contaminación por parte de la industria bananera en la región. Los componentes químicos de varios pesticidas y funguicidas han sido reportados en la grasa de varias especies de delfines afectando directa e indirectamente (presas) la salud de estos animales (Takeshi *et al.* 2003, Carballo *et al.* 2004, Machovsky *et al.* 2007).

(3) Debido a que la presencia del delfín de Guyana en Costa Rica se limita a REGAMA, existe la posibilidad de un aislamiento genético con respecto a poblaciones vecinas al norte en Cayos Miskitos, Nicaragua (Edwards & Schnell 2001) y al sur de Panamá (May-Collado 2009).

(4) La periodicidad con la cual estas especies de delfines se encuentran en el REGAMA ha generado un incremento en el tráfico de botes con fines comerciales para su observación. Desafortunadamente un incremento en el número de botes, representa un incremento en los niveles de ruido, lo que puede afectar a futuro la salud de ambas especies. En vista de que los delfines en general dependen 100% del sonido para localizar presas, encontrar pareja, comunicarse entre miembros del grupo, navegar y detectar depredadores, la contaminación sónica puede tener un impacto acumulativo importante en el área (e.g., Richardson *et al.* 1995, May-Collado & Wartzok 2008, 2009).

El presente estudio genera información importante sobre el estado poblacional de estas especies de delfines, y analiza algunos de los factores que hacen que ambas especies utilicen las aguas del REGAMA y formen grupos mixtos. Esta información

facilitará el establecimiento de medidas adecuadas para el manejo y conservación de ambas especies y su hábitat.

1.d. Antecedentes

1.d.1. El delfín de Guyana (*Sotalia guianensis*)

Hasta hace menos de dos años el actualmente conocido delfín de Guyana era reconocido como el delfín Tucuxi o delfín gris (*Sotalia fluviatilis*). Hoy día se reconocen dos especies: el delfín de Guyana (*S. guianensis*) con hábitos marinos y el delfín Tucuxi o delfín gris (*S. fluviatilis*) con hábitos riverinos.

Esta división se hizo con base a evidencia morfológica (Monteiro-Filho *et al.* 2002) y molecular (Cunha *et al.* 2005, Caballero *et al.* 2007). Ambas son especies endémicas para Latinoamérica. El Tucuxi habita exclusivamente las aguas del Río Amazonas y tributarios, y el delfín de Guyana habita estuarios, bahías, y aguas costeras desde el sur de Brasil hasta el norte de Nicaragua (posiblemente Honduras) (Da Silva & Best 1996, Carr & Bonde 2000).

Gran parte del conocimiento sobre la biología del Tucuxi se limita a la región de la Amazonía brasileña (e.g., Maguire & Henningsen 2007, Carvalho 2003, Martin 1995, Da Silva & Best 1996) y colombiana (e.g., Galindo, 1998, Trujillo & Diazgranados 2002), con unos pocos estudios en Ecuador (e.g., Zapata-Ríos & Utreras 2004, May-Collado & Wartzok 2007) y Perú (e.g., Leatherwood 1996, Leatherwood *et al.* 2000, McGuire & Henningsen 2007). En cuanto al delfín de Guyana, la gran parte del conocimiento de su biología también se concentra en Brasil (e.g., Simoes-Lopes 2006) con estudios aislados en Colombia (e.g., Trujillo y Diazgranados 2002, Garcia & Trujillo 2004), Venezuela (Oviedo 2009, Caballero *et al.* 2007), Nicaragua (Carr & Bonde 2000, Edwards & Schnell 2001), y recientemente en Costa Rica (Acevedo-Gutiérrez *et al.* 2005, Gamboa-Poveda & May-Collado 2006, May-Collado & Wartzok 2008, 2009).

Los estudios de esta especie se han enfocado en temas como distribución (e.g., Borobia 1989, Borobia *et al.* 1991, Jefferson *et al.* 1994, Edwards & Schnell 2001); uso del hábitat (e.g., Geise *et al.* 1999, Santos *et al.* 2000, Lodi 2003, Flores 2003, Daura-Jorge *et al.* 2005, Azevedo *et al.* 2007, Wedekin *et al.* 2007, De Oliveira & Monteiro-Filho 2008); tamaño de población (Geise *et al.* 1999); ámbito de acción y patrones de movimiento (De Oliveira *et al.* 2001, Flores & Bazzalo 2004, Daura-Jorge *et al.* 2005); patrones de residencia utilizando técnicas de foto-identificación y video-identificación (e.g., Flores 1999, Marino *et al.* 2000, De Oliveira & Monteiro-Filho 2008, Rossi-Santos *et al.* 2007); organización social (De Oliveira & Rosso 2008); comportamiento (O Santos *et al.* 2000, Guilherme-Silveira & de Lima Silva 2007, Atem & Monteiro-Filho 2006, Daura-Jorge *et al.* 2005, Araujo *et al.* 2007, Flatch *et al.* 2008); bio-

acústica y audiogramas (e.g., Monteiro-Filho & Monteiro 2001, Sauerland & Dehnhardt 2005, Pivari & Rosso 2005, Azevedo & Van Sluys 2005, Rossi-Santos & Podos 2006, May-Collado & Wartzok 2009); y filogenia y estructura genética (e.g., Caballero *et al.* 2007, Cunha *et al.* 2005).

En Costa Rica, la investigación del delfín de Guyana ha sido muy limitada. Dos trabajos presentados en la conferencia internacional de la Sociedad de Mamíferos Marinos por DiBerardinis *et al.* (1997) y Forestell *et al.* (1999) hablan de la presencia de la especie en el REGAMA y de la posible existencia de híbridos con el delfín nariz de botella. Acevedo-Gutiérrez *et al.* (2005), describen las interacción de grupos mixtos conformados por delfines nariz de botella y delfines de Guyana en REGAMA en relación al comportamiento y tamaño de grupo y con base a sus resultados, también sugieren la existencia de híbridos como producto de la interacción sexual entre estas dos especies. Gamboa-Poveda y May-Collado (2006) presentaron ante la Comisión Ballenera Internacional un informe con resultados preliminares de la ocurrencia, residencialidad y comportamiento de los delfines de Guyana y nariz de botella dentro de los límites del REGAMA.

En su trabajo May-Collado y Wartzok (2009) describen las señales acústicas utilizadas para comunicarse (silbidos) y encuentran que la especie se comunica utilizando frecuencias más altas (y en ocasiones a niveles ultrasónicas) que las poblaciones de Brasil, y otras especies de delfines incluyendo el delfín nariz de botella.

1.d.2. El delfín nariz de botella (*Tursiops truncatus*)

El delfín nariz de botella es uno de los cetáceos más estudiados, no solo por su alta sobrevivencia y adaptación al cautiverio, sino principalmente por su distribución cosmopolita.

La gran parte de los estudios se han concentrado en aspectos de distribución a varias escalas geográficas (e.g., Leatherwood *et al.* 1983, Van Waerebeek *et al.* 1990, Gowans & Whitehead 1995, Hastie *et al.* 2003, Morteo *et al.* 2004, Oviedo *et al.* 2005, Oviedo & Silva 2005, Torres *et al.* 2005.); uso del hábitat (e.g., Shane *et al.* 1986, Wilson *et al.* 1997, Rodríguez 2001, Gubbins 2002, Bristow 2004); tamaño de población (Claridge 1994, Wilson *et al.* 1999, Irwin & Wursig 2004); patrones de residencia (e.g., Ballance 1990, Defran & Weller 1999, Bristow & Rees 2001, Campbell *et al.* 2002, Gubbins 2002, Lusseau *et al.* 2005); organización social (e.g., Wells 1986, Wells *et al.* 1987, Edward *et al.* 2002, Lusseau *et al.* 2003, Lusseau & Newman 2004, Lusseau *et al.* 2005, Felix 2007); comportamiento (e.g. Felix 2001, Quintana-Risso & Wells 2001, Nowacek 2002, Lusseau *et al.* 2003, Klatsky *et al.* 2007); bio-acústica y audiogramas (e.g., Wang *et al.* 1995, Acevedo-Gutierrez & Stienessen 2004, Blomqvist & Amundin 2004, Buckstaff 2004, Fripp *et al.* 2005, Azevedo *et al.* 2007, Popov *et al.* 2007, May-Collado & Wartzok 2008); y filogenia y estructura genética (e.g. Le Duc & Curry 1996, Curry & Smith 1997, Hoelzel *et al.* 1998, Wang *et al.* 1999, Le Duc *et al.* 1999).

Pese a la gran cantidad de estudios realizados a lo largo de su distribución, gran parte de lo que se conoce sobre la especie es a través del Laboratorio Mote, en Sarasota, Florida y la población de Shark Bay, Australia, donde por más de treinta años se han llevado a cabo diversos estudios poblacionales, de comportamiento, patrones de

alimentación, residencia, entre otros (Wells 1986, Wells *et al.* 1987, Scott *et al.* 1990, Barros & Odell 1990, Waples 1995, Corkeron 1997, Barros y Wells 1998).

El delfín nariz de botella, es una de las especies más estudiadas en Costa Rica. Hoy día existe información sobre poblaciones en la Isla del Coco, Pacífico Central y Golfo Dulce (Acevedo-Gutiérrez 1997, Acevedo-Gutiérrez & Burkhardt 1998, Cubero-Pardo 1998, Oviedo 2007, Palacios 2007). En la Isla del Coco varios estudios se han realizado sobre el comportamiento, acústica, y movimiento (Acevedo-Gutiérrez 1991, 1997, 1999; Acevedo-Gutiérrez & Stienessen 2004). En el Pacífico Central, Palacios (2007) estudió la interacción de la especie en relación con desechos de botes camaroneros, y en el Golfo Dulce varios estudios se han realizado en cuanto a factores que determinan su distribución (Acevedo-Gutiérrez & Burkhardt 1998; Oviedo 2007) y sobre la estacionalidad de sus comportamientos (Cubero-Pardo 1998).

Para el Caribe costarricense los estudios publicados son escasos; Acevedo *et al.* (2005) describieron la interacción de esta especie con el delfín de Guyana, y la posibilidad de presencia de híbridos en REGAMA. Recientemente, May-Collado y Wartzok (2008) describieron los sonidos utilizados para comunicarse (silbidos) y encontraron un efecto de la estructura acústica del ambiente (ruido de motores y ambiental) en los parámetros acústicos de estos sonidos.

1.d.3. Simpatría

De acuerdo con la teoría de nicho, especies simpátricas con requerimientos ecológicos similares compiten por los recursos (Pianka 1974, Roughgarden 1976). Su coexistencia requiere en alguna medida de la repartición de recursos, tales como la segregación de

hábitat o el uso de diferentes recursos alimenticios (Bearzi 2005). La repartición parcial de los recursos puede ser afectada por las diferentes preferencias de micro-hábitats, variaciones temporales en el uso de hábitat, adopción de diferentes tácticas en la obtención de alimento, y por la preferencia de diferentes presas o el tamaño de las mismas (Bearzi 2005).

En el Golfo Dulce, Costa Rica, tres estudios han descrito las relaciones simpátricas de delfines nariz de botella y delfines manchados. La formación de agrupaciones inter-específicas es rara, las especies parecen invertir más en la estratificación o repartición del hábitat con base a preferencias topográficas, batimétricas, y posiblemente alimentarias (Cubero-Pardo 1998, Acevedo-Gutiérrez & Burkhard 1998, Oviedo 2007).

1.d.4. Factores que determinan la formación de grupos inter-específicos

Especies simpátricas pueden además explotar recursos conjuntamente por medio de la formación de asociaciones en grupos mixtos. Especies mixtas o asociaciones poli-específicas son agregaciones temporales de individuos de diferentes especies que se ven envueltas en actividades similares por periodos de tiempo que pueden durar desde algunos minutos a horas, días o incluso años. Estas asociaciones son muy comunes en aves, primates y cetáceos (Querouil *et al.* 2008).

Se han propuesto varias hipótesis para explicar la formación de estas asociaciones. Entre las principales están 1) la evasión a depredación, 2) optimización de la caza de presas, y 3) ventajas sociales (Stensland *et al.* 2003). La hipótesis de evasión a depredación, establece que los individuos se benefician de la asociación

incrementando sus habilidades para detectar y evadir depredadores. Sabiendo que la competición inter-específica es limitada, grupos de especies mixtas pueden ser más grandes que los grupos uniespecíficos, lo que provee seguridad (Stensland *et al.* 2003). La hipótesis de optimización de la caza de presas, propone que los individuos se pueden beneficiar de la asociación al aumentar su capacidad para detectar y explorar áreas de recursos alimentarios ricos en presas con distribución agrupada (Norris & Dohl 1980, Scott & Cattanach 1998, Stensland *et al.* 2003). Una de las predicciones de esta hipótesis es que hay un tamaño de grupo efectivo que promueve la eficiencia de cacería (Stensland *et al.* 2003).

Finalmente, la hipótesis de ventajas sociales establece que los participantes de la asociación deben ganar alguna ventaja social o reproductiva, tales como el aumento de su ámbito de acción, uso de diferentes hábitats, y la práctica de comportamientos sociales (Stensland *et al.* 2003, García *et al.* 2000; Herzing *et al.* 2003).

Estas tres hipótesis funcionales no son mutuamente excluyentes. Independientemente de la explicación funcional, las asociaciones de grupos mixtos pueden constituir una estrategia de supervivencia para las especies presentes en menor número e incapaces de formar grupos de mayor tamaño. En algunos casos, la asociación puede no ser beneficiosa necesariamente para todas las especies que están asociadas (Stensland *et al.* 2003). Pocos estudios se han enfocado en la ecología de las agregaciones de especies mixtas en la familia Delphinidae, y su función aún no es bien establecida. Sin embargo, la formación de agrupaciones inter-específicas es un evento común entre especies de cetáceos. Generalmente esta formación es promovida por el traslape en hábitat y otros recursos (simpatria). Wedekin *et al.* (2004) sugieren que

estas formaciones inter-específicas pueden mejorar la capacidad de captura de alimento de al menos una de las especies asociadas en la relación.

Algunos ejemplos de especies que forman agrupaciones inter-específicas incluyen delfines nariz de botella y delfines manchados del Atlántico (*S. frontalis*) en las Bahamas (Herzing *et al.* 2003); delfines comunes (*Delphinus delphis*) y delfines rayados, (*S. coeruleoalba*) en el Mar Mediterráneo (García *et al.* 2000) y el Golfo de Corintios (Grecia, Mar Mediterráneo; Frantzis & Herzing 2002); delfines tornillo (*S. longirostris*) y delfines manchados Pan-tropicales (*S. attenuata*) en el Pacífico Oriental (Norris & Dohl 1980; Scott & Cattanach 1998) y Hawaii (Psarakos *et al.* 2003); así como delfines comunes (*D. delphis*) y delfines nariz de botella (*T. truncatus*) en Kavala, Grecia..

Scott y Chivers (1990) propusieron que la formación de grupos inter-específicos es más común en especies de aguas oceánicas, donde el riesgo de depredación es considerablemente más alto, y las presas comúnmente se agregan en grandes escuelas (Norris & Dohl 1980; Wells *et al.* 1987). Sin embargo, Frantzis y Herzing (2002) reportan que en el Mar Mediterráneo, la frecuencia de asociación de delfines comunes con delfines rayados está inversamente relacionada con su abundancia y no con la de los recursos.

La formación de grupos inter-específicos también ha sido documentada en aguas costeras (Baird, 1998; Herzing, 1996; Herzing & Johnson, 1997; Ross & Wilson, 1996; Wedekin *et al.* 2004; Weller *et al.* 1996). En aguas costeras la depredación se cree que es menor, y que la distribución de los recursos alimentarios es más estable y uniforme (Scott & Chivers 1990). En el caso de grupos inter-específicos costeros las

ventajas sociales de dichas asociaciones pueden ser mayores al incrementar el ámbito de acción, uso de diferentes micro-hábitats, y la práctica de comportamientos sociales (Stensland *et al.* 2003). Sin embargo, en ocasiones estas interacciones sociales incluyen comportamientos agresivos que pueden conllevar a la muerte (Ross & Wilson 1996).

Estudios recientes proveen información específica del tipo de interacción que desarrollan distintas especies de delfines durante los periodos de asociación, tales como interacciones del tipo sexual, machos-hembras o machos-machos, entre el delfín nariz de botella y el delfín manchado del Atlántico (Herzing *et al.* 2003). Paulos *et al.* (2008), hacen un análisis focal de tres eventos a la hora de los encuentros mixtos entre *S. frontalis* y *T. aduncus*. En Grecia, Frantzis y Herzing (2002) reportan persecuciones entre tres distintas especies de cetáceos lo que puede interpretarse como conductas agresivas o como “juegos” inofensivos.

Contrario a lo observado entre los delfines manchados y nariz de botella en el Golfo Dulce, en REGAMA los delfines de Guyana y nariz de botella forman regularmente grupos inter-específicos particularmente durante actividades sociales, que según Acevedo-Gutiérrez *et al.* 2005, pueden terminar en actos sexuales agresivos, conllevando a la posible formación de híbridos. La interacción agresiva entre estas mismas especies fue también reportada por Wedekin *et al.* (2004) en la costa sur-este de Brasil, pero acá la formación de grupos inter-específicos es poco usual.

MARCO TEÓRICO

2.a. Ecología de comunidades

Para efectos del presente trabajo, se entenderá por ecología de comunidades, la rama de la ecología que estudia los fenómenos que ocurren entre un grupo de poblaciones de distintas especies que habitan sincrónicamente en un mismo lugar. Como lo expresa Jaksic (2001) este nivel de análisis permite entonces conocer como interactúan diferentes especies y como estas interacciones producen modificaciones en sus ecologías individuales y poblacionales.

2.b. Ecología de poblaciones

Es factible definir una población como un grupo de organismos de una misma especie que ocupan un espacio dado en un momento específico. Los elementos fundamentales de la población son los organismos individuales, que potencialmente pueden reproducirse. Se puede subdividir a las poblaciones en demes o poblaciones locales, que son grupos de organismos que se reproducen entre sí, siendo la unidad colectiva más pequeña de una población animal. Los límites de una población, espaciales y temporales, son vagos y en la práctica usualmente los fija arbitrariamente el investigador (Krebs 1983). Los estudios poblacionales longitudinales, se requiere del muestreo de los mismos animales al menos en dos distintos puntos o periodos de tiempo, siendo un análisis que permite la comparación de los mismos individuos en los distintos periodos (Mann 2000).

2.c. Tamaño de población

El tamaño de población es una medida estadística no aplicable a individuos, sin embargo, es el resultado de la agregación de características individuales. Pretende hacer una estimación de la cantidad de individuos que conforman la población. Existen cuatro parámetros poblacionales que afectan el tamaño de la población y son: la natalidad, la mortalidad, la emigración y la inmigración. El método de captura-recaptura es una de las técnicas más utilizadas para estimar el tamaño de población (Krebs 1983).

2.d. Distribución

El concepto de distribución se basa en la presencia o ausencia de determinada especie en un espacio y en un tiempo. La distribución de un organismo o especie dependerá de la capacidad de dispersión de la especie; del grado de acceso o limitación que tenga la especie a un área dada; de la capacidad fisiológica de adaptación a los distintos factores físicos y químicos; de la conducta de la especie a la hora de seleccionar hábitat; de las relaciones con otros organismos o especies, entre otras (Krebs 1983).

2.e. Uso de hábitat

El hábitat es el lugar o área donde se encuentra una especie, y que reúne las características físicas y biológicas necesarias para la supervivencia y reproducción de la misma (Rivera & Viquez 2004). Establecer los sitios dentro de ese hábitat utilizados para una actividad en particular y la proporción de tiempo empleada en la misma, es lo

que se definió como uso de hábitat en el presente trabajo. Dos formas básicas de describir el uso de hábitat de una especie son la distribución y el rango de acción. Distribución puede ser definida como “ocurrencia y arreglo espacial de una especie en una área definida en un tiempo definido”. Rango de hogar se puede definir como el área ocupada por un individuo en sus actividades normales de busca de alimento, reproducción y cuidado de sus crías. La distribución es un nivel de análisis que se enfoca a la especie o población en general, mientras que el análisis de rango de acción se enfoca a un nivel individual o de grupo social (Wedekin *et al.* 2007).

2.f. Patrones de Residencia

Puede ser interpretado como la cantidad de tiempo que un animal o población invierte en una determinada área geográfica (Wells & Scott 1990). Sin embargo, hay investigadores que prefieren referirse a la residencialidad, como fidelidad al sitio, definida como la tendencia de un animal o población a ocupar un área o a retornar a un área previamente ocupada durante algún periodo de tiempo (White & Garrot 1990).

2.g. Abundancia

Se define como la cantidad de individuos o de biomasa de una población, variable en el espacio y en el tiempo, la cual se considera de singular importancia en la evaluación y manejo de la fauna silvestre, ya que permite indicar el estado de una población en un momento dado, comparar esta con otras de su misma especie, y a la vez, puede utilizarse como un criterio evaluador de la calidad del hábitat (Oviedo 2007).

2.h. Grupo

La unidad social básica considerada en este estudio fue el grupo, interpretado como cualquier agregación de dos o más delfines observados en aparente asociación, y que por lo general, pero no necesariamente, están comprometidos en una misma actividad, y donde se puede hacer un conteo directo de los individuos (Wedekin *et al.* 2007). Cada grupo de delfines es considerado un grupo focal después de haber sido observado por 15 minutos o más como mínimo. La actividad predominante del grupo se determina con base en el comportamiento al que la mayor parte del grupo está asociado. Los grupos por lo general presentan una alta dinámica en su organización, que provoca la formación de pequeñas unidades sociales considerados subgrupos, compuestos por pocos individuos, que finalmente son considerados parte del grupo (Daura-Jorge *et al.* 2005).

2.i. Comportamiento animal

El comportamiento animal tiene que ver con la manera en que los animales en el medio natural utilizan su libertad para moverse e interactuar, tanto entre ellos mismos como con su ambiente o entorno, y la capacidad de los mismos para adaptarse a las condiciones en las que viven. Estas adaptaciones y condiciones se pueden ver reflejadas, por ejemplo, en la búsqueda de alimento, el escapar a ser depredado, en encontrar un sitio adecuado para el refugio, atraer a una pareja o en el cuidado parental. Cada especie tiene requerimientos especiales, lo que hace que un mismo problema pueda ser resuelto de diferentes maneras, según sea la especie que lo enfrente (Martín & Bateson 1996).

El comportamiento de una especie animal es influenciado por factores ambientales que pueden afectar la estructura y organización de una población, y que a su vez puede controlar ambas, la selección y la manera en que el hábitat es utilizado (Daura-Jorge *et al.* 2005)

Altmann (1974) distingue entre lo que es un evento (comportamiento de corta duración) y un estado (comportamientos de larga duración). Comportamientos tan cortos para ser considerados eventos son aquellos tales como golpes de cola, espionaje, golpes de cabeza, saltos o respiraciones. El inicio o finalización de un comportamiento (transición entre estados) también pueden ser considerados eventos. Es importante convertir los eventos en tasas.

Dentro de los comportamientos considerados estados tomados en cuenta en este estudio fueron: la socialización, el descanso, el desplazamiento y la alimentación. Estos son expresados como proporciones o porcentajes de tiempo durante los cuales los animales están envueltos en determinado comportamiento. Este tipo de datos pueden llegar a identificar importantes procesos evolutivos, de comportamiento o fenómenos reproductivos. Para reducir el sesgo de este tipo de datos, es necesario considerar que los estados sean mutuamente excluyentes, de manera que cuando se inicie el descanso, la socialización haya, por definición, concluido (Altmann 1974).

2.j. Descripción de *Sotalia guianensis*

Los delfines tucuxi y de Guyana, pertenecientes al género *Sotalia*, son los más pequeños de los miembros de la familia Delphinidae. Suelen ser confundidos por la forma de su cuerpo con el delfín nariz de botella (*T. truncatus*). Difieren

anat6micamente de estos 6ltimos por su elongado y delgado hocico, por la anchura de sus aletas pectorales, por una marcada diferencia de tallas y por la presencia de una aleta dorsal corta y triangular, muy diferente de la aleta dorsal en forma de gancho del delf6n nariz de botella (Jefferson *et al* 1994).

Suelen vivir en grupos de cuatro individuos o menos, aunque en ciertas poblaciones se les ha observado formando grupos de m6s de 20 individuos. Se cree que desarrollan fuertes lazos sociales. Se alimentan de una amplia variedad de peces, especialmente de aquellos que suelen formar peque1os card6menes (Clupeidae, Scianidae), aunque su dieta incluye peces costeros, tanto pel6gicos como demersales, as6 como crust6ceos y cefal6podos (Jefferson *et al* 1994).

Se caracterizan por ser t6midos, por lo que no frecuentan acercarse a las embarcaciones. Espionajes, golpes de cola y aletas pectorales, nadar sobre un solo costado, as6 como saltos, son parte del comportamiento normal de la especie. Realizan inmersiones promedio de 30 segundos a 2 minutos, y se les considera nadadores muy activos. Se les ha observado alimentarse en compa1a de otras especies de cet6ceos, tales como *T. truncatus* e *Inia geoffrensis* (Carwardine 1995).

Existen dos especies conocidas del g6nero *Sotalia*, ambas end6micas para Latinoam6rica: una riverina, encontrada en r6os y lagunas costeras llamada *S. fluviatilis*; y otra de agua salada o marina, *S. guianensis*, distribuida desde la desembocadura del r6o Amazonas, hasta la parte norte de Panam6, seg6n lo describen Borobia en 1989 y Jefferson *et al.*, 1994. Sin embargo, son ya varios los registros de que esta 6ltima forma, *S. guianensis*, ha ampliado su rango de distribuci6n, y se le encuentra en aguas

centroamericanas, en el Caribe sur de Costa Rica, y las Islas Misquitos en Nicaragua (Edwards & Schenell 2002).

Esta colonización de aguas marinas ha implicado una serie de adaptaciones tanto anatómicas como fisiológicas; por ejemplo, Kamminga *et al.* (1993), aseguran que los comportamientos acústicos de los delfines de río y marinos, son considerablemente diferentes debido al espacio físico que habitan. Un análisis morfológico realizado por Monteiro-Filho *et al.* (2002), demostró que tanto la forma como el tamaño de los cráneos de *S. fluviatilis* y *S. guianensis* son considerablemente diferentes; Borobia (1989) describe a los adultos que viven en el mar como de mayor tamaño que los delfines que viven en el río.

Los aspectos sociales también parecen diferir entre ambas especies, ya que los tucuxis riverinos no forman grupos mayores a 4 individuos, mientras que a los costeros se les ha observado en grupos de 50 individuos o más (Geise *et al.* 1999).

Ambas especies se han visto seriamente afectadas por las distintas artes de pesca. Se ha documentado varias capturas directas de *Sotalia* spp. en el Río Amazonas, y al menos existe un reporte de arponeo de animales en zonas costeras (Jefferson *et al.* 1994). *S. guianensis* es algunas veces consumida por el ser humano, y se le ha utilizado como carnada en la pesca de tiburón. La destrucción de hábitat ha reducido considerablemente la disposición de alimento, y la exposición a aguas con altos niveles de contaminación han afectado de manera considerable a estas especies (Jefferson *et al.* 1994).

2.k. Descripción de *Tursiops truncatus*

El delfín nariz de botella (*T. truncatus*), es un delfín de mediano tamaño, y de una coloración que puede variar entre un gris claro a gris muy oscuro, y con una pigmentación ventral ligeramente mas clara que el resto del cuerpo (Wells & Scott 1999).

En su estado adulto pueden llegar a medir en promedio entre 220 cm. y 230 cm., aunque se han registrado individuos que han superado los 350 cm. Las mayores tallas se han visto asociadas a las aguas templadas, aunque no se ha logrado determinar si esta asociación se ve más afectada por la propia adaptación fisiológica a las temperaturas o a la variedad de las dietas de las distintas poblaciones (Ross & Cockcroft 1990).

Es una especie principalmente encontrada en las zonas costeras y de aguas más abiertas de las regiones tropicales y de aguas templadas del mundo, con una mayor ocurrencia en zonas costeras (Jefferson *et al.* 1993). Es una de las especies más conocidas a nivel biológico; suelen encontrarse en grupos de 20 individuos o menos, aunque en grupos más pelágicos se les ha visto reunirse en cientos. Comúnmente, ha sido una especie a la que se le ha visto asociada a otros cetáceos, y se conocen casos de hibridación en su medio natural (Herzing *et al.* 2003), aunque la mayoría se restringe a casos de animales en cautiverio (Jefferson *et al.* 1993).

En algunas áreas se registran distribuciones muy limitadas; en otras zonas más bien se les ve como animales con hábitos migratorios. Esta especie vive en sociedades conocidas como “fisión–fusión”, ampliamente estudiadas en chimpancés y monos araña, en donde pocos individuos viajan en pequeños grupos, que pueden variar en composición por periodos de tiempo que van desde horas hasta días. Consiste en que, al alcanzar determinada edad, los individuos pueden elegir entre asociarse en un

número de pequeños grupos o viajar solitariamente, a diferencia de algunas especies animales que viven en grupos de composición constante (Connor *et al.* 2000).

Algunas veces son muy activos, especialmente cuando se alimentan o socializan, y presentan ciertos comportamientos aéreos; las prácticas alimenticias son tan variadas, que se les ha visto agruparse para obtener presas, así como individuos solitarios que se dedican a cazar de forma individual, lo mismo que tras los rastros de barcos pesqueros alimentándose de los remanentes de la actividad pesquera (Carwardine 1995, Palacios 2007).

Ambas, captura directa e incidental son conocidas en muchos sitios, donde los delfines se ven afectados por diferentes artes de pesca como trasmallos, palangre, redes de arrastre camaroneras, y en menor medida por las redes de cerco. La captura de delfines nariz de botella para el cautiverio ha sido uno de los principales problemas que ha enfrentado la especie, hecho que ha afectado profundamente muchas poblaciones, especialmente las del Golfo de México y la costa sureste de Estados Unidos (Jefferson *et al.* 1993).

MATERIAL Y METODOS

3.a. Área de estudio

El Refugio Nacional de Vida Silvestre Gandoca – Manzanillo se ubica en el Caribe Sur, provincia de Limón, Costa Rica, y comprende un área marítima de 5,000 ha; fue creado bajo el decreto ejecutivo 16614-MAG01 de julio de 1985, y por la consideración de que la zona litoral Atlántica de Talamanca posee recursos de gran importancia tales como manglares, pantanos, bosques, arrecifes de coral, la única asociación de yolillo y orej existente en el país; uno de los pocos criaderos de sábalo, así como poblaciones de especies en vías de extinción, tales como la danta, monos y felinos, manatíes y dos especie residentes de delfines, poblaciones residentes de langosta, así como playas de gran potencial turístico, todas ellas de valor único (La Gaceta 1985, Fig.1).

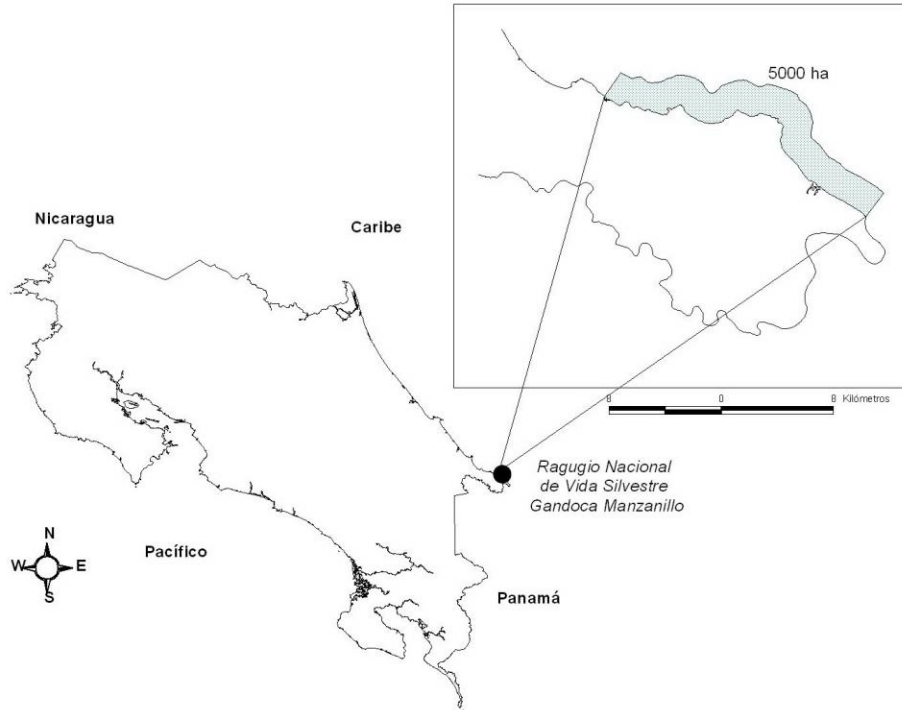


Figura 1. Localización y extensión marítima del Refugio Nacional de Vida Silvestre Gandoca Manzanillo, Limón, Costa Rica.

El área de estudio es una semi bahía delimitada entre Punta Mona y la desembocadura del Río Sixaola, el cual aporta aguas turbias al sistema estuarino. El área se caracteriza por poseer justo en el centro un cañón de considerable profundidad (45 a 50 m. aproximadamente, Instituto Geográfico Nacional) que se localiza frente a la Laguna de Gandoca.

3.b. Variables ambientales

Durante la época seca (entre julio y noviembre) del 2003, 2004 y 2005, en el litoral Caribe de Costa Rica, se realizaron mediciones superficiales de tres parámetros físico químicos: salinidad (UPS), temperatura (°C, por medio de un lector multiparametros

YSI) y penetración de la luz en la columna de agua) (m, por medio de un disco Secchii). Las mediciones se llevaron a cabo en tres puntos del área de estudio: frente a Punta Mona, frente a la Laguna de Gandoca y frente a la desembocadura del Río Sixaola.

3.c. Datos

3.c.1. Tamaño de Población y Residencia: Foto-identificación

Para determinar grado de residencia (residente, transeúnte, raro) y el tamaño poblacional se utilizó la técnica de foto-identificación. Esta técnica se basa en la toma de fotografías, principalmente de la aleta dorsal de los delfines, ya que son éstas las que generalmente poseen manchas y otras marcas y cicatrices distintivas que permiten diferenciar a un individuo de otro. Alguna otra marca en cualquier parte del cuerpo, y visible desde superficie, es válida en esta técnica (Hammond *et al.* 1990). Este método opera como la técnica de captura – recaptura, muy aceptada en este tipo de estudios, pues es bien conocida y ampliamente estudiada (Wursig & Wursig 1977; Hammond *et al.* 1990).

Las fotos se tomaron con cámaras digitales Canon EO10 y Canon-300 Rebel. Se tomaron fotografías nulas para separar un grupo de otro durante los muestreos. Una vez obtenidas las fotografías, éstas se analizaron manualmente, categorizando a los individuos con base al tipo de marcas (e.g., cortes, rasguños, partes faltantes, manchas, etc.). Este proceso permitió reconocer individuos ya ‘marcados’ y la discriminación de nuevos individuos.

Una vez identificados los individuos con base en marcas permanentes, se procedió a generar una matriz de recaptura para construir una curva acumulativa de ‘descubrimiento’, la cual permite identificar si la población consiste principalmente de individuos residentes (cuando la curva se nivela) o si hay una proporción de la población que es transeúnte, al indicar momentos de crecimiento por ingreso de individuos nuevos (Parsons *et al.* 2003, Zolma 2002).

3.c.2. Distribución, Ocurrencia: Recorridos

Se realizaron recorridos durante la época seca del litoral Caribe de Costa Rica, (entre julio y noviembre) del 2003, 2004, 2005 y 2006. Los datos del 2006 son de la base de datos de la Dra. Laura May-Collado. La concentración de los muestreos en la época seca se debió a que las condiciones climáticas y oceanográficas durante esta época favorecen la posibilidad de hacer las salidas de campo y la apropiada observación de los delfines.

Los recorridos se realizaron en dos transectos en bandas de 200 m de ancho y 10 km de largo (500 m a cada lado del transecto) que es la máxima área de cobertura visual confiable para la observación de delfines, bajo buenas condiciones atmosféricas y marítimas (Wells 1986). Uno se ubicó a unos 10 km de la costa en dirección Punta Mona (N 9°62'758" y W 82°62'013") hacia Sixaola (N 9°57'113" y W 82°56'648") (aproximadamente 10 km de longitud); y un segundo transecto más costero ubicado a unos 5 km de la costa y en dirección inversa, Sixaola--Punta Mona (Fig. 2). Los recorridos se llevaron acabo desde dos tipos de embarcaciones de fibra: un bote de 10 m con dos motores fuera de borda de 215 hp y 4 tiempos, y otra de 5 m y con un motor

de 75 hp y 4 tiempos, iniciando a las 7 a.m. y hasta las 4 p.m. Durante los recorridos se mantuvo una velocidad aproximadamente constante de unos 15 km/h. Durante las observaciones de comportamiento se detuvo la embarcación y se apagó el motor manteniendo el bote a una de 50 a 100 m de distancia. Se siguieron las recomendaciones del Reglamento para la Observación Científica de Cetáceos (Reglamento para la operación de actividades relacionadas con Cetáceos en Costa Rica, La Gaceta, 28 de julio del 2005).

Una vez localizado el grupo se procedió a tomar los siguientes datos estándares: posición geográfica, número de individuos por grupo, tipo de grupo (mixto o uniespecíficos), composición del grupo por edades, foto-identificación y comportamiento (ver sección abajo).

Durante la observación de un grupo en particular la posición de GPS se anotó cada 3 minutos para contrarrestar el movimiento de deriva del bote producido por el agua.



Figura 2. Hoja cartográfica de Sixaola. (Modificado de la hoja cartográfica de Sixaola 1:50.000, Instituto Geográfico Nacional) mostrando la ubicación de los transectos seguidos durante este estudio.

3.c.3. Uso del Hábitat

El uso del hábitat por especie y grupos mixtos fue determinado en términos de la observación de comportamiento predominantes en la superficie del agua. Hay que aclarar que el agua del Refugio es considerablemente oscura por la influencia de las desembocaduras del Río Sixaola, y de la Laguna de Gandoca, por lo que las observaciones de comportamiento están sesgadas a actividades superficiales. Las siguientes categorías de comportamiento fueron basadas en *Avecedo-Gutierrez et al.* (2005) y *May-Collado y Morales* (2005):

Desplazamiento: Se definió desplazamiento como el movimiento continuo del grupo con la misma dirección y velocidad determinada.

Descanso: Donde los animales estaban inmóviles o se desplazaban muy lentamente en sincronía.

Alimentación: Se consideró como alimentación desde la búsqueda hasta la captura de la presa. La búsqueda y captura consistió en la coordinación de subgrupos que se desplazaban a diferentes velocidades y direcciones dentro de un área determinada. Generalmente estos eventos estaban acompañados de aves marinas y peces en la superficie.

Socialización: Se consideró socialización a todas aquellas interacciones entre individuos, interacciones con el bote desde donde se realizaban las observaciones, u otros botes en el área. Las interacciones entre individuos consistieron de roces (con aletas, cuerpo entero o el pedúnculo), nado con vientre hacia arriba, persecuciones entre individuos, asociación de madres con su cría, comportamiento aéreo, comportamientos de carácter sexual, nado en la proa o estribor, así como la inspección del bote. Las interacciones sociales tanto entre miembros del mismo grupo como de otros grupos que se acercaban una vez iniciada la sesión, fueron igualmente considerados.

Una vez avistado el grupo se realizó la observación de los delfines con el motor apagado, y se anotó en intervalos de tres minutos durante un minuto el comportamiento predominante en este intervalo de tiempo. Esto se hizo con el método de barrido (Altman 1974) donde se ‘escaneó’ al grupo focal y se anotó todos los comportamientos

predominantes en ese momento. Por predominante se entiende todos los comportamientos que se estaban observando en la superficie del agua.

3.c.4. Análisis Espaciales y Estadístico

Para estimar estadísticamente el tamaño de población se utilizó el programa R 2.7.2. (Baillargeon & Rivest 2007) por medio de la función *R-capture* que estima tamaños de población N derivados de parámetros log-lineares. Las poblaciones de ambas especies fueron consideradas como poblaciones cerradas, partiendo del supuesto de que en esta área en particular y durante el periodo de estudio no hubo mortalidad ni inmigración de individuos. Este supuesto es válido para experimentos de captura-recaptura desarrollado en periodos de tiempo cortos (Baillargeon & Rivest 2007). A partir de estos supuestos se seleccionó los modelos Darroch M_h y M_{th} (Darroch et al. 1993) y se ajustaron utilizando una regresión de Poisson. El estimador Poisson para los modelos M_h y M_{th} ofrece una amplia variedad de correcciones de heterogeneidad.

Esta función genera desviaciones, grados de libertad y el Criterio de Información de Akaike (AIC) (Akaike 1974), que permite medir el mejor ajuste en la estimación de modelos estadísticos. La desviación del modelo sigue una distribución X^2 con los grados de libertad de los modelos. El menor valor de AIC es el que determina el modelo que mejor se ajusta a los datos. Además se aplicó una corrección de modificación de frecuencia de los datos, ya que se considera que esta es una muestra pequeña, que mejora la estimación de abundancia y su error estándar (ver Rivest & Levesque 2001 y Baillargeon & Rivest 2007).

Para determinar la tasa de residencia de los individuos foto-identificados se utilizó la relación entre el número de días en que un individuo fue capturado-recapturado dividido por el número total de días muestreados y multiplicado por 100 (Rossi-Santos *et al.* 2007).

Se empleó el programa de Sistemas de Información Geográfica Arc.View 3.3 para la elaboración de los mapas de distribución y con el estimador Kernel se calculó la distribución con elipses al 95% de confianza para establecer las áreas más utilizadas dentro del refugio. Se usaron elipses al 25% de confianza para establecer núcleos de concentración de individuos y también para cada comportamiento.

Se utilizaron los programas estadísticos de JMP 2007[®] y SPSS 2007[®] para el análisis de estadística descriptiva y no paramétrica. La prueba de Kruskal-Wallis se usó para determinar diferencias en el tamaño de grupo en relación al comportamiento, año, y por tipo de agrupación. La prueba de Chi-Cuadrado para determinar diferencias en la inversión de tiempo por comportamiento y tipo de agrupación. El método multivariable de correspondencia se utilizó para determinar si había o no una asociación entre los patrones de comportamiento y el tipo de agrupación, y la hora del día.

RESULTADOS

4.a. Variables ambientales

La temperatura fue ligeramente más baja en la desembocadura del Río Sixaola, aunque no significativamente (Cuadro1). En cuanto a la salinidad, los valores más bajos ocurrieron en la desembocadura de Sixaola, seguido por la Laguna de Gandoca (Cuadro 1). La penetración de la luz en la columna de agua fue mayor en el área de Punta Mona con un máximo de 4.5 m y los valores más bajos ocurrieron en la cercanías del Río Sixaola (Cuadro 1), donde la visibilidad es prácticamente nula y la coloración del agua tiende a café y se torna turbia. La influencia del agua turbia de la desembocadura del río desde la costa y hacia mar adentro fue notable durante ambas épocas del año. En la época seca ésta alcanzó un rango de 5 a 7 km, alcanzando la Laguna de Gandoca; y de 12 a 15 km durante la época lluviosa alcanzando el área de la Isla Punta Mona.

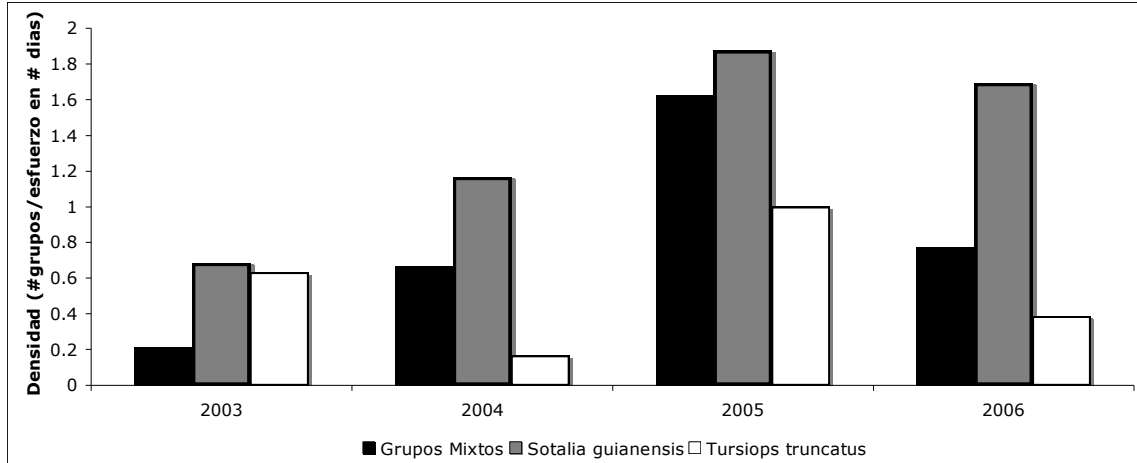
Cuadro 1. Promedio de los parámetros de temperatura, salinidad y penetración de luz en la columna de agua en tres distintos puntos del sitio de muestreo (promedio \pm desviación estándar, seguido del rango) en el REGAMA en el periodo 2003-2005.

Variable Ambiental	Punta Mona	Laguna Gandoca	Río Sixaola
Temperatura (Celsius)	28.44 \pm 1.14 24.2-30.4	28.7 \pm 1.55 28.8-30.4	26.6 \pm 1.70 24.2-28.2
Salinidad (UPS)	32.11 \pm 3.30 31.0-35.0	27.2 \pm 4.08 24.0-34.0	9.33 \pm 3.56 3.0-10.0
Penetración de la luz (m)	3.36 \pm 1.14 2.0-4.5	1.16 \pm 0.58 0.5-2.5	0.42 \pm 0.14 0.25-0.5

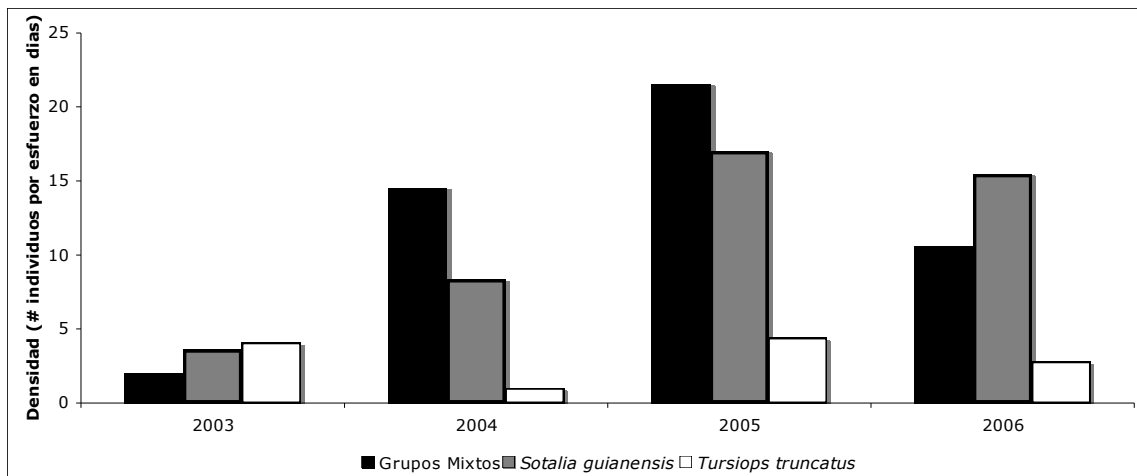
4.b. Ocurrencia

Se observó un total de 114 grupos y 1065 delfines entre los años 2003-2006 para un total de 46 días de esfuerzo. Específicamente 50% de los grupos consistieron de *S. guianensis*, 27.2% de grupos inter-específicos, y 22.8% de *T. truncatus*. Cuando se considera el esfuerzo (en número de días muestreados) no hubo diferencias en la densidad general de grupos por especie ($p>0.05$), pero si en la densidad por número de individuos (Yates $\chi^2= 12.35$, $df=1$, $p=0.0004$).

Específicamente, la densidad de grupos del delfín de Guyana no varió significativamente por año ($p>0.05$, Fig.3a), pero si hubo una variación significativa en la densidad de individuos (Yates $\chi^2= 6.08$, $df=1$, $p=0.0137$, Fig. 3b). El mismo patrón se observó en agrupaciones inter-específicas, donde no hubo diferencias en la densidad de grupos ($p>0.05$ Fig. 3a) pero sí en la de individuos por año (Yates $\chi^2= 9.63$, $df=1$, $p=0.002$, Fig. 3). Por el contrario, en la densidad de delfines nariz de botella de grupos y de individuos no varió significativamente con los años ($p>0.05$, Fig. 3).



a. Densidad por grupos.



b. Densidad por individuos.

Figura 3. Densidad por grupos (a) y por individuos (b) por año y tipo de agrupación en relación al esfuerzo total en días en el REGAMA, en el periodo 2003-2006.

4.c. Residencia

Un total de 146 delfines fueron foto-identificados entre el 2003 y el 2005. De éstos, 64 individuos pertenecieron al delfín de Guyana (*S. guianensis*) y 82 individuos al delfín nariz de botella (*T. truncatus*). Con base a los tamaños poblacionales estimados para cada especie (ver sección 4.d., Cuadro 2) el 70.64% de la población del delfín de Guyana y el 62.40% del delfín nariz de botella han sido foto-identificados y catalogados. Adicionalmente, el 67.18% de los individuos del delfín de Guyana y el 43.90% de delfines nariz de botella han sido observados por lo menos en dos ocasiones durante el periodo de estudio. Del delfín de Guyana, el individuo más recapturado es Superman, con 18 ‘foto-recapturas’ en 35 días; mientras el individuo más recapturado del delfín nariz de botella es Tongue, con 12 ‘foto-recapturas’ (Fig.4).



a. Superman (*Sotalia guianensis*)

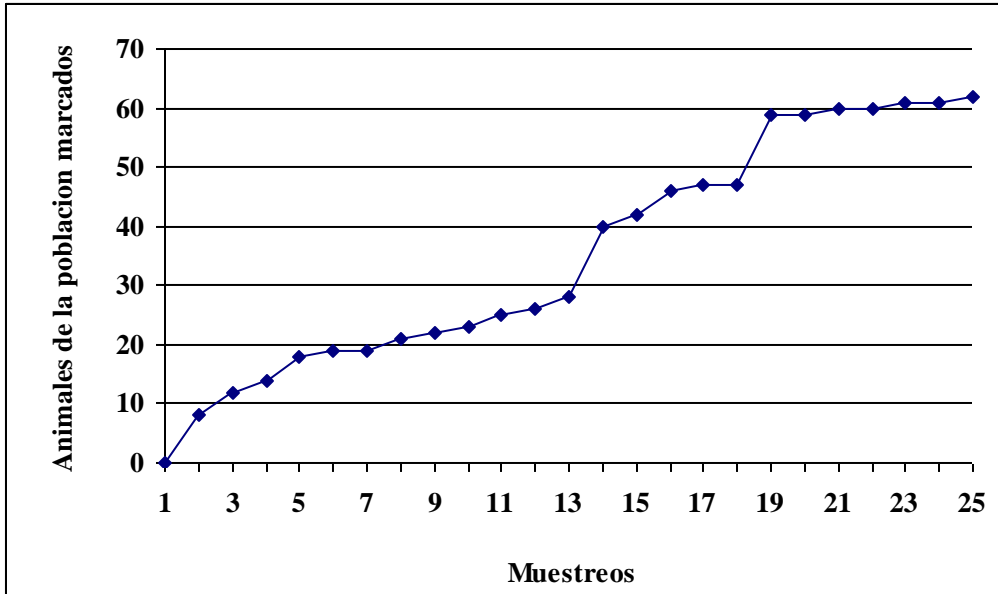
b. Tongue (*Tursiops truncatus*)

Figura 4. Individuos de a) *Sotalia guianensis* y b) *Tursiops truncatus* más foto-recapturados en el REGAMA en el periodo 2003-2005.

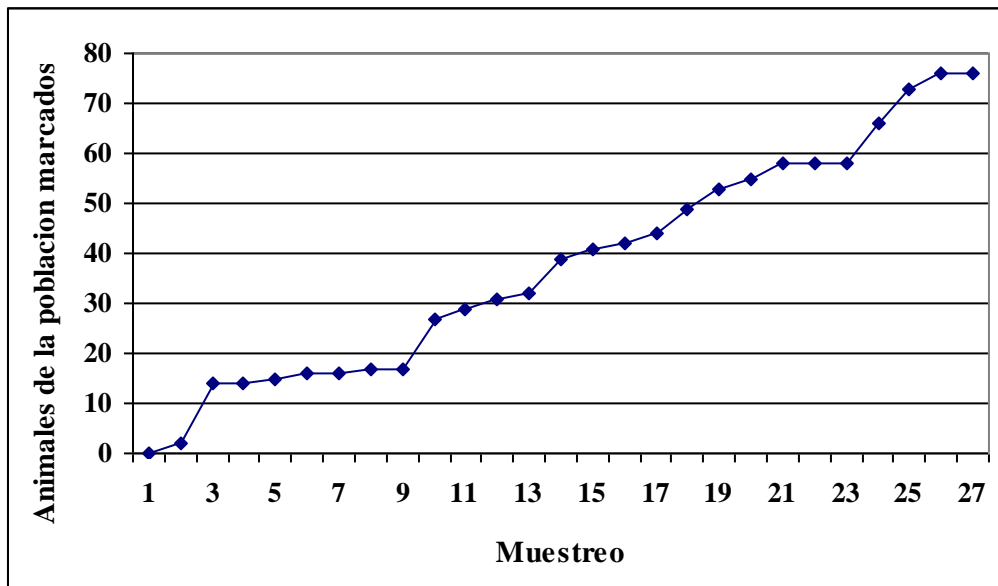
La curva acumulativa de capturas para el delfín de Guyana se empezó a estabilizar al cabo del tercer año de muestreo (Fig.5a.). A partir del tercer año la tasa de recaptura incrementó considerablemente. Un 45% de los individuos fueron foto-recapturados hasta en tres ocasiones. Para el delfín nariz de botella, luego del mismo

periodo de estudio, la curva aun no se ha estabilizado. Solo un 28.05% de los individuos foto-identificados han sido recapturados en más de tres ocasiones (Fig.5b.).

El delfín de Guyana mostró diferentes niveles de permanencia en el área de estudio. La tasa de residencia, varió entre el 3.12% y 56.25. Sólo el 14.06% de la población parece mostrar de media a alta fidelidad al REGAMA (tasas de residencia de 16% hasta más de 32%). Mientras que el 85.94% de los individuos presentaron valores bajos en sus tasas de residencia (tasa de residencia menor a 16%), lo que sugiere una movilidad de individuos fuera de los límites del refugio y (o) una necesidad de incrementar en tiempo y espacio el esfuerzo de muestreo. Las tasas de residencia del delfín nariz de botella oscilaron entre 3.12% y 37.5%. Solamente el 12.20% de la población identificada resulta con valores de residencia de medios a altos, mientras que un 87.80% muestran tasas de residencia bajas (Fig. 6).



a. Delfín de Guyana (*Sotalia guianensis*)



b. Delfín nariz de botella (*Tursiops truncatus*)

Figura 5. Curvas acumulativas de recaptura para el delfín de Guyana (a) y el delfín nariz de botella (b) en el REGAMA durante el periodo 2003-2005.

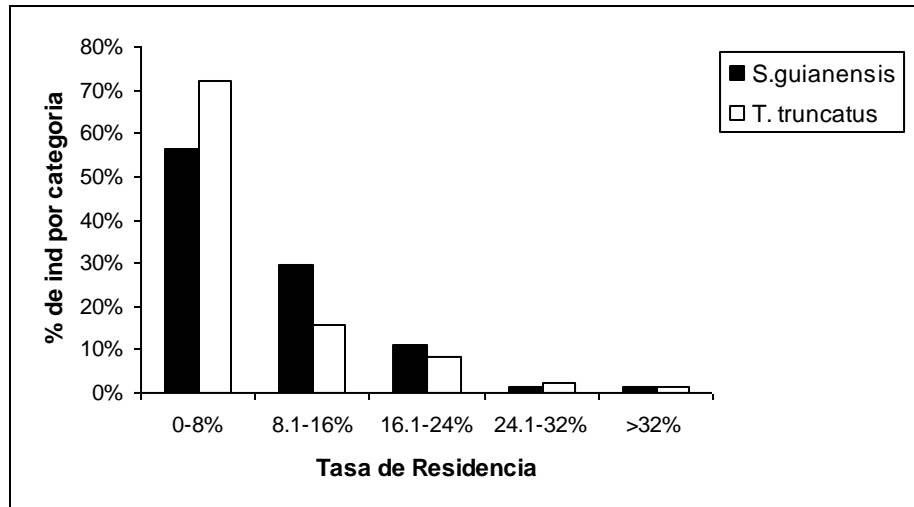


Figura 6. Tasas de residencia para el delfín de Guyana (*S. guianensis*) y el delfín nariz de botella (*T. truncatus*) en el REGAMA durante el periodo 2003-2005.

4.d. Tamaño Poblacional

El análisis de tamaño poblacional del delfín de Guyana (Cuadro 2) mostró una variación en la probabilidad de captura debido a un efecto temporal y de heterogeneidad entre los individuos de la población (algunos individuos tienden a ser más ‘capturados’ que otros, ya que suelen acercarse más al bote provocando mayor recaptura). Considerando estos efectos, el tamaño poblacional para el delfín de Guyana es considerablemente pequeño. Sin el factor de corrección el tamaño poblacional varía entre 76 y 93 individuos, y con el factor de corrección varía entre 81 y 100 individuos.

En contraste, el análisis poblacional para el delfín nariz de botella mostró una variación en la probabilidad de captura debido al efecto de heterogeneidad. El tamaño poblacional para esta especie también fue relativamente pequeño, este varió, sin el factor de corrección, entre 117 y 149 individuos, y con factor de corrección este varió entre 116 y 147 individuos.

Cuadro 2. Análisis de tamaño de población (R 2.7.2.) para el delfín de Guyana y el delfín nariz de botella en el REGAMA en el periodo 2003-2005.

<i>Especie</i>	<i>Modelo</i>	<i>Tamaño poblacional</i>	<i>DS</i>	<i>Desviación</i>	<i>df</i>	<i>AIC</i>	<i>Tamaño poblacional con FC*</i>	<i>DS con FC*</i>
<i>S. guianensis</i>	M _{th}	84.5	8.2	258.134	4081	384.55	90.6	9.8
	Darroch							
<i>T. truncatus</i>	M _h	132.8	15.8	286.001	8188	402.49	131.4	15.4
	Darroch							

* Factor de corrección

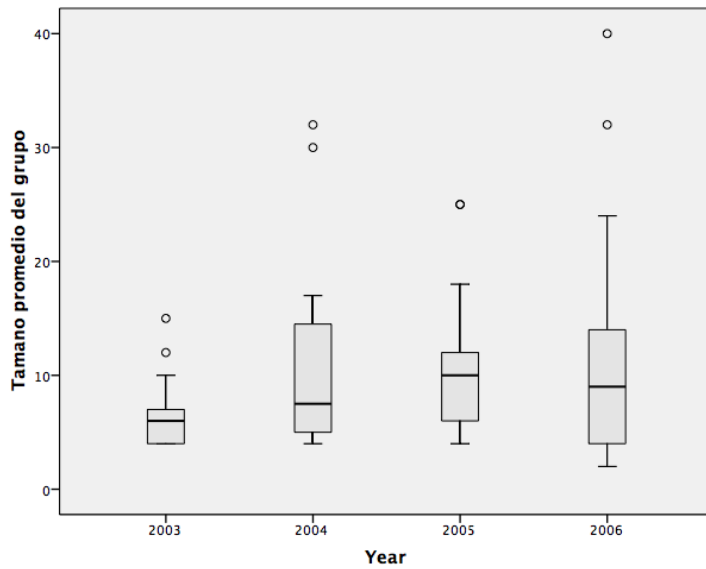
4.e. Tamaño de grupo

Hubo un efecto del año (Kruskal-Wallis $\chi^2= 10.82$, $df=3$, $p=0.013$, Fig.7a) y de la especie (Kruskal-Wallis $\chi^2= 28.54$, $df=2$, $p<0.0001$, Fig. 7b) en el tamaño promedio del grupo. Los grupos con tamaños promedio más grandes fueron los de agregaciones inter-específicas, seguido por grupos uniespecíficos del delfín nariz de botella y delfín de Guyana ($\chi^2= 199.8$, $df=2$, $p<0.0001$, Fig. 7b).

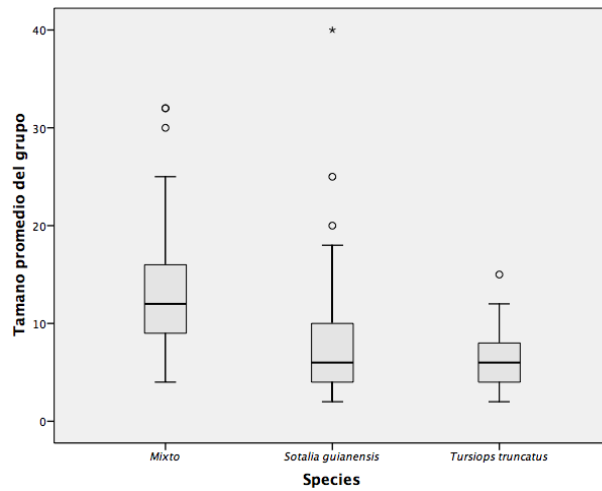
Cuadro 3. Valores del tamaño promedio de grupos uniespecíficos del delfín de Guyana (*S. guianensis*), del delfín nariz de botella (*T. truncatus*), y agrupaciones inter-específicas en REGAMA en el periodo 2003-2005, y en otras localidades.

Fuente	Localidad	Delfín de Guyana (<i>Sotalia guianensis</i>)	Delfín Nariz de Botella (<i>Tursiops truncatus</i>)	Grupos inter-específicos
Gamboa-Poveda (2003-2005) (n=114)	Gandoca-Manzanillo, Costa Rica	7.98±6.22 2-40	6.76±3.10 2-15	14.0±7.31 4-32
Acevedo-Gutiérrez <i>et al.</i> (2005) (n=71)	Gandoca-Manzanillo Costa Rica	6.7±0.58	5.9±1.0	10.5±1.5
Azevedo <i>et al.</i> (2005) (n=219)	Guanabara, Brasil	13.0±9.5 1-40	-----	-----
Azevedo <i>et al.</i> (2007) (n=219)	Guanabara, Brasil	11.63±6.05	-----	-----
Daura-Jorge <i>et al.</i> (2005)	Bahía Norte, Sur de Brasil	29.0±9.8 1-59	-----	-----
Pivari & Rosso (2005)	Estuario de Cananeia, Brasil	3.5±2.3 (2-10)	-----	-----
Palacios (2007)		-----	7.05 (1-40)	-----
Acevedo-Gutierrez & Buckhart (1998)	Golfo Dulce	-----	5.8 (1-25)	-----
Cubero-Pardo(1998)	Golfo Dulce	-----	4.78	-----
May-Collado <i>et al.</i> (2005)	ZEEP *	-----	21.5±33.73	-----
May-Collado no publicado (n=259)	Bocas del Toro, Panama	-----	6.14± 5.25 (1-25)	-----
Morteo <i>et al.</i> (2004) (n=242)	Baja California	-----	11.0±8.0 2-36	

En general, también hubo un efecto del tipo de actividad en el tamaño promedio del grupo ($\chi^2 = 76.8$, $df=4$, $p<0.0001$). Estas diferencias se debieron a que durante actividades sociales se formaban los grupos más grandes (*Tukey Test* $p<0.0001$, Figura 8).



a. Tamaño promedio del grupo por año



b. Tamaño promedio del grupo por especie

Figura. 7. Variación del tamaño promedio del grupo por año y tipo de agrupación (uniespecífica e inter-específica) en el REGAMA en el periodo 2003-2005.

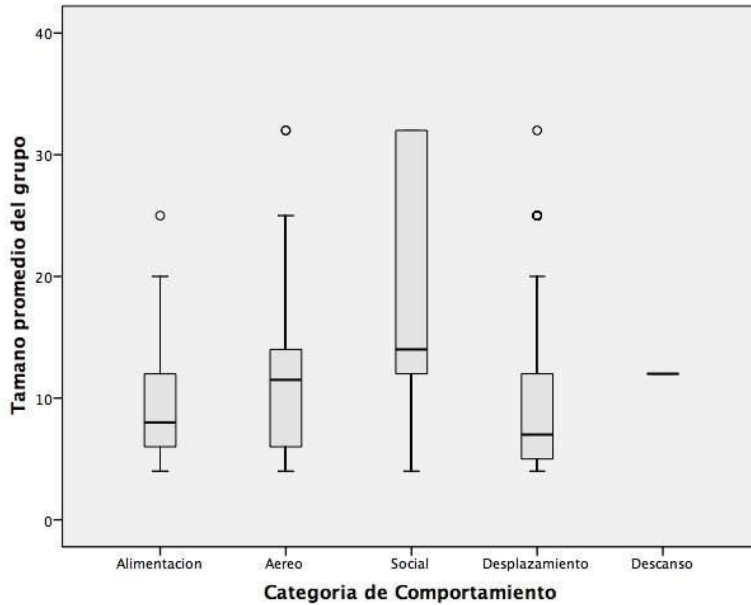


Figura 8. Variación en el tamaño promedio del grupo en relación a la categoría de comportamiento en el REGAMA en el periodo 2003-2005.

Cuando se tomó en consideración el tipo de agregación, se encontró que el tamaño promedio de las agregaciones inter-específicas varió significativamente con el comportamiento ($\chi^2= 205.4$, $df=14$, $p<0.0001$), encontrando los grupos más grandes durante actividades sociales (Fig.8). El mismo patrón se observó en grupos uniespecíficos del delfín nariz de botella, que formaron grupos más grandes durante actividades sociales ($\chi^2= 76.8$, $df=4$, $p<0.0001$, Fig.9), mientras que para el delfín de Guyana los grupos más grandes se observaron durante actividades de alimentación ($\chi^2= 51.8$, $df=10$, $p<0.0001$, Fig.9).

Finalmente, la interacción entre la hora del día y el tipo de actividad también influyó el tamaño promedio del grupo. En horas de la mañana el tamaño del grupo varió significativamente con la actividad ($\chi^2=182.8$, $df=2$, $p<0.0001$) pero no en la horas de la tarde.

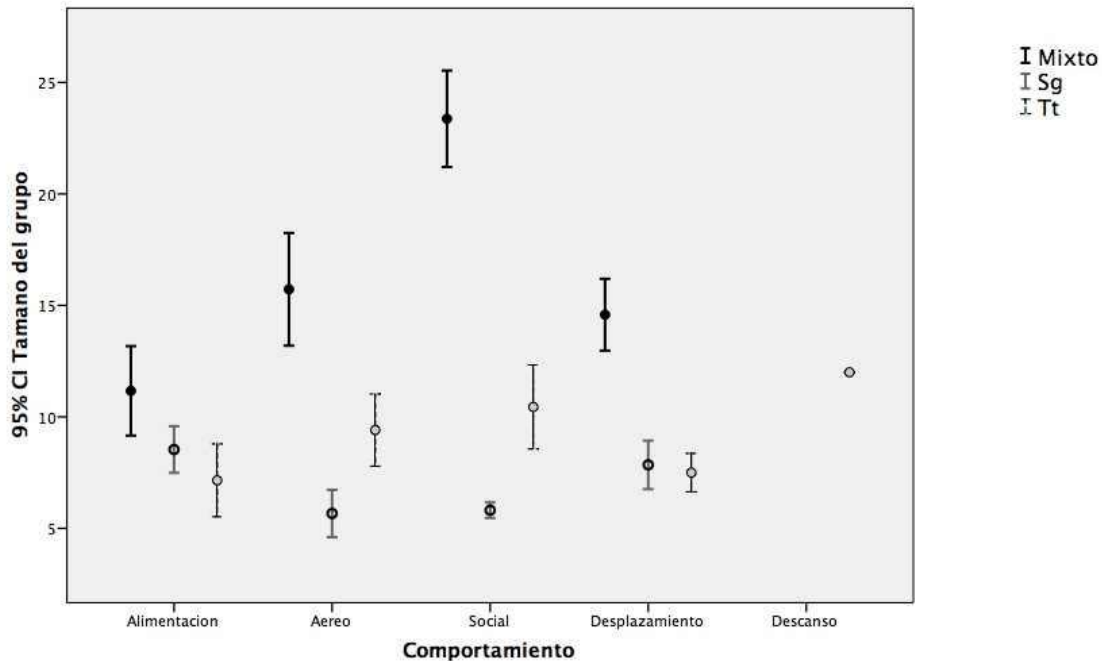
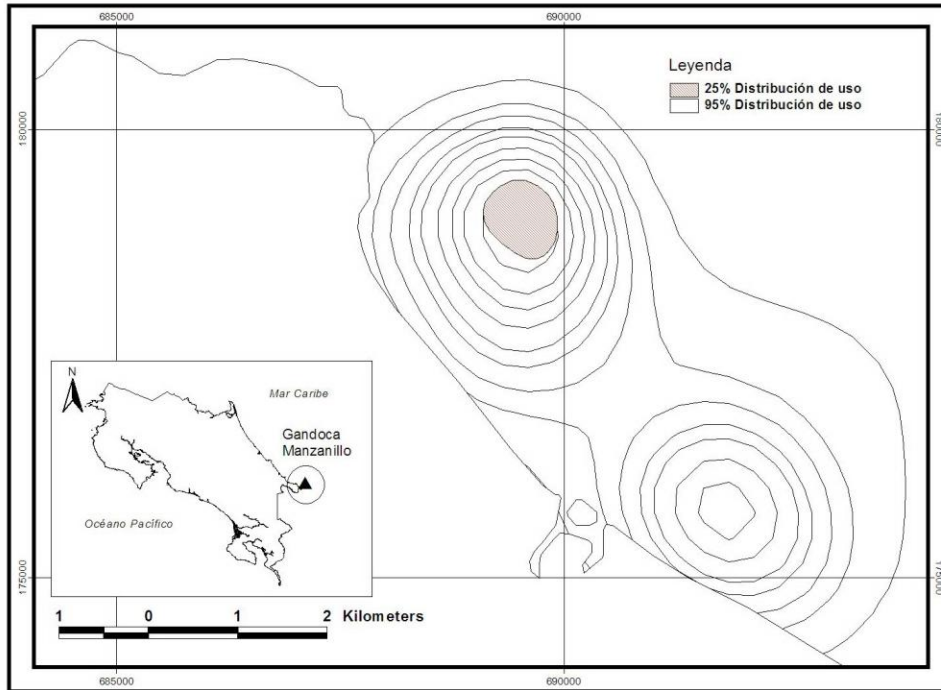


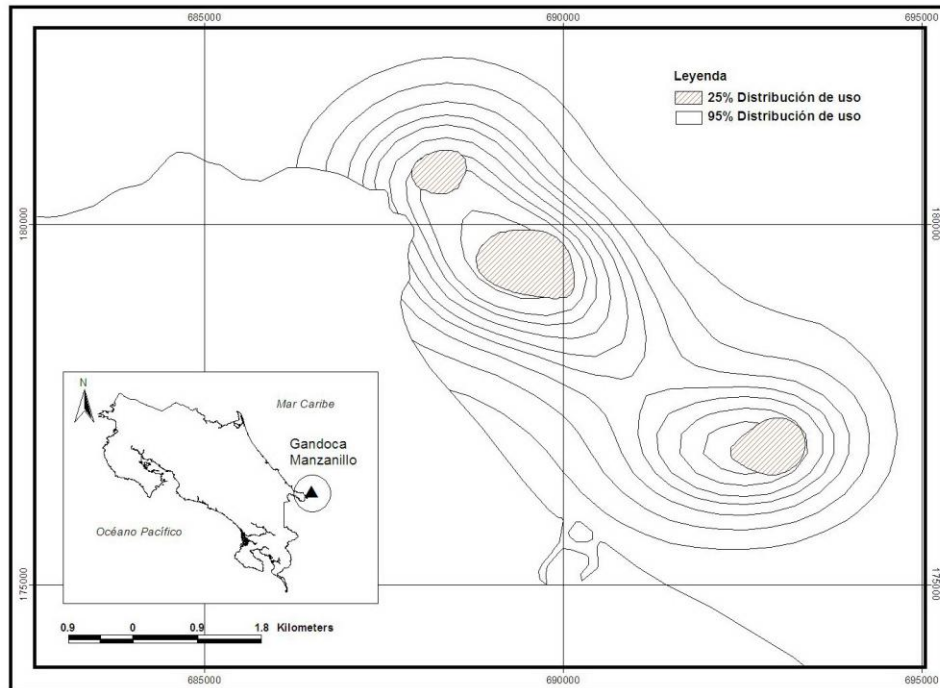
Figura 9. Variación en el tamaño promedio de grupo por especies y categoría de comportamiento con intervalos de confianza al 95% en el REGAMA en el periodo 2003-2005.

4.f. Distribución

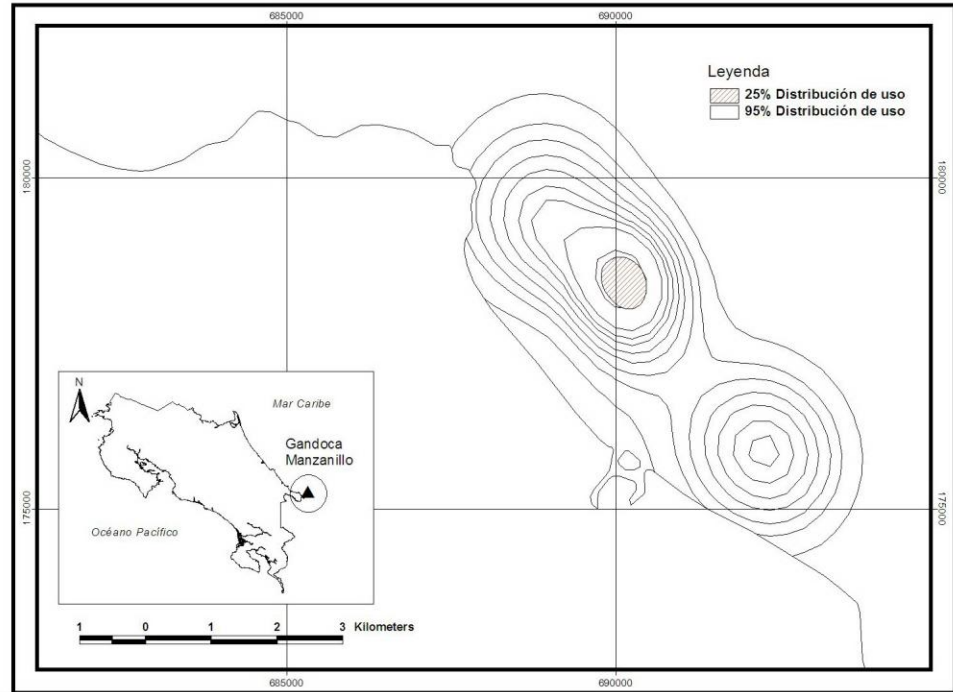
La distribución espacial del delfín de Guyana dentro de REGAMA va desde Punta Mona hasta el Río Sixaola, con una concentración en la parte norte de Gandoca (Fig.10a). La distribución del delfín nariz de botella fue un poco más amplia, incluyendo la parte norte de Punta Mona. La especie se concentró en tres sectores de REGAMA, al frente y en la parte sur de Punta Mona, y entre la Laguna de Gandoca y la desembocadura del Río Sixaola (Fig.10b). Las distribución de las agrupaciones inter-específicas de ambas especies se concentró entre Punta Mona y La Laguna de Gandoca (Fig. 10c), pero la distribución general se amplía como la del delfín nariz de botella, en que esta se extendiendo mas allá de Punta Mona.



a. Delfín de Guyana (*Sotalia guianensis*)



b. Delfín Nariz de Botella (*Tursiops truncatus*)



c. Agrupaciones inter-específicas

Figura 10. Resultados de distribución espacial utilizando el análisis Kernel al 95% para el delfín de Guyana, el delfín nariz de botella, y agrupaciones inter-específicas de ambas especies en el REGAMA durante el periodo 2003-2005.

4.g. Uso del Hábitat

El análisis de correspondencia reveló una asociación entre los patrones de comportamiento y el tipo de agrupación ($\chi^2= 141.9$, $df=6$, $p<0.0001$, Fig. 11). El delfín de Guyana invirtió más tiempo en desplazamiento, 45.45% y alimentación, 37.97% ($\chi^2= 85.6$, $df=3$, $p<0.0001$, Fig. 11). Las áreas de mayor importancia para el desplazamiento traslaparon con las de socialización, las cuales se ubican al sur de Punta Mona y entre la Laguna de Gandoca y el Río Sixaola. Las actividades alimentarias se concentraron en la parte sur de Punta Mona (Fig.12a).

Los delfines nariz de botella invirtieron mayor tiempo en actividades de desplazamiento, 52.89% y socialización, 33.06% ($\chi^2= 89.3$, $df=4$, $p<0.0001$, Fig. 11). Las actividades de desplazamiento se concentraron al frente de Punta Mona y entre el sur de Punta Mona y la Laguna de Gandoca; las actividades de socialización se concentraron frente al Río Sixaola, y las de alimentación se concentraron en una banda que va desde la costa hasta aguas más lejanas al sur de Punta Mona (Fig. 12b).

Los grupos inter-específicos invirtieron más tiempo en actividades sociales (63.80%) y en desplazamiento (29.45%) ($\chi^2= 66.14$, $df=3$, $p<0.0001$, Fig. 11) que en otras actividades. Las actividades sociales se concentraron entre Punta Mona y la Laguna de Gandoca, mientras que las actividades de desplazamiento ocurrieron principalmente entre la Laguna y el Río Sixaola. Finalmente, las actividades de alimentación se dieron en dos núcleos de concentración localizados al sur de Punta Mona (Fig.12c).

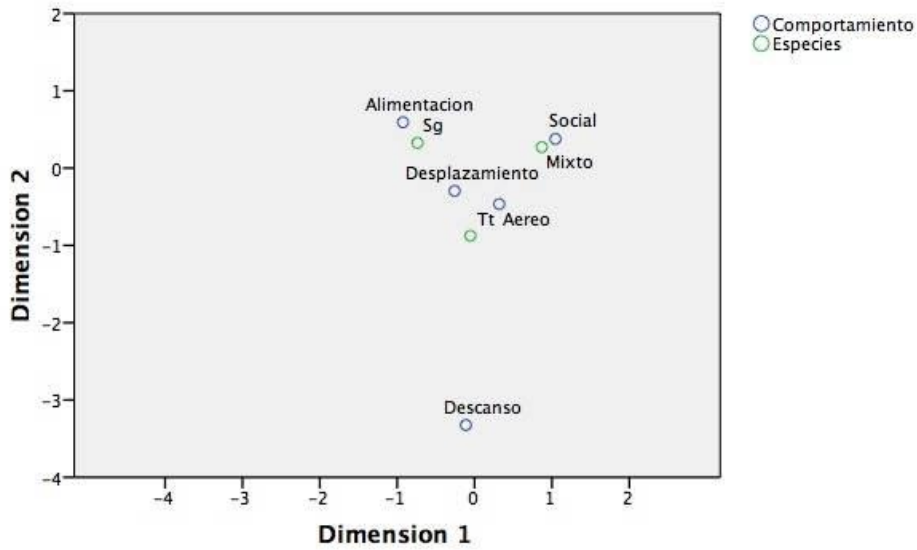
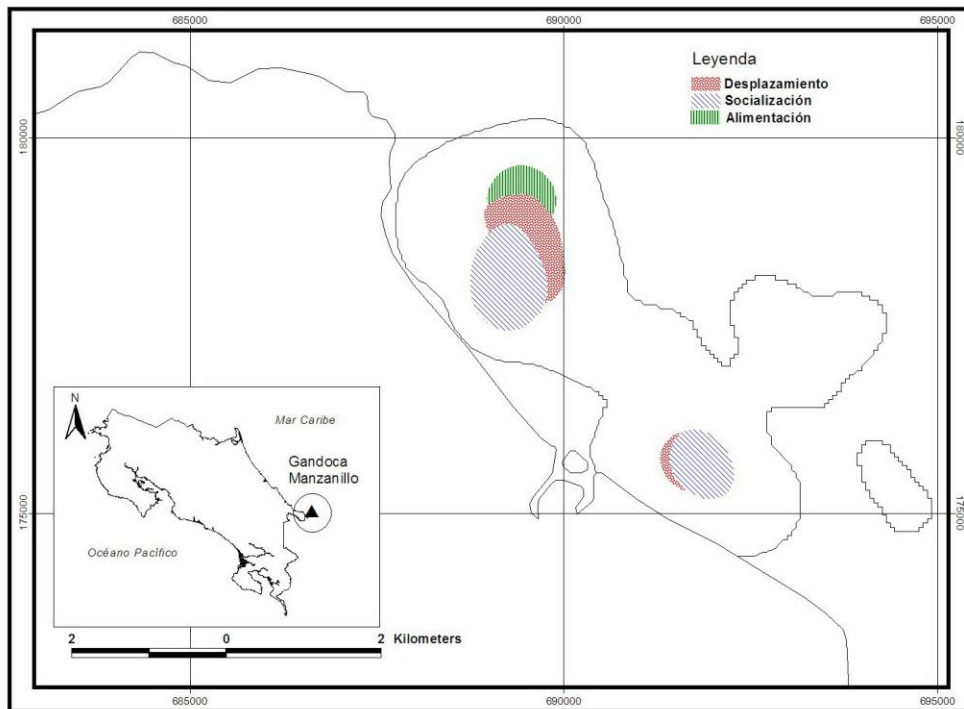
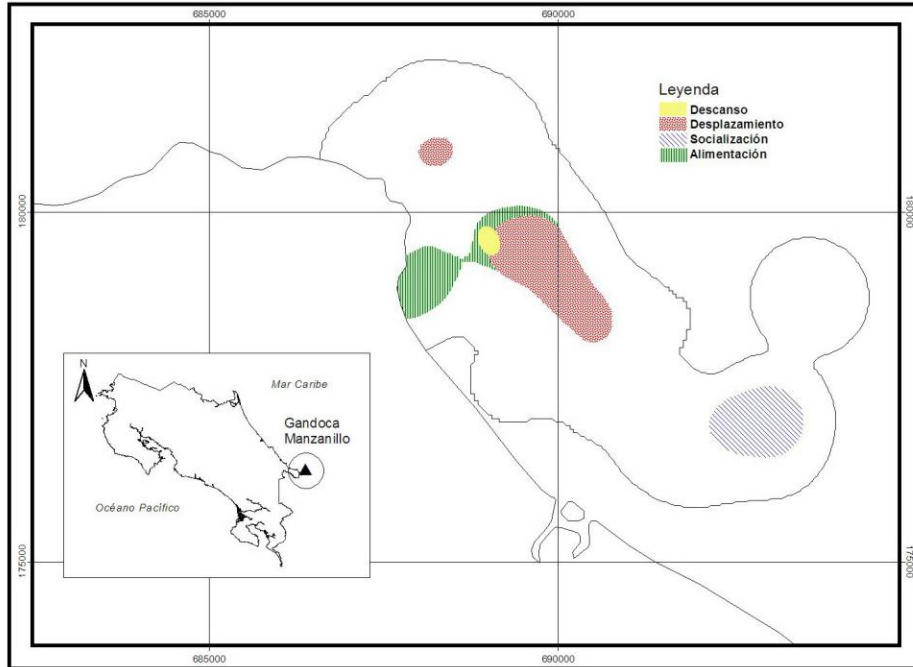


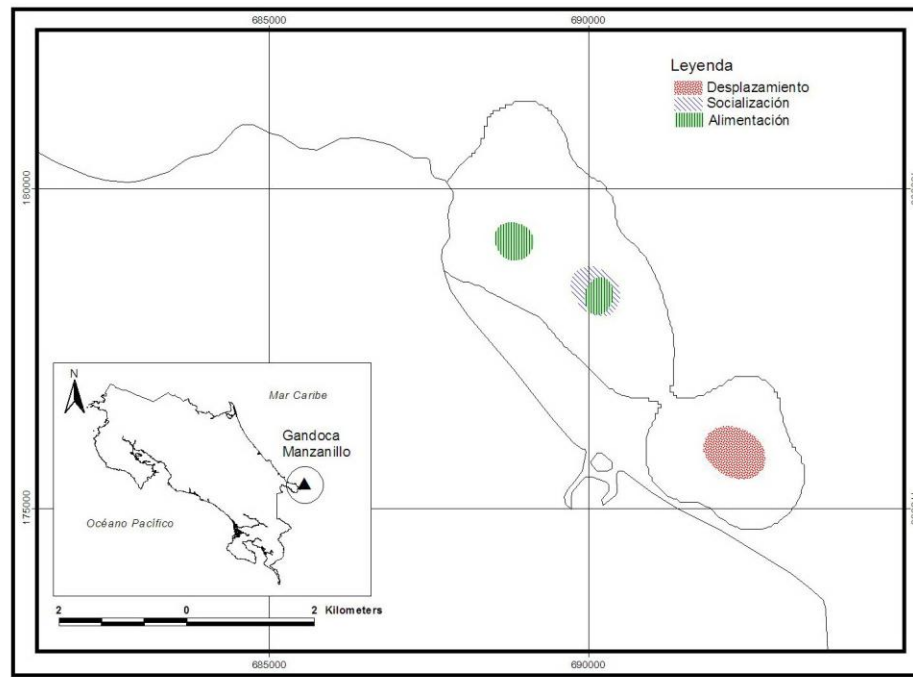
Figura. 11. Resultado del análisis de correspondencia donde se muestra una relación entre los patrones de comportamiento por tipo de grupo y especie (Tt = *T. truncatus*, Sg = *S. guianensis*) en REGAMA en el periodo 2003-2005.



a. Delfin de Guyana (*S. guianensis*)



b. Delfín Nariz de Botella (*T. truncatus*)



c. Agrupaciones inter-específicas de ambas especies.

Figura. 12. Distribución espacial de las actividades de comportamiento del delfín de Guyana (a), delfín nariz de botella (b) y agrupaciones inter-específicas (c) con relación al tipo de agrupación dentro de los límites de REGAMA en el periodo 2003-2005.

DISCUSIÓN

5.a. Variables ambientales

A pesar de la limitada extensión del área de estudio hubo variaciones entre las tres estaciones de toma de datos físico-químicos (Punta Mona, Laguna Gandoca, y Río Sixaola) particularmente en salinidad y penetración de la luz. Hubo una diferencia de 22 UPS entre Punta Mona (valor más alto) y frente a la desembocadura del Río Sixaola (valor más bajo) (ver Cuadro 1.). Las aguas claras de Punta Mona contrastan con las aguas turbias frente a la desembocadura del Río Sixaola, producto de la gran sedimentación que el mismo río aporta a este sistema estuarino. La salinidad y penetración de la luz en la Laguna de Gandoca tuvieron valores intermedios con respecto a los de Punta Mona y la desembocadura del Río Sixaola. No hubo una variación considerable en los valores de temperatura entre los tres puntos de muestreo (Cuadro 1.).

La presencia de delfines de Guyana en la Bahía de Sepetiba en Brasil ha sido relacionada a estos mismos parámetros físico-químicos (Flach *et al.* 2008). Flach *et al.* (2008) encontraron que la frecuencia de observación de estos delfines aumentó en la parte de la bahía que es menos influenciada por la entrada de agua dulce y donde los valores de salinidad y penetración de luz en el agua son más altos. De igual manera, la frecuencia de delfines de Guyana en REGAMA coincide con el área de Punta Mona, donde se obtuvieron los valores más altos de salinidad y penetración de luz. Aquí hubo una concentración de actividades alimentarias, lo que sugiere que estos factores pueden estar influenciando de manera indirecta la disponibilidad de presas para esta especie.

Aunque el delfín nariz de botella mostró una tendencia similar a la del delfín de Guyana en cuanto al uso de aguas claras y salinas en los alrededores de Punta Mona, durante actividades alimentarias, su presencia no se limitó a esta área. Un segundo núcleo de concentración de avistamientos ocurrió en las aguas dulces y oscuras frente a la desembocadura del Río Sixaola, donde las actividades sociales intra-específicas fueron más importantes. En otras partes del Caribe costarricense la especie ha sido observada y fotografiada adentrándose en los cauces de los ríos de Barra del Colorado (Com. Pers. Didier Chacon) y Parismina (Com. Pers. Frank Garita).

5.b. Ocurrencia

El delfín de Guyana es más común en REGAMA que el delfín nariz de botella. Un 50% de los grupos observados consistieron de grupos uniespecíficos del delfín de Guyana y sólo un 22.8% correspondió a grupos uniespecíficos del delfín nariz de botella. Estos resultados coinciden con los de (Acevedo-Gutiérrez *et al.* 2005) para la misma localidad, donde un 46.5% de los grupos fueron únicamente del delfín de Guyana y 21.1% del delfín nariz de botella. De igual manera, la presencia de agrupaciones inter-específicas fue similar entre el presente estudio (27.2%) y el de Acevedo *et al.* (2005) (32.4%). Estos resultados contrastan con otros estudios donde el porcentaje de agrupaciones inter-específicas fue mucho más bajo (Querouil *et al.* 2008 con un 3.55% y Hertzinger *et al.* 2003 con un 14.76%).

De acuerdo con Acevedo *et al.* (2005) los grupos inter-específicos estuvieron compuestos por 3.3 ± 0.34 individuos de delfines nariz de botella en comparación con 6.8 ± 0.73 individuos del delfín de Guyana. En el presente estudio el número de

delfines nariz de botella en grupos inter-específicos fue de 5.64 ± 2.80 individuos del delfín nariz de botella y 6.09 ± 2.74 individuos del delfín de Guyana. García *et al.* (2000) encontró que en el Mar Mediterráneo la proporción de individuos de delfines rayados (*S. coreoualba*) y delfines comunes (*D. delphis*) que formaron las agrupaciones inter-específicas fue la misma. Sin embargo, Frantzis y Hertzling (2002) encontraron que los grupos inter-específicos que se forman en el Golfo de Corintios se componen en promedio de 85% de delfines rayados y 15% de delfines comunes.

Por otro lado, en este estudio hubo una variación inter-anual en la densidad de individuos del delfín de Guyana, reflejada también en la densidad de individuos de grupos inter-específicos. Esta variación puede ser el producto de variaciones anuales en las características físico-químicas del área y disponibilidad de alimento.

5.c. Residencia

En el estudio realizado por Acevedo-Gutiérrez *et al.* (2005) en REGAMA el porcentaje de animales foto-identificados fue bajo (<25%) en comparación con el presente estudio donde se logró foto-identificar un 70% de delfines de Guyana y 62% de delfines nariz de botella. Esto con base a las estimaciones de tamaño poblacional (ver siguiente sección).

La curva acumulativa para delfines de Guyana (datos del 2003-2005) alcanzó a estabilizarse a los 25 días de muestreo y mostró la ‘entrada’ de individuos nuevos a los 14 y 18 días de muestreo. Esta estabilización relativamente temprana sugiere que la población es pequeña y que estos delfines muestran un grado relativamente alto de

residencia. Resultados similares en el delfín de Guyana han sido reportados en Brasil (Rossi-Santos *et al.* 2007).

Por el contrario, la curva acumulativa para el delfín nariz de botella no se estabilizó durante el periodo de estudio, lo que puede significar que esta población es grande y muestra un grado menos marcado de residencia y/o se requiere de un mayor esfuerzo de muestreo para abarcar la población de delfines nariz de botella. Varios estudios han mostrado que se necesita un mayor periodo o esfuerzo de muestro para que la curva de delfines nariz de botella se estabilice (e.g., Campbell *et al.* 2002).

Las tasas de residencia de los delfines de Guyana en REGAMA fue más alta que las reportadas para otras poblaciones de esta especie (e.g., Rossi-Santos *et al.* 2007). En general, la tasa de residencia varió entre el 3.12% y el 56.25%, con un 14% de la población mostrando alta fidelidad a REGAMA. De forma similar, las tasas de residencia de delfines de Guyana en Río Calavelas, Brasil (Rossi-Santos *et al.* 2007) variaron entre 2.7% y 45.95%.

Para el delfín nariz de botella las tasas de residencia oscilaron entre 3.12% y 37.5%, con 12.20% de la población mostrando alta fidelidad a REGAMA. Estos resultados sugieren que solo una parte de la población de nariz de botella utiliza REGAMA y/o que se requiere mayor esfuerzo de muestro para determinar los patrones de residencia de esta especie, ya que la curva de foto-identificación requiere más tiempo para ser estabilizada.

El ámbito de acción se considera el área que un animal utiliza para actividades básicas tales como búsqueda de alimento, reproducción y cuidado de las crías (Gubbins 2002). Con base en este estudio el ámbito de acción de la mayor parte de la población

del delfín de Guyana incluye a REGAMA, mientras que para el delfín nariz de botella, REGAMA es solo una parte pequeña del ámbito total de la población.

Por lo general organismos que habitan áreas de alta productividad (tales como estuarios y áreas costeras con características similares a REGAMA) requieren de ámbitos de acción menores que animales en hábitats de menor productividad (aguas más oceánicas) (Hanson & Defran 1979). Estas diferencias en productividad y preferencias de hábitat, pueden explicar las variaciones observadas en los patrones de ámbito de acción y residencia de cada especie de delfín. Mientras que los delfines nariz de botella parecen tener una distribución más amplia donde REGAMA es solo una parte pequeña del ámbito total de la especie, la alta tasa de residencia del delfín de Guyana sugiere que el área pequeña, pero productiva de REGAMA satisface las necesidades básicas de la especie.

En Bahía Norte, Brasil, el delfín de Guyana tiene un ámbito de acción promedio por individuo de 13.39 km² donde la gran mayoría de los individuos en la población traslapan en su ámbito de acción (Flores & Bassalo 2004). El ámbito de acción total utilizado por ambas especies de delfines dentro del REGAMA es de aproximadamente 23 km² por lo que se asume que el ámbito de acción promedio de cada individuo de los delfines de Guyana sea mucho menor al de Bahía Norte. El ámbito de acción del delfín nariz de botella es generalmente más amplio, por ejemplo, en Carolina del Norte el ámbito de acción varía entre 40.8 y 51.3 km² (Gubbins 2002). De esta manera el ámbito de acción de este delfín en el Caribe de Costa Rica va más allá de los límites de REGAMA, lo cual tiene consecuencias importantes en las estrategias de conservación y manejo para la especie.

5.d. Tamaño Poblacional

El presente estudio es uno de los primeros en estimar el tamaño poblacional del delfín de Guyana. La población del delfín de Guyana en REGAMA varía entre 81 y 100 individuos. Al igual que otras poblaciones de la especie, esta se considera pequeña, con altos niveles de residencia y alta fidelidad al sitio (Azevedo *et al.* 2005, Daura-Jorge *et al.* 2005, Rossi-Santos *et al.* 2007, Flach *et al.* 2008).

En contraste, son numerosos los estudios de tamaño poblacional para el delfín nariz de botella (Claridge 1994, Wilson *et al.* 1999, Irwin & Wursig 2004), no así en poblaciones costeras de esta especie en Latinoamérica. La población de delfines de nariz de botella en REGAMA se compone de entre 116 y 147 individuos. El tamaño poblacional pequeño en la especie es común en hábitats costeros. La población de delfines nariz de botella de Moray Firth en Escocia varió entre 110 y 174 individuos (Wilson *et al.* 1999). Sin embargo, en el caso de REGAMA, es posible que la estimación de tamaño poblacional del delfín nariz de botella esté siendo subestimada considerando que la curva acumulativa de recaptura de esta especie aun no se estabiliza, y que el ámbito de acción típico de la especie excede por demás el área de estudio. Por lo que es necesario aumentar el esfuerzo de muestreo en tiempo y área de cobertura. Esta información también esclarecería si esta población de delfines nariz de botella es costera u oceánica, o una combinación de ambas.

Tamaños poblacionales pequeños como los calculados en este estudio suelen ser comunes en otras especies de delfines costeros. Tal es el caso de las poblaciones de delfines nariz de botella del Indo-Pacífico (*T. aduncus*) y del delfín jorobado (*Sousa*

chinensis) en las costas de Zanzíbar, al este de África, que oscilaron entre 124 y 131 individuos y 57 y 95 individuos, respectivamente (Stensland *et al.* 2006).

5.e. Tamaño de grupo

El tamaño de grupo promedio tanto de grupos uniespecíficos como inter-específicos fueron mayores en este estudio que los reportados por Acevedo-Gutiérrez *et al.* (2005) (ver Cuadro 3). Para el delfín de Guyana el tamaño promedio del grupo es menor cuando se compara con poblaciones en Brasil, pero hay poca variación en el tamaño del grupo del delfín nariz de botella cuando se compara con otras poblaciones costeras en Latinoamérica (Cuadro 3). Se han propuesto varios factores que pueden influir en el tamaño del grupo de estas dos especies de delfines costeros, incluyendo: (1) disponibilidad de recursos, (2) estructura del hábitat y aspectos socio-ambientales de la población, (3) presencia de depredadores, y (4) las actividades de comportamiento.

Los resultados de este estudio sugieren una variación en el tamaño del grupo entre años, horas del día, y también en relación a las actividades de comportamiento. Para el delfín nariz de botella y agrupaciones inter-específicas, los grupos más grandes se encontraron durante actividades sociales, mientras que los grupos más grandes del delfín de Guyana se encontraron durante actividades alimentarias.

De igual forma Daura-Jorge *et al.* (2005) encontraron variación en el tamaño del grupo de los delfines de Guyana de Bahía Norte, Brasil, a lo largo del día, y en asociación a los cambios estacionales en los patrones de comportamiento. En Bahía Guanabara, Brasil, Azevedo *et al.* (2005) encontraron una tendencia a la formación de

grupos más grandes durante actividades sociales en el delfín de Guyana. Sin embargo, no hubo diferencias significativas con respecto a los otros comportamientos. Los autores explican que esta variación en el tamaño del grupo, se debe a que esta área es la más degradada dentro de la distribución del delfín de Guyana en Brasil, por lo que sus pobres condiciones ambientales podrían estar limitando los recursos disponibles para esta especie, afectando así el tamaño del grupo.

El Río Sixaola recibe una gran cantidad de químicos utilizados por las bananeras aledañas. Esta contaminación podría estar alterando el hábitat y la disponibilidad de alimento de ambas especies de delfines, afectando de forma indirecta el tamaño del grupo y por consiguiente la estructura social de esta especie.

En REGAMA los valores de tamaño de grupo promedio del delfín nariz de botella fueron bastante similares a los reportados por otros autores (Cuadro 3.). Además, varias de las localidades con las que se compararon los resultados de este estudio comparten características de hábitat (bahías pequeñas, semi-cerradas), coincidiendo con lo propuesto por varios autores como Irvine *et al.* (1981); Scott *et al.* (1990) y Weller (1998) de que un tamaño de grupo de 6 o menos individuos es usual para esta especie en ecosistemas cerrados. Morteo *et al.* (2004) encontraron que el tamaño promedio de grupo del delfín nariz de botella, en Baja California, aumentaba asociado a actividades de alimentación y no a actividades sociales como en este estudio, pero si encontraron un cambio en el tamaño de grupo respecto a la hora del día coincidiendo con lo observado en el presente estudio.

Contrario a lo reportado por Wedekin *et al.* (2007) la presencia del delfín nariz de botella en REGAMA si afecta el comportamiento y el tamaño del grupo del delfín

de Guyana. Una vez que los grupos uniespecíficos se mezclaban, se observó un cambio en las actividades sociales del delfín de Guyana, pero no es aun claro si su presencia per se afecta o no el tamaño del grupo.

5.f. Distribución

La distribución puede ser definida como la ocurrencia y arreglo espacial de especies dentro de un área en un momento en particular (Thompson *et al.* 1998). Tanto grupos uniespecíficos de ambas especies como agrupaciones inter-específicas estuvieron presentes en el área delimitada para este estudio. Sin embargo, se encontró que cuando las especies están en grupos uniespecíficos se da un cierto grado de segregación del hábitat, con los delfines de Guyana limitando su área de concentración a Punta Mona, mientras que el delfín nariz de botella mostró varios núcleos de concentración a lo largo del área. El único núcleo de concentración del delfín de Guyana en el área de Punta Mona coincide en espacio con el mayor de los tres núcleos de concentración del delfín nariz de botella. A su vez, el mayor núcleo de concentración de grupos inter-específicos coincide en este mismo punto de concentración de los grupos uniespecíficos.

Estos núcleos de concentración coinciden con las áreas que ambas especies utilizaron mayormente para actividades de alimentación. Es probable que el alimento este más disponible y concentrado en esta área, lo que resulta en la concentración de los delfines, y en ocasiones, esta sea la razón para que se inicie la formación de agrupaciones inter-específicas. Esta misma área es en la que se ha observado agrupaciones inter-especificas en actividades de alimentación.

Los datos mostrados en este estudio corresponden a la distribución de los delfines durante la época seca de la zona del Caribe costarricense. Durante este periodo el aporte de sedimentación por parte del río Sixaola es considerablemente menor que durante la época lluviosa. Es de esperar que la época lluviosa afecte la salinidad y penetración de la luz en el área, influenciando a su vez las áreas de concentración de ambas especies dentro de REGAMA. Por lo tanto es necesario invertir esfuerzo de muestreo durante la época lluviosa, y comprobar si la distribución de las dos especies se amplía. Por ejemplo, si se da un desplazamiento de delfines de Guyana hacia las aguas claras de Manzanillo, o hacia las aguas claras entre Bocas del Toro y Changuinola en territorio panameño.

5.g. Uso del Hábitat

Estudios anteriores han encontrado una estacionalidad en las actividades de delfines de Guyana a lo largo de la costa de Brasil (Guilherme-Silveira & Lima Silva 2007, Daura-Jorge *et al.* 2005) y en las del delfín nariz de botella en Portugal y Puerto Rico (Harzen 1998, Rodríguez 2001).

Varios estudios han mostrado que el delfín de Guyana no utiliza el hábitat de forma homogénea, sino que restringen sus actividades a ciertas partes dentro su área de distribución (Daura-Jorge *et al.* 2005, Wedekin *et al.* 2007). El estudio asume que el uso heterogéneo del área puede verse influenciado por la presencia de delfines nariz de botella, ya que existe un traslape en la distribución de ambas especies en ciertas partes de la Bahía. En esta localidad se ha reportado agresión entre estas dos especies simpátricas lo cual puede ser el resultado de territorialidad o competencia de recursos

similares (Wedekin *et al.* 2007). En REGAMA no se observó agresión entre especies durante actividades alimentarias, de desplazamiento, o de descanso. Las pocas agresiones observadas entre especies ocurrieron durante actividades sociales, donde dos o tres delfines nariz de botella ocasionalmente separaban a uno o dos delfines de Guyana del resto del grupo. Una vez aislados estos individuos eran perseguidos, empujados, y en ocasiones penetrados. Comportamientos similares han sido reportado entre el delfín nariz de botella y delfines manchados del Atlántico (Herzing *et al.* 1998, Herzing *et al.* 2003).

Harzen (1998) encontró una heterogeneidad en la manera en que el delfín nariz de botella utilizaba su área de distribución y relacionó positivamente estas diferencias con la hora del día y la actividad de comportamiento de los delfines, y no encontró que diferencias en los micro-hábitats afectaran la manera en que los delfines nariz de botella utilizan el hábitat. En el presente estudio el delfín nariz de botella utilizó una misma área para tres distintas actividades (descanso, desplazamiento y alimentación, entre Punta Mona y la Laguna de Gandoca) aunque todas fueron desarrolladas en diferente proporción. Sin embargo, las actividades de socialización se vieron concentradas en un área totalmente distinta (frente al Río Sixaola) por lo que hacer un uso heterogéneo del área se vuelve una conducta común de delfines costeros (Daura-Jorge *et al.* 2005).

Para grupos uniespecíficos, la preferencia en el uso de ciertas áreas dentro de REGAMA puede ser provocada por las altas concentraciones de alimento. Por lo tanto estas áreas deberían ser consideradas de mayor importancia para conservación como sitios críticos, ya que los delfines las prefieren dentro del ámbito de hábitat total disponible.

Varios estudios encontraron en distintas localidades en Brasil que el delfín de Guyana invierte más tiempo en actividades de alimentación y socialización (Guilherme-Silveira & Lima 2007, Azevedo *et al.* 2007, Daura-Jorge *et al.* 2007). Lo mismo encontraron Acevedo-Gutiérrez *et al.* (2005) en Gandoca-Manzanillo. El presente estudio encontró que el delfín de Guyana invirtió la mayor parte del tiempo en actividades de desplazamiento y alimentación. Estas diferencias se deben a que el estudio de Acevedo-Gutiérrez *et al.* (2005) se llevó a cabo durante la época lluviosa y el presente estudio durante la época seca de REGAMA. Por otro lado, el presente estudio coincide con estos autores en que no se reportaron actividades diurnas de descanso. Es de vital importancia evaluar variaciones interanuales entre épocas, sin embargo, las condiciones climáticas del Caribe durante la época lluviosa, realmente se convierten en un factor negativo para la observación de delfines.

En el caso del delfín nariz de botella, el presente estudio encontró que el desplazamiento y socialización fueron las categorías de comportamiento más registradas. Contrario a lo descrito por Acevedo-Gutiérrez *et al.* (2005) en la época lluviosa donde la alimentación prevaleció como el comportamiento más usual de esta especie.

Las actividades de alimentación del delfín nariz de botella encontradas en este estudio coinciden en espacio con los sitios que grupos uniespecíficos del delfín de Guyana utiliza para alimentarse, por lo que se puede asumir que en este punto hay una agregación de alimento, y que ambas especies consumen presas similares. Contrario a lo encontrado por Oviedo (2007), no parece que los grupos uniespecíficos de ambas especies hagan una partición del área para lograr coexistir en REGAMA.

La formación de grupos inter-específicos entre el delfín de Guyana y el delfín nariz de botella en Gandoca-Manzanillo es predominantemente del tipo social, esto parece mantenerse entre épocas secas y lluviosas (Acevedo-Gutiérrez *et al.* 2005). Una vez conformadas las asociaciones inter-específicas el comportamiento en ambas especies cambió. Tanto en la época lluviosa (Acevedo-Gutiérrez *et al.* 2005) como en la seca (presente estudio) las actividades de socialización se ven incrementadas con el tamaño de grupo, por lo que es posible que el cambio de comportamiento se vea también influenciado por el aumento en la cantidad de individuos que formen el grupo. Los resultados de ambos estudios indican que las actividades sociales significaron más de la mitad del tiempo invertido en agrupaciones mixtas, dando evidencia a la hipótesis de ventajas sociales, en la formación de estas agrupaciones inter-específicas.

Es importante mencionar, como lo describen Acevedo-Gutierrez *et al.* (2005), que al parecer unos pocos individuos de delfines nariz de botella son los que más frecuentemente se ven asociados en grupos inter-específicos (Tongue, Washan, entre otros).

Acevedo-Gutiérrez *et al.* (2005) describen la relación de estas dos especies en REGAMA de naturaleza competitiva-agresiva, basados en la observación de mordiscos, golpes con el cuerpo, y persecuciones rápidas por parte del delfín nariz de botella en contra de los delfines de Guyana. Sin embargo, debido a que una serie de sub-categorías sociales se unificaron bajo la categoría de comportamiento ‘social’, no es posible determinar en su estudio o en el presente, el porcentaje de agresión durante estos encuentros sociales. Sin embargo, se coincide en la observación de que las interacciones sociales en agrupaciones inter-específicas muestran un aumento en la

actividad física de los delfines de ambas especies. La actividad aérea (saltos, posturas verticales fuera del agua) aumentan en especial en los delfines de Guyana, lo que no necesariamente indica agresión.

En las pocas ocasiones que se observaron ataques de delfines nariz de botella a delfines de Guyana, sea aislando, golpeando, y/o persiguiendo a uno o dos individuos del delfín de Guyana, los comportamientos coinciden con los comportamientos exhibidos por alianzas de machos de delfines nariz de botella durante la subordinación de la hembra. Un video filmado durante una de las salidas al campo, muestra una de estas sesiones de agresión, en la que incluso se documentó erecciones por parte de los individuos, aunque por la rapidez en que se dan los eventos, aun no se logra esclarecer cual de las especies era la que presentaba la erección.

En otras poblaciones se ha documentado que delfines nariz de botella costeros y residentes tienden a establecer relaciones ‘armoniosas’ con otras especies simpátricas (Herzing *et al.* 1998, Herzing *et al.* 2003). Sin embargo, las ocasiones en la que hay presencia de delfines nariz de botella oceánicos, se tiende a ver comportamientos agresivos en contra de las especies costeras que habitan esos sitios (Herzing *et al.* 1998, Herzing *et al.* 2003). Quizás los comportamientos agresivos observados en este estudio y el de Acevedo-Gutiérrez *et al.* (2005) es debido a la entrada de delfines nariz de botella oceánicos o no residentes de REGAMA.

En un estudio llevado a cabo en cautiverio por Terry (1984) se logró observar varios escenarios en la conducta de estas dos especies mientras se encontraban juntas. La mayor parte de las ocasiones machos de delfines nariz de botella intentaban agredir a los individuos del delfín de Guyana; en varias otras, hembras delfín nariz de botella

intentaban defender a los delfines de Guyana durante estos ataques. En varias ocasiones se logró documentar cómo delfines de Guyana machos intentaban copular a hembras nariz de botella. Es de suponer que las situaciones en el ambiente natural sean distintas a las del cautiverio. Sin embargo, al menos existe un precedente de que estas dos especies puedan estar teniendo encuentros sexuales en REGAMA, como lo sugieren Acevedo-Gutiérrez *et al.* (2005).

La mayoría de los híbridos no sobreviven para reproducirse (Duffield 1998). La primera generación de híbridos exitosas fue entre individuos de delfines nariz de botella y falsas orcas (*Pseudorca crassidens*), lo que sugiere que especies de delfines lejanamente relacionadas podrían producir híbridos fértiles (Duffield 1998). Si la interacción socio-sexual entre delfines de Guyana y delfines nariz de botella resultara en hibridación, estas dos especies representarían a los cetáceos más distantemente relacionados produciendo híbridos en su medio natural (Acevedo-Gutiérrez *et al.* 2005, May-Collado & Agnarsson 2006). Para confirmar y determinar el significado de híbridos entre estas dos especies en REGAMA es necesario conducir un estudio de genética poblacional y filo-geografía.

5.f. Consecuencias de la formación de grupos inter-específicos en REGAMA

Como se ha mencionado con anterioridad, el tamaño y composición del grupo está muy relacionado con la estructura de hábitat y los aspectos socio-ambientales de la población. La abundancia y agregación del alimento y la presencia de depredadores son dos características del ambiente que pueden propiciar la formación de grupos de

gran tamaño como los observados en REGAMA. La presencia de delfines nariz de botella puede ser un factor que además de la estructura del hábitat, disponibilidad de alimento, y presencia de depredadores puede estar influyendo la organización social y formación de grupos de los delfines de Guyana en este sitio. En Bahía Norte, la gran mayoría de los comportamientos dentro de grupos inter-específicos son agresivos, este no parece ser necesariamente el caso en REGAMA. Por lo que otros factores no medidos en este estudio pueden estar influenciando la formación de estas agregaciones. Lo que si parece ser claro es que ante tamaños poblacionales bajos para ambas especies, residencia relativamente alta, y posible formación de híbridos, esta situación amerita atención y futuros estudios deben incluir un componente genético.

Los extremos geográficos o particularidades, como el aislamiento, en la distribución de una especie hacen que las características de la misma sean inusuales, atípicas o de condiciones marginales y de estrés, por lo que es de esperar que los patrones de comportamiento de los individuos de estas poblaciones también sean diferentes (Daura-Jorge *et al.* 2005). Considerando que el posible aislamiento de la población del delfín de Guyana con respecto a otras poblaciones de su misma especie en el área, puede estar determinando sus patrones de comportamiento, y podría de una forma indirecta explicar su relación con el delfín nariz de botella.

El tipo de relación inter-específica entre estas dos especies en el REGAMA no varía estacionalmente, pero los efectos acumulativos a lo largo de los años, pueden tener un efecto importante. Por ejemplo, es bien conocido que muchas de las conductas en delfines son transmitidas generacionalmente (Mann 2000), y sería posible que estos

encuentros sean parte del aprendizaje de individuos más jóvenes de alguna de las dos especies inter-actantes.

Conclusiones

1. Este estudio contribuye al conocimiento de dos especies comúnmente observadas en las aguas de la costa del Caribe de Costa Rica. La información generada será de importancia para la futura toma de decisiones que involucren el bienestar de los delfines (como especies sombrilla), de muchas más que forman parte del ecosistema y hábitat de estas especies tanto a nivel local como regional, y del bienestar socio-económico de las comunidades humanas que dependen de estos animales.

2. La influencia del Río Sixaola en las características ambientales descritas pone en evidencia la importancia de monitorear los niveles de contaminación, tasa de sedimentación, entre otras, que aporta el río a este estuario y REGAMA como unidad de conservación.

3. La probabilidad de encuentro con ambas especies de delfines dentro de los límites del Refugio es alta. Esto puede interpretarse de varias maneras: que las condiciones que ofrecen las aguas del refugio son ambientalmente buenas; que los distintos hábitats que protege la unidad de conservación son ricos en fuentes alimenticias para los delfines; que los niveles de contaminación aun son manejables (aunque ya existe evidencia del desarrollo de algunas enfermedades en la piel de los delfines), y que la presión antropogénica, directa o indirecta, sobre los delfines no ha llegado a alterar su presencia en el Refugio.

4. Biológicamente hablando, la presencia de una de las especies no parece estar afectando la presencia de la otra dentro de REGAMA. Los delfines de Guyana son los

más comúnmente observados, seguidos por agrupaciones inter-específicas, y finalmente por agrupaciones uniespecíficos de delfines nariz de botella.

5. La presencia de ambas especies de delfines dentro del REGAMA no cambia con los años, sin embargo, es necesario establecer si existe alguna diferencia significativa de forma estacional.

6. La mayor foto-recaptura y una mayor tasa de residencialidad dejan ver que el delfín de Guyana es de las dos, la especie más residente y fiel al REGAMA.

7. El estimado del tamaño poblacional indica que la población del delfín de Guyana en REGAMA es más pequeña que la del delfín nariz de botella. Sin embargo, el REGAMA forma parte del ámbito de acción de solo parte de los individuos de esta población, mientras que la mayor parte de la población del delfín de Guyana parece utilizar el área en mayor medida.

8. El tamaño de grupo fue mas grande en grupos inter-específicos, varió a lo largo de los años, y se incremento durante actividades sociales para grupos uniespecíficos del delfín nariz de botella y de agrupaciones inter-específicas, mientras que fue mayor en actividades de alimentación para delfines de Guyana. Además, se vio un aumento en el tamaño de grupo en las horas de la mañana.

9. Ambas especies de delfines se distribuyen dentro de los límites del REGAMA. Existe una concentración de ellos en el área de Gandoca, probablemente asociado a la desembocadura del Río Sixaola, la desembocadura de la Laguna de Gandoca, el cañón profundo ubicado frente a la Laguna y sitio de reclutamiento de especies de peces como el sábalo, y a las características físico químicas del hábitat en general. No se conoce aun si existe un efecto estacional en la distribución de estas poblaciones.

10. El núcleo de concentración de individuos en la distribución del delfín de Guyana dentro de REGAMA coincide con el más grande de los núcleos del delfín nariz de botella, aunque este último presenta más de uno de estos núcleos de concentración a lo largo del área. Mientras que el único núcleo de concertación de las agrupaciones inter-específicas vario un poco en el espacio.

11. Ambas especies utilizan el área de estudio de forma heterogénea. Los grupos uniespecíficos del delfín de Guyana invirtieron más tiempo en actividades de desplazamiento y alimentación, y estas actividades se desarrollaron al sur de Punta Mona y entre la Laguna de Gandoca y la desembocadura del Río Sixaola principalmente. Los grupos uniespecíficos de delfines nariz de botella se dedicaron más al desplazamiento y a socializar. La primera de las actividades se vio concentrada al sur de Punta Mona, mientras que la socialización se concentró frente a la desembocadura del Río Sixaola. Las agrupaciones inter-específicas invirtieron más tiempo en actividades de socialización entre Punta Mona y la Laguna de Gandoca, y el desplazamiento se observó frente a la desembocadura del Río Sixaola.

12. El agrupamiento inter-específico parece estar asociado a factores sociales, y no a la presencia de crías o a conductas alimentarias. Aunque la concentración de las fuentes alimentarias en ciertas partes del área puede ser otro de los aspectos que provoquen el encuentro entre los delfines de Guyana y los delfines nariz de botella.

13. La posible formación de híbridos entre estas dos especies en REGAMA debe ser esclarecida genéticamente, y a partir de ahí considerar cambiar las estrategias de manejo sobre los delfines y el hábitat.

14. Es importante corroborar si todos los individuos del delfín nariz de botella son costeros, o si algunos de ellos son oceánicos. Y con esto establecer si existe una asociación entre este factor y los encuentros violentos con los delfines de Guyana.

15. Se debe considerar la posibilidad de que la población de delfines de Guyana en REGAMA se encuentre genética y espacialmente aislada de las poblaciones más cercanas como la de Cayos Miskito en Nicaragua y al sur de Panamá. Este aislamiento genético podría ser otra de las razones por las cuales esta especie se vea asociada a los delfines nariz de botella.

Recomendaciones

1. Establecer el estado actual del Río Sixaola es un objetivo prioritario para establecer el nivel de degradación del hábitat de los delfines en REGAMA. Es importante determinar el estado de contaminación del río, la presencia y niveles de metales pesados, y de pesticidas clorinados y policlorinados en sus aguas. Estas sustancias químicas son ya ampliamente conocidas por su característica de bio-acumularse en las capas de grasa y órganos de los delfines afectando entre otras cosas los niveles hormonales, sistema endocrino, sistema reproductivo, laceraciones en la piel (Takeshi *et al.* 2003, Carballo *et al.* 2004, Machovsky *et al.* 2007)

2. Es de importancia desarrollar este mismo estudio durante el periodo de época lluviosa en la costa del Caribe, para así determinar si existe una variación estacional, tanto en la distribución dentro como fuera de los límites del REGAMA. Esto permitiría determinar el estatus de la población de delfines nariz de botella y establecer pautas para ampliar los límites del REGAMA para que incluya a ambas poblaciones.

3. La industria de avistamiento de delfines en Gandoca-Manzanillo se ha desarrollado desde mucho tiempo atrás. Sin embargo, esta actividad ha incrementado con el tiempo, en vista de que puede ser una fuente importante de ingresos como parte de la industria turística de la zona. Aunque aun estos avistamientos no parecen haber afectado de forma dramática a las poblaciones de delfines, es importante empezar desde ya con la

regulación y cumplimiento de las normas establecidas en el artículo N° 32495 del Reglamento para la Operación de Actividades relacionadas con Cetáceos en Costa Rica, publicado en el periódico La Gaceta el 28 de julio del 2005.

4. Para poder cumplir con lo anterior, es primordial realizar una divulgación exhaustiva del Reglamento dentro de las comunidades de Gandoca y Manzanillo, y más específicamente, a aquellas personas que estén directamente involucradas en la actividad de avistamiento de delfines en la zona. Finalmente, impartir capacitaciones en el campo, de forma que se aplique en la práctica lo dictado en el Reglamento. Otro componente fundamental para la puesta en práctica de las normas del Reglamento, es que las autoridades, en este caso los guardaparques miembros del Ministerio de Ambiente, Energía y Telecomunicaciones (MINAET), estén capacitados de la mejor forma en cuanto a las regulaciones en las actividades de avistamiento de delfines, y cuenten con las herramientas necesarias para poner en acción y controlar las buenas prácticas en los avistamientos.

5. La regulación de las prácticas de avistamiento de delfines no solo se refiere a la interacción directa entre los botes y los delfines. Como lo han venido documentando May-Collado y Wartzok (2008, 2009) en REGAMA y otras localidades, el ruido antropogénico, en especial el producido por botes con motores de bajo caballaje y no inyectados, afecta directamente la comunicación y organización social de los delfines. Es indispensable que tanto el MINAET, ICT (Instituto Costarricense de Turismo), como INCOPECA (Instituto Costarricense de Pesca y Acuicultura) en su papel de

autoridades reguladoras y protectoras de los recursos marinos en Costa Rica, desarrollen programas anuales de inspección de motores e infraestructura de las embarcaciones que están desarrollando algún tipo de actividad en las zonas costeras, y que se haga una diferenciación entre las embarcaciones destinadas exclusivamente en actividades de pesca de las utilizadas en actividades de avistamiento de delfines.

6. Por otra parte, en vista de que la situación geográfica de la población de delfines de Guyana es bastante particular, es necesario que tanto el MINAET como la comunidad, reconozcan lo necesario que se torna el permitir el desarrollo de la investigación científica dentro del REGAMA. Llevar a cabo un estudio a nivel genético es necesario para poder establecer si existe o no un aislamiento de esta población en relación con las poblaciones de delfines de Guyana aledañas. Además, en vista de la alta interacción entre el delfín de Guyana y el delfín nariz de botella en REGAMA, un estudio genético terminaría con la especulación de la posible formación de híbridos entre esta dos especies, y la consecuente toma de decisiones respecto a las categorías de protección que se debería de dar a poblaciones de delfines bajo estas circunstancias.

LITERATURA CITADA

- Acevedo, A. 1991. Behaviour and movements of bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus* in the entrance to Ensenada de la Paz, México. *Aquat. Mamma.* 17: 137 – 147.
- Acevedo-Gutiérrez, A. & B. Wursig. 1991. “Preliminary observations of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) at Isla del Coco, Costa Rica”. *Aquatic Mammals*, 17.3, 148-151
- Acevedo-Gutiérrez, A. 1997. “Group feeding in bottlenose dolphins at Isla del Coco, Costa Rica: Inter-specific interactions with prey and other hunters”. Ph.D. Dissertation, Texas A&M University, College Station, TX. 92pp.
- Acevedo-Gutierrez, A. & S. Burkhart. 1998. Seasonal distribution of bottlenose dolphins *Tursiops truncatus* and pantropical spotted dolphins, *Stenella attenuata*, dolphins in Golfo Dulce, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical.* 46, Supl, 1:1 – 9.
- Acevedo-Gutierrez, A. 1999. Aerial behaviour is not a facilitator in bottlenose dolphins hunting in small groups. *J. Mammal.* 80 : 768 – 776.
- Acevedo-Gutiérrez, A. & N. Parker. 2000. “Surface behavior of bottlenose dolphin is related to spatial arrangement of prey”. *Marine Mammal Science*, 16(2):287-298
- Acevedo-Gutiérrez, A & S. Stienessen. 2004. “Bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) increase the number of whistles when feeding”. *Aquatic Mammals*, 2004, 30(3), 357-362
- Acevedo-Gutiérrez, A., DiBerardinis, A., Larkin, S., Larkin, K., and Forestell, P. 2005. “Social interactions between tucuxis and bottlenose dolphins in Gandoca-Manzanillo,

- Costa Rica". LAJAM 4, 49–54.
- Akaike, H. 1974. "A new look at the statistical model identification". IEEE Transactions on Automatic Control 19 (6): 716–723.
- Allen, M., Read A., Gaudet, J. & L. Sayigh. 2001. "Fine-scale habitat selection of foraging bottlenose dolphins *Tursiops truncatus* near Clearwater, Florida". Marine Ecology Progress Series Vol. 222: 253–264, 2001
- Altmann, J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. Behavior 49, 227 – 267.
- Araujo, J., Araujo, M., Souto, A., Parente, C. & L. Geise. 2007. "The influence of seasonality, tide and time of activities on the behavior of *Sotalia guianensis* (P.J. van Beneden) (Cetacea, Delphinidae) in Pernambuco, Brasil". Revista Brasileira de Zoologia 24(4): 1122-1130
- Atem, A. & L.A. Monteiro-Filho. 2006. "Nocturnal activity of the estuarine dolphin *Sotalia guianensis* in the Region of Cananea, Sao Paulo State, Brasil". Aquatic Mammals 32(2): 236-241
- Azevedo, A. F. & Van Sluys, M. 2005. "Whistles of tucuxi dolphins *Sotalia fluviatilis* in Brazil: Comparisons among populations," J. Acoust. Soc. Am. 117, 1456–1464.
- Azevedo, A., Oliveira, A., Viana, S. & M. van Sluys. 2007. "Habitat use by marine tucuxis *Sotalia guianensis* (Cetacea, Delphinidae) in Guanabara Bay, south-eastern Brasil". J. Mar. Biol. Ass. U.K. 87: 201-205
- Azevedo, A., Oliveira, A.M., Dalla Rosa, L. & J. Lailson-Brito. 2007. "Characteristics of whistles from resident bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in southern Brazil". J. Acoust. Soc. Am. **121** _5.
- Baillargeon, S & L.P. Rivest. 2007. "Recapture: Loglinear Models for Capture-Recapture in R". Journal of Statistical Software. Vol 19, issue 5
- Baird, R. 1998. "An interaction between Pacific white-sided dolphins and neonatal of harbour porpoise". Mammalia 62: 129-134.
- Baird, R., Gorgone, A., Ligon, A. & S. Hooker. 2001. "Mark recapture abundance estimate of bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) around Maui and Lana'I, Hawaii during the winter 2000-2001". Report to the Southwest Fisheries Science Center,

- National Marine Fisheries Service, USA. 14 pp.
- Baird, R., Gorgone, M. & D. Webster. 2002. "An examination of movements of bottlenose dolphins between Islands in the Hawaiian Island Chain". Report to the Southwest Fisheries Science Center, National Marine Fisheries Service, USA. 11 pp.
- Ballance, L. 1990. "Residence patterns, group organization, and surfacing associations of bottlenose dolphins in Kino Bay, Gulf of California, Mexico". The Bottlenose dolphin. Academic Press Inc. 267-283 pp.
- Barco, S., Swingle, M., Mc Lellan, W., Harris R. & D. Pabst. 1999. "Local abundance and distribution of bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) in the nearshore waters of Virginia Beach, Virginia". Marine Mammal Science. 15(2):394-408.
- Barros, N. & D. Odell. 1990. "Food habits of bottlenose dolphins in the Southeastern of the United States". The Bottlenose Dolphin. Academic Press Inc. USA.
- Barros, N.B. and R.S. Wells. 1998. Prey and feeding patterns of resident bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in Sarasota Bay, Florida. Journal of Mammalogy 79(3) 1045-1059.
- Bearzi, M. 2005. "Dolphin sympatric ecology". Mar. Biol. Res. 1, 165—175.
- Blomqvist, C. & M. Amundin. 2004. "An acoustic tag for recording directional pulsed ultrasounds aimed at free-swimming bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) by conspecifics". Aquatic Mammals, 30(3), 345-356.
- Borobia, M. 1989. "Distribution and morphometrics of South American dolphins of the genus *Sotalia*". Tesis de maestría. Mc Gill University, Canada.
- Borobia, M., Siciliano, S., Lodi, L. & W. Hoek. 1991. "Distribution of the South American dolphin *Sotalia fluviatilis*". Canadian Journal of Zoology 69:1025–1039.
- Bristow, T. & E.I.S. Rees. 2001. "Site fidelity and behavior of bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) in Cardigan Bay, Wales". Aquatic Mammals. 27.1, 1-10
- Bristow, T. 2004. "Changes in Coastal Site Usage by Bottlenose Dolphins (*Tursiops truncatus*) in Cardigan Bay, Wales". Aquatic Mammals. 30(3), 398-404

- Buckstaff, K. 2004. "Effects of watercraft noise on the acoustic behavior of bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*, in Sarasota Bay, Florida" *Marine Mammal Science*, 20(4):709-725.
- Caballero, S. Trujillo, F., Vianna, J., Barrios-Garrido, H., Montiel, M., Beltran – Pedreros, S., Marmontel, M., Santos, M.C., Rossi-Santos M., Santos, F.R. & S. Baker. 2007. "Taxonomic status of the Genus *Sotalia*: species level ranking for Tucuxi (*Sotalia fluviatilis*) and costero (*Sotalia guianensis*) dolphins". *Marine Mammal Science*, 23(2): 358-386
- Campbell, S., Bilgic, B. & R. Defran. 2002. "Bottlenose Dolphin (*Tursiops truncatus*) in Turneffe Atoll, Belize: occurrence, site fidelity, group size and abundance". *Aquatic Mammals* 28.2, 170-180.
- Carballo, M., Aguayo, S., Esperón, F., Fernández, A., De la Torre, A., De la Peña, E., M. J. Muñoz. 2004. "Exposición de cetáceos a contaminantes ambientales con actividad hormonal en el Atlántico". *Ecosistemas* 13 (3): 39-44
- Carr, T. & R. Bonde. 2000. "Tucuxi (*Sotalia fluviatilis*) occurs in Nicaragua, 800 Km north of its previously known range". *Marine Mammal Science*, 16(2):447-452.
- Carvalho, P.A. 2003. "Ecology of the marine tucuxi dolphin (*Sotalia fluviatilis*) in Southern Brasil". Tesis de Doctorado. Pontificia Universidade Catolica Do Rio Grande Do Sul. 123 pp.
- Carwardine, M. 1995. "Whales, dolphins and porpoises. The visual guide to all the world's cetaceans". Primera publicación. Kyodo Printing Co. Dorling Kindersley Book. Gran Bretaña. 256 pp.
- Casale, M., Milani, C. & A., Kallianiotis. 1998. "Preliminary survey on the interactions between local populations of *Delphinus delphis* and *Tursiops truncatus* and coastal fishery in north-eastern Aegean Sea". Fisheries Research Institute, Kavala, Greece.
- Claridge, D. 1994. "Photo identification study to asses the population size of Atlantic Bottlenose dolphins in Central Abaco". *Bahamas Journal of Science*. 5/94:12-16.
- Connor, R., Wells, R., Mann, J. & A. Read. 2000. "The Bottlenose dolphin: Social relationship in a fission – fusion society. Cetacean Societies. Field Studies of Dolphins and Whales". The University of Chicago Press. Estados Unidos. 433 pp.
- Corkeron, P.J. 1997. "Bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*, in south-east Queensland waters: social structure and conservation biology". *Marine Mammal Research in the*

Southern Hemisphere. Vol. 1: 1-10.

Cubero, P. 1998. “Distribución y patrones de actividad del bufeo (*Tursiops truncatus*) y

delfín manchado (*Stenella attenuata*) en el Golfo Dulce. Tesis de Maestría. Universidad de Costa Rica. 102 pp.

Culloch, R. 2004. “Mark recapture abundance estimates and distribution of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) using the southern coastline of the outer Moray Firth, NE Scotland”. Thesis submitted for the degree of Master of Science. University of Wales.

Cunha, H.A., da Silva, V. M., Lailson-Brito, J., Santos, M.C., Flores, P.A., Martin, A.R.,

Azevedo, A.F., Fragoso, A.B., Zanelatto, R.C. & A.M. Sole-Cava. 2005. “Riverine and marine ecotypes of *Sotalia* dolphins are different species”. *Marine Biology* (2005)

148:449-457

Cunningham-Smith, P., Colbert, D.E., Wells, R.S. & T. Speakman. 2006. “Evaluation of

Human Interactions with a Provisioned Wild Bottlenose Dolphin (*Tursiops truncatus*)

near Sarasota Bay, Florida, and Efforts to Curtail the Interactions”. *Aquatic Mammals*,

32(3), 346-356,

Curry, B.E. & J. Smith. 1997. “Phylogenetic structure of the bottlenose dolphin (*Tursiops*

truncatus): Stock identification and implication of management. *Marine Mammal Science*. Spec. Publ. no.3:227-247.

Da Silva, V. M. F., & R. C. Best. 1996. *Sotalia fluviatilis*. *Mammalian Species* 527:1–7.

Danancher D, Labonne J, Pradel R. & P. Gaudin. 2004.”Capture-recapture estimates of space used in stream (Cresus) at the population scale: case study on Zingel asper

(percid), a threatened species of the Rhone cathment”_. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 3: 476-486

Darroch, J.N., Fienberg. S.E., [Glonek, GFV](#) & B.W. [Junker.1993.](#) “A 3-sample multiple recapture approach to census population estimation with heterogenous catchability”

Journal of the American Statistical Association. Vol. 88 (423): 1137-1148

Daura-Jorge, F., Rossi-Santos, M., Wedekin, L. & P. Simoes-Lopes. 2005. “Behavioral

- patterns and movements intensity of *Sotalia guianensis* (P.J. van Beneden) (Cetacea, Delphinidae) in two different areas on the Brasil coast”. *Revista Brasileira de Zoologia* 24(2): 265-270
- Daura-Jorge, F., Wedekin, L., Piacentini, V. & P. Simoes-Lopes. 2005. “Seasonal and daily patterns of group size, cohesion and activity of the estuarine dolphin *Sotalia guianensis* (P.J. van Beneden) (Cetacea, Delphinidae) in Southern Brasil”. *Revista Brasileira de Zoologia* 22(4): 1014-1021
- De Oliveira, M., Barao, L. & S. Rosso. 2001. “Insights on site fidelity and calving intervals on the marine tucuxi dolphin (*Sotalia fluviatilis*) in south – eastern Brazil.” *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 81. 1049 – 1052.
- De Oliveira, M. & E. Monteiro-Filho. 2008. “Individual identification and habitat use of the estuarine Dolphin *Sotalia guianensis* (Cetacea:Delphinidae) in Cananea, southeastern Brazil, using video images”. *J. Mar. Bio. Ass. U.K.* 1-7 pp.
- De Oliveira, M. & S. Rosso. 2008. “Social organization of marine tucuxi dolphins, *Sotalia guianensis*, in the Cananea estuarine of Southern Brazil”
- Decreto de creación del Refugio Nacional de Vida Silvestre Gandoca – Manzanillo. *Diario Oficial La Gaceta*, #206 del 29 de octubre de 1985.
- Defran, R.H. & D. Weller. 1999. “Ocurrence, distribution, site fidelity and school size of bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) off San Diego, California”. *Marine Mammal Science* 15(2):366-380.
- DiBerardinis, A., Larkin, S. & V. Schott. 1997. “Identification of *Sotalia fluviatilis* (tucuxi) outside of previously reported range. Report to Ministerio de Ambiente y Energía, San José, Costa Rica. Available through Talamanca Dolphin Foundation, Manzanillo, Costa Rica.
- dos Santos, R. & M. Haimovici. 2001. “Cephalopods on diet of marine mammals stranded or incidentally caught along southeastern and southern Brazil” *Fisheries Research*. 52 (2001) 92-112.
- Duffield, D.A. 1998. Examples of captive hybridisation and a genetic point of view. Page 421 in Evans, P.G.H. and Parsons, E.C.M. Eds. *World Marine Mammal Science*

Conference. Vol. 12, Monaco.

Edward, C.G.O., Wells, R. S & S. Hofmann. 2002. "Ranging and association patterns of paired and unpaired adult male Atlantic bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*, in Sarasota, Florida, provide no evidence for alternative male strategies". *Can. J. Zool.* 80: 2072–2089

Edwards & Schnell. 2002. "Status and ecology of *Sotalia fluviatilis* in the Cayos Miskito Reserve, Nicaragua". *Marine Mammal Science*.

Felix, F. 2001. "Comportamiento escolta: Una manifestacion de territorialidad en buefos silvestres?". *Estud. Oceanol* 20:67-70.

Felix, F. 2007. "Organization and social structure of the coastal bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) in the Gulf de Guayaquil, Ecuador". *Aquatic Mammals*, 23,1, 1-16.

Flatch, L., Flatch, P. & A. Chiarello. 2008. "Aspects of behavioral ecology of *Sotalia guianensis* in Sepetiba Bay, southeast Brazil". *Marine Mammal Science*, 24(3): 503 –515

Flores, P. 1999. "Preliminary results of a photoidentification study of the marine tucuxi, *Sotalia fluviatilis*, in southern Brazil". *Marine Mammal Science*. 15(3): 840 – 847.

Flores, P.A.C. 2003. Ecology of the marine dolphin (*Sotalia fluviatilis*) in southern Brazil. Ph.D. dissertation. Pontificia Universidade Católica do Rio Grande do Sul.

Flores, P. & M. Bazzalo. 2004. "Home ranges and movements patterns of the marine tucuxi dolphin (*Sotalia fluviatilis*) in Baía Norte, Southern Brazil". *LAJAM* 3(1): 37-52

Forestell, P., Wright, A., DiBerardinis, A., Larkin, S. & V. Schott. 1999. "Sex and single Tucuxi: Observations of inter species mating between free-ranging bottlenose (*Tursiops truncatus*) and Tucuxi (*Sotalia fluviatilis*) dolphins in Costa Rica". 13th Biennial Conference on the Biology of Marine Mammals. Hawaii.

Frantzis, A. & Herzing, D. L. 2002. "Mixed-species associations of striped-dolphins (*Stenella coeruleoalba*), shortbeaked common dolphins (*Delphinus delphis*), and

- Risso's dolphins (*Grampus griseus*) in the Gulf of Corinth (Greece, Mediterranean Sea)". *Aquat. Mammal.* 28.2, 188—197.
- Fripp, D, Owen, C, Quintana-Rizzo, E, [Shapiro, A](#), [Buckstaff, K](#), [Jankowski, K](#), [Wells R](#) & P. [Tyack](#) 2005. "Bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) calves appear to model their signature whistles on the signature whistles of community members" *Animal Cognition*. Vol: 8(1):17-26.
- Galindo, M.A. 1998. "Estimación de abundancia y distribución de los delfines de agua dulce *Inia geoffrensis* y *Sotalia fluviatilis* en el río Coqueta". Tesis de Licenciatura, Universidad del Valle, Colombia. 93 pp.
- Gamboa-Poveda, M. & L, May –Collado. 2006. "Insights on the occurrence, residency, and behavior of two coastal dolphins from Gandoca-Manzanillo, Costa Rica: *Sotalia guianensis* and *Tursiops truncatus* (Family Delphinidae)". Paper SC/58/SM4 presented to the IWC Scientific Committee, June 2006
- Garcia, C. & F. Trujillo. 2004. "Preliminary observations on habitat use patterns of the marine tucuxi, *Sotalia fluviatilis*, in Crispata Bay, Colombian Caribbean coast". *LAJAM* 3(1): 53-59
- Garcia, S., Knouse, D., Sagarminaga, R. & Can˜ adas, A. 2000: An insight on the biological significance of mixed groups of common dolphins (*Delphinus delphis*) and striped dolphins (*Stenella coeruleoalba*) in the Alboran sea. *Eur. Res. Cetaceans* 14, 135—137.
- Geise, L. & M. Borobia. 1987. "New brazilian records for *Kogia*, *Pontoporia*, *Grampus*, and *Sotalia* (Cetacea: *Physeteridae*, *Platanistidae* and *Delphinidae*)". *J. Mamm.* 68(4): 873-875
- Geisel, L., Gomes, N. & R. Cerqueira. 1999. "Behaviour, hábitat use and population size of *Sotalia fluviatilis* in the Cananneia Estuary Region, Sao Paulo, Brazil". *Marine Mammal Science*.
- Gowans, S. & H. Whitehead. 1995. "Distribution and habitat partitioning by small odontocetes in the Gully, a submarine canyon on the Scotian Shelf". *Can.J.Zool.* 7:1599-1608.
- Gubbins, C. 2002. "Use of home range by resident bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in a South Carolina estuary". *Journal of Mammalogy* 83(1):178–187.
- Gubbins, C., Caldwell, M., Barco, S., Rittmaster, K., Bowles, N. & V. Thayer. 2002.

- “Abundance and sighting patterns of bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) on four northwest Atlantic coastal sites”. *Journal of Cetacean Research and Management* 5(2):141-147
- Guedes R.L., Lopes, B., Mahia-Nogueira, R. & M.S. Santos. 2005. “Rescue and Release of Two Estuarine Dolphins (*Sotalia fluviatilis*; Gervais, 1853) Found Confined in a Natural Pool of the Cachoeira River, Ilhéus, Southern Bahia, Brazil”. *Aquatic Mammals*, 31(4): 434-437
- Guilherme-Silveira, F.R. & F.J. de Lima Silva. 2007. “Behavioural seasonality of the estuarine dolphin, *Sotalia guianensis*, on the north-eastern Brazilian coast”. *JMBA2 – Biodiversity Records*.
- Hanson, M.T. and Defran, R.H. (1993). The behaviour and feeding ecology of the Pacific coast bottlenose dolphin, *Tursiops truncatus*. *Aqua. Mamm.*, 19: 127–142.
- Hammond, P., Mizroch, S & G. Donovan. 1990. “Individual recognition of cetaceans: Use of photo – identification and other techniques to estimate population parameters”. *Comisión Ballenera Internacional. Inglaterra. 440pp.*
- Harzen, S. 1998. “Habitat use by the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) in the Sado estuary, Portugal”. *Aquatic Mammals* (24)3, 117-128.
- Hastie, G.D., Wilson, B. & P.M. Thompson. 2003. “Fine scales habitat selection by coastal bottlenose dolphins: application of a new land-base video-montage technique” *Can. J. Zoo.* 81(3) 469-478
- Herzing, D.L. 1996. “Vocalizations and associated underwater behavior of free-ranging Atlantic spotted dolphins (*Stenella frontalis*) and bottlenose dolohin (*Tursiops truncatus*)”. *Aquatic Mammals* 22, 61-72.
- Herzing, D. L. & C. M. Johnson. 1997. “Interspecific interactions between Atlantic spotted dolphins (*Stenella frontalis*) and bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in the Bahamas, 1985–1995”. *Aquat. Mammal.* 23.2, 85—99.
- Herzing, D. Moewe, K. & B. Brunnick. 2003. Interspecies interaction between Atlantic spotted dolphins, *Stenella frontalis* and bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*, on Great Bahamas Bank, Bahamas. *Aquatic Mammals.* 29.3, 335 – 341.
- Hoelzel, A.R., Potter, C.W. & P.B. Best. 1998. “Genetic differentiation between

- parapatric “nearshore” and “offshore” populations of the bottlenose dolphin”. Proc. R. Soc. Lond. B. 265:1177-1183.
- Irvine, A.B., Scott, M.D., Wells, R.S. & J.H.Kaufmann, 1981. “Movements and activities of the Atlantic bottlenose dolphin, *Tursiops truncatus*, near Sarasota, Florida”. Fish. Bull., 79: 671–688.
- Irwin, L.J. & B. Wursig. 2004. “A small resident community of bottlenose dolphin, *Tursiops truncatus*, in Texas: monitoring recommendations”. Gulf of Mexico Science 2004(1):13-21
- Jaksic, F. 2001. “Ecología de comunidades”. Ediciones Universidad Católica de Chile. Salesianos S.A. Chile. 233 pp.
- Jefferson, T., Leatherwood, S. & M. Webber. 1994. “Marine mammals of the world. FAO species identification guide”. FAO y UNEP. Italia. 320 pp.
- Kamminga, M. T., Hove, M.T., Engelsma, F. J.& R. P. Terry. 1993. “Investigations on cetacean sonar X: A comparative analysis of underwater echolocation clicks of *Inia* spp and *Sotalia* spp”. Aquatic Mammals 19:31–43.
- Klatsky, L.J., Wells, R.S. & J.C. Sweeney. 2007. “Offshore bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*): Movement and dive behavior near the Bermuda Pedestal”. Journal of Mammalogy. Vol. 88 (1): 59-66
- Krebs, C. 1985. “Ecología. Estudio de la distribución y la Abundancia”. Segunda edición. Harla. México. 753 pp.
- Le Duc, R.G. & B.E. Curry. 1996. “Mitochondrial DNA sequence analysis indicates need for revision of the genus *Tursiops*. Report of the Scientific Committee of the International Whaling Commission, SC/48/SM27
- Le Duc, R.G., Perrin, W.F. & A.E. Dizon. 1999. “Phylogenetic relationship among the delphinid cetacean based on full cytochrome b sequences. Marine Mammal Science, 15: 619- 648.
- Leatherwood, S., Reeves, R. & L. Foster. 1983. “Sierra Club handbook of whales and dolphins”. San Francisco: Sierra Club Books.
- Leatherwood, J.S. 1996. “Distributional ecology and conservation status of river dolphins

(*Inia geoffrensis* and *Sotalia fluviatilis*) in portions of the Peruvian Amazon". Ph.D dissertation. Texas A&M University. 233 pp.

Leatherwood, S., Revees, R R., Wursig, B. & D. Shearn. 2000. "Habitat preferences of river dolphins in the Peruvian Amazon". In R.R. Revees, B.D. Smith & T. Kasuya.(Eds). Biology and conservation of freshwater cetaceans in Asia. IUCN Species Survival Commission.131-144 pp.

Lodi, L. 2003. "Selecao e uso do habitat pelo boto-cinza, *Sotalia guianensis* (van Beneden, 1864) (Cetacea:Delphinidae), na Baia de Paraty, Estado do Rio de Janeiro".
Bioikos, PUC-Campinas, 17 (1/2):5-20

Lusseau, D., Schneider, K., Boisseau, O., Iiaase, P., Slooten, E. & S.M. Dawson. 2003. "The bottlenose dolphin community of Doubtful Sound features a large proportion of long-lasting associations". Behav. Ecol. Sociobiol. 54:396-405

Lusseau, D. & M.E.J. Newman. 2004. "Identifying the role that animals play in their social networks". Proc. R. Soc. Land.B. (Suppl.) 271:477-481

Lusseau, D. 2005. "Residency pattern of bottlenose dolphins *Tursiops spp.* In Milford Sound, New Zealand, is related to boat traffic". Marine Ecology Progress Series Vol. 295:265-272

Lusseau, D., Wilson, B., Hammond, P., Grellier, K., Durban, J., Parsons, K., Barton, T. & P.M. Thompson. 2005. "Quantifying the influence of sociality on population structure in bottlenose dolphins". Journal of Animal Ecology.

Machovsky, G., Gerpe, M., Von Haeften, G., Rodriguez, D., V. Moreno. 2007. "Acumulación de metales pesado en el delfín común, *Delphinus delphis*, en Argentina".VII Congreso SETAC. La química y toxicología ambiental en Latinoamérica. Chile.

Maguire, T. & T. Henningsen. 2007. "Movement patterns and site fidelity of river dolphins (*Inia geoffrensis* y *Sotalia fluviatilis*) in the Peruvian Amazon as determines by photo-identification". Aquatic Mammals, 2007, 33(3), 359-367

Mann, J. 2000. "Unraveling the dynamics of social life: Long-term studies and observational methods. Cetacean Societies: Field studies of dolphins and whales". University of Chicago Press. USA. 433 pp.

- Marino, S., Pizzorno, J., Perry, V. & S. Siciliano. 2000. “Aplicacao da tecnica de fotoidentificacao de boto – cinza, *Sotalia fluviatilis*, (Cetacea, Delphinidae) da Bahia de Sepetiba”. *Floresta e Ambiente*. 7(1): 31 – 39.
- Martin, P. 1995. “Riverine habitat preferences of botos and tucuxis in the central Amazon”. *Marine Mammal Science*.
- Martin, P. & P. Bateson. 1996. “Measuring behaviour. And introductory guide”. Segunda edición. Imprenta de la Universidad de Cambridge. Reino Unido. 222 pp.
- May-Collado, L. & J. Forcada. 2001.”Abundance, Ocurrence and Behavior of the coastal pantropical spotted dolphin (*Stenella attenuata graffmani*) in the northern Pacific of Costa Rica”. 14th Biennial Conference on the Biology of Marine Mammals, Nov 28-Dec 3. Vancouver, Canada. Poster.
- May-Collado & Morales-Ramirez. 2005. “Presencia y patrones de comportamiento del delfín manchado costero *Stenella attenuata* (Cetacea: Delphinidae) en el Golfo de Papagayo, Costa Rica”. *Revista de Biología Tropical*. Vol. 53(1-2) 265-276.
- May-Collado, L., Gerrodette, T., Calambokidis, J., Rasmussen K. & I. Sereg. 2005. “Patterns of cetacean sighting distribution in the Pacific Exclusive Economic Zone of Costa Rica based on data collected from 1979-2001”. *Revista de Biología Tropical*. Vol 53(1-2):249-263.
- May-Collado & I. Agnarsson. 2006. “Cytochrome *b* and Bayesian inference of whale phylogeny”. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 38 (2006) 344–354
- May-Collado, L., Agnarsson, I. & D. Wartzok. 2007. “Reexamining the relationship between body size and tonal signals frequency in whales: A comparative approach using a novel phylogeny”. *Marine Mammal Science*, 23 (3): 524–552.
- May-Collado & D. Wartzok. 2008. “A comparison of bottlenose dolphins whistles in the Atlantic Ocean: Factors promoting whistle variation”. *Journal of Mammalogy*, 89(5):1229-1240
- May-Collado & D. Wartzok. 2009. “A characterization of Guyana Dolphin (*Sotalia guianensis*) whistles from Costa Rica: the importance of broadband recording

- system". J. Acoust. Soc. Am. 125(2).
- May-Collado, L. 2009. "Marine Mammals ". Part 42, Chapter IV. Marine Biodiversity of Costa Rica, Central America. Monographiae Biologicae. Vol 86. 479-496 pp.
- Monteiro-Filho, E. L. A. & Monteiro, K. D. K. A. 2001. "Low frequency sounds emitted by *Sotalia fluviatilis guianensis* (Cetacea: Delphinidae) in an estuarine region in southeastern Brazil," Can. J. Zool. **79**, 59–66.
- Monteiro-Filho, E. L. D. A., Rabello-Monteiro, L. & S. F. D. Reis. 2002. "Skull shape and size divergence in dolphins of the genus *Sotalia*: A morphometric tridimensional analysis". Journal of Mammalogy 83:125–134.
- Morteo, E., Heckel, G., Defran, R.H. & Y. Schramm. 2004. "Distribución, movimientos y tamaño de grupo del tursión (*Tursiops truncatus*) al sur de bahía San Quintín, Baja California, México". Ciencias Marinas. (2004),30(1A):35-46
- Norris, K. S. & T. P. Dohl. 1980. "Behaviour of the Hawaiian spinner dolphin, *Stenella longirostris*". Fish. Bull. 77,821—849.
- Nowacek, D. 2002. "Sequential foraging behavior of bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*, in Sarasota Bay, Florida". Behaviour 139, 1125-1145
- O. Santos, M.C., Rosso, S., Siciliano, S., Zerbini, A., Zampirolli, E., Vicente, A. & F. Alvarenga. 2000. "Behavioral observation of the marine tucuxi Dolphin (*Sotalia fluviatilis*) in Sao Paulo estuarine waters, Southeastern, Brasil". Aquatic Mammals 26.3, 260-267
- Oviedo L., Silva, N., Bermudez, L. & D. Odell. 2005. "Distribution of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) on the east coast of Isla Margarita and Los Frailes Archipiélago, Venezuela". Aquatic Mammals 31(4): 442-446
- Oviedo, L. & N. Silva. 2005. "Sighting frequency and relative abundance of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) along the northeast coast of Margarita Island and los Frailes Archipiélago, Venezuela". Revista de Biología Tropical. Vol 53 (3-4) 595-600
- Oviedo.L. 2009. www.wdcs.org/submissions_bin/cetaceans_of_north-east_venezuela.pdf

- Oviedo, L. 2007. "Dolphin sympatric ecology in a tropical fjord: habitat partitioning by bathymetry and topography as a strategy to coexist". *J. Mar. Biol. Ass.U.K.*(2007) 87, 1327-1335
- Oviedo, L. 2008. "Análisis del uso de hábitat del delfín manchado pantropical, *Stenella attenuata* (Cetacea:Delphinidae) en el Golfo Dulce, Costa Rica". Tesis para optar al grado de Magister Scientiae. Universidad Nacional, Costa Rica. 100 pp.
- Pianka, E. R. 1974. "Niche overlap and diffuse competition". *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 71, 2141—2145.
- Palacios, J. D. 2007. "Presencia y comportamiento de dos especies de delfines en el Pacífico Central de Costa Rica". Trabajo de graduación para optar por el grado de Licenciatura. Universidad Nacional, Costa Rica. 81 pp.
- Parsons, K. M., Durban, J.W., Claridge, D. E, Balcomb, K. C, Noble L. R.& P. M. Thompson. 2003.. "Kinship as a basis for alliance formation among male bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in the Bahamas". *Animal Behaviour* 66:185–194.
- Paulos, R.D., Dudzinski, K.M. & S. Kuczaj. 2008. "The role of touch in select social interactions of Atlantic spotted dolphin (*Stenella frontalis*) and Indo-Pacific bottlenose dolphin (*Tursiops aduncus*)". *J Ethol* (2008) 26:153–164.
- Pivari, D. & S. Rosso. 2005. "Whistles of small groups of *Sotalia fluviatilis* during foraging behavior in southeastern Brazil," *J. Acoust. Soc. Am.* 118, 2725–2731.
- Popov, V., Ya. Supin, A., Pletenko, M., Tarakanov, M., Klishin, V., Bulgakova, T. & E.I. Rosano. 2007. "Audiogram Variability in Normal Bottlenose Dolphins (*Tursiops truncatus*)". *Aquatic Mammals* 2007, 33(1), 24-33.
- Psarakos, S., Herzing, D., & K. Marten. 2003. "Mixed – species associations between Pantropical spotted dolphins, *Stenella attenuata*, and Hawaiian spinner dolphins, *Stenella longirostris*, off Oahu, Hawaii". *Aquatic Mammals.* 29.3, 390 – 395.
- Querouil, S., Silva, M. Casca, I., Magalhaes, S., Seabra, M.I., Machete, M. & R. Santos. 2008."Why Do Dolphins Form Mixed-Species Associations in the Azores?". *Ethology* 114 (2008) 1183–1194.

- Quintana-Rizzo, E. & R. Wells. 2001. "Resighting and association pattern of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in the Cedar Keys Florida: insights into social organization". *Can. J. Zool.* 79: 447-456.
- Reeves, R.R., Crespo, E.A., Dans, Jefferson, T.A., Karczmarski, L., Laidre, K., O'Corry
-Crowe, G., Pedraza, S., Rojas-Bracho, L., Secchi, E.R., Slooten, E., Smith, B.D.,
Wang, JY. & Zhou, K. 2008. *Sotalia fluviatilis*. In: IUCN 2008. 2008 IUCN Red
List
of Threatened Species.
- Richardson, W.J., Finley, K.J., Miller, G.W., Davis, R.A. & W.R. Kosky. 1995.
"Feeding, social and migration behavior of Bowhead whales, *Balaena mysticetus*, in
Baffin Bay vs. Beaufort Sea regions with different amounts of human activity".
Marine Mammal Science, 11(1)1-45
- Rivest L.P. & T. Levesque. 2001. "Improved Log-linear model estimators of abundance
in capture-recapture experiments". *Canadian Journal of Statistics*, 29 (4): 555-572.
- Rivera, D. & H. Viquez. 2004. "Manual evaluación del hábitat". Curso del Evaluación
de
Recursos Marinos y Costeros. Universidad Nacional. 43 pp.
- Rodríguez, G. 2001. "The bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*, Montague 1821) of
the
southwest coast of Puerto Rico: an assessment of its status and habitat use". Tesis de
maestría. Universidad de Puerto Rico.
- Roughgarden, J. 1976. "Resource partitioning among competing species: a
coevolutionary approach". *Theor. Popul. Biol.* 9, 388—424.
- Ross, G. & V. Crockcroft. 1990. "Comments of Australian bottlenose dolphins and the
taxonomy status of *Tursiops truncatus*. In *The Bottlenose dolphin*. Ed. S.
Laetherwood and R. Reeves. San Diego: Academic Press. USA.
- Ross, H.M. & B. Wilson. 1996. "Violent interactions between bottlenose dolphins and
harbour porpoises. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 263(1368):
283-286.
- Rossi-Santos, M. R. & J. Podos. 2006. "Latitudinal variation in whistle structure of the
estuarine dolphin *Sotalia guianensis*," *Behaviour* 143, 347–364.
- Rossi-Santos, M., Wedekin, L. & E. Monteiro-Filho. 2007. "Residence and site fidelity
of
Sotalia guianensis in the Caravelas River Estuary, eastern Brazil". *J. Mar. Biol. Ass.*
U.K. 87, 207–212

- Santos, M., Rosso, S., Siciliano, S., Zerbini, A., Zampirolli, E. Vicente, A. & F. Albarenga. 2000. Behavioral observations of marine tucuxi dolphin (*Sotalia fluviatilis*) in Sao Paulo estuarine waters, Southern Brazil. *Aquatic Mammals*. 26.3, 260 – 267.
- Sauerland, M. & G. Dehnhardt. 1998. Underwater audiogram of a tucuxi (*Sotalia fluviatilis guianensis*). *Journal of Acoustic Society of America*. 103 (2) 1199 – 1204 pp.
- Scott, M., Wells, R. & A. Irvine. 1990. A long-term study of bottlenose dolphins on the west coast of Florida. Paginas 235 – 244 en la edición de Leatherwood y Reeves. *The Bottlenose Dolphin*. Academic Press, California, USA.
- Scott, M.D. & S.J., Chivers. 1990. “Distribution and herd structure of bottlenose dolphins of the eastern tropical Pacific ocean. In *The Bottlenose dolphin*, ed. S. Leatherwood and R.R. Reeves. San Diego, Academic Press.
- Scott, M. D. & Cattanch, K. L. 1998. “Diel pattern in aggregations of pelagic dolphins and tunas in the Eastern Pacific”. *Mar. Mamm. Sci.* 14, 401—428.
- Shane, S., Wells, R & B. Wursing. 1986. “Ecology, behavior and social organization of the bottlenose dolphin: a review”. *Marine Mammal Science*. (2): 34-36.
- Shane, S.H. 1990. “Behavior and ecology of the bottlenose dolphin at Sanibel Island, Florida. In *The bottlenose dolphin*, ed. S. Leatherwood and R. Reeves. San Diego: Academic Press.
- Simoes-Lopes, P. 2006. “Morfologia do sin cranio do boto-cinza (*Sotalia guianensis*)(P.J.van Beneden) (Cetacea:Delphinidae)”. *Revista Brasileira de Zoologia* 23(3):652-660
- Stensland, E., Angerbjorn, A. & P. Berggren. 2003. “Mixed species groups in mammals”. *Mammal Rev.* 33, 205—223.
- Stensland, E., Carlen, I., Sarnblad, A., Bignert, A. & P. Berggren. 2006. “Population size, distribution and behavior of Indo-Pacific bottlenose (*Tursiops aduncus*) and humpback (*Sousa chinensis*) dolphins off the south coast of Zanzibar”. *Marine Mammal Science*, 22(3): 667-682.

- Takeshi-Yogui, G., Cesar de Oliveira Santos, M., R. Montonea. 2003. "Chlorinated pesticides and polychlorinated biphenyls in marine tucuxi dolphins (*Sotalia fluviatilis*) from the Cananeia estuary, southeastern Brazil". *The Science of the Total Environment* (312) 67–78.
- Terry, R.P. 1984. "Intergeneric behavior between *Sotalia fluviatilis guianensis* and *Tursiops truncatus* in captivity". *Z. Saugetierkunde* 49 (290-299).
- Thompson, W.L., White, G.C. & C. GOWAN. 1998. "Monitoring Vertebrate Populations". Academic Press, San Diego, 365p.
- Torres, L., Mc Lellan, W., Meagher, E. & D.A. Pabst. 2005. "Seasonal distribution and reactive abundance of bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*, along the U.S. mid-Atlantic coast". *J. Cetacean Res. Manage.* 7(2):153-161
- Trujillo, F. & C. Diazgranados. 2002. "Delfines de río en la amazonía y orinoquía: Ecología y conservación".
- Van Waerebeek, K., Reyes, J.C., Read, A. & J. McKinnon. 1990. "Preliminary observations on bottlenose dolphins from the Pacific coast of South America". *The Bottlenose Dolphin*. Academic Press Inc. 143-154 pp.
- Wang, D., Würsig, B. & W. E. Evans. 1995. "Whistles of bottlenose dolphins: comparisons among populations," *Aquat. Mamm.* 21, 65–77.
- Wang, J.Y., Chou, L.S. & B.N. White. 1999. "Mitochondrial DNA analysis of sympatric morphotypes of bottlenose dolphins (genus: *Tursiops*) in Chinese waters". *Mol Ecol* 8:1603–1612
- Waples, D.M. 1995. "Activity budgets of free-ranging bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) in Sarasota Bay, Florida. M.Sc. thesis. University of California, Santa Cruz.
- Wedekin, L., Daura-Jorge, F. & P. Simoes-Lopes. 2002. "Marine protected areas design: case study the marine tucuxi (*Sotalia guianensis*) in the north bay of Santa Catarina, southern Brasil". *Analisis del III Congreso Brasileño de Unidades de Conservación*. Paginas 56-62
- Wedekin, L.L., Daura-Jorge, F.G. & P.C. Simões-Lopes. 2004. "An Aggressive Interaction Between Bottlenose Dolphins (*Tursiops truncatus*) and Estuarine Dolphins (*Sotalia guianensis*) in Southern Brazil". *Aquatic Mammals*, 30(3), 391-397.

- Wedekin L.L., Daura-Jorge, F.G., Piacentini, V.Q. & P.C. Simoes-Lopes. 2007. "Seasonal variation in spacial usages by the estuarine dolphin, *Sotalia guianensis*, (P.J. van Beneden) (Cetacea, Delphinidae) at it southern limit of distribution". Braz. J. Biol., 67(1):1-8
- Weller, D.W. (1998). Global and regional variation in the biology and behavior of bottlenose dolphins. Ph.D. thesis, University of Texas A&M, USA, 142 pp.
- Weller, D.W., Wursig, B., Whitehead, H., Norris, J.C., Lynn, S.K., Davis, R. W., Clauss, N. & P. Brown. 1996. "Observations of an interaction between sperm whales and short finned pilot whales in the Gulf of Mexico". Marine Mammal Science. 12: 588-594.
- Wells, R. 1986. "Structural aspects of dolphins societies". Tesis de Doctorado. Universidad de California. Estados Unidos. 234 pp.
- Wells, R., Scott, M.D. & A.B. Irvine. 1987. "The social structure of free-ranging bottlenose dolphin. In Current mammalogy, vol 1., ed. H. Genoways, New York:Plenum Press.
- Wells, R. & M. Scott. 1999. "Bottlenose dolphin – *Tursiops truncatus*. Handbook of marine mammals, vol 6. The second book of dolphins and porpoises, ed. S.H. Ridgway and R. Harrison. Sand Diego: Academy Press. USA.
- White, G.C. & R.A. Garrtot. 1990. "Analysis of wildlife radio-tracking data". New York: Academic Press.
- Whitehead, H. & L. Weilgart. 2000. "The sperm whale: social females and roving males. Cetacean societies: Field studies of dolphins and whales". University of Chicago Press. USA. 433 pp.
- Wilson, B., Thompson, P.M. & P.S. Hammond. 1997. "Habitat use by bottlenose dolphins: seasonal distribution and stratified movement patterns in the Morey Firth, Scotland". Journal of Applied Ecology, 34, 1365- 1374.
- Wilson, B., Hammond, P. & P. Thompson. 1999. "Estimating size and assessing trends in a coastal bottlenose dolphin population". Ecological Applications, 9(1):288-300.
- Zapata-Rios, G & V. Utreras. 2004. "Notes on the distribution of tucuxi, *Sotalia fluviatilis*, (Cetacea, Delphinidae) in Ecuadorian Amazonian". LAJAM 3 (1):85-87

Zolman, E.S. 2002. "Residence patterns of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in the Stono River Estuary, Charleston County, South Carolina, U.S.A." *Marine Mammal Science*, 18(4): 879-892.

ANEXOS

Anexo 1. Ilustraciones del delfín nariz de botella (*Tursiops truncatus*) y delfín de Guyana (*Sotalia guianensis*).

