

Patrones de comportamiento diurnos y estacionales de *Tursiops truncatus* y *Stenella attenuata* (Mammalia: Delphinidae) en el Golfo Dulce, Costa Rica

Priscilla Cubero Pardo

Sistema de Estudios de Posgrado, Universidad de Costa Rica, 2060 San José, Costa Rica.

Dirección actual: Centro de Proyección del Ambiente Marino. Apdo. 11709-1000, San José, Costa Rica. Tel/fax: 227-5856. Correo electrónico: pcubero@cariari.ucr.ac.cr

(Rec. 30-VII-1998. Rev. 28-IX-1998. Acep. 11-XI-1998)

Abstract: From July 1996 to June 1997, 123 sightings of bottlenose dolphins and 17 sightings of spotted dolphins were made in Golfo Dulce, south Pacific of Costa Rica. Behavioral patterns of both bottlenose and spotted dolphins were analyzed, classifying behavior in five categories such as travelling, feeding, passive socializing, active socializing and milling. Instantaneous data recording was used, and only sightings equal or longer than 15 minutes were considered. Correspondence Analysis revealed differences in diurnal patterns between the two species while seasonal patterns showed important similarities. Diurnal differences were explained in terms of external aspects (i.e. prey) instead of internal requirements due to time proportions for each activity were similar. Coincidence of time proportion spent on feeding activities during dry season (January-April) as well as coincidence of time proportion invested on active social activities during late wet season (September-December) in the two species were explained on a survival basis.

Key words: Dolphin, Cetacea, behavioral patterns, Golfo Dulce, Costa Rica.

Los patrones de actividad de los delfines han sido estudiados en diversas regiones, lo cual ha permitido demostrar que los mismos pueden variar de acuerdo con la zona. Investigaciones llevadas a cabo en el Golfo de México revelan que los delfines se alimentan sobre todo temprano en la mañana y avanzada la tarde (Bräger 1993, Shane 1990b). Otras, como es el caso de los delfines bufeo en Argentina, presentan un patrón de actividad diferente, pues se alimentan durante la tarde y la noche (Würsig & Würsig 1979). De un estudio comparativo entre Texas y Florida se concluye que los patrones de actividad diurnos y estacionales del bufeo difieren grandemente entre ambas áreas, inclusive, las estrategias de alimentación utilizadas por los delfines son marcadamente diferentes entre ambos sitios, en cuanto al estilo y al tiempo invertido (Shane 1990a).

Scott *et al.* (1990) sugieren que los delfines

en Sarasota, Florida, permanecen activos tanto durante la noche como durante el día. Los delfines bufeo en California dedican la mayor parte del tiempo a actividades alimentarias durante la noche (J. Day com. pers. 1998). Un estudio realizado por Hanson & Defran (1993) estimó que, durante el día, el bufeo dedicaba la mayor parte de su tiempo a desplazarse, seguido, en proporciones respectivas, por el tiempo invertido en actividades alimentarias, sociales y de descanso. Las variaciones estacionales en dichas proporciones fueron bajas a excepción de las actividades sociales que reflejaron un incremento durante el verano.

Los estudios comparativos de patrones de comportamiento entre especies simpátricas de delfines son, en general, escasos. En la Isla Santa Catalina, California, nueve especies de cetáceos son posibles de ver con frecuencia. Entre algunas de las nueve especies ciertos

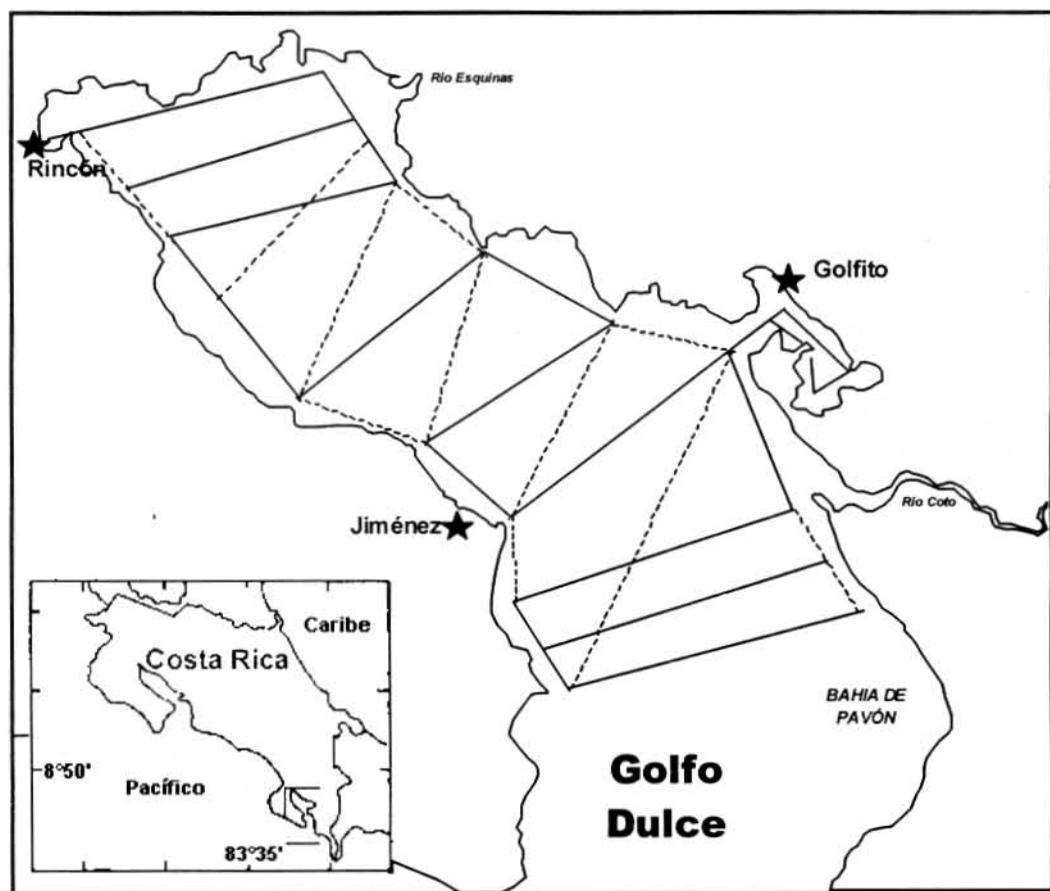


Fig. 1. Cuadrículas de área variable utilizadas como guía para cubrir el área de estudio. Las líneas continuas representan cuadrículas perpendiculares a la costa; las líneas punteadas representan cuadrículas oblicuas. Jul 96-Jun 97.

tipos de presas son compartidos. La ocurrencia de actividades semejantes en muchos casos coincide, e incluso, unas especies se ven influenciadas por otras en este aspecto, por lo que el mecanismo para reducir la competencia parece recaer en la forma como utilizan el espacio (Shane 1994). Observaciones preliminares llevadas a cabo en Gandoca-Manzanillo, Limón, en la costa Caribe de Costa Rica, sugieren que el bufeo y el delfín tucuxi (*Sotalia fluviatilis*), cuyas áreas de distribución coinciden grandemente, presentan patrones de actividad muy semejantes, incluso, se alimentan juntas y realizan interacciones sexuales con mucha frecuencia (S. Larkin com. pers. 1998). En el Golfo Dulce, por el contrario, las áreas de distribución del bufeo y el delfín manchado son marcadamente dife-

rentes (Acevedo-Gutiérrez & Bukhart 1998).

El principio de Gause establece que dos especies semejantes tenderán a ocupar áreas distintas y modos de vida particulares como resultado de la competencia (Krebs 1985). Es probable que en el Golfo Dulce la diferenciación espacial y temporal tan marcadas puedan ser suficientes para evitar la competencia entre ambas especies de delfines, de forma que los modos de vida puedan ser semejantes.

Con base en el último supuesto, este estudio fue desarrollado con los objetivos de definir los patrones de actividad diurnos y estacionales del bufeo y el delfín manchado en el Golfo Dulce, y de determinar si dichos patrones son diferentes entre ambas especies. Se planteó la suposición de que los patrones de actividad deben ser similares, puesto que ambas pre-

sentan patrones de distribución diferentes e incluso, al parecer, ambas especies se evitan (Acevedo-Gutiérrez & Bukhart 1998).

MATERIALES Y MÉTODOS

Con una área superficial cercana a los 750 km², el Golfo Dulce, ubicado en el Pacífico sur de Costa Rica, ofrece condiciones adecuadas para mantener una red de organismos aparentemente compleja, aunque aún en proceso de maduración (Wolff *et al.* 1996). Dentro de dicha red, dos especies de delfines parecen haber logrado desarrollar un mecanismo equilibrado para reducir la competencia mutua, el cual se basa especialmente en aspectos de áreas de distribución generales (Acevedo-Gutiérrez & Bukhart 1998) y para forrajeo (Cubero-Pardo 1998).

Frecuencia de avistamientos: Desde julio de 1996 hasta junio de 1997, fueron realizados recorridos sistemáticos a lo largo del Golfo Dulce, para los cuales se siguieron cuadrículas de área variable, dentro de un área limitada desde la costa Norte hasta una línea imaginaria entre la entrada a Bahía Pavón y Punta Tigrito en el Sur (Fig. 1). En total, fueron considerados para análisis 123 avistamientos de delfín bufeo (91.53 horas) y 17 de delfín manchado (22.67 horas) a lo largo del período de estudio. Dichos avistamientos contaron con 15 minutos de observación o más. Se consideró grupo a cualquier número de delfines observado en asociación aparente, moviéndose en la misma dirección y a menudo, pero no siempre, involucrado en la misma actividad (Shane 1990b).

Método de muestreo: Frente a los delfines, además de reducir la velocidad al mínimo, el grupo era seguido en forma paralela a su movimiento. Los grupos de delfines de ambas especies fueron seguidos cuanto fue posible o cuanto se consideró suficiente; es decir, el grupo fue abandonado cuando hubo evidencias de incomodidad porque esquivaban la embarcación, cuando después de varios minutos no se les avistaba más y se les consideraba "perdidos" o cuando se tenían más de dos horas de observación y no era evidente un cambio de actividad.

Shane (1990a) recomienda el uso de, al menos, uno de los métodos desarrollados por

Altmann (1974) cuando un estudio cuantitativo y sistemático sobre el comportamiento de cetáceos sea llevado a cabo. El presente estudio estuvo basado en el muestreo instantáneo descrito por Altmann (1974) para determinar los patrones diarios y estacionales de actividad de los delfines bufeo y manchado en el Golfo Dulce.

Categorías de comportamiento: Las actividades de los delfines en ambas especies fueron clasificadas dentro de cinco categorías:

Alimentación (adaptado de Shane 1990a). Las estrategias observadas en el Golfo Dulce fueron: 1) Búsqueda/captura (delfines solos o en grupos ampliamente dispersos por distancias mayores a 100 metros entre individuos o entre sub-grupos, que se movían en direcciones variables dentro de un área específica, con buceos frecuentes en los que dejaban ver el pedúnculo o incluso la aleta caudal. Nunca fueron vistas las presas en dichos casos), 2) Captura pasiva (delfines colocados en posición estática en contra de una corriente de marea. Los cambios de posición se daban únicamente al seguir o capturar una presa. En algunos casos fue posible ver a las presas huyendo) y 3) Persecución activa (individuos solitarios que acorralaban a la presa contra el paredón rocoso del lado oriental del golfo, o que la lanzaban en el aire para luego golpearla con las aletas caudales. Estas no fueron estrategias comunes de ver, pero los pocos casos coincidieron en que la distancia respecto a la costa abarcaba de los 0 a 100 metros aproximadamente).

Desplazamiento. Fue referido específicamente al movimiento constante hacia una dirección definida, combinado o no con otras actividades.

Socialización. Fue diferenciada en un tipo activo y otro pasivo. Durante la *socialización activa* los delfines organizados en duetos, tríos o sub-grupos, tendían a permanecer en un área específica de pocos metros de diámetro donde interactuaban mediante roces, rollos y persecuciones, y realizaban diversos tipos de saltos y otras exhibiciones como nadar con el vientre hacia arriba, nadar de lado y sacar la cabeza verticalmente. Por sus características, era posible adjudicarle un carácter sexual, a pesar de que nunca fue evidente un apareamiento (Dawson & Stoolen 1996). En la *socialización*

pasiva, adoptaban una posición estática con menor frecuencia y los individuos interactuaban menos entre sí; los saltos eran poco frecuentes, al igual que otros tipos de exhibiciones. Nadar en la proa era lo más común.

Merodeo. Un individuo, un dúo o un grupo permanecían inmóviles (descanso) o se movían extremadamente despacio, con direcciones independientes según el individuo (Shane 1990a). Podían permanecer siempre dentro de un área dada de tamaño variable sin moverse o con movimientos muy lentos, según el caso, o bien, podía ocurrir cierto desplazamiento.

Patrones de comportamiento: Los recorridos fueron conducidos de manera fraccionada a lo largo del día, considerando cuatro periodos de tres horas cada uno desde las 6:00 a.m. hasta las 6:00 p.m. (mañana, 0600-0859 horas; media mañana, 0900-1159 horas; medio día, 1200-1459 horas y tarde, 1500-1800 horas). Cada día se buscó cubrir como mínimo dos periodos (uno en la mañana y otro en la tarde), lo cual implicó un promedio cercano a 6 horas diarias de observación. Se dio inicio a cada día de muestreo a las 6:00 o las 9:00 a.m., salvo ocasiones en las cuales causas técnicas o ambientales llevaron a horas de salida intermedias. La estacionalidad en los patrones de comportamiento dividió el año en época seca (enero-abril), época de principios de lluvia (mayo-agosto) y finales de lluvia (setiembre-diciembre) (Acevedo-Gutiérrez & Bukhart 1998).

Análisis estadístico: Las frecuencias originales para cada una de las subcategorías fueron transformadas en un índice de número de unidades por individuo por minuto debido a tres razones: 1) los tiempos de observación fueron altamente variables en los avistamientos, 2) los distintos periodos del día no pudieron ser cubiertos con la misma intensidad, y 3) la variación en el número de individuos por grupo fue alta. Dicha conversión era necesaria como método de estandarización, pues de lo contrario existiría sesgo a favor de los periodos del día mayormente muestreados, lo mismo que las categorías de comportamiento con mayores lapsos de observación. Asimismo, mientras mayor fuera el número de individuos presentes, la posibilidad de que

ocurriera más de una sub-categoría a la vez era también mayor, lo cual sesgaría los resultados al intensificar numéricamente algunas características dentro de las categorías mayoritarias.

La existencia de asociaciones entre los periodos del día y las actividades, y entre las estaciones y las actividades fue determinada mediante un Análisis de Correspondencias (CoA) (www.systat.com/software/science/SYSTAT), un método gráfico de ordenación cuyo análisis matemático se basa en un χ^2 . Este método es adecuado para datos multivariados de frecuencias en los cuales se busca independencia entre grupos de datos específicos.

Siguiendo el método instantáneo de Altmann (1974) y utilizado por Shane (1990a), cada categoría mayoritaria de comportamiento fue dividida en sub-categorías con base en unidades de acción particulares, con el fin de lograr más detalle en la toma de datos. Cada tres minutos, desde el instante del primer contacto visual con el grupo, era indicada en una tabla la sub-categoría de comportamiento correspondiente. Cuando distintos individuos en el grupo realizaban sub-categorías diferentes en el instante de toma de datos, todas eran señaladas (tres sub-categorías fue lo máximo ocurrido en un instante, especialmente en el comportamiento social activo). Para el análisis estadístico, la frecuencia total de cada categoría de comportamiento descrita previamente correspondió a una sumatoria de las frecuencias de las sub-categorías, con el fin de aplicar el Análisis de Correspondencias evitando interdependencia en la ocurrencia de las subcategorías.

RESULTADOS

Patrones de comportamiento diurnos en el bufeo ($\chi^2 = 579.41$, $p < 0.05$, $n = 156$) (Fig. 2): Las actividades de alimentación ocurrieron sobre todo durante la primera mitad de la mañana (6:00-8:59 a.m.). A partir de la segunda mitad de la mañana, los delfines tendieron especialmente a desplazarse, aunque las actividades de merodeo y socialización activa también fueron relativamente frecuentes en este período. A partir del medio día (12:00-14:59 p.m.), se intensificaron las tendencias a socializar activamente y a merodear. Avanzada la tarde (15:00-17:59 p.m.) las activida-

des de socialización pasiva fueron lo más común.

Patrones de comportamiento diurnos en el delfín manchado ($\chi^2 = 27.69$, $p < 0.05$, $n = 20$) (Fig. 2): Temprano en la mañana (6:00-8:59 a.m.) existió tendencia a desplazarse. En la segunda mitad de la mañana (9:00-11:59 a.m.) el tiempo fue dedicado a actividades alimentarias, aunque también se maximizó la tendencia a socializar activamente. Las actividades de socialización pasiva fueron más intensas temprano en la tarde (12:00-14:59 p.m.) y las actividades de merodeo ocurrieron sobre todo durante la segunda mitad de la tarde.

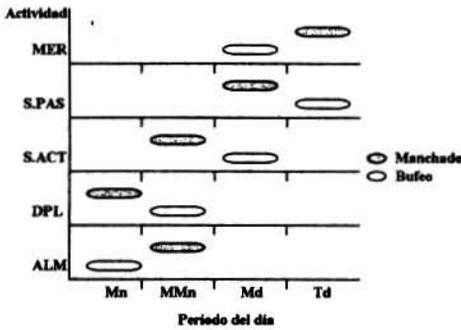


Fig. 2. Relación entre el período del día y la actividad de acuerdo con el Análisis de Correspondencias, para el bufeo y el delfín manchado en el Golfo Dulce. Julio 1996-Junio 1997. Para las actividades, MER: merodeo, S.PAS: socialización pasiva, S.ACT: socialización activa, DPL: desplazamiento, ALM: alimentación. Para los periodos del día, Mn: mañana, MMn: media mañana, Md: mediodía, Td: tarde.

Proporciones relativas en la ocurrencia de actividades a lo largo del día: A pesar de las diferencias en los patrones de actividad diurnos en ambas especies, las proporciones relativas a cada categoría de comportamiento fueron semejantes (Fig. 3). En total, a lo largo del día, la mayor proporción de tiempo fue dedicada a actividades sociales y la menor a actividades alimentarias.

Patrones de comportamiento estacionales en el bufeo ($\chi^2 = 80.83$, $p < 0.05$, $n = 156$) (Fig. 4): Las actividades alimentarias fueron más intensas durante la época seca (enero - abril). Durante la época de principios de lluvia (mayo - agosto), dominaron las actividades de

desplazamiento y socialización pasiva; mientras que al final del periodo de lluvias (setiembre - diciembre), la socialización activa y el merodeo fueron lo más frecuente.

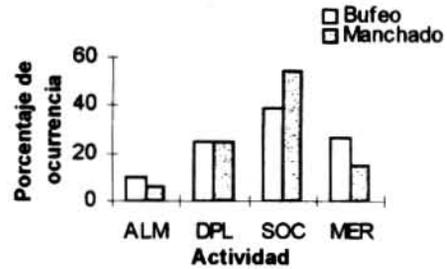


Fig. 3. Proporciones de tiempo invertidas en cada actividad durante el día para el bufeo y el delfín manchado en el Golfo Dulce. Julio 1996-Junio 1997. Para las actividades, ALM: alimentación, DPL: desplazamiento, SOC: actividades sociales, MER: merodeo.

Patrones de comportamiento estacionales en el delfín manchado ($\chi^2 = 4.64$, $p > 0.05$, $n = 20$) (Fig. 4): Las actividades alimentarias, sociales de tipo pasivo y de desplazamiento, fueron más intensas durante la época seca. A la época de principios de lluvia se asociaron especialmente las actividades de merodeo; y en la época de final de las lluvias las actividades de socialización activa tuvieron su máxima intensidad. Sin embargo, tales diferencias no resultaron estadísticamente significativas.

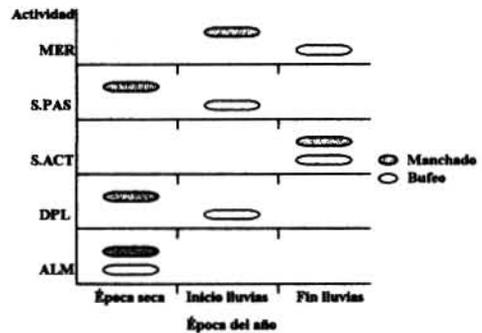


Fig. 4. Relación entre la época del año y la actividad de acuerdo con el Análisis de Correspondencias, para el bufeo y el delfín manchado en el Golfo Dulce. Julio 1996-Junio 1997. Para las actividades, MER: merodeo, S.PAS: socialización pasiva, S.ACT: socialización activa, DPL: desplazamiento, ALM: alimentación. Para los periodos del día, Mn: mañana, MMn: media mañana, Md: mediodía, Td: tarde.

DISCUSIÓN

Patrones de actividad diurnos: Ambas especies tienen patrones de actividad a lo largo del día, sin embargo, éstos resultaron diferentes entre sí. Aunque la menor frecuencia de avistamientos en el caso del manchado puede haber sesgado los resultados, las diferencias encontradas sugieren una realidad en la cual no es suficiente la separación espacial para que la disminución en la competencia sea óptima.

Dos especies compiten sin necesidad de encontrarse con sólo que, por ejemplo, comparan hasta cierto nivel algún recurso indispensable (Krebs 1985). En el Golfo Dulce, una alternativa de presión que conduce a que los patrones de comportamiento diurnos sean diferentes puede estar en función de los patrones de disponibilidad de las presas preferidas por cada especie de delfín. Según las presas tengan o no patrones de migración vertical, pueden determinar patrones de actividad diferentes en cada especie de delfín, en conjunto con el tipo de hábitat (Würsig *et al.* 1991).

Por otro lado, aunque ha sido determinado que la diferencia de tamaño entre las dos especies de delfines establece tamaños de presas diferentes e, incluso, diferentes familias preferidas de presas (Acevedo-Gutiérrez, inédito. 1996), durante los muestreos de este estudio fue posible ver a ambas especies alimentarse de pez aguja. Falta de coincidencia en los patrones diurnos pueden entonces aligerar la presión competitiva, al menos respecto a esta presa en particular. En la Isla Santa Catalina, los delfines de Risso desplazaron a las ballenas piloto durante 1981 a causa de una disminución en los calamares que les sirven de alimento, debido a efectos del fenómeno El Niño. Ambas especies parecen coincidir significativamente en sus patrones de comportamiento -con hábitos de alimentación nocturnos-, a la vez que las ballenas piloto son evidentemente más abundantes en condiciones climáticas normales (Shane 1995).

A pesar de las diferencias en el ordenamiento temporal de actividades, en general, ambas especies aumentaban su actividad con el transcurso de las horas, con un máximo durante los períodos cercanos al medio día, mediante la realización de actividades sociales (especialmente *activas*), y un descenso signifi-

cativo al final de la tarde cuando la actividad cambiaba a socialización pasiva o merodeo. Tales semejanzas, sumadas a las referentes al tiempo relativo dedicado a cada actividad en las dos especies sugieren que el factor determinante de las diferencias encontradas en los patrones de conducta entre ambas especies, estuvo más relacionado con aspectos externos, como los tipos de presa y su comportamiento, que con estados internos.

Si bien en ambas especies las actividades alimentarias se asociaron con las horas de la mañana, no fue posible determinar recurrencia de las mismas en horas de la tarde, tal y como ocurre en otras regiones (Bräger 1993, Shane *et al.* 1986, Shane 1990b). Esto pudo ser el resultado del menor esfuerzo de muestreo luego de las 16:00 horas (debido a condiciones ambientales adversas). Sin embargo, dado que durante el día ambas especies dedicaron la menor proporción de su tiempo a actividades alimentarias, los resultados obtenidos sugieren que es posible que el transcurso de la noche sea aprovechado por ambas para alimentarse, como ocurre en otras zonas (J. Day *com.pers.* 1998). En Nueva Escocia, Canadá, ha sido observado comportamiento alimentario nocturno en el delfín manchado (Richard & Barbeau 1994). Pescadores del Golfo Dulce atestiguaron ver a los delfines manchados alimentarse activamente durante horas de la madrugada.

Würsig *et al.* (1991), sugieren que las actividades sociales luego de las actividades alimentarias debe ser un mecanismo adaptativo que permite a los animales reconocerse unos a otros para continuar asegurando la cooperación durante la búsqueda de alimento, sobre todo porque las interacciones entre individuos son altamente variables. Esto parece explicar la mayor proporción de tiempo diurno dedicado a actividades sociales por ambas especies en el Golfo, particularmente si es probable que aprovechen la noche para alimentarse.

En el caso del bufeo, el que las actividades de desplazamiento ocurrieran frecuentemente luego de alimentarse, pudo ser un mecanismo de evasión de depredadores, sobre todo si sus sitios de forrajeo son altamente predecibles (Cubero-Pardo 1998). El desplazamiento en el delfín manchado, ocurrido sobre todo antes de las actividades alimentarias, pudo significar búsqueda de los sitios de alimentación.

Patrones de actividad estacionales: Los patrones estacionales de ambas especies mostraron semejanzas importantes. La mayor dedicación de tiempo a actividades alimentarias durante la época seca por ambas especies, puede ser el resultado de una mayor abundancia de presas (von Wangelin & Wolff 1996), con aumento de riqueza de especies costeras y de grupos de peces de mayor tamaño en esa época. Por su parte, la mayor frecuencia de actividades de socialización activa al final del período de las lluvias, pudo reflejar aumento en la época reproductiva en ambas especies. Unidades de acción propias de la socialización activa tales como rollos, roces, ciertos saltos y exhibiciones como nadar con el vientre hacia arriba, responden a comportamiento sexual (Dawson & Stoolen 1996). Al parecer, en muchas especies de cetáceos, la reproducción es una actividad cíclica, ligada con cambios ambientales estacionales (Carwardine *et al.* 1998). Aunque en los trópicos no se han encontrado picos estacionales marcados, algunas diferencias pueden existir (Wells *et al.* 1980). Debido a que el período de gestación es cercano a los doce meses en ambas especies (Leatherwood & Reeves 1983), las mismas habrían de parir sus crías cuando la época más productiva ya ha iniciado, de modo que hay más disposición para una lactancia productiva por parte de las hembras. Las coincidencias encontradas entre ambas especies se relacionan con actividades determinantes para la sobrevivencia, lo cual explica las semejanzas en términos generales.

Las diferencias en distribución no son la única estrategia para evadir la competencia por parte de ambas especies dentro del Golfo Dulce. A nivel diurno, los patrones de comportamiento contribuyen a través de diferencias en el orden de ocurrencia de las distintas actividades. A una escala anual, los patrones de comportamiento son semejantes en relación con una escala diurna, debido a que pueden verse afectados por aspectos que se relacionan directamente con la sobrevivencia de las especies, como son la disponibilidad de alimento y la reproducción.

Finalmente, las diferencias diurnas plantean una pregunta al comparar la situación de los delfines en el Golfo Dulce con los delfines bufeo y tucuxi en Gandoca-Manzanillo, de la costa Caribe de Costa Rica. En esta zona, el

impacto del Río Sixaola, de dimensiones relativamente grandes, podría contribuir a una alta productividad que permite a ambas especies no sólo compartir de manera significativa sus áreas de distribución, sino sincronizar sus patrones de comportamiento incluso para cooperar en sus actividades de forrajeo. ¿Es la baja productividad relativa del Golfo Dulce la causa primordial que lleva a los delfines a presentar patrones de distribución y de comportamiento diferentes entre sí?

AGRADECIMIENTOS

A la Fundación para la Investigación de la Universidad, a Vicerrectoría de Investigación de la Universidad de Costa Rica, a la Empresa Borda Azul, a Álvaro Cubero Rodríguez y al Instituto Costarricense de Pesca y Acuicultura y al Centro de Investigación en Ciencias del Mar y Limnología (CIMAR), por el apoyo económico y logístico brindados para el proyecto del cual se extrae esta publicación. A Michelle Wainstein, Javier Rodríguez Fonseca y un revisor anónimo por los comentarios aportados a este manuscrito. Gracias a Alejandro Acevedo-Gutiérrez por sus valiosas observaciones al documento original de este estudio y por su gran apoyo, y a Rafael Arce Mesén por sus aportes en la elaboración del mapa.

RESUMEN

Un total de 123 avistamientos del delfín bufeo y 17 del delfín manchado fueron llevados a cabo desde julio de 1996 hasta junio de 1997 en el Golfo Dulce, con el fin de determinar los patrones de comportamiento diurnos y estacionales de ambas especies. El comportamiento fue clasificado en las categorías de desplazamiento, alimentación, socialización pasiva, socialización activa y merodeo. La toma de datos se realizó siguiendo en método instantáneo, y sólo fueron considerados para análisis aquellos avistamientos de más de 15 minutos de duración. El Análisis de Correspondencias reveló patrones diurnos diferentes entre las dos especies de delfines, mientras que a nivel estacional existieron semejanzas importantes. Las diferencias encontradas a nivel diurno fueron explicadas en términos de aspectos externos (e.g. presas), más que de

requerimientos internos, pues las proporciones de tiempo dedicadas a cada actividad fueron muy semejantes. Tanto la coincidencia de mayor dedicación a actividades alimentarias durante la época seca (enero a abril), como la mayor frecuencia de actividades sociales activas al final del período de lluvias (setiembre a diciembre) en ambas especies, fueron explicadas en términos de su importancia para la sobrevivencia.

REFERENCIAS

- Acevedo-Gutiérrez, A. & S. Bukhart. 1998. Seasonal distribution of bottlenose (*Tursiops truncatus*) and pan-tropical spotted (*Stenella attenuata*) dolphins (Cetacea: Delphinidae) in Golfo Dulce, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 46 Supl. 6: 91-101.
- Altmann, J. 1974. Observational study of behavior: Sampling methods. *Behaviour* 49: 277-267.
- Bräger, S. 1993. Diurnal and seasonal behavior patterns of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). *Mar. Mamm. Sci.* 9: 434-438.
- Carwardine, M., E. Hoyt, R.E. Fordise & P. Gill. 1998. Whales, dolphins and porpoises. *Time Life*, Hong Kong. 288 p.
- Cubero-Pardo P. 1998. Distribución y patrones de actividad del bufeo (*Tursiops truncatus*) y el delfín manchado (*Stenella attenuata*) en el Golfo Dulce. Tesis de Maestría. Universidad de Costa Rica. 102 p.
- Dawson S.M. & E. Stoolen. 1996. Down-under dolphins: the story of Hector's dolphin. Canterbury University, New Zealand. 60 p.
- Hanson, M.T. & R.H. Defran. 1993. The behaviour and feeding ecology of the Pacific coast bottlenose dolphin, *Tursiops truncatus*. *Aq. Mamm.* 19: 127-142.
- Krebs, C.J. 1985. Ecología: Estudio de la distribución y la abundancia. Harla, México, D.F. 753 p.
- Leatherwood, S. & R.Reeves. 1983. The Sierra Club Handbook of Whales and Dolphins. Sierra Club, San Francisco, California. 302 p.
- Richard, K.R. & M.A. Barbeau. 1994. Observations of spotted dolphins feeding nocturnally on flying fish. *Mar. Mam. Sci.* 10: 473-477.
- Scott, M.D., R.S. Wells & A.B. Irvine. 1990. A long-term study of bottlenose dolphins on the West Coast of Florida, p. 235-243. *In* S. Leatherwood & R.R. Reeves (eds). The bottlenose dolphin. Academic, San Diego. 653 p.
- Shane, S.H., R.S. Wells & B.Würsig. 1986. Ecology, behavior and social organization of the bottlenose dolphin: a review. *Mar.Mamm.Sci.* 2: 34-63.
- Shane, S.H. 1990a. Comparison of bottlenose dolphin behavior in Texas and Florida, with a critique of methods for studying dolphin behavior, p. 541-558. *In* S. Leatherwood & R.R. Reeves (eds). The bottlenose dolphin. Academic, San Diego, California. 653 pp.
- Shane, S.H. 1990b. Behavior and Ecology of the bottlenose dolphin at Sanibel Island, Florida. pp. 245-265. *In* S. Leatherwood and R.R. Reeves (eds). The bottlenose dolphin. Academic, San Diego, California, 653 pp.
- Shane, S.H. 1994. Occurrence and habitat use of marine mammals at Santa Catalina Island, California from 1983-91. *Bull. South. Cal. Acad. Sci.* 93: 13-29.
- Shane, S.H. 1995. Relationship between pilot whales and Risso's dolphins at Santa Catalina Island, California, USA. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 123: 5-11.
- von Wangelin, M. & M. Wolff. 1996. Comparative biomass spectra and species composition of the zooplankton communities in Golfo Dulce and Golfo de Nicoya, Pacific coast of Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 44: 135-155.
- Wells, R.S., A.B. Irvine & M.D. Scott. 1980. The social structure of inshore odontocetes. *In* L.M.Herman (ed.). Cetacean Behavior: Mechanisms and functions. Wiley, Nueva York. 463 p.
- Wolff, M., H.J. Hartmann & V. Koch. 1996. A pilot trophic model for Golfo Dulce, a fjord-like tropical embayment, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 44. Suppl. 3: 215-231.
- Würsig, B. & M. Würsig. 1979. Behavior and ecology of the bottlenose dolphin, *Tursiops truncatus*, in the South Atlantic. *Fish. Bull.* 77: 339-412.
- Würsig, B., F. Cipriano & M. Würsig. 1991. Dolphin movement patterns: information from radio and theodolite tracking studies. Pp. 79-111. *In* K. Pryor & K.S. Norris (eds). Dolphin Societies: discoveries and puzzles. University of California, Berkeley. 197 p.