Presencia y patrones de comportamiento del delfín manchado costero, *Stenella attenuata* (Cetacea: Delphinidae) en el Golfo de Papagayo, Costa Rica

Laura May-Collado¹ & Alvaro Morales Ramírez^{2,3}

- 1 Centro de Investigaciones del Mar y Limnología (CIMAR), Universidad de Costa Rica, 2060 San José, Costa Rica. Dirección actual: Department of Biology, Florida International University, UP 11200 SW 8th street, Miami-FL 33199; lmayc002@fiu.edu
- 2 Centro de Investigaciones del Mar y Limnología (CIMAR), Universidad de Costa Rica, 2060 San José, Costa Rica.
- 3 Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica, 2060 San José, Costa Rica; amorales@cariari.ucr.ac.cr

Recibido 26-V-2004. Corregido 20-VII-2004. Aceptado 11-VIII-2004.

Abstract: Occurrence and behavioral patterns of the spotted coastal dolphin Stenella attenuata (Cetacea: Delphinidae) in the Gulf of Papagayo, Costa Rica. Dolphins are characterized by a significant behavioral versatility, which allows them to respond to environmental seasonality. Seasonal variation in dolphin behavior in tropical waters is not well known. Stenella attenuata graffmani is a resident dolphin in the clearly defined seasonal Gulf of Papagayo, Costa Rica, and we studied if dolphin group size, occurrence and behavioral patterns were associated with season and time of day in the gulf. Using strip transects we surveyed two locations for three consecutive years. School size ranged from 1 to 50 individuals, mean group size was 10.16 (SD = 9.61) individuals. Overall, foraging activities were the most frequent, followed by social interactions and travel. From 6:00 AM to 9:00 AM we mostly observed social interactions, followed by feeding-socializing (9:00 AM-12:00 PM) and feeding exclusively (12:00 PM-3:00 PM). Social activities intensified afterwards (3:00 PM-6:00 PM). Behavior and gulf seasonality were associated ($\chi^2 = 90.52$, gl = 6, p<0.05, n = 99). In the dry season (December-April) feeding predominated over other activities, but socializing was more frequent in the early rainy season (May-July). Larger groups (mean 12 dolphins) forage actively; smaller groups (mean 6 dolphins 6.51 ± 5.12) foraged more passively. Seasonal variation in dolphin activities are likely to be associated with food availability, as observed in the high number of groups involved in foraging behaviors, and a high investment in foraging activities during the dry season. Rev. Biol. Trop. 53(1-2): 265-276. Epub 2005 Jun 24.

Key words: Behavior, dolphins, occurrence, seasonality, foraging, Central America.

El delfín manchado *Stenella attenuata*, se encuentra en todas las aguas tropicales y algunas subtropicales alrededor del mundo (Jefferson *et al.* 1993). Es particularmente abundante en el Golfo de México (Würsig *et al.* 2000), Pacífico Tropical Oriental (P.T.O.) y el Mar de Súlu (Ballance y Pitman 1998, Dólar 1999). En el P.T.O. se ha clasificado en dos subespecies: *S. attenuata attenuata* la cual habita en las aguas oceánicas del sur de México, Centroamérica, y Ecuador, y en las aguas subtropicales de Suramérica (Perrin 2002). Se le encuentra frecuentemente en grupos de más de 300 individuos y en asociación con delfines

tornillo (*S. longirostris*) y atún aleta amarilla (*Thunnus albacares*) (Leatherwood y Reeves 1983, Perrin 2002). Por su parte, *S. attenuata graffmani*, habita en las aguas costeras a lo largo de una franja de 200 km de ancho desde México hasta Perú (Dizon *et al.* 1994). Frecuentemente se le encuentra en grupos monoespecíficos de menos de 300 individuos (Leatherwood y Reeves 1983, Dizon *et al.* 1994, Perrin 2002).

Al igual que otras especies de delfines, (e.g., Globicephala melaena, Delphinus delphis, Lagenorhynchus acutus, Tursiops truncatus), la respuesta de S. attenuata ante la

estacionalidad de su hábitat se refleja en la variación de sus patrones de comportamiento, abundancia y distribución (Au y Perryman 1985, Reilly 1990, Wade y Gerrodette 1993). En el P.O.T. estos cambios parecen estar asociados con la estacionalidad de la temperatura superficial del agua, y la profundidad de la termoclina (Perrin 1975, Au y Perryman 1985, Reilly 1990), variables que a su vez, parecen determinar la disponibilidad de alimento de los delfines manchados en el área (Perrin 1975, Au y Perryman 1985, Selzer y Payne 1988, Reilly 1990, Payne y Heinemann 1993, Reilly y Fiedler 1994, Scott y Cattanach 1998, Perrin 2002).

Debido a que la variación ambiental en aguas tropicales es relativamente pequeña (Pickard y Emery 1982), se asume que tiene poca influencia en las poblaciones de delfines que habitan en ellas (Reilly 1990). Sin embargo, las poblaciones de delfines costeros en Costa Rica, parecen responder a la estacionalidad local que se observa particularmente en el Pacífico (Acevedo y Burkhart 1998, Cubero-Pardo 1998, May-Collado y Forcada 2001, May-Collado et al. 2005, Rodríguez Sáenz y Rodríguez-Fonseca 2004). Por ejemplo, Cubero-Pardo (1998) informa que en el Golfo Dulce las actividades sociales pasivas, alimentarias, y de desplazamiento de S. attenuata suceden con mayor intensidad durante la época seca, merodeo a principios de las lluvias, y las actividades sociales activas al final de la época lluviosa. Cubero-Pardo (1998) también encontró un patrón específico con relación a la hora del día: desplazamiento en la mañana, alimentación y socialización activa principalmente a media mañana socialización pasiva en la tarde y merodeo al atardecer. Adicionalmente, May-Collado (2001) encuentra que en el Golfo de Papagayo, los patrones de abundancia de S. attenuata graffmani se asocian con la producción de afloramientos costeros en la zona. Donde se da un incremento en la abundancia de estos delfines durante la época seca y finales de las lluvias, mientras que el resto del año, ésta decrece significativamente (May-Collado 2001, May-Collado y Forcada 2001).

Partiendo de esta información, este estudio se enfoca en tres aspectos: (1) determinar si existe una asociación entre los patrones de comportamiento, la presencia y el tamaño del grupo de *S. attenuata graffmani* con la marcada estacionalidad del Golfo de Papagayo; (2) determinar si existe un ordenamiento específico de los patrones de comportamiento con respecto a la hora del día; y finalmente (3) describir las técnicas de forrajeo más utilizadas por estos delfines.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio: El Golfo de Papagayo se localiza en el Pacífico Norte de Costa Rica, y se extiende desde Punta Gorda hasta la Península de Santa Elena. La parte norte de éste, está bajo protección del Sistema de Parques Nacionales. El golfo tiene una gran variedad de hábitats incluyendo, arrecifes coralinos, rocosos, fondos arenosos, entre otros. La profundidad varía entre un metro hasta más de 100 m de fondo. Además, se caracteriza por una estacionalidad muy marcada entre la época seca (diciembre a abril) y lluviosa (mayo a noviembre) (Janzen 1998). Durante la época seca, los vientos alisios del noreste forman corrientes someras las cuales generan el afloramiento costero más rico de Costa Rica (Jiménez 1998, Jiménez 2001a, b, Jiménez y Cortés 2003). Datos de zooplancton indican que la abundancia y biomasa de éste alcanzan su pico durante estos meses secos (Bednarski 2000). Son varias especies de cetáceos las que se reportan en el golfo (e.g., delfín esteno, ballenas piloto, orcas) pero son dos especies las que se observan más comúnmente en el área: el delfin manchado (S. attenuata graffmani) (May-Collado 2001) y la ballena jorobada (Megaptera novaengliae) la cual reside estacionalmente en estas aguas (Calambokidis et al. 2000, Rasmussen et al. 2001).

Método de muestreo: El golfo, se estratificó en dos zonas, las Islas Murciélagos pertenecientes al Área de Conservación de Guanacaste (zona I) y Punta Gorda, Playa Huevo y Bahía Culebra (zona II, Fig. 1). Ambas zonas se recorrieron con transectos en banda, de longitud variable (1000-1600 m) y 500 m de ancho a cada lado del transecto (Buckland et al. 1993) (Fig. 1). Estos transectos se recorrieron en cuatro momentos del día: temprano en la mañana (M = 6:00 am - 9:00 am), media mañana (MM =9:00 am-12:00 pm), tarde (T = 12:00 pm-3:00pm) y atardecer (TAT = 3:00 pm-6:00 pm). Los recorridos en la zona I, se realizaron de enero de 1999 hasta noviembre del 2000 en zona I y en la zona II durante los meses de febrero, mayo, junio, agosto, septiembre y noviembre del 2000 y 2001. Se tomó en consideración solamente aquellos grupos con más de 15 minutos de observación.

Se consideró un grupo a toda aquella agregación de individuos que exhibían diferentes niveles de organización en un área limitada, a menudo realizando actividades semejantes y movilizándose en la misma dirección (Wells et al. 1999). Una vez localizado el grupo se tomó la siguiente información: posición geográfica, hora del avistamiento, número máximo, mínimo y mejor estimado del tamaño del grupo, estado del tiempo (nubosidad, oleaje y viento), el comportamiento en el momento del avistamiento y los diferentes comportamientos durante el encuentro. Los datos de comportamiento se registraron siguiendo el método de "scan" el cual permite censar varias categorías de comportamiento periódicamente en el grupo (Martin y Bateson 1993). Usando intervalos de tres minutos se registraron los comportamientos con el método instantáneo sugerido por Altmann (1974).

Categorías de comportamiento: Las actividades del grupo fueron clasificadas en cuatro categorías generales, estas categorías se definieron con base en observaciones realizadas durante tres meses previos al estudio y en la literatura, *S. longirostris*, (Norris y Dohl 1980); *Tursiops truncatus*, (Shane *et al.* 1986, Shane 1990, Bel'kovich *et al.* 1991). Los comportamientos utilizados en este estudio aunque fueron descritos de forma independiente, se asemejan a los comportamientos observados por Cubero-Pardo (1998) en los delfines

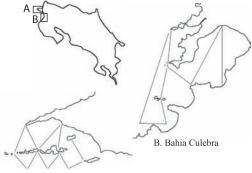
manchados y los bufeos del Golfo Dulce. Esta semejanza en definición permite la comparación de dichas categorías.

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 en varias direcciones dentro de un área determinada. Los buceos se caracterizaban por el levantamiento vertical del pedúnculo (en ocasiones ocurría de forma sincronizada o en secuencia con otros miembros del grupo). A menudo, durante la persecución de las presas los delfines utilizaron comportamientos aéreos, particularmente golpes de cola y saltos.

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



A. Islas de los Murcielagos Area de Conservacion Guanacaste

Fig. 1. Transectos en banda utilizados para recorrer dos localidades del Golfo de Papagayo. El largo de los transectos es variable con un ancho de 500 m a cada lado.

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.

Desplazamiento

Se definió como desplazamiento el movimiento continuo del grupo con dirección y velocidad determinada. En ocasiones el desplazamiento ocurría en asociación con otros comportamientos, tales como comportamiento aéreo, forrajeo y/o socialización.

Merodeo o Descanso

Posición de descanso donde los animales estaban inmóviles o se desplazaban muy lentamente en direcciones no definidas dentro de un área

Análisis estadístico: Se utilizó el índice descrito por Cubero-Pardo (1998) para estandarizar las diferencias entre grupos en cuanto al tiempo de observación, hora del día y variación en el tamaño del grupo. Se utilizó un análisis de χ^2 de independencia para determinar si hay una asociación entre los patrones de comportamiento con la época del año y hora del día.

Finalmente, realizamos un análisis preliminar del χ^2 de independencia para determinar si las diferencias en el efecto del esfuerzo de muestreo por zona afectaba los patrones de asociación entre comportamiento-época y comportamiento-hora. Este análisis se hizo para cada zona por separado y en conjunto. Como no se encontraron diferencias significativas en los patrones de asociación de ambas zonas por separado y en conjunto, las asociaciones descritas a continuación se refieren al Golfo de Papagayo en general.

RESULTADOS

Presencia y tamaño del grupo: Se observó un total de 978 individuos ($n_{zona\ I} = 690$, $n_{zona\ II} = 288$) distribuidos en 106 grupos ($n_{zona\ I} = 76$, $n_{zona\ II} = 30$). En general, el número

máximo de individuos por grupo observado en el golfo varió de uno a 50 individuos. Aunque no significativas, hubo ligeras diferencias en la distribución de las categorías de tamaño entre zonas (Fig. 2). En la zona I la mayoría de los grupos consistieron de cinco (o menos) individuos ($\chi^2 = 78.67$, gl = 6, p<0.05), (Fig. 2), y en la zona II de seis a diez individuos (χ^2 = 28.75, gl = 5, p<0.05), (Fig. 2). El tamaño promedio de grupo en la zona I fue 9.95 ± 10.28 individuos y 8.68 ± 5.35 individuos en zona II. Es importante notar que el tamaño promedio de grupo fue más variable en la zona I que en la zona II. En ambas zonas hubo una marcada estacionalidad en cuanto a la ocurrencia de grupos. Un mayor número de grupos fue observado durante la época seca y principios de las lluvias ($\chi^2 = 17.56$, p = 0.01, gl = 3). Aunque el tamaño promedio del grupo no varió significativamente por época, hora del día o según el comportamiento, hubo una mayor tendencia a observar grupos más grandes a finales de las lluvias y durante la época seca, al atardecer y muy temprano en la mañana, y durante actividades de desplazamiento (Cuadro 1).

Patrones de comportamiento: En general los delfines invirtieron más tiempo en actividades alimentarias (55%), que en actividades sociales (33%) y de desplazamiento (12%) ($\chi^2 = 31.60$, gl = 2, p<0.05). Ningún grupo se observó en actividades de descanso o merodeo. Hubo una asociación entre las actividades de

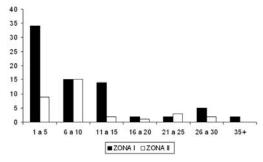


Fig. 2. Distribución de frecuencia de categoría de tamaño de grupo del delfín manchado costero, *Stenella attenu-ata graffmani* en dos localidades del Golfo de Papagayo (ZONA I=Islas Murciélagos, ZONA II= Bahía Culebra y alrededores).

CUADRO 1

Presencia de grupos y tamaño promedio del grupo en relación al comportamiento, época del año y hora del día de S. attenuata graffmani en el Golfo de Papagayo (1999-2001)

TABLE 1
Group presence and mean size in relation with behavior, season and time of day for S. attenuata graffmani in Golfo de Papagayo (1999-2001)

	Rango	Tamaño	Variancia	C.V.
Época Seca	1-50	11.3 ± 10.9	119.5	0.96
Principios de Lluvias	1-50	7.8 ± 9.8	95.5	1.25
Mediados de Lluvias	3-20	10.8 ± 5.9	34.8	0.54
Final de Lluvias	1-30	11.3 ± 8.8	77.1	0.77
Mañana	1-50	10.4 ± 10.4	108.6	1
Media mañana	2-25	9.2 ± 5.6	31.5	0.61
Tarde	1-25	7.4 ± 6.5	42.7	0.87
Atardecer	1-50	11.6 ± 11.8	139.8	1.02
Alimentación	1-50	9.4 ± 8.7	76.8	0.94
Socialización	1-30	9.9 ± 7.9	63.4	0.80
Desplazamiento	3-50	12.2 ± 12.2	148.1	0.99

comportamiento y la hora del día ($\chi^2 = 22.60$, gl = 6, p<0.05, n = 99), (Fig. 3). Las horas tempranas de la mañana (6:00 am-9:00 am) las invirtieron principalmente en actividades sociales (las actividades alimentarias y de desplazamiento también se registraron a esta hora pero acontecieron con menor intensidad); la media mañana (9:00 am-12:00 pm) la dedicaron principalmente a alimentarse y a socializar; la tarde (12:00 pm-3:00 pm) la dedicaron exclusivamente a la alimentación. Finalmente, al atardecer (3:00 pm-6:00 pm) las actividades sociales las volvieron a intensificar y se maximizaron las actividades alimentarias.

También, hubo asociación entre los patrones de comportamiento y la característica estacionalidad del golfo ($\chi^2 = 90.52$, gl = 6, p<0.05, n = 99), (Fig. 4). Durante la época seca (diciembre-abril) se registraron tanto actividades alimentarias y sociales como de desplazamiento, sin embargo la alimentación aconteció en mayor intensidad, con respecto a las otras dos actividades. A principios de la época lluviosa (mayo-julio) predominaron las

actividades sociales; a mediados de las lluvias (agosto-septiembre), los grupos aunque se registraron solamente en actividades de alimentación y de desplazamiento, acontecieron con menor intensidad en comparación con las épocas anteriores. Finalmente, durante los últimos meses de lluvias (octubre-noviembre) se volvieron a intensificar las actividades sociales y se maximizaron las actividades alimentarias.

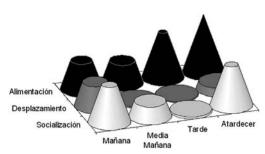


Fig. 3. Patrones de asociación entre las actividades de comportamiento y la hora del día en *S. attenuata graff-mani*, Golfo de Papagayo (Mañana= 6:00-9:00 a.m., Media Mañana= 9:00 a.m.-12:00 p.m., Tarde= 12:00-3:00 p.m., Atardecer= 3:00-6:00 p.m.).

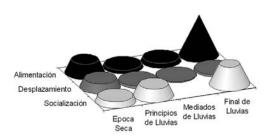


Fig. 4. Patrones de asociación entre las actividades de comportamiento y la Época del año en *S. attenuata graffmani*, Golfo de Papagayo.

Técnicas de forrajeo: Los delfines manchados del Golfo de Papagayo utilizaron frecuentemente dos técnicas de forrajeo: (1) una técnica activa a la que se le denominó "técnica de acorralamiento" y (2) una técnica pasiva. La primera, generalmente, la utilizaron grupos con un tamaño promedio de 12.37 ± 11.34 individuos. Esta consistió de la coordinación de subgrupos (de dos a cinco individuos) durante la persecución y acorralamiento de cardúmenes (de sardinas y peces voladores). Primeramente, los delfines iniciaron la caza con nados rápidos y en círculos (la mayoría del tiempo se les podía seguir el rastro a los diferentes subgrupos a través del rastro de espuma y ondas que dejan en el agua) en combinación con golpes de cola, saltos altos (más de 1 m) y bajos (a ras del agua) tanto de costado, de espalda como de frente. Este movimiento y comportamiento aéreo obligaba al cardumen a concentrarse en la superficie, siendo finalmente acorralado por los diferentes subgrupos de delfines. Una vez acorralado el cardumen, los delfines disminuveron considerablemente la velocidad de nado y se separaron en tríos o parejas, presuntamente para atrapar los peces. Esto se cree que ocurría cuando buceaban levantando el pedúnculo verticalmente, en ocasiones de forma sincronizada o en secuencia con otros delfines. En tres ocasiones, durante esta parte del proceso observamos delfines con peces en el morro.

El 58% del tiempo que se utilizó esta técnica habían fragatas (*Fregata minor*) y/o piqueros (*Sula leucogaster*) forrajeando con los delfines. Estas aves seguían persistentemente

a los delfines sobrevolándolos, para luego lanzarse en picada al agua donde los delfines estaban forrajeando. En las rocas San Pedritos de las Islas Murciélagos se observaron en dos ocasiones separadas a estas aves persiguiendo a los delfines que tenían peces en el morro hasta que estos finalmente se sumergían.

Por su parte, la técnica pasiva parece ser utilizada por grupos más pequeños (6.51 \pm 5.12 individuos). Esta se distinguía por un nado, buceo (levantando la cola verticalmente), y respiración sincronizado con otros miembros del grupo en una misma área (menos de 50 m de radio). El comportamiento aéreo lo utilizaron esporádicamente y pocas veces se observaron fragatas asociadas a los delfines. En algunas ocasiones, cuando varios grupos pequeños se reunían, éstos pasaban del forrajeo pasivo al de acorralamiento. A pesar de que no hubo una asociación significativa entre la presencia de esta técnica con la profundidad, es la impresión de los observadores que los grupos tendieron a forrajear pasivamente en aguas someras de menos de 30 m de profundidad.

En Bahía Culebra y alrededores, hubo diferencias significativas en el uso de técnicas de forrajeo, siendo la técnica de acorralamiento la más utilizada ($\chi^2 = 9.8$ df = 1, p<0.05, acorralamiento = 57%, pasiva = 29%, otra = 14%). Mientras que en las Islas Murciélagos, ambas técnicas fueron igualmente utilizadas ($\chi^2 = 1.63$, df = 1, p>0.05, acorralamiento = 46%, pasiva = 42%, otra = 12%).

DISCUSIÓN

Estacionalidad en los patrones de comportamiento y presencia de delfines: Siguiendo un patrón semejante al descrito por May-Collado y Forcada (2001) en cuanto a la asociación entre la abundancia relativa y el ambiente, la presencia de grupos y los patrones de comportamiento de *S. attenuata graffmani* en el Golfo de Papagayo también mostraron una marcada estacionalidad. Un incremento en el número de grupos y la intensidad de las actividades alimentarias a finales de las lluvias

y durante la época seca, sugieren que la disponibilidad de presas se incrementa durante estos meses. Es en esta época en que los vientos alisios se intensifican en el Golfo de Papagayo y producen corrientes que a su vez generan afloramientos costeros (Wyrtki 1964, 1967, 1974). Estos afloramientos producen un incremento significativo en la biomasa y abundancia de zooplancton (particularmente de copépodos grandes) (Bednarski 2000). Los cuales representa una fuente importante de alimento para otros organismos tales como calamares, peces pequeños (e.g., sardinas y peces voladores) y crustáceos (Levinton 1995) que son comúnmente encontrados en el contenido estomacal de estos delfines (Richard y Barbeau 1994, Robertson y Chivers 1997, Wang et al. 2001). Por otro lado, el incremento en el número de grupos de delfines observado durante los meses secos, también puede explicarse por los cambios en la distribución de presas y delfines debido a cambios físico-químicos del agua, ambos tienden a ser observados en aguas cercanas a la costa (Reilly y Fiedler 1994) durante estos meses.

El ordenamiento estacional de los patrones de comportamiento de S. attenuata graffmani en el Golfo de Papagayo difiere al descrito por Cubero-Pardo (1998) en el Golfo Dulce. Aunque en ambas localidades estos delfines intensificaron las actividades alimentarias, sociales y de desplazamiento durante la época seca: hubo diferencias en el ordenamiento de estos durante las lluvias. Mientras que en el Golfo Dulce se dedicaron más tiempo a merodear, en el Golfo de Papagayo se intensificaron las actividades sociales. A finales de las lluvias. en Golfo Dulce se maximizaron las actividades sociales, mientras en el Golfo de Papagayo se maximizaron las alimentarias. A pesar de que las actividades sociales observadas en Golfo de Papagayo se intensificaron a finales de las lluvias, semejante a lo reportado en la población del Golfo Dulce por Cubero-Pardo (1998); éstas no se inclinaron hacia unidades de acción con contextos reproductivos únicamente, como parece ser el caso en los delfines del Golfo Dulce (Cubero-Pardo 1998). Se observaron

tanto crías recién nacidas como crías de un año de edad en la época lluviosa así como en la época seca a lo largo del período de estudio. Esto sugiere que esta población, al igual que otras de *S. attenuata graffmani*, no siguen un patrón estacional en su reproducción en aguas tropicales, como sí sucede en aguas subtropicales (Dizon *et al.* 1994). Sin embargo, este estudio no se diseñó para determinar picos reproductivos por lo que se requiere mayor información al respecto.

La disminución en la abundancia de delfines (May-Collado y Forcada 2001) y en la intensidad de las actividades alimentarias durante los meses de lluvias coincide con una disminución drástica en la productividad (Bernarski 2000) y consecuentemente en la disponibilidad de presas. Esta posible disminución en la disponibilidad de alimento parece explicar el bajo número de avistamientos y la baja intensidad de las actividades alimentarias durante estas fechas, en donde los esfuerzos de muestreo fueron mayores debido a mejores condiciones climáticas. Sin embargo, también es posible que, durante esta época lluviosa la alimentación se intensificara en horas de la noche. En dos recorridos nocturnos realizados durante el mes de junio del 2000, se observaron delfines en actividades alimentarias en los alrededores de la Isla Catalina (una de las islas del Archipiélago de Murciélagos, ACG). También se obtuvieron informes de varios pescadores de la zona sobre delfines alimentándose de peces voladores y calamares durante la noche (Frank Lara com. pers. 2000).

Estos resultados en asociación a observaciones previas (May-Collado y Forcada 2001) sugieren que la estacionalidad en aguas tropicales juega un papel importante en el uso de hábitat y abundancia relativa de *S. attenuata graffmani*. El delfin manchado costero *S. attenuata graffmani* tiene poblaciones residentes a lo largo de Centroamérica, las cuales tienen ámbitos de distribución pequeños (Escorza *et al.* 2001). Este localismo podría hacerles más susceptibles ante los cambios estacionales en sus hábitats y en la distribución de sus presas. Por lo tanto, es importante investigar si efectivamente

durante la época seca y meses de finales de las lluvias hay un incremento en la disponibilidad de presas, o, si por el contrario, las actividades de alimentación disminuyen o se limitan a horas de la noche durante los meses de lluvia.

Patrones diarios de comportamiento: En cuanto al ordenamiento de las actividades diarias, S. attenuata graffmani inicia el día con actividades sociales (e.g., sincronía al nadar, contacto corporal, roces, entre otros) las cuales parecen promover la afiliación de los miembros del grupo (Prior y Shallenberger 1991) y consecuentemente podrían estar incrementando la eficiencia de forrajeo durante las actividades alimentarias (Norris y Dohl 1980). A diferencia de los delfines de Golfo Dulce, los cuales se alimentan principalmente a media mañana (Cubero-Pardo 1998), los delfines del Golfo de Papagayo, se observaron en actividades alimentarias a lo largo del día, pero particularmente al atardecer. Este patrón diario es semejante al reportado en la subespecie oceánica, S. attenuata attenuata, en donde las actividades alimentarias acontecen principalmente al anochecer (Perrin et al. 1973, Perrin et al. 1979, Leatherwood y Ljungblad 1979, Scott y Wussow 1983, Robertson y Chivers 1997), momento en el cual sus presas, tales como peces mesopelágicos y calamares (e.g. Dosidiscus gigas) migran hacia aguas superficiales (Perrin et al. 1973, Robertson y Chivers 1997).

En general, *S. attenuata* se alimenta de una amplia variedad de peces (27 familias), cefalópodos (17 familias) y algunos decácopodos (Galatheidae) (Perrin 2002). Durante el estudio se observaron varios grupos alimentándose de peces voladores (familia Exocoetidae), y varios pescadores informaron haberlos visto alimentándose de calamares. Estas presas son activas principalmente al anochecer y su distribución espacial diaria parece estar determinando las actividades alimentarias de estos delfines.

Tamaño del grupo y técnicas de forrajeo: El tamaño de grupo no varió significativamente por día, época, ni comportamiento. En general, el tamaño de grupo en delfines que habitan aguas costeras es generalmente pequeño (Wells *et al.* 1999). En cetáceos pequeños hay una relación entre grado de "apertura" del hábitat y el tamaño del grupo. En mar abierto donde la presión de depredación es mayor y el recurso alimentario tiene una distribución agregada, los grupos estan formados por miles de individuos. Por el contrario, en aguas costeras y áreas cerradas (e.g. golfos, bahías y otros) los niveles de depredación se reducen debido a que en aguas someras los delfines pueden detectar más fácilmente a sus depredadores y la distribución de los recursos es relativamente predecible e igualmente distribuida (Wells et al. 1999).

Finalmente, el uso de las técnicas descritas en este estudio parece estar relacionado con el tipo de presa y su comportamiento (e.g., distribución espacial a lo largo de la columna de agua, tamaño del cardumen, topografía del lugar y otros). Durante el forrajeo de acorralamiento, grupos relativamente grandes nadan rápido, en círculos, y con buceos superficiales hasta concentrar el cardumen de peces pequeños en el centro. Esta técnica aconteció en asociación con aves marinas. Estudios previos con bufeos han encontrado que cuando los delfines muestran estas características la presa está dispersa cerca de la superficie (Acevedo y Parker 2000). Por otra parte, durante la técnica pasiva, los delfines bucean (con una mayor duración que en la técnica de acorralamiento) independientemente o en sincronía con unos pocos individuos, en presencia de peces y/o calamares. Acevedo y Parker (2000), encontraron que en bufeos este comportamiento se asociaba a presas con un arreglo espacial disperso y/o agregado a profundidad.

En conclusión, la abundancia y distribución de peces pequeños y calamares podrían estar influenciando los patrones de presencia y comportamiento de los delfines manchados en el Golfo de Papagayo. La disponibilidad de estas presas parece estar determinada por afloramientos costeros que se generan durante la época seca y finales de las lluvias, momento en el cual se avistan más grupos y hay una mayor inversión en las actividades alimentarias. Adicionalmente, los delfines manchados del Golfo de Papagayo utilizan principalmente dos técnicas de forrajeo: una técnica de

acorralamiento utilizada por grupos relativamente grandes, presuntamente para cazar cardúmenes de peces pequeños, y una técnica pasiva utilizada principalmente por grupos pequeños (o de forma individual) para cazar presas que se encuentrar dispersas y a profundidad. De esta manera los cambios estacionales en la presencia y los patrones de comportamiento de los delfines manchados en el Golfo de Papagayo sugieren que estos delfines responden a variaciones locales en las características físico-químicas y biológicas del área. La información generada en este estudio de tres años no solo provee la primera información sobre la ecología y comportamiento de estos delfines en el Pacífico Norte de Costa Rica, sino que representa una base importante para la protección y manejo de estos delfines en el área.

AGRADECIMIENTOS

El financiamiento fue dado por la Sociedad de Mastozoólogos Marinos de EEUU (SMM) a través del premio Emily Shane, The Nature Conservancy (TNC) y la Vicerrectoría de Investigación de la Universidad de Costa Rica (UCR). El apoyo logístico fue dado por el Centro de Investigación en Ciencias del Mar y Limnología (CIMAR), el Área de Conservación Guanacaste (ACG) y Frank Joyce. Queremos dedicar este artículo a Carmén Durán, quien siempre se preocupó por la realización de este estudio y a quién siempre extrañaremos en nuestros corazones. Muchas gracias a Roger Blanco, Geovanny Bassey, Marco Quesada Alpízar, Minor Lara, Frank y Franklin Lara, Samba, Guicha, Jaume Forcada, Gilbert Barrantes, José Manuel Mora y a todo el personal del Parque Nacional Santa Rosa. A todas los estudiantes de la Escuela de Biología y del Instituto Monteverde (EAP) quienes ayudaron en el campo, principalmente Marian Portillo, Augusta Anderson, Mónica Gamboa y Andrea Montero. A Michael Scott de la Comisión Inter-Americana del Atún y Tim Gerrodette del NOAA/SWFSC por sus valiosas sugerencias a lo largo de este estudio. Gracias especiales a

Frank Joyce por el apoyo financiero, logístico, y científico durante los tres años de estudio. A Ingi Agnarsson por sus valiosos comentarios y sugerencias al manuscrito. Finalmente, agradecimientos a los dos revisores anónimos de este manuscrito, por sus sugerencias.

RESUMEN

Los delfines se caracterizan por una increíble versatilidad, la cual les ha permitido responder a los cambios estacionales de su ambiente. Dicha variación estacional en los patrones de comportamiento se considera poco conocida en delfines que habitan aguas tropicales. El delfín manchado (forma costera) Stenella attenuata graffmani, parece ser la única especie de cetáceo residente en el Golfo de Papagayo, área que se caracteriza por una estacionalidad muy bien definida. El objetivo de este trabajo es determinar si esta estacionalidad influencia el tamaño del grupo, la presencia y patrones de comportamiento de esta especie de delfin en el golfo. Usando transectos en banda se recorrieron dos localidades del Golfo de Papagayo. El tamaño del grupo varío de uno a 50 individuos, con una media de 10.16 (DS = 9.61). Las actividades alimentarias fueron más intensas que las interacciones sociales y de desplazamiento, las cuales siguieron un ordenamiento diario y estacional. Se describieron dos técnicas principales de forrajeo las cuales parecen estar asociadas con el tamaño del grupo y localidad dentro del golfo. La variación diaria en los patrones de comportamiento parecen estar relacionados con la disponibilidad, distribución, y arreglo espacial de las presas. De igual manera, la variación estacional de estas actividades probablemente esta asociada por la disponibilidad de alimento, tal como ha sido observado en un mayor número de grupos y una mayor inversión de tiempo en actividades de alimentación durante la época seca y finales de las lluvias.

Palabras clave: Comportamiento, delfines, presencia, estacionalidad, forrageo, América Central.

REFERENCIAS

Acevedo, A. & S. Burkhart. 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: 91-101.

Acevedo-Gutiérrez, A. & N. Parker. 2000. Surface behavior of bottlenose dolphins is related to spatial arrangement of prey. Mar. Mammal Sci. 16: 287-298.

- Altmann, J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. Behaviour 49: 227-267.
- Au, D.W.K. & W.L. Perryman. 1985. Dolphin Habitats in the Eastern Tropical Pacific. Fish. Bull. 83: 623-644.
- Ballance, L.T. & R.L. Pitman. 1998. Cetaceans of the western tropical Indian Ocean: Distribution, relative abundance, and comparisons with cetacean communities of two other tropical ecosystems. Mar. Mammal Sci. 14: 429-459.
- Bednarski, M. 2000. Macrozooplancton of Culebra Bay, Costa Rica with an emphasis on Copepoda. Thesis for the M.Sc. degree. University of Bremen, Bremen, Germany. 153 p.
- Bel'kovich, V.M., A.V. Agafonov, O.V. Yefremenkova, L.B. Kozarovitsky & S.P. Kharitonov. 1991. Herd structure, hunting, and play of bottlenose dolphins in the Black Sea. p.17-78. *In* K.K. Pryor & K. Norris (eds.). Dolphin Societies: discoveries and puzzles. University of California, San Francisco.
- Buckland, S.T., D.R. Anderson, K.P. Burnham & J.L. Laake. 1993. Distance Sampling: Estimating abundance of biological populations. Chapman and Hall, London. 446 p.
- Calambokidis, J., G.H. Steiger, K. Rasmussen, J. Urban, K.C. Balcomb, P.L. de-Guevara-P, M. Salinas-Z, J.K. Jacobsen, C.S. Baker, L.M. Herman, S. Cerchio & J.D. Darling. 2000. Migratory destinations of humpback whales that feed off California, Oregon and Washington. Mar. Ecol. Prog. Ser. 192: 295-304.
- Cubero-Pardo, P. 1998. Patrones de comportamiento diurnos y estacionales de *Tursiops truncatus* y *Stenella attenuata* (Mammalia: Delphinidae) en el Golfo Dulce, Costa Rica. Rev. Biol. Trop. 46: 103-110.
- Dizon, A.E., W.F. Perrin & P.A. Akin. 1994. Stocks of dolphins (Stenella spp. and Delphinus delphis) in the eastern tropical Pacific: A phylogeographic classification. NOAA Technical Report NMFS. 20 p.
- Dólar, M.L.L. 1999. Abundance, Distribution and Feeding Ecology of small cetaceans in the Eastern Sulu Sea and Tañon Strait, Philippines. Ph.D. dissertation, University of California, San Diego, California.
- Escorza-Trevino, S., A. Lang & A.E. Dizon. 2002. Genetic differentiation and intraspecific structure of eastern tropical Pacific spotted dolphins, *Stenella attenuata*, revealed by mitochondrial and microsatellite DNA analyses. SWFSC Admin. Rep., La Jolla, CA LJ-02-38. 20 p.

- Janzen, D. 1998. Conservation analysis of the Santa Elena property, Península de Santa Elena, northwestern Costa Rica: Area de Conservación Guanacaste. 109 p.
- Jefferson, T.A., S. Leatherwood & M.A. Webber. 1993.FAO species identification guide. Marine mammals of the world. 320 p.
- Jiménez, C. 1998. Arrecifes coralinos y comunidades coralinas de Bahía Culebra, Pacífico Norte de Costa Rica (Golfo de Papagayo): Aspectos Ecológicos. Tesis de Maestría. Programa Regional de Posgrado en Biologia. Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica. 218 p.
- Jiménez, C. 2001. Seawater temperature measured at the surface and at two depths (7 and 12 m) in one coral reef at Culebra Bay, Gulf of Papagayo, Costa Rica. Rev. Biol. Trop. 49 (Suppl. 2): 153-161.
- Jiménez, C. 2001. Arrecifes y ambientes coralinos de Bahía Culebra, Pacífico de Costa Rica: aspectos biológicos, económico-recreativos y de manejo. Rev. Biol. Trop. 49 (Supl. 2): 215-231.
- Jiménez, C.E. & J. Cortés. 2003. Growth of seven species of scleractinian corals in an upwelling environment of the eastern Pacific (Golfo de Papagayo, Costa Rica). Bull. Mar. Sci. 72: 187-198.
- Leatherwood, S. & D.K. Ljungblad. 1979. Nighttime Swimming and Diving Behavior of a Radio Tagged Spotted Dolphin Stenella attenuata. Cetology 34: 6.
- Leatherwood, S.R. & R. Reeves. 1983. Sierra Club Handbook of Whales and Dolphins. Sierra Club Books, San Francisco, California. 302 p.
- Levinton, J.S. 1995. Marine Biology: Function, Biodiversity, Ecology. Oxford University, New York. 420 p.
- Martin, P. & P. Bateson 1993. Measuring Behaviour: An introductory guide. 2nd ed. Cambridge University, New York. 222 p.
- May-Collado, L.J. 2001. Ecología y comportamiento del delfín manchado costero, Stenella attenuata graffmani (Cetacea: Delphinidae) del Pacifico norte de Costa Rica, Tesis de Maestría. Programa Regional de Posgrado en Biología. Universidad de Costa Rica, San Jose, Costa Rica. 76 p.
- May-Collado, L.J. & J.F. 2001. Abundance, Ocurrence and Behavior of the Coastal Spotted Dolphin (*Stenella* attenuata graffmani) in the northern Pacific of Costa Rica. 14th Biennial Conference on the Biology of Marine Mammals. Vancouver, Canada. 138 p.

- May-Collado, L., T. Gerrodette, J. Calambokidis, K. Rasmussen, & I. Sereg. 2005. Patterns of cetacean sighting distribution in the Pacific Exclusive Economic Zone of Costa Rica, based on data collected from 1979-2001. Rev. Biol. Trop. 53: 249-263.
- Norris, K.S. & T.P. Dohl. 1980. Behavior of the Hawaiian USA Spinner Dolphin *Stenella longirostris*. Fish. Bull. 77: 821-850.
- Payne, P.M. & D.W. Heinemann. 1993. The distribution of pilot whales (*Globicephala* spp.) in shelf/shelf edge and slope waters of the northeastern United States, 1978-1988. Rep. Int. Whaling Comm. Special Issue14: 51-68.
- Perrin, W.F. 1975. Distribution and Differentiation of Populations of Dolphins of the Genus *Stenella* in the Eastern Tropical Pacific. J. Fish. Res. Board Can. 32: 1059-1068.
- Perrin, W.F. 2002. Pantropical spotted dolphin, Stenella attenuata. p.1414. In W.F. Perrin, B. Würsig, & J.G.M. Thewissen (eds.). Encyclopedia of Marine Mammals. Academic, San Diego.
- Perrin, W.F., R.R. Warner, C.H. Fiscus & D.B. Holts. 1973. Stomach Contents of Porpoise *Stenella* spp. and Yellowfin Tuna *Thunnus albacares* in Mixed Species Aggregations. Fish. Bull. 71: 1077-1092.
- Perrin, W., W. Evans, & D. Holts. 1979. Movements of pelagic dolphins (*Stenella* spp.) in the eastern tropical Pacific as indicated by results of tagging, with summary of tagging operations, 1969-76. NOAA Technical Report NMFS.14 p.
- Pickard, G.L. & W.J. Emery. 1982. Descriptive physical oceanography. Pergamon, New York. 249 p.
- Pryor, K. & I.K. Shallenberger 1991. Social structure in spotted dolphins (*Stenella attenuata*) in the tuna purse seine fishery in the Eastern Tropical Pacific. p. 161-196. *In K.K. Pryor & K. Norris* (eds.). Dolphin Societies: discoveries and puzzles. University of California, San Francisco. 253 p.
- Rasmussen, K.C., J. Calamobokidis, G. Steiger, M. Saborio, L. May-Collado & T. Gerrodette. 2001. Extent of geographic overlap of North Pacific and South Pacific Humpback Whales on their Central American wintering ground. 14th Biennial Conference on the Biology of Marine Mammals. Vancouver, Canada. 175 p.
- Reilly, S. 1990. Seasonal changes in distribution and habitat differences among dolphins in the eastern tropical Pacific. Mar. Ecol. Prog. Ser. 66:1-11.

- Reilly, S.B. & P.C. Fiedler. 1994a. Interannual variability of dolphin habitats in the eastern tropical Pacific. I: Research vessel surveys, 1986-1990. US National Marine Fisheries Service. Fish. Bull. 92: 434-450.
- Richard, K.R. & M.A. Barbeau. 1994. Observations of spotted dolphins feeding nocturnally on flying fish. Mar. Mammal Sci. 10: 473-477.
- Robertson, K.M. & S.J. Chivers. 1997. Prey occurrence in pantropical spotted dolphins, *Stenella attenuata*, from the eastern tropical Pacific. Fish. Bull. 95: 334-348.
- Rodríguez Sáenz, K. & J. Rodríguez-Fonseca. 2004. Avistamientos del delfin manchado, *Stenella attenuata* (Cetacea: Delphinidae) en Bahía Culebra, Costa Rica, 1999-2000. Rev. Biol. Trop. 52 (Suppl. 2): 189-193.
- Scott, M.D. & P.C. Wussow. 1983. Movements of a Hawaiian spotted dolphin. p.353-364. *In* D. Pincok (ed). Proceedings of the Fourth International Wildlife Biotelemetry Conference. Halifax, Nova Scotia, California.
- Scott, M.D. & K.L. Cattanach. 1998. Diel patterns in aggregations of pelagic dolphins and tunas in the eastern Pacific. Mar. Mammal Sci. 14: 401-428.
- Selzer, L.A. & P.M. Payne. 1998. The Distribution of White-Sided *Lagenorhynchus acutus* and Common Dolphins *Delphinus delphis* vs. Environmental Features of the Continental Shelf of the Northeastern USA. Mar. Mammal Sci. 4: 141-153.
- Shane, S.H. 1990. 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 R. (eds.). The bottlenose dolphin. Academic, San Diego.653 p.
- Shane, S., R. Wells & B. Wursig. 1986. Ecology, behavior and social organization of the bottlenose dolphin: a review. Mar. Mammal Sci. 2:34-63.
- Wade, P.R. & T. Gerrodette. 1993. Estimates of cetacean abundance and distribution in the eastern tropical Pacific. Rep. Int. Whaling Comm. 43: 477-493
- Wang, M.C., W.A. Walker, K.T. Shao & L.S. Chou. 2001. Feeding habits of pantropical spotted dolphin (Stenella attenuata) in the northeast Sea of Taiwan. 14th Biennial Conference on the Biology of Marine Mammals. Vancouver, Canada.
- Wells, R.S., D.J. Boness & G.B. Rathbun. 1999. Behavior, p. 324-422. *In J.E.Reynolds III & S.A. Rommel* (eds.). Biology of Marine Mammals. Smithonian Institution, Washington D.C. 578 p.

- Wursig, B., T.A. Jefferson & D.J. Schmidly. 2000. The marine mammals of the Gulf of Mexico. Texas A & M, Univesity Texas. 232 p.
- Wyrtki, K. 1964. Upwelling in the Costa Rica Dome. U.S. Fishery and Wildlife Service. Fish. Bull. 63: 355-372.
- Wyrtki, K. 1967. Circulation and water masses in the eastern equatorial Pacific Ocean. Int. J. Oceanol. Limnol. 1: 117-147.
- Wyrtki, K. 1974. Equatorial currents in the Pacific 1950 to 1970 and their relations to the trade winds. J. Phys. Oceanogr. 4: 372-380.