



INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL

CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS



**PATRONES Y PROCESOS DE SELECCIÓN DE
HÁBITAT EN DELFINES SIMPÁTRICOS EN
GOLFO DULCE, COSTA RICA**

TESIS

**QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
DOCTORADO EN CIENCIAS MARINAS**

PRESENTA

LENIN ENRIQUE OVIEDO CORREA

LA PAZ, B.C.S., JUNIO DE 2018



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARIA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO
ACTA DE REVISIÓN DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., siendo las 12:00 horas del día 31 del mes de Mayo del 2018 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de Tesis designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación de CICIMAR para examinar la tesis titulada:

**"PATRONES Y PROCESOS DE SELECCIÓN DE HÁBITAT
EN DELFINES SIMPÁTRICOS EN GOLFO DULCE, COSTA RICA"**

Presentada por el alumno:

OVIEDO

Apellido paterno

CORREA

materno

LENIN ENRIQUE

nombre(s)

Con registro:

| | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| B | 1 | 4 | 0 | 2 | 8 | 6 |
|---|---|---|---|---|---|---|

Aspirante de:

DOCTORADO EN CIENCIAS MARINAS

Después de intercambiar opiniones los miembros de la Comisión manifestaron **APROBAR LA DEFENSA DE LA TESIS**, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

LA COMISION REVISORA

Directores de Tesis

DR. DAVID AURIÓLES GAMBOA
Director de Tesis

DRA. CLAUDIA JANETL HERNÁNDEZ CAMACHO
2a. Directora de Tesis

DRA. LAURA SÁNCHEZ VELASCO

DR. FRANCISCO JAVIER GARCÍA RODRÍGUEZ

DR. SERGIO FRANCISCO MARTÍNEZ DÍAZ

PRESIDENTE DEL COLEGIO DE PROFESORES

DR. SERGIO HERNÁNDEZ TRUJILLO



I.P.N.
CICIMAR
DIRECCIÓN



**INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO**

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 07 del mes de Junio del año 2018

El (la) que suscribe M en C. LENIN ENRIQUE OVIEDO CORREA Alumno (a) del Programa

DOCTORADO EN CIENCIAS MARINAS

con número de registro B140286 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS

manifiesta que es autor(a) intelectual del presente trabajo de tesis, bajo la dirección de:

DR. DAVID AURIOLES GAMBOA y DRA. CLAUDIA JANETL HERNÁNDEZ CAMACHO

y cede los derechos del trabajo titulado:

"PATRONES Y PROCESOS DE SELECCIÓN DE HÁBITAT


EN DELFINES SIMPÁTRICOS EN GOLFO DULCE, COSTA RICA"

al Instituto Politécnico Nacional, para su difusión con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Éste, puede ser obtenido escribiendo a la

siguiente dirección: leninovi1@gmail.com - daurioles@gmail.com - cjhernandez78@gmail.com

Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.


M en C. LENIN ENRIQUE OVIEDO CORREA

Nombre y firma del alumno

A Corina mi maestra vida, mi bella madre...porque aun hoy, en tu vejes me enseñas valores

A Katuska mi hermana...cuidarte de bebe fue un privilegio y verte hoy ser una gran mujer y mejor ser humano, una recompensa

A Ydhalmis, Herlin y a Kis porque tener hermanos de vida es una bendición

A mi Brokenfin y a mis delfines

A Venezuela porque te amo y por el orgullo inmenso de nacer en tu tierra de gracia

AGRADECIMIENTOS

Deseo especialmente honrar y agradecer a mi comité de tesis doctoral: a mi director Dr. David Auriolés por su importante ejemplo de respeto y profesionalismo, pero sobre todo por ver en mi potencial y darme un voto de confianza. A mi co-directora Dra. Claudia Hernández, por siempre motivarnos a ser mejores profesionales y publicar. Al Dr. Francisco García por su paciencia y valiosos consejos, al Dr. Sergio Martínez por su disposición a facilitar mi proceso de doctorado. Hago mención especial al Dr. Héctor Guzmán del Smithsonian Tropical Research Institute (STRI-Panamá), por su buen ejemplo y por siempre fomentar y apoyar las ideas locas con delfines aburridos. No puedo dejar de agradecer a la Dra. Laura Sánchez y al Dr. Adrián Gonzales por sus buenos consejos.

Un agradecimiento especial a las instituciones que dieron el soporte financiero de esta investigación: Al Instituto Earthwatch y a su programa de subsidios de investigación por medio de la plataforma de *ciencia ciudadana*, que permitió involucrar a toda esa gente maravillosa que fueron voluntarios en Golfo Dulce. Les agradezco especialmente a mis compañeros Caroline Dunn, Stan Rullman y a todos los que han facilitado mi trabajo en la oficina de Boston. A la Sociedad para el Estudio de Mamíferos Marinos (*Society of Marine Mammalogy*) que otorgó dos subsidios de investigación del programa “*small grant in aid*”. Un aporte financiero crucial para el desarrollo de esta disertación, fue el subsidio de investigación de Cetacean Society International (CSI). No puedo dejar de agradecer al Concejo Nacional de Ciencia y Tecnología en México (CONACYT), Al Programa de Becas CONACYT - OEA – AMEXCID y al IPN-BEIFI por su soporte financiero durante todo mi proceso de doctorado.

Quisiera extender un agradecimiento particular a mis profesores: *Pre-Grado*; Alex Ferguson, Renato Di Nobrega, Francisco Provenzano, Carmen Ferreira, Joaquín Buitriago, Irene Astor, Andrés Rodríguez y Juan Capelo, por tanta Biología, Ecología, Estadística y Oceanografía. *Postgrado*; Miguel Iñiguez, Dora Ingrid Rivera, Hilda Víquez, Luis Villalobos, Farid Tabash, Laura González, y José Luis

Araya, Les agradezco el cariño y la dedicación a lo largo de toda su buena enseñanza.

No puedo dejar de mencionar y agradecer a dos colegas que han sido no solo mis maestros, sino mis mejores ejemplos a emular; Miguel Iñiguez y Hedelvys Guada,

Debo agradecer a todos esos profesionales en el campo de la cetología que han influido en mi motivación y formación; Andrew Trites, Erich Hoyt, Janet Mann, John Ford, Willian F. Perrin, Bernd Würsig, Steven Swartz, Alexander Zerbini, Fernando Félix, Alejandro Acevedo, Steve Dawson, Ana Cañadas, Hal Whitehead, David Lusseau, Kathleen Dudzinski, Dagmar Ferlt, Jeanette Thomas, Giovanni Bearzi, Karen Stocking, Shanon Gowans.

Agradezco inmensamente a mi familia de Golfo Dulce y de Rincón de Osa, especialmente a Doña Azucena, Don Jorge y especialmente a David, por brindarme ese cariño de casa. A mi capitán Marcos Loaiciga “Taboga”, quien con cariño navegó el mejor bote del mundo para hacer avistamientos

Un agradecimiento muy especial a mi hermano de Golfo a David Herra Miranda...este logro esta investigación es también tuyo, sin tu energía, pasión, paciencia no se sabría nada de los delfines y ballenas de Golfo Dulce y de Osa

. Finalmente, mi gratitud a tres países; a México por darme un nuevo hogar en “La Paz” para mi familia; a Costa Rica por la posibilidad de crecimiento profesional y por mi Golfo Dulce. Finalmente a Venezuela por ese orgullo tan grande de decir que soy Venezolano.

ÍNDICE

| | |
|--|-----|
| Resumen | XI |
| Abstract | XII |
| 1. Introducción | 1 |
| 1.1. El ámbito acuático y su influencia en las relaciones simpátricas | 4 |
| 1.2. La diversidad de cetáceos en Golfo Dulce y la heterogeneidad de hábitat | 6 |
| 1.3. Planteamiento del Problema | 7 |
| 1.3.1 Objetivo General | 7 |
| 1.3.2 Objetivos específicos | 7 |
| 2. Enfoque Metodológico General | 8 |
| 2.1. Área de Estudio | 8 |
| 2.2 Recolección de Datos (Muestreos) | 9 |
| 2.3 Muestreo Etológico | 11 |
| 2.4 Registro de Fotoidentificación | 12 |
| 2.5 Patrón de agrupamiento de delfines en GD | 19 |
| 3. Capítulo I. La demografía, fidelidad de hábitat y el patrón de agrupamiento del delfín nariz de botella costero (<i>Tursiops truncatus</i>) en Golfo Dulce. | 21 |
| 3.1 Introducción | 22 |
| 3.2 Resultados | 23 |
| 3.2.1 Abundancia y parámetros demográficos | 23 |
| 3.2.2 Fidelidad de hábitat y residencia | 25 |
| 3.2.3 Patrón de Agrupamiento | 28 |
| 3.2.4 La conducta del delfín nariz de botella en GD | 30 |
| 3.3 Discusión | 32 |
| 3.3.1 La supervivencia y tamaño poblacional delfín nariz de botella | 32 |
| 3.3.2 Patrón de agrupamiento delfín nariz de botella | 35 |
| 3.3.2 La conducta del delfín nariz de botella | 36 |

| | |
|---|----|
| 4. Capítulo II. La demografía y el patrón de agrupamiento del delfín manchado pantropical (<i>Stenella attenuata</i>) en Golfo Dulce. | 37 |
| 4.1 Introducción | 38 |
| 4.2 Resultados | 39 |
| 4.3 Discusión | 49 |
| 4.3.1 La supervivencia y tamaño poblacional delfín manchado pantropical | 49 |
| 4.3.2 Patrón de agrupamiento delfín manchado pantropical | 52 |
| 4.3.3 La conducta del delfín manchado pantropical | 53 |
| 5. Capítulo III. La coexistencias entre delfínidos en Gofo Dulce: Distribución y repartición de hábitat | 54 |
| 5.1 Introducción | 55 |
| 5.2 Materiales y Métodos | 56 |
| 5.2.1 Modelos de idoneidad de hábitat en base a datos solo presencia | 56 |
| 5.3 Resultados | 59 |
| 5.3.1 Desempeño de los modelos de delfínidos simpátricos | 59 |
| 5.4 Discusión | 65 |
| 5.4.1 Desempeño de los modelos de distribución de delfínidos simpátricos | 66 |
| 5.4.2 La repartición de hábitat entre delfínidos simpátricos en GD | 66 |
| 5.4.3 Efecto de la heterogeneidad de hábitat en la coexistencia | 68 |
| 6. Discusión General | 70 |
| 6.1 La conducta de alimentación de delfines en GD | 70 |
| 6.2 Patrones y procesos que influyen en la coexistencia de delfines en GD | 72 |
| 6.3 Implicaciones para el manejo y la conservación | 75 |
| 6.4 Recomendaciones de investigación a futuro | 78 |
| 7. Conclusiones | 79 |
| 8. Bibliografía | 80 |
| 9. Anexos | 98 |

Lista de Cuadros

| | |
|---|----|
| Cuadro 1. Estados de comportamiento evaluados en delfines en Golfo Dulce | 13 |
| Cuadro 2. Categorías de clasificación de imágenes digitales | 14 |
| Cuadro 3. Grado de distinción en las marcas de aletas dorsales | 15 |
| Cuadro 4. Estructura del muestreo del diseño robusto – <i>T. truncatus</i> | 17 |
| Cuadro 5. Estructura del muestreo del diseño robusto – <i>S. attenuata</i> | 17 |
| Cuadro 6. Patrón de agrupamiento-delfín nariz de botella | 20 |
| Cuadro 7. Patrón de agrupamiento-delfín manchado pantropical | 20 |
| Cuadro 8. Esfuerzo de investigación fotoidentificación <i>T. truncatus</i> | 24 |
| Cuadro 9. Modelos de diseño robusto seleccionados <i>T. truncatus</i> | 27 |
| Cuadro 10. Parámetros demográficos del delfín nariz de botella en GD | 28 |
| Cuadro 11. Tamaño de la población del delfín nariz de botella en GD | 29 |
| Cuadro 12. Categorías de fidelidad de hábitat del delfín nariz de botella en GD | 30 |
| Cuadro 13. Esfuerzo de investigación fotoidentificación <i>S. attenuata</i> | 39 |
| Cuadro 14. Modelos de diseño robusto seleccionados <i>S. attenuata</i> | 45 |
| Cuadro 15. Parámetros demográficos <i>S. attenuata</i> sin emigración | 46 |
| Cuadro 16. Parámetros demográficos <i>S. attenuata</i> con emigración azarosa | 46 |
| Cuadro 17. Tamaño de la población <i>S. attenuata</i> sin emigración | 47 |
| Cuadro 18. Tamaño de la población <i>S. attenuata</i> con emigración azarosa | 48 |
| Cuadro 19. Patrón de agrupación del delfín manchado pantropical en GD | 48 |
| Cuadro 20. Desempeño informativo de los modelos de distribución | 59 |
| Cuadro 21. Respuesta a variables eco-geográficas GAM delfines en GD | 60 |
| Cuadro 22. Influencia relativa (%) de variables eco-geográficas para GBM | 61 |

Lista de Figuras

| | |
|---|----|
| Figura 1. Área de Estudio: Golfo Dulce – Esfuerzo de Muestreo | 9 |
| Figura 2. Curva de descubrimiento delfín nariz de botella en GD | 24 |
| Figura 3. Patrón de agrupamiento y conducta – <i>T. truncatus</i> en GD | 26 |
| Figura 4. Presupuesto de actividad del delfín nariz de botella en GD | 31 |
| Figura 5. Conducta de alimentación (Fases) de <i>T. truncatus</i> en GD | 32 |
| Figura 6. Curvas de descubrimiento delfín manchado pantropical en GD | 40 |
| Figura 7. Patrón de agrupamiento y conducta – <i>S. attenuata</i> en GD | 42 |
| Figura 8. Presupuesto de actividad del delfín manchado pantropical en GD | 43 |
| Figura 9. Conducta de alimentación (Fases) de <i>S. attenuata</i> en GD | 43 |
| Figura 10. Respuestas Variables en GAM <i>T. truncatus</i> temporada seca en GD | 62 |
| Figura 11. Respuestas Variables en GAM <i>T. truncatus</i> temporada lluvia en GD | 62 |
| Figura 12. Respuestas Variables en GAM <i>S. attenuata</i> temporada seca en GD | 63 |
| Figura 13. Respuestas Variables en GAM <i>S. attenuata</i> temporada lluvia en GD | 63 |
| Figura 14. Modelos de idoneidad de hábitat en delfines simpátricos en GD | 65 |

RESUMEN

En depredadores simpátricos, el traslape de rangos geográficos frecuentemente se asume como un escenario potencial de competencia. Golfo Dulce es un estuario tropical similar a un fiordo, localizado en el Pacífico sur de Costa Rica. Dos especies de delfínidos dominan los hábitats marino-costeros del golfo: el delfín manchado pantropical *Stenella attenuata* y el delfín nariz de botella *Tursiops truncatus*. Esta disertación explora las características ecológicas (abundancia y demografía, conducta, distribución) para identificar el mecanismo que fomenta la coexistencia de estas especies simpátricas. En relación a los aspectos demográficos, de acuerdo a la selección por mejor ajuste del modelo poblacional robusto de Pollock, se obtuvo un estimado de supervivencia aparente que fue mayor para el delfín manchado ($S \approx 1$, 95% CI: 0.99–1), en contraste con el delfín nariz de botella ($S = 0.90$, 95% CI: 0.85–0.92). Los estimados de tamaño poblacional total fueron más precisos para el delfín manchado pantropical (coeficiente de variación más alto = 0.10), el cual no excedió los 400 individuos en la población. En contraste con la población de menor tamaño del delfín nariz de botella de < 120 individuos (coeficiente de variación más alto = 0.24). En referencia al patrón de agrupamiento, para ambas especies los grupos maternos son importantes en Golfo Dulce, en el caso del delfín nariz de botella, hay diferencias significativas en tamaño de grupo y localización geográfica entre grupos maternos y grupos reproductivos. Para el delfín manchado pantropical, no existen diferencias apreciables entre tamaños de grupo y profundidad asociada a los avistamientos de cada tipo de grupo. Los modelos de distribución de las especies no muestran superposición espacial y evidencian diferencias en Variables Ecogeográficas que afectan la distribución de los delfines (delfín nariz de botella: distancia a ríos + distancia a isobata de 200 m, delfín manchado pantropical: profundidad + temperatura superficial del mar). La coexistencia de ambos depredadores en Golfo Dulce está vinculada a la heterogeneidad de hábitat, donde los hábitats críticos están espacialmente diferenciados. La falta de superposición en la dimensión espacial del hábitat, incluyendo la segregación de las variables abióticas, resaltan un proceso de coexistencia para delfínidos que se caracteriza como una simpatria aparente a la escala del Golfo Dulce con alopatria a escala fina dentro del golfo.

ABSTRACT

In sympatric predators, range overlap is frequently assumed as a potential for competition. This dissertation analyzed the ecological characteristics (abundance, distribution and behavior) of inshore bottlenose dolphin *Tursiops truncatus* and pantropical spotted dolphin *Stenella attenuata* in Golfo Dulce, Costa Rica, identifying patterns and processes facilitating the mechanisms leading to coexistence. Golfo Dulce is a heterogeneous marine habitat, a tropical fiord-like embayment located in the southern Pacific of Costa Rica. For the evaluation of the demographic profile of both species, mark-recapture analysis was performed under the best fit model of Pollock's robust design. The estimate of seasonal apparent survival was higher for pantropical spotted dolphins ($S \approx 1$, 95% CI: 0.99–1), than for inshore bottlenose dolphins ($S = 0.90$, 95% CI: 0.85–0.92). These dolphin species evidenced random temporal emigration patterns with no seasonal influence. Total abundance estimates were relatively more precise for spotted dolphins (highest coefficient of variation was 0.10), which did not exceed 400 individuals, in contrast to the small local population of inshore bottlenose dolphin (highest coefficient of variation = 0.24) with a total population size of < 120 individuals. The assessment of the grouping pattern showed that nursery groups are important for both species, in the case of bottlenose dolphins, there are significant differences in group size and location between nursery and mating groups, whereas spotted dolphins nursery groups, non-calves groups and large mixed groups did not differ in groups size and associated sighting' depth. The pattern of distribution of both species, was evaluated through the determination of the habitat suitability by presence-only models based on niche theory, These models showed no spatial overlap, with differences in Ecogeographical Variables affecting their distribution (inshore bottlenose dolphin: distance to river + distance to 200 m isobath, pantropical spotted dolphin: depth + sea surface temperature). The coexistence of both predators in Golfo Dulce is linked to habitat heterogeneity, where critical habitats are spatially differentiated. The lack of fine-scale spatial overlap, along with influential abiotic variables, highlights a process of coexistence for dolphins that are sympatric at the scale of Golfo Dulce, but within the Gulf there is fine-scale allopatry.

1. INTRODUCCIÓN

Un aspecto crucial en la supervivencia de cualquier especie es la posibilidad de desplazar un competidor potencial o coexistir. Las especies simpátricas son aquellas que coexisten y ello se refleja en presencia simultánea y superposición frecuente en el patrón de distribución (Begon *et al.* 2006, Heinrich *et al.* 2010, Cremer *et al.* 2017). La superposición o traslape en la distribución espacial se asume como un escenario probable para la competencia, sin embargo, dicho patrón no implica necesariamente interacción, debido a la existencia de micro-hábitats y la tendencia de las especies a ocuparlos de manera diferencial, donde están implícitas preferencias a nivel de dietas o diferentes ritmos circadianos (Davies *et al.* 2007). Consecuentemente, la teoría ecológica predice que las comunidades estables de especies coexistentes van a divergir en el uso de recursos, incluyendo (pero no limitado a) especies presas, uso espacial y patrones de migración diaria (Roughgarden, 1976; Day, 2000; Begon *et al.* 2006). La coexistencia entonces, está asociada a la segregación de nichos ocupados o la repartición de recursos claves.

Modelos ecológicos como el de Lotka Volterra, pronostican la coexistencia estable de dos competidores en situaciones donde la competencia interespecífica sería para ambas especies, menos significativa que la competencia intraespecífica. Bajo la premisa anterior, la diferenciación de nichos y de recursos utilizados amortiguaría la competencia entre especies y concentraría los efectos de la misma entre conespecíficos. El enfoque tradicional para estudiar la coexistencia de especies, busca medir el grado de traslape o coincidencias entre el uso de recursos de especies simpátricas en tres dimensiones principales: el espacio, el tiempo y la alimentación o dieta, esta última como expresión de la dimensión trófica (Chesson, 2000). Un cuarto enfoque hace énfasis en la divergencia fenotípica, en donde el principio base determina que organismos con coincidencias espacio-temporales tendrían diferentes ecomorfología, lo que reduciría interacciones competitivas y promovería la diferencia de nichos y la coexistencia (Brown & Wilson, 1956; Hutchinson, 1959).

Lo anterior podría resultar en una presión selectiva a caracteres ecológicos divergentes en especies simpátricas, bajo la condición del desplazamiento de caracteres (Brown & Wilson, 1956). La divergencia en morfología no es la única estrategia en desplazamiento de caracteres, de acuerdo a Begon *et al.* (2006), ya que aspectos fisiológicos, conductuales y morfológicos también inciden en las interacciones competitivas. Estos aspectos son un reflejo del nicho efectivo de una especie (Kleynhans *et al.* 2011), por lo que, los caracteres conductuales y fisiológicos son también elementos claves que inciden en el desplazamiento por competencia.

Otro elemento a considerar al tratar de entender la coexistencia de especies simpátricas, es la coevolución de competidores potenciales, bajo este concepto, especies simpátricas habrían evolucionado para seleccionar hábitats en donde la presión por competencia es evitada, de forma tal, que en presencia de un competidor, que en efecto puede desplazar a su contraparte, una de las especies permanece en un nicho fijo (Connell, 1980). La probabilidad de coevolución de competidores potenciales es mayor en aquellas comunidades con menor grado de diversidad, asociado a que la diversidad de organismos va condicionada a la diversidad de nichos disponibles. El concepto de exclusión competitiva es central en la comprensión del balance entre competencia y coexistencia, sin embargo, tal como señala Darlington (1972), este ha promovido una controversia insustancial sobre la posibilidad de que organismos competidores coexistan, previniendo un enfoque más integral que permita entender las razones que promueven que dichos competidores en vez de antagonizar, coexistan.

Este trabajo se enfoca en el entendimiento de los procesos que promueven la coexistencia en cetáceos odontocetos; específicamente en delfínidos simpátricos. Los cetáceos odontocetos son depredadores tope exitosos y longevos, que pueden ser afectados por cambios globales en sus relaciones tróficas. Dentro del orden Cetacea, los odontocetos evidencian dinámicas socio-conductuales complejas en función a la ecología del ámbito local donde se desarrollan sus poblaciones. Sin embargo, a pesar de estas características enmarcadas por sus capacidades cognitivas de procesamiento

de información (Gowans *et al.* 2007), los odontocetos son vulnerables al declive poblacional, debido a una tasa de crecimiento poblacional lenta, que se asocia estrechamente al alcance de una madurez sexual tardía, baja tasa reproductiva, baja fecundidad y cuidado parental de largo plazo (Ballance, 2017). Los odontocetos y en particular las especies de la familia Delphinidae, también tienen patrones sociales que trascienden el nivel intraespecífico, con agregaciones mixtas documentadas en hábitats oceánicos a nivel mundial (Herzing & Johnson, 1997; Stensland *et al.* 2003; Acevedo-Gutiérrez 2017).

Un enfoque experimental formal para probar la exclusión competitiva, requeriría la remoción de uno de los competidores, lo que sería impráctico y con compromisos en el plano ético. Adicionalmente, la distribución de los recursos, tales como presas móviles en el ámbito marino, es generalmente del tipo agregado y particularmente efímero, con muy poca propensión a la estabilidad-uniformidad, lo cual previene efectivamente el establecimiento de la competencia por el monopolio del recurso (*contest competition* por su denominación anglosajona), en contraposición al ámbito terrestre (Domenici *et al.* 2007, Gowans *et al.* 2007).

Esta disertación se avoca en analizar e identificar los mecanismos que mitigan la exclusión competitiva del delfín nariz de botella costero (*Tursiops truncatus*) y el delfín manchado pantropical (*Stenella attenuata*), de acuerdo a las dimensiones del nicho efectivo donde se fomentan las interacciones interespecíficas (Pusineri *et al.* 2008): dimensión temporal, dimensión espacial y dimensión trófica en Golfo Dulce, un estuario tipo fiordo tropical en el Pacífico Suroeste de Costa Rica. Las evidencias de competencia o coexistencia en el ambiente natural, estarían dada por la expansión del nicho efectivo de uno de los competidores, por ausencia del otro (liberación competitiva) o por divergencia de tales nichos asociados al desarrollo de mecanismos conductuales y ecológicos que conllevan a estos delfínidos a coexistir.

Los aspectos señalados anteriormente se analizan y discuten considerando la conducta como un eje transversal, que permite inferir aspectos claves de la dinámica ecológica y social de estos delfínidos y de la disponibilidad

de presas a través de observaciones de captura y consumo.

El desarrollo de esta tesis se constituye de tres capítulos, en los dos primeros capítulos, se profundiza en las características ecológicas y sociales del delfín nariz de botella costero y el delfín manchado pantropical en Golfo Dulce, específicamente en aspectos hasta ahora no documentados en profundidad como la abundancia y algunas características demográficas de cada especie en el área de estudio. Esta información se complementa por la descripción del patrón de agrupamiento, en función a observaciones de conducta *in situ*. En el capítulo tres, se analiza el patrón de distribución, mediante modelos de idoneidad de hábitat con datos de solo presencia. Estos modelos ponen en contexto aspectos estructurales del hábitat marino costeros en Golfo Dulce, para identificar el mecanismo que fomenta la coexistencia. Finalmente, los patrones y elementos más resaltantes aportados por cada capítulo se discuten integralmente, en conjunto con información sobre la conducta alimentaria de cada especie, para definir los procesos implícitos que establecen la coexistencia de ambos delfínidos

1.1. El ámbito acuático y su influencia en las relaciones simpátricas de los Odontocetos

El ámbito acuático posee características muy específicas que influyen en todo los aspectos ecológicos de los organismos que desarrollan sus nichos en el agua. El caso de depredadores tope como los cetáceos odontocetos, las interacciones con el medio abiótico acuático y un medio predominantemente tridimensional (Stern & Friedlaender 2017), influyen también las relaciones con el componente biótico del hábitat, específicamente en la interacción depredador- presas (recurso base), lo que a su vez define la dinámica con otros consumidores conespecíficos y con otras especies simpátricas.

Es importante resaltar, que se considera al medio acuático mucho más estable que el ámbito terrestre, lo que podría ser cierto en el caso de los hábitats pelágicos profundos, pero no para hábitats más dinámicos como las costas y los

ecosistemas fluviales (Domenici *et al.* 2007). Factores mecánicos como la densidad, viscosidad y turbulencia en conjunto con la temperatura, y la concentración de oxígeno, tienen efecto directo en la locomoción y conducta, tanto del depredador como de las presas. Sin embargo, el costo de la locomoción para cetáceos en un medio tridimensional acuático es relativamente bajo, dado sus adaptaciones hidrodinámicas (Fish & Hui, 1991; Fish, 1993, 2017). Adicionalmente, la condición de endotermia de los cetáceos odontocetos confiere una ventaja relativa que permite superar temperaturas que afectan el metabolismo y la movilidad de las presas. De acuerdo a Domenici *et al.* (2007) las áreas de alimentación de muchos mamíferos marinos están parcialmente determinadas por la fisiología ectotérmica de las presas disponibles. Las ventajas que confieren el medio acuático a cetáceos odontocetos como depredadores eficiente se mantienen en equilibrio con la necesidad de respirar aire en la superficie y los costos metabólicos asociados a la termoregulación.

A nivel de las interacciones con otros consumidores, incluyendo conoespecíficos, el elemento determinante del ámbito acuático y en particular en hábitats pelágicos, es la poca posibilidad de defender territorios (Connor, 2001: Gowans *et al.* 2007), incluso en odontocetos de hábitos costeros, aún con límites físicos definidos, la movilidad de la presa en conjunto a la necesidad de amplia movilización de los cetáceos, limita la posibilidad de defender territorios.

Connor (2001) hace una distinción entre interacciones antagónicas por traslape espacial de ámbitos hogareños y la territorialidad estricta. Tales interacciones antagónicas estarían más relacionadas con encuentros de conoespecíficos sin afiliación a un grupo local determinado, por lo que se les confiere un carácter más social. Para un territorio ser defendible, los recursos que ofrece deben de ser estables y en cierto grado sésiles, lo cual no es el caso de las presas típicas de los odontocetos. Las características efímeras y poco constantes del recurso base en el ámbito acuático, dificulta la monopolización de las presas por parte de los consumidores, lo que incide en el nivel y tipo competencia que se podría establecer. Stern & Friedlaender (2017) proponen que la variabilidad en la disponibilidad de recursos deviene en una estrategia de movilización considerable por parte de los mamíferos marinos y en particular

cetáceos. Esto tiene una consecuencia importante en las posibilidades de establecer escenarios de exclusión competitiva, ya que la alta movilidad diluye la posibilidad de competencia.

1.2 La diversidad de cetáceos en Golfo Dulce y la heterogeneidad de hábitat

Un aspecto relevante del área de estudio, para los objetivos de esta disertación, es la heterogeneidad de hábitat en GD. Estudios anteriores han definido el ámbito marino costero de este estuario, como un hábitat de características homogéneas (Cubero Pardo 1998, 2007ab). Sin embargo Oviedo *et al.* (2015), demuestra que GD es en realidad un hábitat heterogéneo.

La diversidad de cetáceos en función a la estructura del hábitat en GD, se analizó en detalle por Oviedo *et al.* (2015), sugiriendo un contraste importante, con lo descrito anteriormente en GD, en función a la heterogeneidad de este hábitat. Esta evaluación utilizó la estimación de los índices de abundancia relativa, así como el de diversidad de Simpson, de acuerdo a lo planteado en Flores-Ramírez *et al.* (1996) y Carlo *et al.* (1998). Lo anterior se complementó, con la determinación de las diferencias a nivel de estructura de comunidades, entre pares de unidades de paisaje marino de GD, mediante un índice de complementariedad entre la cuenca interna y el área del umbral, así como entre el área del umbral y la zona de transición-oceánica, siguiendo a Arellano & Halffter (2003).

En Oviedo *et al.* (2015) se obtuvieron 943 registros de avistamientos de cetáceos (2005-2014) constituidos por 12 especies, entre las que se incluyeron ocho de la familia Delphinidae. Entre estas especies hay un morfotipo a nivel de sub-especie, que sería único para el PTO: *S. longirostris centroamericana* (anteriormente conocido como delfín tornillo de Costa Rica). También se incluye una especie de la familia Kogiidae (*Kogia sima*), un representante de la familia Ziphiidae (*Ziphius cavirostris*) y dos representantes de la familia Balaenopteridae: la ballena jorobada (*Megaptera novaeangliae*) y el rorcual tropical (*Balaenoptera* sp.).

En este análisis, el índice de diversidad de Simpson reflejó un gradiente en el número de especies de cetáceos, que aumenta, desde la cuenca interna

hasta la zona de transición oceánica, mientras que el índice de complementariedad entre sub-áreas sustentó la diversificación de las comunidades de cetáceos, particularmente entre cetáceos en aguas internas del GD y aquellos en el ámbito abierto del Océano Pacífico, donde el cambio estructural en hábitat y en riqueza de especie es más notable.

Dos especies dominaron el ámbito interno de GD: el delfín nariz de botella costero y el delfín manchado en la cuenca interna, mientras que en la zona del umbral, la presencia del delfín nariz de botella consolida su relevancia con la extensión de sus hábitats de alimentación.

La presencia de ecotipos fue un aspecto importante de este estudio: el delfín nariz de botella (costero) domina los avistamientos en aguas someras del litoral interno en GD, mientras que, la forma oceánica de la misma especie tiene el mayor número de avistamientos en aguas profundas de GD. También, Oviedo *et al.* (2015) sugieren la posibilidad de un ecotipo para aguas internas en GD, que se diferenciaría en aspectos morfológico de *S.a. graffmani* que se encuentra fuera del Golfo.

1.3 Planteamiento del Problema

A pesar de que varias especies de delfínidos viven en simpatría, el conocimiento sobre las interacciones y mecanismos que regulan su coexistencia es notablemente limitado. En poblaciones simpátricas de delfines, la repartición de recursos y la diferencia espacio-temporal de nichos se reflejaría en los patrones de distribución, fidelidad geográfica y movilidad de esas poblaciones.

1.3.1 Objetivo General

El objetivo general de este estudio es definir como la diferenciación espacio-temporal de nichos y la estructura del hábitat en Golfo Dulce se refleja en la dinámica poblacional, específicamente en la fidelidad geográfica y uso de hábitat de delfines simpátricos en Golfo Dulce.

1.3.2 Los objetivos específicos

1.- Estimar algunos parámetros poblacionales, como la supervivencia de los delfines en simpatría nariz de botella (*Tursiops truncatus*) y delfines manchados pantropicales (*Stenella attenuata*) en Golfo Dulce.

2.- Evaluar el tamaño de las poblaciones de delfines nariz de botella y delfines manchados pantropicales.

3.- Determinar las diferencias en el uso del hábitat de delfines nariz de botella y delfines manchados pantropicales.

4.- Evaluar la relación entre el uso del hábitat y el patrón de dispersión y residencia de las poblaciones de delfines nariz de botella y delfines manchados pantropicales.

2. ENFOQUE METODOLÓGICO GENERAL

2.1 Área de Estudio: El Golfo Dulce es un estuario estratificado de origen tectónico, con una cuenca profunda interna de 215 m y un umbral de 60 m en su boca externa que restringe la circulación oceánica (Svendsen *et al.* 2006, Morales-Ramírez *et al.* 2015). Tiene una longitud de 50 km y 10-15 km de ancho, con una superficie total de 750 km². Situado en la región del Pacífico Sur de Costa Rica, entre los 8°33'N y 83°14'O (Svendsen *et al.* 2006). El clima es tropical húmedo con una estación lluviosa de mayo a principios de noviembre, lo que genera una precipitación promedio mensual de 100-700 mm.

El aporte principal de agua dulce proviene de los ríos Coto Colorado, Tigre, Esquinas y Rincón, con influencia directa en el patrón de circulación resultante en un estuario notablemente estratificado (Spongberg & Davis 1998) y en la conformación de esteros y zonas de manglares en sus zonas de influencia. Golfo Dulce por sus características fisiográficas e hidrológicas se puede dividir en tres sub-áreas:

1) una cuenca interna profunda (Z max= 215 m), con una capa anóxica a partir de los 100 metros (Brenes & León 1988) y circulación superficial restringida.

2) una zona externa llana (Z max= 70 m) (Hebbeln *et al.* 1996), con un umbral a 20 km de la boca del Golfo.

3) una tercer área corresponde a la zona transicional-oceánica en la boca del Golfo (Oviedo *et al.* 2009), que comunica a este con el océano Pacífico. En esta porción oceánica externa se alcanzan profundidades cercanas a los 1000 m, a una distancia de seis kilómetros (Fig. 1).

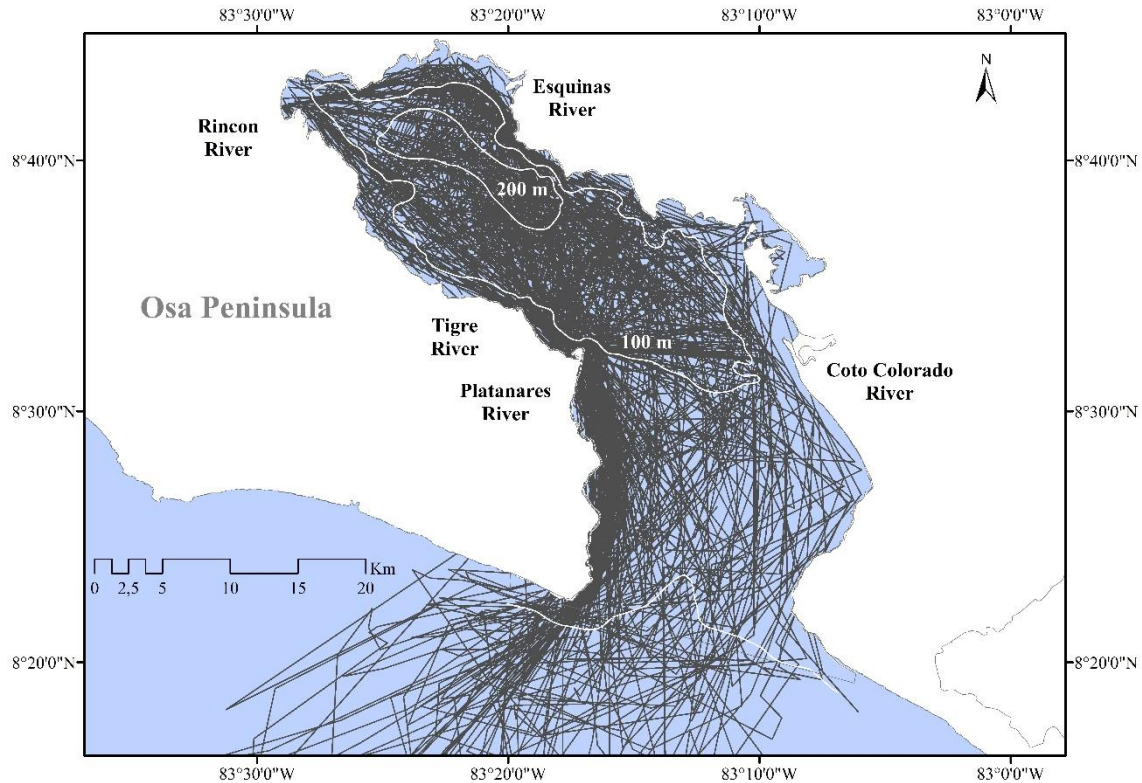


Figura 1. Área de estudio con detalle de la localización de los ríos de referencia y los recorridos de los muestreos en bote (2011-2015).

2.2 Recolección de Datos (Muestreos): Todos los muestreos en botes fueron dirigidos al registro y monitoreo de cetáceos, mediante una embarcación de 7m de eslora, con un motor cuatro tiempos fuera de borda de 115HP, en las tres sub-áreas descritas anteriormente para Golfo Dulce. Con la intención de abarcar una sub-área, de manera relativamente homogénea y cubrir espacialmente la mayor extensión posible, la navegación siguió un patrón de zig-zag desde el punto de origen (Bahía Rincón o Puerto Jiménez). Los muestreos presentados en esta disertación abarcaron dos temporadas: seca (Noviembre – Mayo) y lluvia (Junio – Octubre). A nivel general la colecta de datos de avistamiento usados en este estudio, se han realizado desde Marzo del 2005 hasta Agosto 2015.

Los muestreos diurnos se iniciaron en periodos matutinos (07:00-08:00) y finalizaron a mitad de la tarde (14:00-16:00). La unidad de muestreo a nivel general es el avistamiento de cetáceos. En los avistamientos de delfines, se utiliza la definición de grupo usada en Karczmarski *et al.* (2005). Cada registro de avistamiento se asocia a observaciones de conducta de acuerdo a lo descrito en Lusseau y Higham (2004), así como en Oviedo (2008).

Se registraron periódicamente las condiciones ambientales que afectan la detectabilidad de los grupos de delfines. Cada 30 minutos se realizó una lectura de posicionamiento por GPS (Garmin etrex H, cuatro metros de error aproximado), junto con lecturas de algunas variables ambientales, como la condición del mar (escala Beaufort), temperatura superficial del mar (medido a través de un termómetro de campo), ciclo de mareas, usando la tabla de marea del Módulo de Información Oceanográfica del Centro de Investigación en Ciencias del Mar y Limnología (CIMAR) de la Universidad de Costa Rica (www.miocimar.ucr.ac.cr) así como la presencia o ausencia de cetáceos. Lo descrito anteriormente permitió el registro sistemático del esfuerzo en campo (Fig. 1) y la creación de una matriz de presencia - ausencia de cetáceos independiente a los datos de avistamientos.

Durante cada avistamiento, el bote se acercó a una distancia aproximada de 100 m del objetivo y en seguida se anotó la hora del encuentro, especie, tamaño y composición de grupo. La composición del grupo se tipificó en: Adultos-Juveniles-Crías. En cada avistamiento se registró la conducta (inicial y a los 10 min del encuentro), junto con la posición espacial del bote, asumida como la posición relativa al grupo de cetáceos objetivo. Una vez completada la toma inicial de datos estándar del avistamiento y dependiendo del monitoreo de conducta para determinar alteraciones significativas, se inició el protocolo de seguimiento grupal que implicó:

- a) registro de foto-identificación por medio del método de captura -recaptura
- b) muestreo etológico por medio del protocolo de seguimiento grupal y observación y registro de conductas por barridos descritos en Mann (1999, 2000).

2.3 Muestreo Etológico: Se registraron dos tipos de datos de conducta:

1) Los datos de comportamiento inicial y a los 10 min del encuentro, se colectaron con la finalidad de generar información sobre uso de hábitat, considerando que el registro de conducta al inicio del encuentro, es el dato etológico menos influenciado por la presencia del bote. Adicionalmente permitió evaluar el efecto del bote en el grupo observado, cambios abruptos en conducta entre el registro inicial y el de retraso (10 min) señalaban posible perturbación y por ende cualquier otro registro perdía fidelidad.

2) Datos puntuales de conducta por barrido (Scan-Sampling por su denominación en Inglés), donde en ventanas de observación de dos min se registraron las conductas predominantes del grupo observado, bajo la premisa de que se considera como dato, aquella conducta predominante con 50% del grupo. Cada ventana de observación de 2 min se separó de la ventana consecutiva por un periodo de espera de 5 min, para minimizar la auto-correlación y fomentar la independencia estadística de cada dato en cada barrido. Las conductas registradas se encuentran basadas en el etograma modificado de Scheneider (1999) y utilizados en Neumann (2001), García & Dawson (2003), Oviedo (2008) y Stocking *et al.* 2009, donde los distintos tipos de comportamiento son clasificados dentro de cinco categorías: alimentación, movilización, socialización descanso y merodeo (Cuadro 1). Se favoreció el registro de estados de comportamiento por encima de los eventos para obtener proporciones y generar un presupuesto de actividad

A partir del año 2013 la colecta de datos en las observaciones de la conducta alimentaria se disgregó en dos etapas, de acuerdo a lo sugerido en Neumann & Orams (2003), *la persecución activa de presas* y *la apnea de captura- consumo de presas*, donde cada una de estas etapas puede ocurrir de tres maneras específicas:

a) *cooperativa*, cuando una porción importante de la población participa de manera sincronizada (coordinada) en el proceso de captura y consumo de

presas; el grupo evidencia una cohesión importante.

b) en grupo, cuando la captura y consumo de presas se hace ante una agregación numerosa de delfines; sin evidencias de coordinación entre el grupo.

c) individual, la captura y consumo se hace por individuos separados entre sí por más de 100 m; sin evidencias de sincronización en los movimientos.

Cada observación tipificada en la conducta alimentaria fue geo-referenciada y asociada a un dato de profundidad como *proxy* de la disponibilidad de presas (Bouchet *et al.* 2015), utilizando una capa batimétrica (The GEBCO_2014 Grid, versión 20150318, www.gebco.net) en ArcGIS 10.1, para luego hacer pruebas de hipótesis (no paramétrica Kruskal Wallis; Zar 2010).

2.4 Registro de fotoidentificación: En presencia de un grupo de delfines se obtuvieron fotos de las aletas dorsales de los individuos adultos y sub-adultos dentro del grupo, tan perpendiculares al eje corporal y de tantos individuos como fuera posible. Esto con el fin de conseguir el 100% de cobertura grupal, independientemente del grado de marcas naturales que cada individuo poseía (cortes, piquetes y cicatrices en el borde anterior y posterior de la aleta dorsal). Las fotos fueron tomadas con una cámara digital SLR (Canon 7D), combinada con un lente “zoom” telescópico de 400 mm.

Cuadro 1. Estados de comportamiento utilizados en la identificación de las actividades realizadas por los delfines nariz de botella (*T. truncatus*) y delfines manchados pantropicales (*S. attenuata*) en Golfo Dulce (modificado de Sheneider 1999).

| Estados de Comportamiento | |
|----------------------------------|--|
| Alimentación | Persecución activa o pasiva de la presa o consumo de la misma. Se puede observar que ocurra de manera individual, en grupos o cooperativa. |
| Socialización | Interacción entre los individuos de un grupo que involucra abundante contacto físico, demostraciones de asociación pasiva o activa a través de comportamientos profusos de superficie (agresión y actividad sexual). |
| Movilización | Movilización de un individuo o grupo en una dirección determinada. |
| Merodeo | Individuos se encuentran a poca distancia uno de otro, no presentan actividad coordinada de superficie en un periodo determinado de tiempo. |
| Descanso | Individuos que se encuentra en una posición estática en un determinado lugar, se observa poca actividad de superficie o movilizándose a una velocidad menor de la velocidad mínima del bote. |

Las fotografías tomadas durante los muestreos, fueron descargadas y organizadas en carpetas con la fecha del muestreo para construir el historial de captura y resguardar detalles como la presencia de delfines con lesiones dérmicas (Enfermedad Similar a Lacaziosis, LLD por su denominación en inglés: *Lacasiozis Like Disease*). Una vez organizadas en carpetas por temporadas, estas fueron introducidas dentro del programa ©Discovery para su análisis y clasificación, mediante una escala de calidad del 1 al 100%.

El procesamiento de fotografías se diseñó para minimizar cualquier sesgo inherente al muestreo, reforzando uno de los supuestos más importantes para marcaje captura-recaptura que es la probabilidad de captura homogénea de todos los individuos en el grupo. En base a lo anterior, el criterio de calidad se valoró antes que el nivel de distinción de las aletas (el grado y la cantidad de

marcas presentes en la aleta dorsal, en forma de cicatrices y muescas), sin importar que tan conspicuas fueran las marcas en una aleta. El ingreso al catálogo/matriz presencia/ausencia lo permitía un nivel de calidad fotográfica preestablecido de >70%. Las categorías utilizadas para la clasificación de las imágenes digitales se describen en el cuadro 2, siendo estas dependientes de los siguientes criterios: nitidez, ángulo de la aleta dorsal, y enmascaramiento.

Las carpetas pertenecientes a la categoría mayor a 70% fueron reclasificadas, en individuos marcados y no marcados. La mejor imagen de cada uno de los individuos presentes dentro de cada una de las fechas de muestreo se eligió como fotografía de identificación tipo, posteriormente incorporada al catálogo, como un individuo nuevo (captura) o un individuo ya catalogado (recaptura). Durante este proceso se asignó un código, fecha, zona de la aleta dorsal donde se presentaban las marcas, calidad de la imagen (%), posición geográfica del avistamiento, edad, presencia de cría, nombre, y nivel de distinción de las marcas 0-5 (Cuadro3).

Cuadro 2. Categorías utilizadas para la clasificación de las imágenes digitales.

| Categoría | Descripción |
|---------------------------|--|
| Descarte | Fotografías conteniendo agua sin delfines en la foto. |
| Menor de 60 % | Fotografías sin nitidez, fuera de foco o a larga distancia. |
| Entre 60-69 % | Fotografías que permite determinar las marcas de los individuos pero su calidad no es la adecuada (fotografías de poca nitidez) |
| Entre 70-79 % | Fotografías que cumplen con todos los criterios establecidos, por lo general parcialmente con deficiencia en ángulo o enmascaramiento. |
| Mayor a 80 % | Fotografías que cumplen con todos los criterios de calidad establecidos para ingresar al catálogo. |
| Vecino más cercano | Fotografías con evidencias de afiliación (ejemplo: madres y crías) |
| Varias | Fotografías de despliegue energético (saltos, persecución y captura de presas) o de identificación de presas. |

Cuadro 3. Grado de distinción en las marcas de las aletas dorsales utilizado en el proceso de foto-identificación.

| Distinción | Descripción |
|------------|--|
| 0 | Aleta dorsal sin muescas, cortes o cicatrices |
| 1 | Aleta dorsal con una o dos muescas pequeñas |
| 2 | Aleta dorsal con dos o más muescas de buen tamaño |
| 3 | Aleta dorsal con muescas grandes |
| 4 | Aleta dorsal con varias muescas grandes y cicatrices |
| 5 | Aleta dorsal deformada o amputada |

Modelo de captura - recaptura: Uno de los aspectos claves a considerarse en los análisis MCR utilizando modelos cerrados, es el cierre demográfico de la población a la emigración e inmigración permanente. Un modelo demográfico cerrado probablemente produce estimados más útiles utilizando pocos datos bajo un tiempo corto entre captura y recapturas posteriores, en contraste a un modelo de población abierto. El cierre demográfico considera el efecto de la conducta individual en la captura (heterogeneidad) y del efecto del tiempo entre ocasiones de captura. Es importante considerar que la heterogeneidad es diferente a la reacción adversa a la captura, la identificación fotográfica es en este caso, no invasiva, por lo que no requiere manipular la muestra y permite descartar este efecto. Los modelos poblacionales abiertos ofrecen la ventaja de poder considerar cambios en la población por movimientos, mortalidad y reclutamiento, pero son más sensibles a la heterogeneidad (Pollock *et al.* 1990, Pine *et al.* 2003).

El tamaño poblacional y los parámetros demográficos del delfín nariz de botella en GD, se estimaron por medio del diseño robusto (Pollock *et al.* 1990) con niveles primarios y secundarios de muestreo (Cuadro 4 para delfines nariz de botella, Cuadro 5 para delfines manchados pantropical). El diseño robusto integra una serie de modelos cerrados de corto tiempo en el nivel de muestreo secundario, donde se considera el efecto del tiempo de muestreo y la heterogeneidad en la probabilidad de captura. La variable tiempo se consideró como un indicador de la variabilidad ambiental a la que podría estar sometida la

población en estudio. Las diferencias entre las ocasiones secundarias de muestreo entre las especies evaluadas se deben a las diferencias básicas en ecología y conducta; para el delfín nariz de botella y dado su tamaño de grupo relativamente pequeños, los ciclos de no más de tres días son suficientes para garantizar el muestreo de toda el área de estudio y la posibilidad de que todos los individuos en la población tengan la misma posibilidad de ser capturados durante el ciclo, en el caso del delfín manchado, el cual se agrupa en agregaciones de más de 60 individuos, el espacio temporal de un mes como ocasión secundaria de muestreo, incrementa la posibilidad de que los ciclos ejecutados durante ese mes, efectivamente cubran completamente el área de estudio y facilite una probabilidad de captura homogénea para la población (Santostasi *et al.* 2016).

Los modelos de cierre demográfico se conectan entre sí, por un modelo de población abierta en el nivel primario de muestreo, permitiendo inferir dinámicas asociadas a las metapoblaciones (Kendall & Bjorkland 2001). Todos los modelos se analizaron por medio de la interface del software Mark en el ambiente "R"; R-Mark (Laake *et al.* 2013). Los parámetros de los modelos fueron los siguientes:

(S_j) supervivencia aparente a la primera temporada j para $j > 1$

(γ'') probabilidad de emigrar antes de la temporada j , estando presente en $j-1$, para $j > 1$

(γ') probabilidad de emigrar antes de la temporada j , estando ausente en $j-1$, para $j > 2$

(p_{ij}) probabilidad de primera captura en la muestra i de la temporada j para $i \geq 1$

(c_{ij}) probabilidad de recaptura en la muestra i de la temporada j para $i > 1$

(N_i) Tamaño de la población de individuos marcados

En el caso de este estudio se estableció a $p_{ij} = c_{ij}$, ya que se asumió que la fotoidentificación al no ser invasiva, no influyó en la probabilidad de que un delfín identificado previamente sea recapturado (Parra *et al.* 2006).

Se evaluaron tres clases de modelos de emigración temporal para estimar la supervivencia: 1) Emigración Markoviana (γ' γ''), donde la probabilidad de que

un delfín esté presente en GD, estaría condicionada a la presencia o ausencia en la ocasión de muestreo previa (Kendall *et al.* 1997; Kendall & Nichols 2002). 2) Emigración Azarosa ($\gamma' = \gamma''$), donde la probabilidad de que un delfín esté presente en GD, es independiente a la presencia o ausencia en la ocasión de muestreo previa, y finalmente 3) No emigración ($\gamma' = \gamma'' = 0$), donde no hay ningún movimiento fuera de GD.

Previo a la construcción y evaluación de modelos por Diseño Robusto, se corroboró el ajuste de la matriz de historial de capturas, utilizando una prueba de bondad de ajuste en el programa *Release GOF*, la falta de ajuste a la temporalidad, conllevó a estimar un factor de inflación a la varianza (\hat{c}) para nivelar la dispersión de los datos.

Cuadro 4. Estructura del muestreo para el diseño robusto del delfín nariz de botella: El nivel primario se constituyó de las temporadas Seca y Lluvia. El nivel secundario los meses de cada temporada

| Ocasiones Primarias | Lluvia 2011 | Seca 2011-2012 | Lluvia 2012 | Seca 2012-2013 | Lluvia 2013 | Seca 2012-2014 | Lluvia 2014 | Seca 2014-2015 |
|-----------------------|-------------|----------------|-------------|----------------|-------------|----------------|-------------|----------------|
| Ocasiones Secundarias | Jun (6) | Dic (3) | Jun (6) | Nov (3) | Jun (5) | Dic (2) | Jul (5) | Nov (1) |
| Mes (No. Ciclos) | Jul (7) | Ene (4) | Jul (6) | Ene (5) | Jul (6) | Ene (4) | Ago (3) | Dic (2) |
| | Ago(6) | Feb (3) | Ago (6) | Feb (6) | Ago (7) | Feb (4) | Oct (2) | Ene (3) |
| | | Abr (3) | | Mar (4) | Sep (6) | Mar (3) | | Feb (3) |
| | | | | | Oct (5) | | | Mar (2) |

Cuadro 5. Estructura del muestreo para el diseño robusto para el delfín manchado pantropical: El nivel primario se constituyó de las temporadas Seca y Lluvia. El nivel secundario los meses de cada temporada

| Ocasiones Primarias | Lluvia 2011 | Seca 2011-2012 | Lluvia 2012 | Seca 2012-2013 | Lluvia 2013 | Seca 2012-2014 |
|-----------------------|-------------|----------------|-------------|----------------|-------------|----------------|
| Ocasiones Secundarias | Junio | Diciembre | Junio | Noviembre | Junio | Diciembre |
| | Julio | Enero | Julio | Enero | Julio | Enero |
| | Agosto | Febrero | Agosto | Febrero | Agosto | Febrero |
| | | Abril | | Marzo | Septiembre | Marzo |
| | | | | | Octubre | |

Se construyeron 30 modelos que fueron seleccionados por medio del criterio de selección de Akaike (AICc), considerando la dispersión implícita por el factor de inflación a la varianza (\hat{c}) se utilizó el QAICc, bajo el criterio de que los modelos donde la diferencia expresada por el Delta-QAICc mayor a 10, carecen

de soporte (Burham & Anderson 2004) y que aquellos menores a dos no deben ser descartados.

Para obtener el tamaño total de la población, cada estimación de individuos marcados (\hat{N}) se relacionó a la proporción de individuos marcados en la muestra ($\hat{\theta}$), según lo detalla Wilson *et al.* (1999):

$$\hat{N}_{total} = \hat{N} / \hat{\theta}$$

La varianza se estimó por medio de:

$$\text{Var}(\hat{N}_{total}) = \hat{N}_{total}^2 [\text{Var}(\hat{N}) / \hat{N}^2 + 1 - \hat{\theta} / n\hat{\theta}^2]$$

Donde n es el número total de aletas dorsales individuales para lo cual se estimó $\hat{\theta}$. El coeficiente de variación para la población total $CV(\hat{N}_{total})$ se podría definir como la suma de los coeficientes de variación de \hat{N} y $\hat{\theta}$:

$$CV(\hat{N}_{total}) = \sqrt{((CV(\hat{N}))^2 + (CV(\hat{\theta}))^2)}$$

El intervalo de confianza estándar, podría de manera poco realista establecer el límite inferior en cero, Burnham *et al.* (1987) sugieren utilizar un intervalo de confianza log-normalizado, de manera tal, que el límite inferior estaría dado por la relación $\hat{N}_L = \hat{N}/r$, y el límite superior por medio de $\hat{N}_U = \hat{N}r$.

Para un intervalo de confianza del 95% r estaría dado por:

$$r = \exp\{ 1.96 \sqrt{\ln(1+(CV(\hat{N}_{total}))^2 + (CV(\hat{\theta}))^2)} \}$$

Donde $(1+(CV(\hat{N}_{total}))^2)$ es una aproximación de $\text{var}(\ln\hat{N}_{total})$.

Patrón de residencia y fidelidad de hábitat del delfín nariz de botella: Un enfoque similar al usado por Zanardo *et al.* (2016) fue utilizado para evaluar fidelidad de hábitat. Para esta evaluación fidelidad de hábitat se define como la tendencia de delfines nariz de botella de permanecer, o regresar y re-utilizar el GD.

Para ilustrar dicha tendencia se usaron tres medidas en base al número

de recapturas de los individuos identificados: 1) una tasa de recapturas por temporadas, que implica la proporción derivada del número de temporadas evaluadas donde un delfín ha sido recapturado, 2) tasa de recaptura mensual, proporción determinada por el número de meses que un delfín ha sido recapturado en fusión a todos los meses evaluados (Parra *et al.* 2006b, Vermeulen *et al.* 2016) y finalmente 3) un índice de fidelidad de hábitat, estimado como la proporción entre el número de recapturas entre el total de los días muestreados (Daly *et al.* 2014), donde el total de días muestreados se constituyen por el número de días evaluados entre la primera captura y la última recaptura de cada individuo.

Lo anterior permitió estandarizar el historial de captura, para así establecer un rango desde “0”, que implica un delfín recapturado solo una vez, hasta “1”, que determina un delfín recapturado todos los días de muestreo), cada medida fue analizada en detalles para corroborar diferencias estadísticamente significativas por medio de una prueba no paramétrica (Kruskal Wallis) a un nivel de significancia de $p < 0.05$.

Las tres medidas anteriores fueron posteriormente evaluadas en un análisis de agrupamiento de dos tipos: a) exploratorio mediante un análisis de agrupamiento jerárquico y un análisis de agrupamiento de promedios K, que estableció tres categorías de residencia: *residentes todo el año*, *residentes por temporadas* y *delfines transitorios*.

2.5. Patrón del agrupamiento de delfines en GD: Con la finalidad de analizar el patrón de agrupamiento del delfín nariz de botella y el delfín manchado pantropical se analizaron los registros de avistamientos de ambas especies desde Marzo 2005 hasta Marzo 2015. Cada grupo registrado cuenta con datos en detalle, sobre el mejor estimado en número de adultos, número de juveniles, número de crías y el tamaño total del grupo observado. Adicionalmente, cada avistamiento analizado en Golfo Dulce posee datos de conducta al primer encuentro y coordenadas geográficas de localización aproximada, por lo que utilizando una capa de batimetría (The GEBCO_2014 Grid, versión 20150318, www.gebco.net) en ArcGIS 10.1 se obtuvo el valor de profundidad máxima

puntual de cada avistamiento para luego establecer comparaciones y hacer pruebas de hipótesis (no paramétrica Kruskal Wallis; Zar 2010).

En base a los datos anteriores, se siguió un enfoque similar a Weir *et al.* 2008 al evaluar el patrón de agrupamiento del delfín oscuro (*L. obscurus*) en Nueva Zelanda, en función a la batimetría de las áreas frecuentadas por grupos maternos. Las categorías de grupos se modificaron en base a la composición de grupos maternos (aproximadamente > 1/3 del grupo total). El cuadro 6 describe las categorías de agrupamiento para el delfín nariz de botella, mientras que en el cuadro 7, se explican las categorías de agrupamiento del delfín manchado pantropical. Las definiciones de las categorías adultos, juveniles y crías, para el delfín nariz de botella se basan en Mann *et al.* (2000), mientras que para el delfín manchado pantropical se basan en lo descrito por Perrin (1975, 2001) así como en Perrin *et al.* (1987).

Cuadro 6. Patrón de agrupamiento del delfín nariz de botella en GD

| Tipo de Grupo | Descripción de los atributos |
|----------------------|--|
| Materno | Un grupo donde al menos un tercio de los individuos totales son crías |
| Reproductivo | Total ausencia de crías y socialización como conducta predominante en el grupo |
| Mixtos Grandes | Grupo que incluye a todas las categorías (Adultos, Juveniles y Crías), el número de individuos es > 20 |

Cuadro 7. Patrón de agrupamiento del delfín manchado pantropical en GD

| Tipo de Grupo | Descripción de los atributos |
|----------------------|--|
| Materno | Un grupo donde la cantidad de crías es \geq al 10% del total de delfines en el grupo |
| No crías | Total ausencia de crías en el grupo |
| Mixtos Grandes | Grupo que incluye a todas las categorías (Adultos, Juveniles y Crías), el número de individuos es > 70 |

Capítulo I.

La demografía, fidelidad de hábitat, conducta y patrón de agrupamiento del delfín nariz de botella costero (*Tursiops truncatus*) en Golfo Dulce, Costa Rica.

Resumen. El delfín nariz de botella costero en Golfo Dulce tiene una población pequeña de < 120 delfines, con individuos residentes que presentan una fidelidad de hábitat alta. Las hembras en lactancia residentes tienen un rango hogar pequeño y localizado, en comparación a la mayoría de los machos. Este patrón de residencia en hembras con crías se asocia a la disponibilidad de recursos y la relativa seguridad de las aguas someras del Golfo. Lo anterior resulta en una supervivencia aparente relativamente alta (0.90). Los tamaños poblacionales durante la temporada de lluvia y la temporada seca no muestran efectos por estacionalidad, lo que es consecuente en otros aspectos biológicos clave. Hay una porción ($\geq 45\%$) no residente de la población, que se caracteriza por transitoriedad fluida sin patrón estacional. Estos delfines transitorios conectarían a la población del GD, con una población del ecotipo costero a 300 km al norte en el Golfo de Nicoya, así como con la población aledaña en el Golfo de Chiriquí (Panamá).

3.1 INTRODUCCIÓN

El delfín nariz de botella costero es uno de los depredadores marinos más adaptables y conspicuos en áreas costeras y estuarinas a nivel mundial. Estos delfines habitan estuarios, bahías y ensenadas, que están generalmente expuestas a la transformación del hábitat de las zonas litorales, inducida por la presencia humana en las costas (Finn, 2005; Marley *et al.*, 2016,2017), lo que hace a este ecotipo sensible a efectos por causas antropogénicas (Bedjer *et al.*, 2006; Guerra *et al.*, 2014, Paiva *et al.*, 2015; Pirota *et al.*, 2015; Herra-Miranda *et al.*, 2016).

Dos ecotipos son reconocidos para el PTO; la forma oceánica ampliamente distribuida y documentada a lo largo del margen continental y ecotipo costero, presente al menos para zonas costeras en Centro América. Registros de delfínidos a lo largo de la ecoregión Nicoya, colectados desde 1986 al 2006 por el instituto SWFSC-NOAA, establecen a *T. truncatus* como la especie dominante por encuentros (n=144, 16% de todos los registros, Obis Sea Map). Dentro de la ZEE de Costa Rica y a lo largo del litoral Pacífico el delfín nariz de botella es avistado frecuentemente (May-Collado *et al.* 2005; Martínez - Fernández *et al.* 2011, 2014). Sin embargo, distinciones claves a nivel de ecotipos con base a diferencias en distribución y morfologías (Díaz-Gamboa *et al.* 2017), no son consideradas, incluso en registros generados por la intensa labor de investigación de SWFSC-NOAA para la ecoregión Nicoya (Obis-Sea Map).

La población de delfines nariz de botella en GD ha sido el foco de varias evaluaciones ecológicas en su distribución espacial (Acevedo & Burkhart, 1998; Cubero Pardo, 1998,2007a,b; Oviedo 2007; Oviedo *et al.* 2009, 2015; Bessesen *et al.* 2015; Pacheco-Polanco, 2015; Herra Miranda *et al.* 2016), patrones de asociación (Moreno & Acevedo-Gutierrez, 2016), la incidencia de enfermedades como la *Enfermedad Similar a Lacaziosis* (Bessesen *et al.* 2014) e incluso conductas particulares, como el compartir presas capturadas entre conoespecíficos (Federowicz *et al.* 2003).

Dada las condiciones generales de GD; este mar interno resulta en una excelente localidad modelo para estudiar el uso de hábitat de un depredador marino en condiciones de semi-aislamiento. Así mismo el delfín nariz de botella es un sistema modelo para evaluar la presencia y el uso de recursos de un generalista potencial en coexistencia con otro delfínido residente.

En este estudio se estimó la abundancia y algunos parámetros demográficos y el patrón de agrupamiento del delfín nariz de botella, mediante técnicas de captura - recaptura a través de fotoidentificación y en el marco de una evaluación general de la conducta de la especie.

3.2 RESULTADOS

3.2.1 *Abundancia y parámetros demográficos del delfín nariz de botella en GD*

Para la determinación del tamaño poblacional y los parámetros demográficos del delfín nariz de botella costero se realizaron 222 salidas para la captura fotográfica en GD, desde la temporada de lluvia del 2011 a la temporada seca del 2015, que equivalen a 1262 horas de muestreo a lo largo de 29 meses (Cuadro 8).

Se colectaron, clasificaron y analizaron 9362 fotografías, que permitieron la identificación de 99 individuos, de los cuales el 26% fueron registrados solo una vez, 24% se identificaron como hembras, 17% como machos y 58% no pudo ser identificado a nivel de género. La curva acumulativa de ingresos al catálogo por ocasión de muestreo (curva de descubrimiento, Fig. 2) muestra una tendencia asintótica para la segunda temporada seca por debajo de los 100 individuos, con identificaciones catalogadas con aletas muy distintivas ($D \geq 3$) como característica resaltante, de hecho, el porcentaje de individuos marcados es alto ($\theta = 0,9$).

Cuadro 8. Detalles del esfuerzo de investigación y de las fotografías para la identificación incorporadas al catálogo, de acuerdo al nivel de distintividad: D= 1, D= 2, D> 3.

| Temporada | No. Ciclos | No Surveys | No. Horas | No. IDs catalogadas (Nuevos) | | |
|----------------|------------|------------|-----------|------------------------------|-------|-------|
| | | | | D = 1 | D = 2 | D > 3 |
| Lluvia 2011 | 19 | 28 (286) | 143 | 20 | 11 | 22 |
| Seca 2011_2012 | 13 | 18 (188) | 94 | 26 | 0 | 25 |
| Lluvia 2012 | 18 | 44 (526) | 263 | 34 | 18 | 26 |
| Seca 2012_2013 | 18 | 29 (310) | 155 | 40 | 0 | 28 |
| Lluvia 2013 | 29 | 56 (582) | 291 | 0 | 0 | 30 |
| Seca 2013_2014 | 13 | 26 (313) | 156 | 0 | 0 | 0 |
| Lluvia 2014 | 10 | 16(156) | 78 | 0 | 0 | 0 |
| Seca 2014_2015 | 11 | 16(164) | 82 | 44 | 23 | 0 |

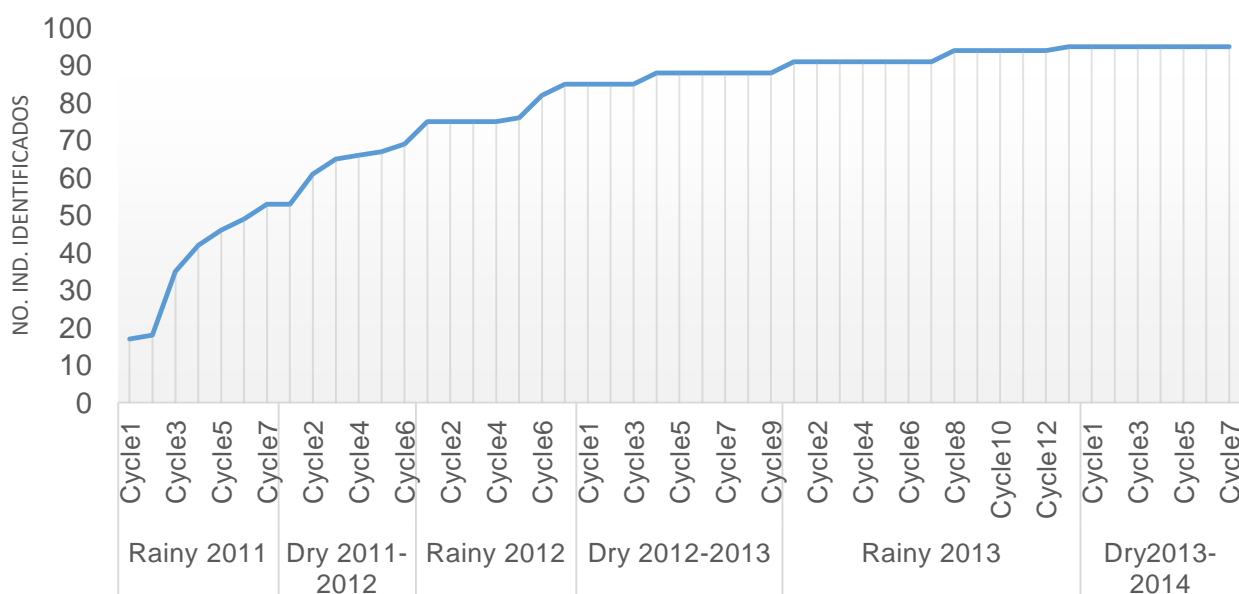


Figura 2. Curva de descubrimientos para el delfín nariz de botella costero en Golfo Dulce: La curva azul representa todos los individuos catalogados incluso aquellos observados solo una vez.

La prueba de bondad de ajuste para el delfín nariz de botella, resultó en una dispersión notable ($X^2 = 86.50$; $p < 0.05$, $df = 29$) sobre todo por efectos significativos de la prueba 2 (*TEST 2*), la cual indica heterogeneidad individual,

afectado la probabilidad de captura. Debido a la dispersión se estimó el factor de inflación a la varianza ($\hat{c} = 86.50/29 = 2.98$).

Se generaron 30 modelos a partir del historial de captura. Los modelos que se destacaron con mejor ajuste, fueron los de supervivencia aparente constante, durante las temporadas por grupo sexo y la probabilidad de captura constante, entre estos el de el de emigración azarosa se destacó ($\Delta QAICc = 0.00$), ningún otro modelo fue considerado dentro de un buen ajuste ($\Delta QAICc < 2$). El cuadro 9; detalla 15 de los 30 modelos generados bajo el diseño robusto.

En función de los ajustes presentados en la selección de modelos, se consideraron los estimados de parámetros demográficos para el modelo seleccionado bajo emigración azarosa (Cuadro 10). La supervivencia fue de un 90% para todos los grupos catalogados. La probabilidad de emigración fue de un 50%, mientras que la probabilidad de ser capturado o recapturados se mantuvo por debajo del 5%. Los estimados de tamaño poblacional para cada temporada mostraron diferencias en el aumento del coeficiente de variación con valores de 16%-29% (Cuadro 11). El tamaño poblacional de la especie sin cierre demográfico varía entre 73 a 100 delfines a lo largo de ocho temporadas (nivel primario del modelo robusto), sin embargo, estas diferencias no se sustentan significativamente al comparar los tamaños poblacionales por temporadas (Kruskal Wallis: $X^2 = 0.33$; $p > 0.05$, $df = 1$). Las diferencias en la abundancia entre hembras, machos y los individuos de género desconocido, son importantes pero sin significancia estadística (Kruskal Wallis: $X^2 = 5.85$; $p = 0.053$, $df = 3$).

3.2.2 Fidelidad de hábitat y residencia: El patrón de fidelidad de hábitat permitió establecer tres tipos de grupos en función a las recapturas en GD (Cuadro 12):

Residentes todo el año: Delfines nariz de botella de muy alta fidelidad de hábitat, representan aproximadamente cerca del 15% de los delfines identificados en GD. Se constituyen de hembras en lactancia y de machos en una proporción 1:1.

Residentes por temporadas: Delfines de alta fidelidad de hábitat que representan

un poco más del 30% de los individuos identificados en GD, estos pueden estar ausentes en una o más temporadas sin patrón estacional asociado, se componen de un grupo importante de hembras, incluyendo hembras en lactancia y comparativamente; un grupo reducido de machos.

Delfines transitorios: Delfines nariz de botella de muy baja tasa de recaptura, representan más del 50%, de los delfines identificados y catalogados en GD, en su mayoría no han sido asignado a un grupo de genero específico, sin embargo hay hembras en lactancia y machos en números muy reducidos.

Las diferencias entre estas categorías de fidelidad de hábitat fueron significativas, tanto para la valoración estacional (Kruskal Wallis: $X^2 = 76.09$; $p < 0.05$, $df = 2$) y mensual (Kruskal Wallis: $X^2 = 51.76$; $p < 0.05$, $df = 2$), así como para el estimado en base al índice de residencia (Kruskal Wallis: $X^2 = 76.11$; $p < 0.05$, $df = 2$).

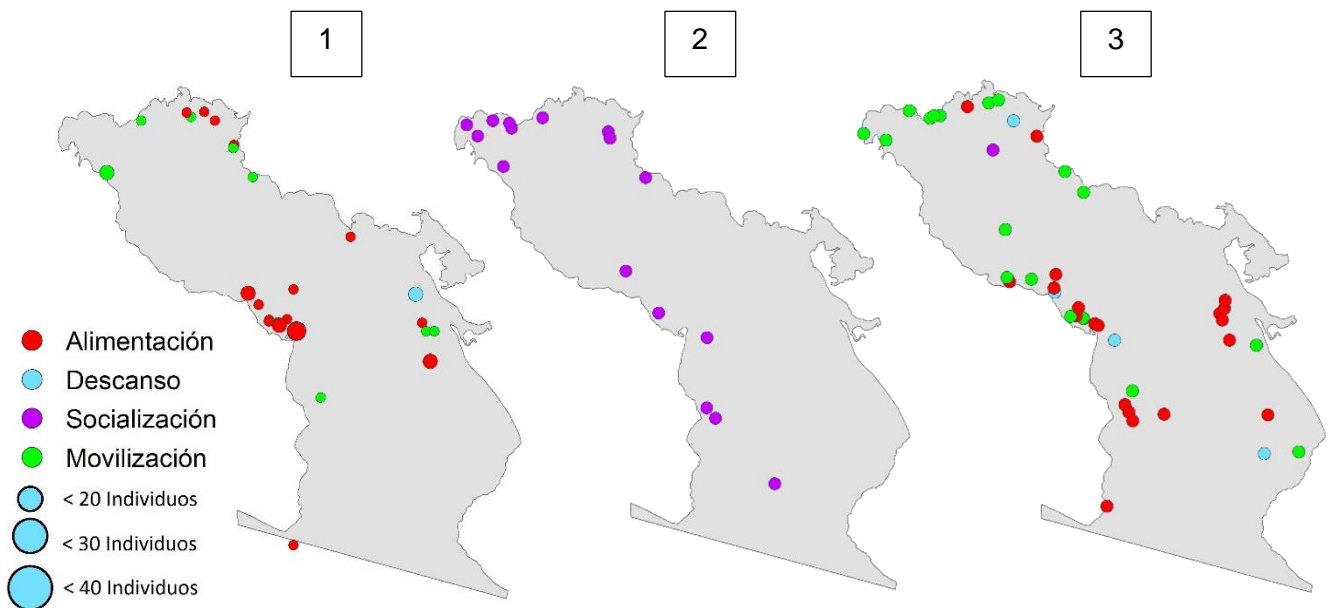


Figura 3. Patrón de agrupamiento del delfín nariz de botella en 1) grupos mixtos grandes, 2) grupos reproductivos de solo adultos y 3) grupos maternos. La escala de colores ilustra las conductas registradas al primer momento del avistamiento

Cuadro 9. Familia de modelos generados a partir del historial de captura del delfín nariz de botella costero en Golfo Dulce bajo el Diseño Robusto. Se resaltan en gris los modelos seleccionados de mejor ajuste. S= supervivencia aparente, P=probabilidad de captura, Het=heterogeneidad, Temp= Temporadas como nivel primario de muestreo y análisis, Mes= meses dentro de cada temporada, como nivel secundario de muestreo y análisis. El punto (.) indica factor constante.

| Modelo | No. Par. | QAICc | Delta QAICc | QAICc Ponderado |
|--|----------|--------|-------------|-----------------|
| S (.)P(.) Emigración Azarosa | 11 | 22.59 | 0.00 | 1 |
| S(.)P(Temp) Emigración Azarosa | 39 | 85.51 | 62.92 | 0.000 |
| S(Temp)P(Temp) Emigración Azarosa | 45 | 100.12 | 77.52 | 0.000 |
| S(.)P(Temp Ciclos) Emigración Azarosa | 150 | 449.01 | 426.41 | 0.000 |
| S(Temp)P(Temp Ciclos) Emigración Azarosa | 156 | 476.37 | 453.77 | 0.000 |
| S(.)P(.) Emigración Markoviana | 12 | 908.59 | 889.99 | 0.000 |
| S(.)P(.) Sin Emigración | 10 | 910.83 | 888.23 | 0.000 |
| S(.)P(Het) Emigración Markoviana | 14 | 912.84 | 890.24 | 0.000 |
| S(.)P(Het) Emigración Azarosa | 13 | 913.62 | 891.02 | 0.000 |
| S(.)P(Het) Sin Emigración | 12 | 915.04 | 892.44 | 0.000 |
| S(.)P(Ciclos) Emigración Markoviana | 19 | 918.32 | 895.72 | 0.000 |
| S(.)P(Ciclos) Emigración Azarosa | 18 | 918.90 | 896.30 | 0.000 |
| S(Temp)P(.) Emigración Markoviana | 18 | 918.91 | 896.32 | 0.000 |
| S(.)P(Ciclos) Sin Emigración | 17 | 919.19 | 896.59 | 0.000 |
| S(.)P(Ciclos) Sin Emigración | 16 | 919.84 | 897.24 | 0.000 |

Cuadro 10. Parámetros demográficos del delfín nariz de botella costero en GD, bajo el modelo de diseño robusto de emigración azarosa. LI= temporada de lluvia, Se= temporada seca, S= supervivencia aparente, p-hat probabilidad de captura, $\psi'=\psi''$ probabilidad de emigración. ♀=hembras, ♂=machos, D= desconocida

| <i>Tursiops truncatus</i> en Golfo Dulce | | | | | |
|--|---------------------|-------|-------|-------|----------------|
| Temporadas | ♀(24) | ♂(17) | D(58) | p-hat | $\psi'=\psi''$ |
| LI1-S1 | S= 0.90 (0.85-0.92) | | | 0.047 | 0.50 |
| S1-LI2 | | | | | |
| LI2-S2 | | | | | |
| S2-LI3 | | | | | |
| LL3-S3 | | | | | |

3.2.3 Patrón de agrupamiento del delfín nariz de botella en GD

De 431 avistamientos analizados del delfín nariz de botella, el 38% de los grupos observados (n=164) tenían crías dentro de la composición grupal. De estos, 44 avistamientos (24% de los grupos con crías y un 10,2 % de los avistamientos totales) se clasificaron como grupos maternos. De los grupos compuestos por adultos sub-adultos y juveniles (62%=267 avistamientos) solo 16 avistamientos se clasificaron como grupos reproductivos (6 % de los grupos sin crías y 3.7% de los avistamientos totales). Solo 26 avistamientos se categorizan como grupos notablemente grandes de composición mixta. Los grupos grandes se observaron en conductas de alimentación, al igual que la mayoría de los grupos maternos (Fig. 3). Adicionalmente, no hay estacionalidad en la presencia y tamaño de estos grupos (Kruskal Wallis: $X^2=1.1$, $p>0.05$, $df=1$), pero si hay diferencias significativas entre la localización de los grupos maternos y los reproductivos (Kruskal Wallis: $X^2=4.30$, $p<0.05$, $df=1$) y el tamaño de estos (Kruskal Wallis: $X^2=20.80$, $p<0.05$, $df=1$), siendo los grupos maternos más grandes.

Cuadro 11. Tamaño poblacional del delfín nariz de botella en GD, bajo el modelo de diseño robusto de emigración azarosa. θ = proporción de individuos marcados por temporadas, N-Marcados= tamaño poblacional de individuos marcados, N-Total= Tamaño poblacional total de la población evaluada, I.C = Intervalo de Confianza, C.V Coeficiente de Variación, ♀= delfines identificados como hembras, ♂= delfines identificados como machos; Desc.= delfines catalogados sin identificación de género.

| Temporada | Grupo | θ | N-Hat | N-Total | I. C | C.V |
|----------------|--------------|----------|---------------|---------------------|-------------|------|
| Lluvia 2011 | ♀ | 0.90 | 23.87 | 29.46 | 24.53-35.40 | 0.19 |
| | ♂ | | 16.87 | 20.82 | 16.74-25.91 | 0.22 |
| | Desc. | | 25.87 | 31.93 | 26.78-38.09 | 0.18 |
| | Total | | 82.23 | 68.05-89.96 | 0.19 | |
| Seca 2011-2012 | ♀ | 0.90 | 26.51 | 32.72 | 24.48-38.98 | 0.18 |
| | ♂ | | 22.51 | 27.79 | 22.98-33.60 | 0.19 |
| | Desc. | | 23.51 | 29.02 | 24.11-34.95 | 0.19 |
| | Total | | 89.54 | 74.57-110.67 | 0.18 | |
| Lluvia 2012 | ♀ | 0.90 | 20.72 | 25.58 | 21.00-31.15 | 0.20 |
| | ♂ | | 18.72 | 23.11 | 18.78-28.44 | 0.21 |
| | Desc. | | 26.72 | 32.98 | 27.73-39.24 | 0.17 |
| | Total | | 81.68 | 67.52-94.54 | 0.19 | |
| Seca 2012-2013 | ♀ | 0.90 | 24.93 | 30.77 | 25.72-36.83 | 0.18 |
| | ♂ | | 15.93 | 19.66 | 15.70-24.63 | 0.23 |
| | Desc. | | 27.93 | 34.48 | 29.10-40.86 | 0.17 |
| | Total | | 84.93 | 70.52-100.71 | 0.19 | |
| Lluvia 2013 | ♀ | 0.90 | 17.64 | 23.90 | 19.51-29.29 | 0.21 |
| | ♂ | | 18.64 | 25.25 | 20.73-30.78 | 0.20 |
| | Desc. | | 27.64 | 37.45 | 31.83-44.07 | 0.16 |
| | Total | | 86.61 | 72.06-100.93 | 0.19 | |
| Seca 2013-2014 | ♀ | 0.90 | 15.82 | 20.67 | 16.60-25.76 | 0.22 |
| | ♂ | | 17.82 | 23.29 | 18.94-28.64 | 0.21 |
| | Desc. | | 9.82 | 12.39 | 9.32-16.50 | 0.29 |
| | Total | | 77.40 | 63.63-94.18 | 0.24 | |
| Lluvia 2014 | ♀ | 0.90 | 20.80 | 26.26 | 21.63-31.89 | 0.20 |
| | ♂ | | 15.80 | 20.65 | 16.59-25.72 | 0.22 |
| | Desc. | | 20.80 | 26.26 | 21.63-31.89 | 0.20 |
| | Total | | 73.18 | 59.84-89.50 | 0.20 | |
| Seca 2013-2014 | ♀ | 0.90 | 27.47 | 34.68 | 29.24-41.14 | 0.17 |
| | ♂ | | 24.47 | 31.98 | 26.76-38.23 | 0.18 |
| | Desc. | | 26.47 | 33.42 | 28.08-39.78 | 0.18 |
| | Total | | 100.09 | 84.08-119.15 | 0.18 | |

Cuadro 12. Categorías de fidelidad de hábitats y patrón de residencia derivadas del análisis de agrupamiento por promedios K (APK), de acuerdo a tres medidas de niveles de recapturas del delfín nariz de botella en GD, Tasa por Temporadas, Tasa Mensual e Índice de Residencia). ♀= hembras, incluye hembras en lactancia, ♂=machos, D= sin género asignado. Residente 1= residente todo el año, Residente 2=residente por temporadas

| | Tasa por Temporadas A.P.K | Tasa Mensual A.P.K | Índice Residencia A.P.K |
|--------------------------|-----------------------------------|-----------------------------------|-----------------------------------|
| Delfines Residente 1 | 11% (N=10) ♀=5 ♂=5 D=0 | 5% (N=5) ♀=2 ♂=3 D=0 | 13% (N=12) ♀=6 ♂=6 D=0 |
| Delfines Residente 2 | 35% (N=32) ♀=10 ♂=7 D=15 | 19% (N=17) ♀=10 ♂=6 D=1 | 42% (N=38) ♀=12 ♂=7 D=19 |
| Delfines Transitorios | 54% (N=49) ♀=9 ♂=4 U=36 | 76% (N=69) ♀=13 ♂=7 U=49 | 45% (N=41) ♀=7 ♂=3 U=31 |

3.2.4 La conducta del delfín nariz de botella en GD

En esta sección se presentan los resultados de los datos de conducta en forma de presupuesto de actividad (Lusseau & Higham 2004, Stocking *et al.* 2009, Dans *et al.* 2008). Para el delfín nariz de botella, se seleccionaron 238 ventanas de observación de 2 min (de 386 registros), cada una generada del muestreo puntual por barrido (Mann 1999). Todas las ventanas corresponden a la temporada de lluvia (2011-2015), donde el muestreo etológico fue más intenso y homogéneo, comparado con las oportunidades de observación en la temporada seca. Adicionalmente la mayoría de las observaciones en la temporada seca fueron incompletas por perturbación del muestreo por la presencia de botes turísticos.

El presupuesto de actividad del delfín nariz de botella concentra la mayoría de las observaciones de conducta en superficie que incluyen

alimentación (38%) y la movilización (32%), seguido en por la socialización (24%) como las conductas de mayor importancia (Fig. 4). No hubo diferencias significativas entre los estados dominantes Alimentación-Movilización (Kruskal Wallis: $X^2 = 0.12$; $p > 0.05$, $df = 1$).

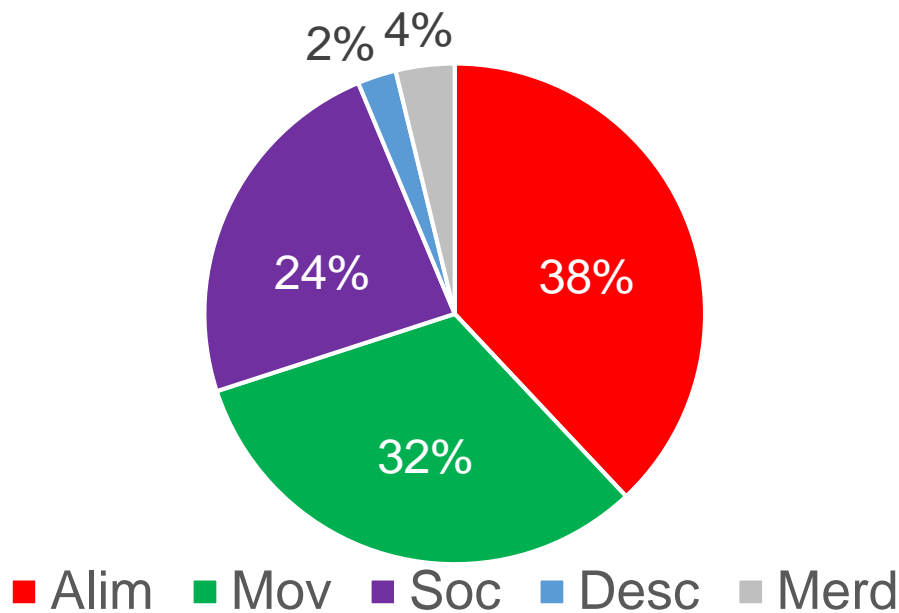


Figura 4. Presupuesto de actividad del delfín nariz de botella en Golfo Dulce durante las temporadas de lluvias 2011-2015. Alim= Alimentación, Mov= Movilización, Soc= Socialización, Desc= Descanso, Merd= Merodeo.

Al considerar la disgregación de la conducta alimentaria en fases (Fig. 5), mediante la profundidad asociada a cada observación, se evidencia para el delfín nariz de botella, que las profundidades donde ocurren la fase de persecución y de apnea de captura-consumo de presas, no se diferencian significativamente (Kruskal Wallis: $X^2 = 1.22$; $p > 0.05$, $df = 1$), estas fases corresponden solo a la categoría de estrategia alimentaria individual que fue la única estrategia observada durante los muestreos de conducta.

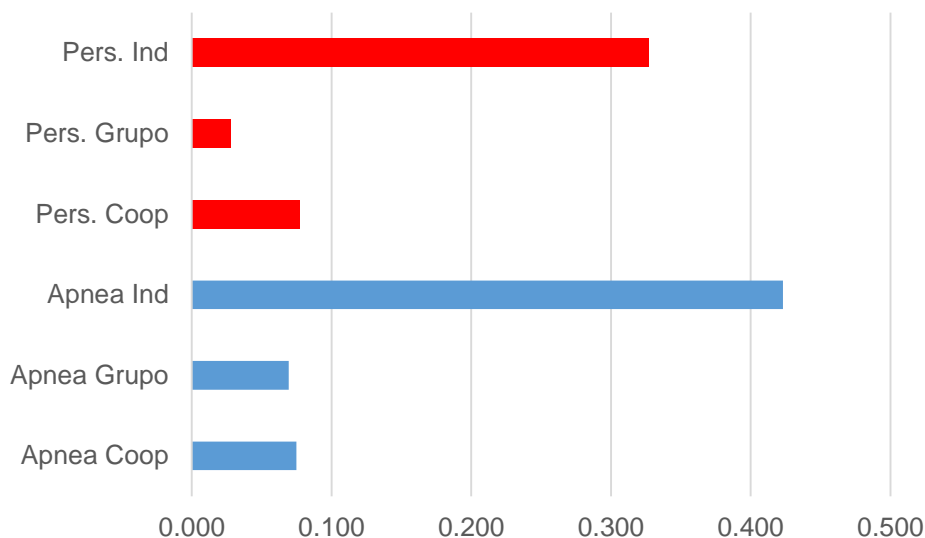


Figura 5. Conducta alimentaria del delfín nariz de botella: persecución individual de presas (Pers. Ind.), persecución en grupo de presas (Pers. Grupo), persecución cooperativa (Pers. Coop), apnea individual (Apnea Ind), apnea en grupo (Apnea Grupo), apnea cooperativa (Apnea Coop).

3.3 DISCUSIÓN

El delfín nariz de botella costero en GD, está presente todo el año, y conforma una población local muy discreta en tamaño poblacional. Los resultados muestran la existencia de un grupo con alta fidelidad de hábitat, que se comportan como residente y otro grupo que entra y sale del golfo sin un patrón discernible.

3.3.1 *La supervivencia y el tamaño poblacional del delfín nariz de botella costero en GD*

Un número importante de delfines nariz de botella costeros identificados y recapturados en GD, fue inconsistente a lo largo de las 8 temporadas de muestreo primario, por lo que esta población no puede considerarse bajo cierre demográfico (Smith *et al.* 2013). En contraste, una porción igualmente relevante de la población mostró recapturas consecutivas, por lo que esos delfines se consideran residentes, precisamente los individuos identificados a nivel de género (sexo), incluyendo hembras con crías poseen atributos residentes.

El tamaño poblacional del delfín nariz de botella en GD es representativo de una población pequeña (> 120 individuos), un aspecto común en la especie dentro de hábitats costeros protegidos como estuarios y lagunas costeras (Wells and Scott 1990; Currey *et al.* 2007, Fruet *et al.* 2011, Smith *et al.* 2013, Fruet *et al.* 2015, Vermeulen & Brager 2015). Hay una fluctuación aparente en el tamaño poblacional entre la temporada de lluvia y la temporada seca, sin embargo, las diferencias entre temporadas no son significativas. La variación en número de individuos marcados no posee un patrón establecido, lo que es consecuente con el modelo de emigración azarosa que presento el mejor ajuste. La diferencia en número de individuos entre periodos primarios, es un factor previamente documentado en evaluaciones similares (MCR diseño robusto) con delfín nariz de botella en otras latitudes (Smith *et al.* 2013, Vermeulen & Brager 2015, Santostasi *et al.* 2016).

La interpretación que esta evaluación se asocia solo a la entrada y salida de individuos de GD, en relación al uso de área, tal como lo indica la probabilidad de emigración, sin que signifique una tendencia en la variación de la abundancia de la especie. Adicionalmente, la falta de estacionalidad es un factor que es atribuible al carácter geográfico tropical del área de estudio, que provee una estabilidad relativa en comparación a los cambios ambientales de hábitats templados sometidos a la estacionalidad.

Se esperaría que la supervivencia de un individuo adulto de delfín nariz de botella permanezca constante entre periodos relativamente cortos, en relación a la longevidad de la especie: > 60 años para hembras - \approx 50 años para machos (Wells & Scott 2017). El estimado de supervivencia aparente de adultos del delfín nariz de botella costeros por temporada es relativamente alto, pero comparativamente más baja que en otras poblaciones de la especie evaluadas ($S=0.95$ en Bunbury al suroeste de Australia: Smith *et al.* 2013; $S=0.93$ en Laguna de Patos, Brazil: Fruet *et al.* 2015, $S=0.97$ en Bahía de San Antonio, Argentina: Vermeulen & Brager 2015). La supervivencia aparente en Golfo Dulce puede estar afectada por la incidencia notable de individuos de carácter transitorio (Bearzi *et al.* 2011, Santostasi *et al.* 2016).

A pesar de que el modelo de mejor ajuste, se caracterizó por supervivencia y probabilidad de captura constantes, es importante reconocer que las diferencias individuales en conducta y la habilidad de cada delfín de salir del GD, inciden en la supervivencia y probabilidad de captura. Para contrarrestar el sesgo asociado durante el muestreo en campo, los muestreos se enfocaron en proveer una distribución equitativa de la probabilidad de captura fotográfica dentro de cada encuentro con delfines nariz de botella. Lo anterior se facilitó por el patrón de agrupamiento de la especie en GD, en grupos de tamaño relativamente manejables, que hizo posible tener una cobertura fotográfica equitativa en la mayoría de las ocasiones de captura fotográfica. Adicionalmente, la selección y análisis fotográficos siguieron criterios estrictos de calidad fotográfica y distintividad de la aleta dorsal, que posibilita consolidar la probabilidad de captura equitativa para cada individuo dentro del grupo muestreado.

El delfín nariz de botella en GD tiene una población discreta donde la concentración de individuos residentes la constituyen las hembras en lactancia. Estas tienen un rango hogar relativamente pequeño y localizado y mayor fidelidad de área que los machos (Connor *et al.* 2001, Gubbins 2002, Urian *et al.* 2009). Esto les permite tomar ventaja de la disponibilidad de recursos y la relativa seguridad de las aguas someras del Golfo (Heithaus & Dill, 2002). La ausencia de significancia estadística entre los tamaños poblacionales durante la temporada de lluvia y la temporada seca es congruente y sustenta la falta de estacionalidad en el patrón de agrupamiento local de la especie. De igual forma las diferencias en total de individuos hembras (que en su mayoría fueron identificadas como hembras, por asociarse muy cercanamente a una cría) y machos, parece seguir un patrón similar al de los grupos maternos y los grupos reproductivos de adultos y subadultos.

En contraste, machos y hembras no reproductivas tendrían un rango hogar más amplio a nivel geográfico resultando en emigración temporal al buscar optimizar el acceso a presas y a oportunidades de copula y reproducción (Smith *et al.* 2013). Estos delfines transitorios conectarían a la población del GD, con una población del ecotipo costero de la especie, a 300 km al norte en el Golfo de

Nicoya, así como con la población aledaña en el Golfo de Chiriquí (Panamá).

3.3.2 Patrón de agrupamiento del delfín nariz de botella costero en GD

El delfín nariz de botella costero en el área de estudio se observa en tres patrones básicos de agrupamiento que difieren significativamente en la cantidad de individuos por grupo: 1) grupos maternos de tamaño medio: entre 8 y 16 delfines por grupo, 2) grupos reproductivos de solo adultos, sub-adultos y juveniles de entre 2 a 14 individuos y 3) grupos de composición mixta, notablemente grandes: >20 individuos. La alimentación como conducta más frecuente destaca en los grupos maternos y los de gran tamaño, con avistamientos donde se observaron delfines en búsqueda y captura de presas agregados en locaciones específicas de GD, que sustentan la delimitación de hábitats críticos de alimentación sugeridas por estudios anteriores (Oviedo 2007, Oviedo 2008, Oviedo *et al.* 2009, 2015, 2018). Las diferencias a nivel de cantidad de individuos por tipo de agrupación, donde los grupos de hembras con crías, son más grandes que los grupos reproductivos, se enmarcan por la ausencia de un patrón temporal que influya en la segregación de dichos grupos.

Los grupos maternos y los grupos reproductivos presentan posiciones geográficas distintas. De acuerdo a los datos de conducta, grupos de hembras con crías se mueven fuera de las zonas de mayor agregación de grupos reproductivos de solo adultos y subadultos, al norte de cuenca interna del Golfo. El comportamiento y las características de los grupos maternos de delfín nariz de botella en GD, concuerda con los sugerido por Weir *et al.* (2008), donde la segregación activa de grupos maternos en aguas poco profundas, se usa como estrategia para aminorar el riesgo de depredación y de encuentro con machos en edad reproductiva. La posibilidad de infanticidios y de interacción negativa con hembras en lactancia para incrementar las posibilidades de copula y reproducción, se han documentado anteriormente para el delfín nariz de botella en zonas costeras relativamente similares (Mann *et al.* 2000; Dunn *et al.* 2002, Moller *et al.* 2006, Robinson 2014, Días López *et al.* 2017), así como en otros delfinidos costeros (*Sousa chinensis*: Zheng *et al.* 2016; *Sotalia guianensis*: Freitas-Nery & Marino-Simao 2009).

Las observaciones de grupos maternos de delfín nariz de botella, bajo las acotaciones definidas para esta tipificación, representa solo el 10% de las observaciones documentadas en este análisis. Sin embargo, los avistamientos de este tipo específico de grupo en la cuenca interna de GD, da evidencias relevantes sobre la adecuación biológica de la especie en relación al uso de hábitat del área de estudio. GD no solo es relevante como área de aprovisionamiento y consumo de energía, tal como lo define Herra-Miranda *et al.* (2016), sino también un hábitat crítico para la reproducción y cría de la especie.

3.3.3 La conducta del delfín nariz de botella costero en GD

En la conducta del delfín nariz de botella en GD, destaca la relevancia de la alimentación como actividad primaria en interface con la movilización. Las fases correspondientes a la alimentación cooperativa, donde la sincronización grupal media la competencia intraespecífica (Gowans *et al.* 2007), fue muy escasa y poco relevante en comparación a la persecución, e inmersión - apnea correspondiente a la estrategia de alimentación individual. Los eventos observados de alimentación individual se localizan en las desembocaduras de los ríos (Herra-Miranda *et al.* 2015), tal como se mencionó anteriormente y las presas capturadas que se documentaron en estos eventos son variadas: peces demersales y pelágicos de tamaño medio y grande, tal como se reporta en Fedorowicz *et al.* (2003).

Se recomienda evaluar parámetros reproductivos relativos a hembras residentes con crías, para determinar algunas características de la historia de vida de la especie en GD.

Capítulo II.

La demografía, conducta y el patrón de agrupamiento del delfín manchado pantropical (*Stenella attenuata graffmani*) en Golfo Dulce, Costa Rica.

Resumen. El delfín manchado pantropical en GD, es una especie de delfín semi-pelágico con un tamaño poblacional discreto de <400 individuos. El golfo representa un hábitat crítico de alimentación para esta población, que sustentaría un grupo discreto de delfines condicionado a la disponibilidad del recurso presa. Hay una porción de la población ($\approx 35\%$) con fidelidad de hábitat de tipo residente. La porción residente de la población de delfines manchados pantropical en GD, está compuesta por grupos de hembras con crías, estos últimos coinciden a nivel espacio-temporal con grupos de solo adultos y sub-adultos. Al ser residentes, esta población evidencia una supervivencia aparente alta (≥ 0.98), enmarcada por un patrón de emigración sin efecto de la estacionalidad. Se estima una porción de $\approx 65\%$ de individuos transitorios en Golfo Dulce.

4.1 INTRODUCCIÓN

El delfín manchado pantropical *Stenella attenuata* se distribuye a lo largo del Pacífico Tropical Oriental (PTO), esta especie junto con el delfín tornillo (*S. longirostris*) han estado asociadas a la mortalidad inducida por la pesquerías de redes de cerco del atún aleta amarilla (Scott *et al.* 2012).

Poco se sabe de las características demográficas y los aspectos sociales de delfínidos oceánicos de amplio rango geográfico, como el delfín manchado pantropical. Debido a su amplio rango geográfico y su patrón de agregación (>100), técnicas de captura - recaptura (MCR) por medio de la foto-identificación, incluso el análisis genético son de difícil aplicación para el seguimiento y monitoreo de estos delfines, por el costo implícito de establecer estudios longitudinales a escalas geográficas acordes a los hábitos de estas especies (Gowans *et al.* 2007)

El delfín manchado pantropical costero (*S. attenuata graffmani*) es probablemente el cetáceo más representativo del litoral Pacífico de Costa Rica. Varios aspectos relativos a su ecología en aguas costarricenses han sido documentados desde finales de los 90s, en particular su presencia y distribución (Acevedo 1996, Acevedo & Buckhart 1998, Cubero-Pardo 1998, May-Collado *et al.* 2005, Cubero-Pardo 2007a, Oviedo 2007, Oviedo *et al.* 2009, Martínez *et al.* 2011, 2014, May Collado & Forcada 2012, Oviedo *et al.* 2015), identidad genética (Escorza-Treviño *et al.* 2005), conducta (May-Collado & Morales 2005, Cubero-Pardo 2007b, Oviedo 2007, 2008, Oviedo *et al.* 2018), interacción con pesquerías (Palacios-Alfaro 2006) y actividades de turismo (Montero-Cordero & Lobo 2010). No obstante, la abundancia; el cual es un atributo clave del uso de hábitat, así como otros aspectos de su ecología aún no han sido evaluados en profundidad.

La fisiografía de GD como mar interno, facilita muchos de los retos logísticos anteriormente mencionados y facilitó esta evaluación usando modelos de captura - recaptura a través de la fotoidentificación (Wursig & Jefferson 1990). También permite el registro sistemático de conducta, para establecer inferencias sobre los aspectos bióticos del golfo como la influencia de la disponibilidad de presas en la ecología del delfín manchado pantropical.

4.2 RESULTADOS

Para esta evaluación MCR específica; se realizaron 201 salidas destinadas a la captura fotográfica del delfín manchado pantropical en GD desde 2011 al 2014, que equivalen a 1102 horas a lo largo de 25 meses. Los detalles se muestran en el cuadro 13.

Cuadro 13. Detalles del esfuerzo de investigación y de las fotografías para la identificación incorporadas al catálogo, de acuerdo al nivel de distintividad: $D=1$, $D \geq 2$, $D > 3$.

| Temporada | No. Meses | No Surveys | No. Horas | No. IDs catalogadas (Nuevos) | | |
|----------------|-----------|------------|-----------|------------------------------|------------|------------|
| | | | | $D = 1$ | $D \geq 2$ | $D \geq 3$ |
| Lluvia 2011 | 3 | 28 (286) | 143 | 17 | 22 | 24 |
| Seca 2011_2012 | 5 | 18 (188) | 94 | 74 (57) | 59 (37) | 25 (1) |
| Lluvia 2012 | 4 | 44 (526) | 263 | 89 (15) | 65 (6) | 25 (0) |
| Seca 2012_2013 | 4 | 29 (310) | 155 | 111 (22) | 71 (6) | 25 (0) |
| Lluvia 2013 | 5 | 56 (582) | 291 | 134 (23) | 72 (1) | 25 (0) |
| Seca 2013_2014 | 4 | 26 (313) | 156 | 182 (48) | 73 (1) | 25 (0) |

Para el delfín manchado pantropical se analizaron 26352 fotografías, que derivó en la identificación de 280 individuos, de los cuales 65% fueron registrados solo una vez.

La curva de descubrimiento, o la curva acumulativa de ingresos al catálogo por ocasión de muestreo muestra tres tendencias (Fig. 6): una curva no asintótica que incorpora a todas las identificaciones incluyendo aquellas con individuos solo capturados y registrados una única vez. Otra curva que se hace asintótica solo con identificaciones de característica en distintividad mayor a uno, y finalmente, una curva casi constante de individuos catalogados con aletas muy distintivas ($D \geq 3$).

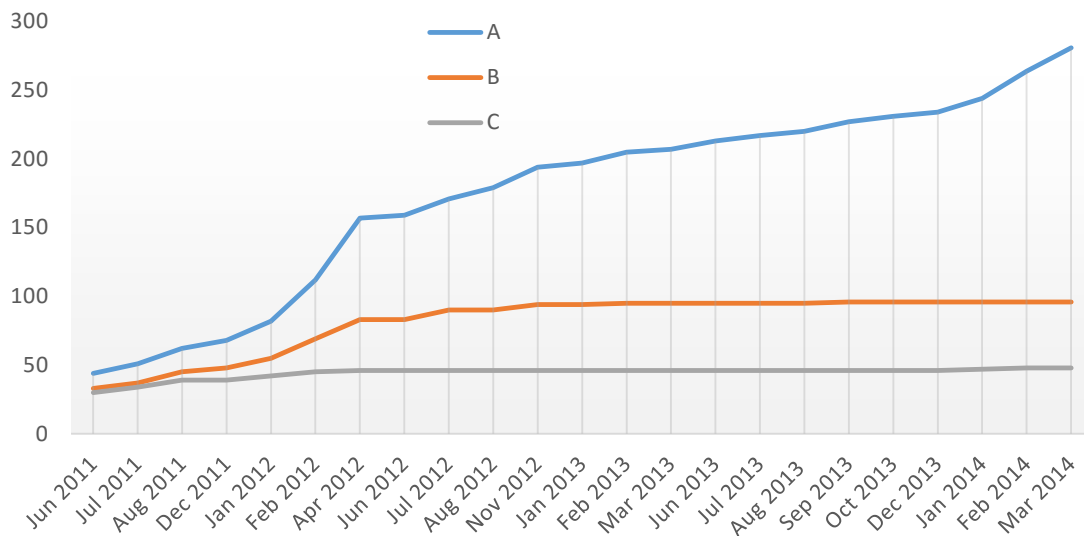


Figura 6. Curvas de descubrimientos para el delfín manchado pantropical en Golfo Dulce: A) La curva azul representa todos los individuos catalogados incluso aquellos registrados solo una vez, B) La curva naranja representa solo aquellos individuos con aletas dorsales con distintividad mayor a 1, C) La curva en gris representa los individuos con aletas dorsales catalogadas bajo un nivel de distintividad mayor o igual a tres

Para el delfín manchado pantropical la prueba de bondad de ajuste mostró una dispersión notable ($X^2 = 22.81$; $p < 0.05$, $df = 8$) sobre todo por efectos significativos de la prueba 2 (TEST 2), la cual hace referencia específica, de cómo la probabilidad de captura es afectada por la heterogeneidad individual, lo cual es debidamente tratado en los modelos planteados. Debido a la dispersión se estimó el factor de inflación a la varianza ($\hat{c} = 22.81/8 = 2.85$). Se generaron 30 modelos a partir del historial de captura de individuos catalogados bajo el criterio de calidad > 70 y distintividad > 1 .

Los modelos que se destacaron como de mejor ajuste, fueron los de supervivencia aparente durante las temporadas constante por grupo sexo y la variación en la probabilidad de captura por heterogeneidad, entre estos el de mejor ajuste ($\Delta QAI Cc = 0.00$) fue el de no emigración, en segundo nivel el modelo de migración azarosa también fue considerado dentro de un buen ajuste

($\Delta QAIc_c = 1.72$). El cuadro 14 detalla 15 de los 30 modelos generados bajo el diseño robusto.

En función de los ajustes presentados en la selección de modelos, se consideraron los estimados de parámetros demográficos para ambos modelos escogidos: para la no emigración (Cuadro 15) y la emigración azarosa (Cuadro 16). Los estimados de tamaño poblacional para ambos modelos variaron en el aumento del coeficiente de variación; para los modelos de no emigración se mantuvieron entre 7%-10% (Cuadro 17), mientras que los estimados considerando emigración azarosa entre el 7%-12% (Cuadro 18).

Si se considera a la población de delfines manchados en GD bajo un patrón de no movimiento fuera del área de estudio, el tamaño poblacional de la especie varía entre 217 a 422 delfines para el modelo de no emigración, mientras que para el modelo de emigración azarosa, el tamaño poblacional varía entre 187 a 368 individuos. Sin embargo, al comparar los tamaños poblacionales de acuerdo al tipo de modelo, estas diferencias no se sustentan significativamente (Kruskal Wallis: $X^2 = 1.47$; $p > 0.05$, $df = 1$). Las diferencias entre los tamaños poblacionales entre hembras y machos para ambos modelos si son significativas (Kruskal Wallis: $X^2 = 6.16$; $p < 0.05$, $df = 1$), en contraste a la falta de soporte estadístico en las diferencias para el tamaño poblacional del delfín manchado pantropical en GD entre temporadas (Kruskal Wallis: $X^2 = 0.003$; $p > 0.05$, $df = 1$).

4.2.1 Patrón de agrupamiento del delfín manchado pantropical en GD

Los grupos maternos del delfín manchado pantropical (Cuadro 19), no presentaron diferencias significativas en tamaño de grupo (Kruskal Wallis: $X^2 = 2.38$; $p > 0.05$, $df = 1$) y profundidad (Kruskal Wallis: $X^2 = 0.58$; $p > 0.05$, $df = 1$) donde se documentó el avistamiento entre temporadas (Fig. 7). De igual manera, los grupos sin crías no se diferencian estadísticamente por tamaño de grupo (Kruskal Wallis: $X^2 = 0.06$; $p > 0.05$, $df = 1$) y profundidad (Kruskal Wallis: $X^2 = 2.72$; $p > 0.05$, $df = 1$) entre la temporada de lluvia y la seca, la misma tendencia se presentó con los grupos mixtos de gran tamaño. En relación al tipo de grupo,

las diferencias entre el tamaño de los mismos si se sustentan estadísticamente (Kruskal Wallis: $X^2 = 83.1$; $p < 0.05$, $df = 1$).

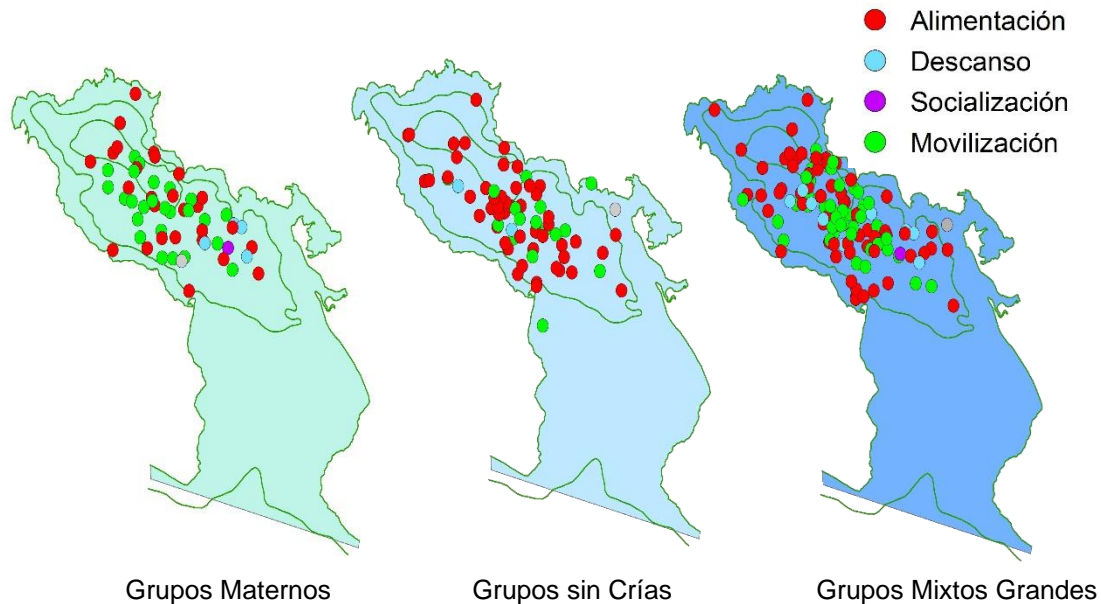


Figura 7. Patrón de agrupamiento del delfín manchado pantropical en 1) grupos maternos, 2) grupos de solo adultos y subadultos 3) grupos mixtos grandes. La escala de colores ilustra las conductas registradas al primer momento del avistamiento.

4.2.1 La conducta del delfín manchado pantropical costero en GD

Para el delfín manchado pantropical se seleccionaron y analizaron 438 registros de conductas (de 1187 registros en total), generados en la temporada de lluvia (2011-2015), donde el muestreo etológico fue más homogéneo, en contraste con las oportunidades de observación en la temporada seca, las cuales frecuentemente se interrumpían por perturbación del muestreo ante la presencia de botes turísticos. En el caso del delfín manchado pantropical la mayoría de las observaciones de conducta (Fig. 8) correspondieron a la alimentación (43%) y la movilización (40%). No hubo diferencias significativas entre ambos estados dominantes (Kruskal Wallis: $X^2 = 1.17$; $p > 0.05$, $df = 1$).

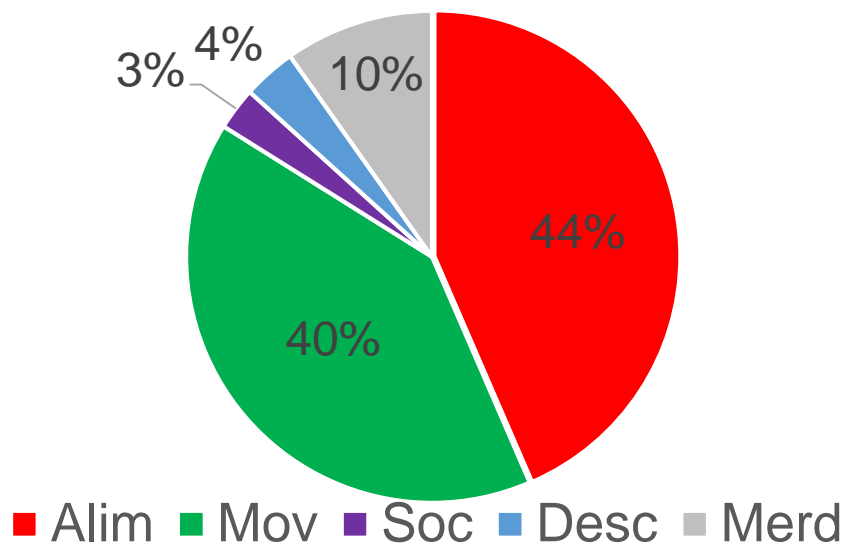


Figura 8. Presupuesto de actividad del delfín manchado pantropical en Golfo Dulce en Golfo Dulce durante las temporadas de lluvias 2011-2015 Alim= Alimentación, Mov= Movilización, Soc= Socialización, Desc= Descanso, Merd= Merodeo

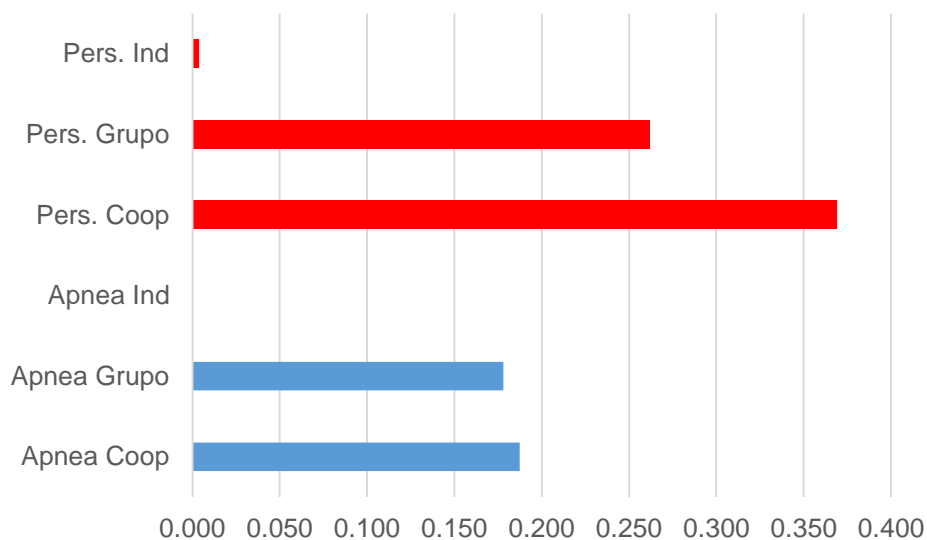


Figura 9. Conducta alimentaria del delfín manchado pantropical: persecución individual de presas (Pers. Ind.), persecución en grupo de presas (Pers. Grupo), persecución cooperativa (Pers. Coop), apnea individual (Apnea Ind), apnea en grupo (Apnea Grupo), apnea cooperativa (Apnea Coop).

Al evaluar los registros disgregados de la conducta alimentarias en las fases descritas en la metodología, los resultados muestran que la profundidad donde se realiza la persecución de presas para el delfín manchado no difiere significativamente (Fig. 9), según el tipo de evento de alimentación, si en grupo o de manera cooperativa (Kruskal Wallis: $X^2 = 0.56$; $p > 0.05$, $df = 1$). No obstante, una vez que la persecución de presas conlleva a la inmersión y apnea para la captura-consumo de las mismas, la profundidad difiere de manera significativa (Kruskal Wallis: $X^2 = 6.35$; $p < 0.05$, $df = 1$), en específico, cuando esa apnea es cooperativa y sincronizada en contraste con la realizada de manera grupal sin orden o estructura.

Es importante contrastar los resultados descritos anteriormente en el contexto de la simpatria con el delfín nariz de botella (detallado en el Capítulo 1) ya que las diferencias en las fases de la conducta alimentaria proveen inferencias ecológicas claves.

Cuando se comparan las profundidades donde se desarrolla la conducta alimentaria de ambos delfínidos, las diferencias son relevantes (Kruskal Wallis: $X^2 = 146.71$; $p < 0.05$, $df = 1$). Estas diferencias persisten al comparar la profundidad donde el delfín nariz de botella y el delfín manchado pantropical persiguen a sus presas (Kruskal Wallis: $X^2 = 22.44$; $p < 0.05$, $df = 1$), y a la profundidad donde realizan la inmersión y apnea de captura para el consumo de las mismas (Kruskal Wallis: $X^2 = 24$; $p < 0.05$, $df = 1$).

Cuadro 14. Familia de modelos generados a partir del historial de captura del delfín manchado pantropical en Golfo Dulce bajo el Diseño Robusto. Se resaltan en gris los modelos seleccionados de mejor ajuste. S= supervivencia aparente, P=probabilidad de captura, Het=heterogeneidad, Temp= Temporadas como nivel primario de muestreo y análisis, Mes= meses dentro de cada temporada, como nivel secundario de muestreo y análisis. El punto indica factor constante.

| Modelo | No. Parametros | QAICc | Δ QAICc | QAICc Ponderado |
|---|----------------|--------|----------------|-----------------|
| S(Sex)P(Het) Sin Emigración | 11 | 266.94 | 0.00 | 0.64 |
| S(Sex)P(Het) Emigración Azarosa | 12 | 268.67 | 1.72 | 0.27 |
| S(Sex)P(Het) Emigración Markoviana | 13 | 271.08 | 4.14 | 0.081 |
| S(Sex)P(.) Emigración Azarosa | 10 | 297.19 | 30.24 | 0.000 |
| S(Sex)P(Temp) Emigración Azarosa | 10 | 297.19 | 30.24 | 0.000 |
| S(Sex)P(.) Emigración Markoviana | 11 | 297.88 | 30.93 | 0.000 |
| S(Sex)P(Temp) Emigración Markoviana | 11 | 297.88 | 30.93 | 0.000 |
| S(Sex)P(Mes) Emigración Azarosa | 15 | 301.79 | 34.84 | 0.000 |
| S(Sex)P(Mes) Emigración Markoviana | 16 | 302.88 | 35.93 | 0.000 |
| S(Sex)P(Mes) Sin Emigración | 14 | 316.56 | 49.61 | 0.000 |
| S(Sex)P(.) Sin Emigración | 9 | 316.86 | 49.91 | 0.000 |
| S(Sex)P(Temp) Sin Emigración | 9 | 316.86 | 49.91 | 0.000 |
| S(Sex)P(Temp.Mes) Emigración Azarosa | 33 | 326.18 | 59.23 | 0.000 |
| S(Sex)P(Temp.Mes) Emigración Markoviana | 34 | 327.51 | 60.57 | 0.000 |
| S(Sex)P(Temp.Mes) Sin Emigración | 32 | 341.44 | 74.49 | 0.000 |

Cuadro 15. Parámetros demográficos del delfín manchado pantropical en GD, bajo el modelo de diseño robusto de no emigración. LI= temporada de lluvia, Se= temporada seca $S_{\text{♀}}$ = supervivencia aparente de hembras, $S_{\text{♂}}$ = supervivencia aparente de machos, p-hat probabilidad de captura, ψ' = probabilidad de emigración.

| Temporadas | $S_{\text{♀}}$ | $S_{\text{♂}}$ | p-hat | $\psi'=\psi''=0$ |
|------------|----------------------------------|---|-------|------------------|
| LI1-Se1 | 0.98 CI: 0.81-0.99 ES=0.02 | ≈ 1 CI: 0.99-1 ES=0.81X10 ⁻⁵ | 0.10 | 0.50 |
| Se1-LI2 | | | | |
| LI2-Se2 | | | | |
| Se2-LI3 | | | | |
| LL3-Se3 | | | | |

Cuadro 16. Parámetros demográficos del delfín manchado pantropical en GD, bajo el modelo de diseño robusto de emigración azarosa. LI= temporada de lluvia, Se= temporada seca $S_{\text{♀}}$ = supervivencia aparente de hembras, $S_{\text{♂}}$ = supervivencia aparente de machos, p-hat probabilidad de captura, ψ'' = probabilidad de emigración.

| Temporadas | $S_{\text{♀}}$ | $S_{\text{♂}}$ | p-hat | $\psi'=\psi''$ |
|------------|----------------------------------|---|-------|----------------|
| LI1-Se1 | 0.98 CI: 0.68-0.99 ES=0.02 | ≈ 1 CI: 0.99-1 ES=0.23X10 ⁻⁴ | 0.12 | 0.16 |
| Se1-LI2 | | | | |
| LI2-Se2 | | | | |
| Se2-LI3 | | | | |
| LL3-Se3 | | | | |

Cuadro 17. Tamaño poblacional del delfín manchado pantropical en GD, bajo el modelo de diseño robusto de no emigración. θ = proporción de individuos marcados por temporadas, N-Marcados = tamaño poblacional de individuos marcados, N-Total = Tamaño poblacional total de la población evaluada, I.C = Intervalo de Confianza, C.V Coeficiente de Variación, ♀ = delfines identificados como hembras, ♂ = delfines identificados como machos.

| Temporadas | Grupo | θ | N-Marcados | N-Total | I. C | C.V |
|-------------------|--------------|----------|------------|---------------|----------------------|-------------|
| Lluvia 2011 | ♀ | | 80.51 | 203.82 | 189.95-218.71 | 0.07 |
| | ♂ | 0.79 | 58.51 | 148.13 | 136.30-160.99 | 0.08 |
| | Total | | | 351.95 | 326.24-379.70 | 0.07 |
| Seca 2011-2012 | ♀ | | 81.38 | 235.88 | 220.95-251.82 | 0.07 |
| | ♂ | 0.69 | 64.38 | 181.61 | 173.35-200.88 | 0.07 |
| | Total | | | 422.49 | 394.30-452.71 | 0.07 |
| Lluvia 2012 | ♀ | | 52.21 | 132.18 | 121.07-144.30 | 0.09 |
| | ♂ | 0.79 | 38.21 | 96.73 | 87.22-107.28 | 0.10 |
| | Total | | | 228.91 | 208.29-251.59 | 0.09 |
| Seca 2012-2013 | ♀ | | 47.48 | 137.62 | 126.30-149.96 | 0.09 |
| | ♂ | 0.71 | 55.16 | 99.94 | 90.30-110.62 | 0.10 |
| | Total | | | 237.57 | 415.42-461.15 | 0.09 |
| Lluvia 2013 | ♀ | | 55.16 | 139.65 | 128.26-152.04 | 0.09 |
| | ♂ | 0.80 | 42.16 | 106.73 | 96.80-117.69 | 0.10 |
| | Total | | | 246.38 | 225.06-269.73 | 0.09 |
| Seca 2013-2014 | ♀ | | 42.42 | 122.96 | 112.27-134.66 | 0.09 |
| | ♂ | 0.68 | 32.42 | 93.97 | 84.63-104.34 | 0.10 |
| | Total | | | 216.93 | 196.90-239 | 0.09 |

Cuadro 18. Tamaño poblacional del delfín manchado pantropical en GD, bajo el modelo de diseño robusto de emigración azarosa. θ = proporción de individuos marcados por temporadas, N-Marcados= tamaño poblacional de individuos marcados, N-Total= Tamaño poblacional total de la población evaluada, I.C = Intervalo de Confianza, C.V Coeficiente de Variación, ♀= delfines identificados como hembras, ♂= delfines identificados como machos.

| Temporada | Grupo | θ | N-Marcados | N-Total | I. C | C.V |
|-------------------|-------|----------|------------|---------------|----------------------|-------------|
| Lluvia 2011 | ♀ | | 70.67 | 178.91 | 165.88-192.97 | 0.08 |
| | ♂ | 0.79 | 48.67 | 123.22 | 112.35-135.14 | 0.09 |
| | Total | | | 302.13 | 278.23-328.10 | 0.08 |
| Seca 2011-2012 | ♀ | | 71.96 | 208.58 | 194.51-223.67 | 0.07 |
| | ♂ | 0.69 | 54.96 | 159.30 | 147.00-172.64 | 0.08 |
| | Total | | | 367.88 | 341.51-396.31 | 0.07 |
| Lluvia 2012 | ♀ | | 45.8 | 115.95 | 105.43-127.40 | 0.09 |
| | ♂ | 0.79 | 31.8 | 80.51 | 71.78-90.29 | 0.12 |
| | Total | | | 196.46 | 177.31-217.69 | 0.11 |
| Seca 2012-2013 | ♀ | | 41.89 | 121.42 | 110.77-133.09 | 0.09 |
| | ♂ | 0.71 | 28.89 | 83.74 | 74.87-93.66 | 0.11 |
| | Total | | | 205.16 | 185.64-226.75 | 0.10 |
| Lluvia 2013 | ♀ | | 48.85 | 123.67 | 112.95-135.41 | 0.09 |
| | ♂ | 0.80 | 35.86 | 90.76 | 81.57-100.98 | 0.10 |
| | Total | | | 214.43 | 194.52-236.40 | 0.09 |
| Seca 2013-2014 | ♀ | | 37.31 | 108.14 | 98.11-119.20 | 0.10 |
| | ♂ | 0.68 | 27.31 | 79.16 | 70.55-88.81 | 0.12 |
| | Total | | | 187.30 | 168.67-208.02 | 0.11 |

Cuadro 19. Tipos de grupos del delfín manchado pantropical en Golfo Dulce.

Los tipos de grupo por temporadas: No de avistamientos (porcentaje del subtotal). Los tipos de grupos no son mutuamente exclusivos.

| Tipo de Grupo | Temporada Lluvia | Temporada Seca | Total |
|--|------------------|----------------|-------------------|
| Maternos | 30 (49.2%) | 31 (50.8%) | 61 (24%) |
| Sin Crías | 35 (49%) | 37 (51%) | 72 (29%) |
| Mixtos Grandes | 72 (57%) | 55 (43%) | 127 (51%) |
| Todos los avistamientos 2005_2015 | | | 248 (100%) |

4.3 DISCUSIÓN

El delfín manchado pantropical tiene presencia continua en Golfo Dulce durante todo el año, particularmente en la cuenca interna del mismo. Los resultados muestran que dicha presencia se constituye primariamente de un subgrupo con alta fidelidad de hábitat, que se podría categorizar como residente y otro con una dinámica en el uso de hábitat más fluida, de tipo transitorio.

4.3.1 La supervivencia y el tamaño poblacional del delfín manchado pantropical en GD

El elevado número de animales identificados, junto con la proporción considerable de individuos vistos solo una vez y la alta proporción relativa de recapturas, la cual está limitada a un grupo discreto, sugieren movimiento de delfines manchados dentro y fuera de GD, con la particularidad de que una porción de esta población, presenta un patrón de residencia importante dentro de la cuenca interna del Golfo.

La fisiografía de GD como cuenca o mar interno semi-cerrado sustentó expectativas de cierto cierre demográfico en la población de delfines manchados, sin embargo, a pesar de que durante los muestreos in situ, varios individuos evidenciaban un grado notable de recapturas, no hubo una barrera física que efectivamente previniera el movimiento de delfines manchados fuera de GD. Por lo tanto, a las diferencias en conducta individual que inciden en la heterogeneidad en probabilidad de captura, se adiciona el carácter transitorio de una porción importante de delfines manchados pantropicales, lo que descarta la *no inmigración* que enmarca el modelo de mejor ajuste (probabilidad de captura en función a la heterogeneidad individual, supervivencia constante y no emigración). En consecuencia y siguiendo el criterio con base a $\Delta QAICc \leq 2$, el modelo donde la probabilidad de captura se ajusta en función a la heterogeneidad individual y la supervivencia es constante bajo emigración azarosa, se considera el más representativo para el delfín manchado pantropical en GD.

El estimado de supervivencia por temporadas define la supervivencia más cercana a la realidad del delfín manchado pantropical en GD, así como la

tendencia respectiva de emigración permanente. Lo anterior se sustenta, en la probabilidad de que la supervivencia de un individuo adulto, permanece constante en ventanas de observación que representan periodos relativamente cortos en comparación a la longevidad de la especie (≈ 20 años: Jefferson & LeDuc 2017). Salvo que un evento significativamente catastrófico afecte la supervivencia del delfín manchado pantropical en el periodo de estudio, se espera que los patrones de emigración se asocien con la heterogeneidad individual y con los estimados de supervivencia aparente.

El estimado de supervivencia por temporadas es relativamente alto, pero consecuente con lo esperado para delfínidos adultos y sub-adultos como mamíferos longevos. De igual forma el estimado es similar al reportado para otros delfines como *S. longirostris* en Hawaii (0.97 ± 0.05 : Tyne *et al.* 2014) y para delfines semi-pelágicos en el mediterráneo (*D. delphis* y *S. coeruleoalba*; 0.94 ± 0.05 : Santostasi *et al.* 2016).

El tamaño poblacional del delfín manchado pantropical fluctúa entre temporadas sin un patrón discernible, pero de carácter no significativo. Menos de 400 delfines manchados habitan GD, que es un número relativamente discreto si se considera que fuera del golfo se han documentado grupos mayores a mil individuos. El tamaño poblacional y la fluctuación de este delfín estarían primariamente condicionadas con la capacidad de carga de GD, que soporta también la presencia de otro delfínido que también ejerce una presión importante como depredador de presas disponibles (Randa *et al.* 2009).

Las observaciones de conducta alimentaria en GD, dan cuenta de la relevancia de la captura y consumo de presas para el delfín manchado pantropical en GD (Oviedo 2007). Con base a lo anterior, las necesidades alimentarias y la disponibilidad potencial de recurso presas en GD, serían los determinantes primarios para el patrón de agrupamiento, la fidelidad de sitio y el movimiento de esta especie en el área de estudio. Resultado similar al de Gowans *et al.*(2007) para comunidades de delfínidos con un patrón de rango hogar intermedio. Estos autores argumentan que las variaciones en el patrón de rango hogar reflejan un gradiente de disponibilidad de recursos entre predecibles a extremadamente variable. GD podría ser una localidad de recursos relativamente predecibles para delfines manchados pantropicales, por ejemplo,

la presencia todo el año de pequeños pelágicos de la familia Hemiramphidae, de forma tal que sustenta tanto al grupo de delfines residentes como a delfines visitantes transitorios.

Los aspectos demográficos anteriores bajo un patrón de emigración azarosa se cumplen condicionados a la validación de varios supuestos básicos del análisis de marcaje-captura-recaptura, en particular para la apertura demográfica: a) las marcas no se pierden, sin embargo se pueden modificar, b) las muestras son instantáneas y se liberan una vez muestreadas (reposición a la población), c) la supervivencia de los individuos marcados no varía de una ocasión de captura a la otra y finalmente, d) dada una ocasión de muestreo todos los individuos en la población tienen la misma probabilidad de captura.

Es importante reconocer que dada las diferencias individuales en conducta y la habilidad de cada delfín de salir del GD, es ineludible la variación en supervivencia y probabilidad de captura. Para minimizar el sesgo asociado durante el muestreo en campo, se hicieron esfuerzo para proveer una distribución equitativa de la probabilidad de captura fotográfica dentro de cada encuentro con delfines manchados. Sin embargo el patrón de agrupamiento de la especie en GD, en grupos de tamaño considerable, no hizo posible tener una cobertura fotográfica equitativa, en todas las ocasiones de captura fotográfica, por lo que adicionalmente, la selección y análisis fotográficos siguieron criterios estrictos de calidad fotográfica y distintividad de la aleta dorsal.

No podemos negar un sesgo inherente por las características socio-ecológicas intrínsecas de la especie y su patrón de emigración, por lo que se sugiere asumir los estimados de manera conservativa. Entre la porción de la población de delfines manchados pantropicales residentes en GD, están grupos de hembras con crías en traslape espacio-temporal con grupos de solo adultos y sub-adultos, estos se caracterizan además por una supervivencia aparente por temporadas muy alta, cónsona con lo que se esperaría de un mamífero longevo de posición alta en la trama trófica, un patrón de emigración dinámico sin estacionalidad o patrón discernible y una probabilidad de captura relativamente baja asociada a la conducta individual. Adicionalmente delfines manchados pantropicales incluyen la cuenca interna de GD en los recorridos por un rango hogar muy amplio que resulta en una tasa muy baja de recaptura.

4.3.2 Patrón de agrupamiento del delfín manchado pantropical en GD

El comportamiento social del delfín manchado pantropical en el área de estudio se caracteriza por tres patrones básicos de agrupamiento, que difieren significativamente en la cantidad de individuos por grupo: a) grupos maternos de relativamente gran tamaño (> 100 ind.), b) grupos de tamaño promedio (>70 ind.) de solo adultos, sub-adultos y juveniles y c) grupos notablemente grandes (>120 ind.) de composición mixta. Es importante acotar que en el transcurso de esta investigación no se ha documentado la presencia de “súper-grupos” de más de 100 individuos dentro de GD, sin embargo hay registros y varias observaciones de estos súper-grupos fuera de GD.

Las diferencias a nivel de cantidad de individuos por tipo de agrupación contrastan con la ausencia aparente de un patrón temporal y espacial de segregación. Sin embargo, fotografías de alta resolución en zonas abiertas en el ETP, muestran que escuelas que parecen unitarias, en realidad tienen estructura de subgrupos, mediante una separación parcial de hembras reproductivas, posibles machos adultos y grupos mixtos de diferentes edades/sexos (Scott & Perryman 1991). En GD, grupos de hembras con crías, así como grupos de solo adultos y sub-adultos recorren en la cuenca interna, independientemente de la temporada. Estos recorridos los realizan principalmente para aprovisionamiento, de acuerdo a la relevancia de las conductas de movilización y alimentación registradas durante las observaciones *in situ* en el periodo cubierto por esta evaluación, así como en observaciones previas (Oviedo 2007, Oviedo 2008, Oviedo *et al.* 2012, 2015).

La proporción de registros de grupos maternos de delfín manchado pantropical (bajo esta tipificación) representa solo un cuarto de las observaciones documentadas en este análisis, sin embargo, estos se integran a una proporción mayor de 71% de grupos con presencia de crías, lo que es comparable a lo documentado en otras especies de delfínidos semi-pelágicos como *Delphinus* sp. (Stocking *et al.* 2008).

La presencia de dichos grupos maternos en la cuenca interna de GD, es un aspecto importante de la adecuación biológica de la especie, en base al uso de hábitat del área de estudio. El comportamiento y las características de los

grupos maternos de delfín manchado pantropical en GD difiere notablemente a lo reportado en estudios de otras especies semi-pelágicas como *L. obscurus* y *Delphinus* sp. (Garrafo et al. 2007; Cañadas y Hammond 2008; Stocking et al. 2008; Weir et al. 2008), donde se evidencia la segregación en grupos relativamente pequeños en aguas poco profundas, como estrategia para aminorar el riesgo de depredación. En contraste, la situación a GD pareciera responder a la disponibilidad de alimento, por encima a la necesidad de evitar la posible pérdida de crías por depredación (Heithaus & Dill, 2002), o por interacción con conespecíficos en busca de oportunidades de reproducción.

4.3.3 La conducta del delfín manchado pantropical en GD

Las actividades más importantes para el delfín manchado pantropical en GD, son la alimentación y la movilización en conjunto, tal como se evidenció en capítulos anteriores con el delfín nariz de botella. Las diferencias significativas entre las profundidades donde se realiza la inmersión y apnea para la captura y consumo de presas entre las estrategias cooperativa y grupales, podrían atribuirse a la sincronización requerida para la captura de pequeños pelágicos, los cuales son las presas habituales de acuerdo a lo observado en campo y a lo documentado en Oviedo (2007;2008).

La estrategia de alimentación cooperativa en delfines manchados pantropicales, podría tomar ventaja de las características estructurales e hidrográficas de la cuenca interna para optimizar la captura y consumo de presas, específicamente de la condición anóxica que obligaría a las presas a estar en la porción superior de la columna de agua. La incidencia importante de los eventos de alimentación en la cuenca interna y la relevancia de esta localidad para los diferentes tipos de agrupación discutidos anteriormente sustentan la relevancia de esta porción de Golfo Dulce como hábitat crítico de alimentación para esta especie (Oviedo 2007, 2008).

Se recomienda expandir el análisis bajo los mismo modelos demográficos incluyendo más temporadas como ocasión primaria y complementar el análisis del perfil de las aletas dorsales con el patrón de manchas fusionadas, para así consolidar la identificación positiva en cada ocasión de captura.

Capítulo III.

La coexistencia entre el delfín manchado pantropical y el delfín nariz de botella en Golfo Dulce, Península de Osa, Costa Rica: Distribución y repartición de hábitat

Resumen. Las especies simpátricas son aquellas donde la presencia geográfica permite una probabilidad importante de superposición. El delfín nariz de botella (*Tursiops truncatus*) y el delfín manchado pantropical (*Stenella attenuata*) son delfínidos presentes en Golfo Dulce, una bahía similar a un fiordo, en el litoral del Pacífico Sur de Costa Rica. Este estudio evalúa si la superposición espacial en estas especies se asocia a requerimientos ambientales similares. Se construyeron modelos de “solo presencia” basados en la teoría de nichos, que ponderan una muestra de ubicaciones geográficas con la respuesta de las especies evaluadas a variables ecogeográficas abióticas (VEGs: Profundidad, Pendiente, Distancia a Ríos, Distancia a la Isobata 200 m, Promedio de la Temperatura Superficial del Mar y Variación de la Temperatura Superficial del Mar). Los modelos se sometieron a validación cruzada, con niveles de discriminación en un rango que va desde aceptable a excelente, en base a la medición del Área Bajo la Curva (*T. truncatus*, temporada de lluvia: 0.76, temporada seca: 0.83; *S. attenuata* temporada de lluvia: 0.84, temporada seca: 0.89). Ambas especies de delfines están presentes todo el año y la falta de estacionalidad documentada previamente, fue sustentada por los modelos. Los modelos de distribución de las especies no muestran superposición espacial y evidencian diferencias en VEGs que afectan la distribución de los delfines (*T. truncatus*: distancia a ríos + distancia a isobata de 200 m, *S. attenuata*: profundidad + temperatura superficial del mar). La coexistencia de ambos depredadores en Golfo Dulce está vinculada a la heterogeneidad de hábitat, donde los hábitats críticos están espacialmente diferenciados. La falta de superposición en la dimensión espacial del hábitat, incluyendo la segregación de las variables abióticas, resaltan un proceso de coexistencia para delfínidos que se caracteriza como una simpatría aparente a la escala del Golfo Dulce con alopatría a escala fina dentro del golfo.

5.1 INTRODUCCIÓN

El análisis de los patrones implícitos en la coexistencia de los odontocetos, son relativamente escasos por la dificultad de plantear escenarios experimentales (Parra 2005). Datos empíricos basados en observaciones de campo, sustentan primariamente la diferenciación en dietas, como el mayor proceso ecológico que suprime la exclusión competitiva (Bearzi 2005, 2007). Lo anterior resulta en divergencia en el patrón de uso de hábitat y repartición de recursos, que inciden en la abundancia y distribución de las especies posibles a coexistir/competir.

En hábitats donde los recursos son abundantes, se espera un nivel bajo de divergencia en los patrones de distribución y un grado considerable de traslape en presas compartidas en las dietas, con especies interactuado juntas frecuentemente, tal es el caso del delfín común (*Delphinus delphis*) y el delfín de flancos blancos (*Lagenorhynchus acutus*) en el Gully, un cañón submarino en las aguas del Atlántico Canadiense (Gowans & Whitehead 1995). De manera similar el delfín común y el delfín oscuro (*L. obscurus*) presentan traslape en el patrón de distribución y coincidencias importantes en la dieta en Patagonia (Romero *et al.* 2012, Svedsen *et al.* 2015).

El otro lado del espectro sería una divergencia completa en el patrón de distribución, lo anterior generalmente se describe por la interacción compleja de variables eco-geográficas que influyen la presencia de los delfines. Por ejemplo, el delfín común y el delfín de rostro blanco (*L. albirostris*) en aguas de Reino Unido e Irlanda (Mcleod *et al.* 2008) y Escocia (Mcleod *et al.* 2007, Weir *et al.* 2009). En estos casos se evidencia una transición en dominio por presencia, la cual es mediada por un umbral de temperatura y la tolerancia térmica de las especies involucradas. Esta segregación evidencia la exclusión de la especie con menor tolerancia al incremento de temperatura.

Este análisis explora la coexistencia del delfín nariz de botella costero y el delfín manchado pantropical, con presencia durante todo el año en un estuario tipo fiordo tropical, en el Pacífico Tropical Oriental, en la región sur de Costa Rica. Se espera que la coexistencia se facilite por un mecanismo similar a la repartición de nichos. Los Modelos de Distribución de Especie (MDE) basados

en la teoría de nichos (Phillips *et al.* 2006; Friedlaender *et al.* 2011; Thorne *et al.* 2012), proveen un marco analítico para evaluar e identificar patrones de segregación espacial, basados en los requerimientos ambientales de cada depredador. Esta evaluación se basa en la premisa de que el traslape espacio-temporal en el hábitat a escala fina, se facilitará por coincidencias en al menos una de las variables ambientales que describen el nicho ecológico de ambas especies de posibles competidores.

5.2 MATERIALES Y MÉTODOS

La descripción del área de estudio y el enfoque metodológico general en campo, se puntualizan detalladamente en la sección introductoria de esta disertación.

5.2.1 Modelos de idoneidad de hábitat en base a datos de solo presencia

El proceso de elaboración de los modelos de idoneidad de hábitat requirió de tres etapas:

1) *Selección de variables ecogeográficas*: Para la selección de las variables usadas en los modelos se consideró la disponibilidad de las mismas para la extensión total del área de estudio, bajo la premisa de permitir interpolaciones ajustadas a la realidad. El otro criterio base para la selección, fue la representatividad de la variable para describir el hábitat de las especies evaluadas (Acevedo & Burkhart 1998; Cubero Pardo 1998a, 1998b, 2007a, 2007b; Oviedo 2007, 2008; Oviedo *et al.* 2009, 2015; Herra Miranda *et al.* 2016).

Tres tipos de variables eco-geográficas (VEGs de aquí en adelante) fueron seleccionadas y estandarizadas a capas de celdas de 0.01 grados de resolución ($\approx 1 \times 1$ km). El efecto de la escala temporal en la resolución de las variables no permitió el uso de datos generados por sensores remotos como la clorofila. Las variables de tendencia de plataforma (MacLeod *et al.* 2007), fueron representadas por la profundidad y la pendiente de fondo oceánico, la información batimétrica pertinente a estos aspectos se obtuvo de la base de datos online Carta Batimétrica General de los Océanos :GEBCO, por sus siglas en Inglés (The GEBCO_2014 Grid, versión 20150318, www.gebco.net). Esta fue procesada por medio de las herramientas de elaboración de modelos de

elevación digital de ArcGIS 10.1 Las variables correspondientes a las distancias de referencia (distancia a la costa, distancia a la isóbata de 200 m, y distancia a ríos) se obtuvieron por medio de la herramienta distancias euclidianas del programa ArcGIS 10.1.

La única variable derivada de sensores remotos; la temperatura superficial del mar (TSM) disgregada en el promedio y desviación estándar, se obtuvo de la base de datos MARSPEC (Sbrocco & Barber, 2013) y del sensor MODIS Aqua L2, consultadas en el sitio web *Ocean Color Web*. Los valores promedios y la desviación estándar fueron estimados utilizando los meses correspondiente de casa caso, ya que los sitios webs mencionados anteriormente no proveen de medidas de dispersión. Estas capas se estratificaron para disponer de dos temporadas de muestreo: lluvia y seca. Todas las capas de variables fueron evaluadas para determinar autocorrelación por medio de una prueba de Pearson. Las correlaciones fueron menores 0.7 para las capas evaluadas

2) *Construcción de modelos*: Para elaborar los modelos se utilizó como base de datos los registros de presencia y ausencia generados por el barrido durante cada estación de detectabilidad, estos datos de presencia se acompañan por datos de pseudo-ausencia que en conjunto determinan la ruta del muestreo en bote.

Dos procedimientos complementarios, para obtener estimados precisos del nicho efectivo, en específico, se usaron dos tipos de algoritmos y se seleccionó el mejor modelo basados en pruebas de validación (Quiao *et al.* 2015). Primero se utilizó un modelo aditivo generalizado (GAM por sus siglas en Inglés: Generalized Additive Model), como un análisis exploratorio y explicativo. Los modelos GAMs son usados para explicar la relación de las distribuciones de especies y sus correlacionados ambientales. Este tipo de modelo aporta una explicación a respuestas complejas de los organismos ante las limitaciones del medio, por medio de una función de ajuste y suavizado no paramétrico, permitiendo aditividad, en consecuencia, se pueden evaluar las funciones no lineales (James *et al.* 2013). Este análisis se realizó por medio del paquete 'mgcv' en lenguaje R, en el que se seleccionó la función de suavizado de regresión cubica para penalizar a los factores menos relevantes al modelo final

(Marra & Wood 2011). Se consideró el esfuerzo incorporando el número puntos muestreados en cada celda.

El segundo proceso de modelaje fue por medio de modelos de regresión generalizados potenciados (GBM por sus siglas en Inglés: *Generalized Boosted Regression Models*). Esta técnica es una combinación entre métodos estadísticos convencionales y aprendizaje automático (Machine Learning), lo que mejora la selección de modelos (Elith *et al.* 2008). Este enfoque examina un número considerable de árboles utilizando un enfoque potenciado (Boosted), donde se selecciona una combinación lineal de muchos árboles. Los valores ajustados del modelo final se estiman, como la suma de todos los árboles, ponderados por un estimado de la contribución de cada árbol al modelo en desarrollo. Los modelos se parametrizaron, siguiendo la recomendación de Elith *et al.* (2008) con una complejidad alta (5) y un proceso de automatización lento (0.001), para obtener más de 1000 árboles. Al igual que en el GAM, se integró el esfuerzo mediante el número de puntos muestreados por celda.

3) *Validación de los modelos*: La validación de los modelos utilizó una base de datos semi-independientes, los avistamientos colectados durante cada estación de detectabilidad. Estos datos de avistamiento se usaron como una ronda de prueba, que mejoró el desempeño de los modelos finales. El desempeño informativo de cada modelo promedio se evaluó mediante el índice de área bajo la curva (ABC) de la curva de característica en recepción operativa (curvas ROC, por sus siglas en Inglés), el cual mide la precisión de la discriminación del modelo en una escala de 0.5 a 1, siendo 1 una medida certera de la poca o ninguna trasposición entre la sensibilidad y especificidad del modelo (Phillips *et al.* 2006). La interpretación de este índice ABC se descifró mediante la escala sugerida por Hosmer & Lemeshow (1989), donde: 0.5 implica discriminación nula; 0.5 - 0.7 representa una pobre discriminación; 0.7 - 0.8 indica una discriminación aceptable; 0.8 - 0.9 refiere una discriminación excelente y > 0.9 implica una discriminación excepcional.

La contribución de las variables a la determinación de la idoneidad de hábitat por especie, se detalla mediante el índice de importancia en la permutación normalizada, para expresarlo en porcentaje, posteriormente, se

detalla la respuesta a las dos variables más representativas, que en conjunto explican el 50% del ajuste de cada modelo promedio por especie.

5.3 RESULTADOS

Un total de 192 y 258 avistamientos del delfín nariz de botella fueron usados para la temporada seca y lluvia respectivamente. Un total de 95 y 124 registros del delfín manchado pantropical fue usado para los modelos de la temporada seca y lluvia respectivamente.

5.3.1 Desempeño de los modelos de delfínidos simpátricos en GD

De las dos metodologías de modelaje, el mejor desempeño predictivo fue para los modelos GBM, los valores del área bajo la curva de los modelos del GAM, fueron notablemente bajos para el delfín nariz de botella, a pesar que la varianza explicada fue baja. Los modelos promedio de idoneidad de hábitat generados por medio del uso de GBM, para el delfín nariz de botella y el delfín manchado pantropical mostraron un desempeño en calidad de información entre aceptable y excelente de acuerdo a la escala de valoración del área bajo la curva (Cuadro 20).

Cuadro 20. Desempeño informativo de los modelos promedios, valorados por la varianza explicada en porcentaje y el índice del área bajo la curva, en la predicción/discriminación de la idoneidad de hábitat para el delfín nariz de botella (Tt) y el delfín manchado pantropical (Sa), segregados por temporadas.

| Valor de Precisión Estándar | Seca | | Lluvia | |
|-----------------------------|------|------|--------|------|
| | Sa | Tt | Sa | Tt |
| GAM | | | | |
| Varianza explicada (%) | 47.6 | 15.6 | 46.3 | 26 |
| Área Bajo de la Curva | 0.87 | 0.65 | 0.83 | 0.62 |
| GBM | | | | |
| Área Bajo de la Curva | 0.89 | 0.83 | 0.84 | 0.76 |

Cuadro 21. Respuesta de Variables Eco-Geográficas (VEGs) para el modelo aditivo generalizado (GAM) para el delfín nariz de botella (*Tt*) y el delfín manchado pantropical (*Sa*) en las temporadas seca y lluvia.

| Especies | Temporada | VEG | Respuesta | Valor-p |
|-----------------|------------------|---|---|----------------|
| <i>Tt</i> | Seca | <i>Profundidad</i> | <i>Ninguna</i> | |
| | | <i>Distancia a Ríos</i> | <i>Negativa</i> | < 0.05 |
| | | <i>Distancia a 200 m</i> | <i>Positiva</i> | < 0.01 |
| | | <i>Pendiente</i> | <i>No-lineal– pico en</i> <i>S= 5° - 10°</i> | < 0.01 |
| | | <i>Temperatura Superficial del Mar</i> <i>(\bar{X})</i> | <i>No-significativa</i> | > 0.05 |
| | | <i>Temperatura Superficial del Mar</i> <i>(SD)</i> | <i>Ninguna</i> | |
| <i>Tt</i> | Lluvia | <i>Profundidad</i> | <i>Ninguna</i> | |
| | | <i>Distancia a Ríos</i> | <i>Ninguna</i> | |
| | | <i>Distancia a 200 m</i> | <i>No-lineal– pico en</i> <i>D= 10-30 Km</i> | < 0.01 |
| | | <i>Pendiente</i> | <i>No lineal – pico en</i> <i>S= 3°-6°</i> | < 0.01 |
| | | <i>Temperatura Superficial del Mar</i> <i>(\bar{X})</i> | <i>No-significativa</i> | > 0.05 |
| | | <i>Temperatura Superficial del Mar</i> <i>(SD)</i> | <i>No-lineal– pico en</i> <i>SD = 0.6-0.8</i> | < 0.01 |
| <i>Sa</i> | Seca | <i>Profundidad</i> | <i>No lineal – pico en</i> <i>Z < 100 m</i> | <0.01 |
| | | <i>Distancia a Ríos</i> | <i>No lineal – pico en</i> <i>D= 5-10Km</i> | < 0.05 |
| | | <i>Distancia a 200 m</i> | <i>Negativa</i> | < 0.01 |
| | | <i>Pendiente</i> | <i>Negativa</i> | < 0.05 |
| | | <i>Temperatura Superficial del Mar</i> <i>(\bar{X})</i> | <i>Positiva</i> | < 0.01 |

| | | | | |
|-----------|---------------|---|--|------------------|
| | | <i>Temperatura Superficial del Mar (SD)</i> | <i>No-significativa</i> | <i>> 0.05</i> |
| <i>Sa</i> | <i>Lluvia</i> | <i>Profundidad</i> | <i>No lineal– pico en Z < 100 m</i> | <i>< 0.01</i> |
| | | <i>Distancia a Ríos</i> | <i>No lineal– pico en D= 5-10 Km</i> | <i>< 0.01</i> |
| | | <i>Distancia a 200 m</i> | <i>Negativa</i> | <i>< 0.01</i> |
| | | <i>Pendiente</i> | <i>Negativa</i> | <i>< 0.05</i> |
| | | <i>Temperatura Superficial del Mar (\bar{X})</i> | <i>Positiva</i> | <i>< 0.01</i> |
| | | <i>Temperatura Superficial del Mar (SD)</i> | <i>Ninguna</i> | |

Cuadro 22. Influencia relativa (%) de las variables eco-geográficas (VEGs) para el modelo GBM (*Boosted Regression Trees*) del delfín nariz de botella (*Tt*) y delfín manchado pantropical (*Sa*) durante la temporada de lluvia y la temporada seca. Las tres variables que contribuyen más a explicar la variación, se marcan con un asterisco.

| VEG | <i>Tt-Dry</i> | <i>Tt-Rainy</i> | <i>Sa-Dry</i> | <i>Sa-Rainy</i> |
|---|----------------------|------------------------|----------------------|------------------------|
| <i>Profundidad</i> | 18.47* | 17.59* | 47.71* | 44.92* |
| <i>Pendiente</i> | 11.19 | 14.70 | 7.41 | 7.39 |
| <i>Distancia a -200 m</i> | 14.86 | 26.10* | 8.02 | 24.43* |
| <i>Distancia a ríos</i> | 19.67* | 17.92* | 13.88* | 8.35 |
| <i>Temperatura superficial del mar (\bar{X})</i> | 19.53* | 15.83 | 18.90* | 10.73* |
| <i>Temperatura superficial del mar (SD)</i> | 16.28 | 7.84 | 4.06 | 4.14 |

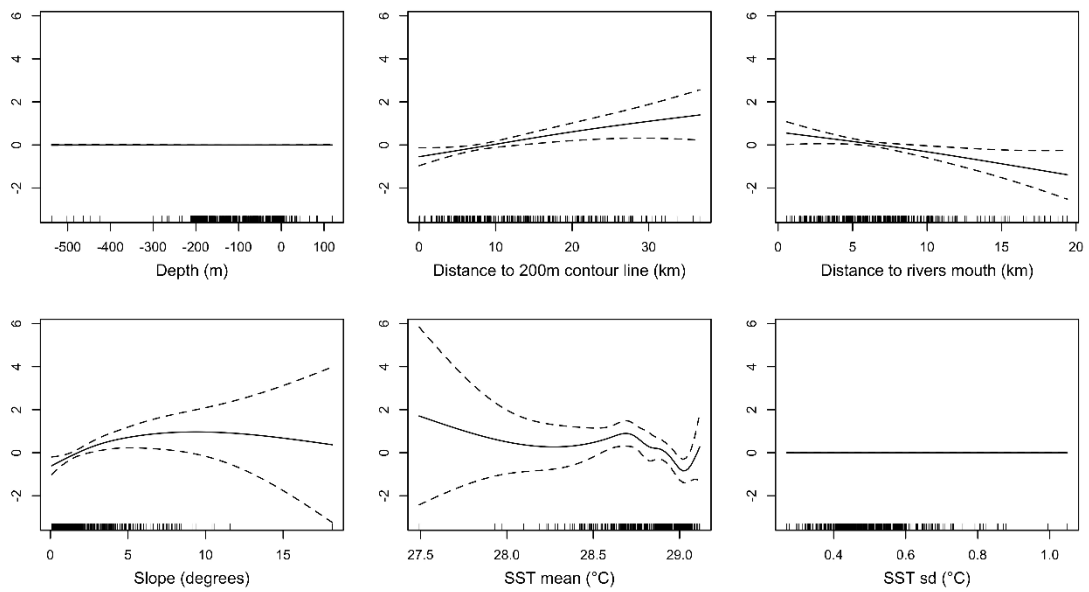


Figura 10. Respuestas a Variables Eco-Geograficas derivadas del modelo GAM, del delfín nariz de botella durante la temporada seca en Golfo Dulce (2011-2015).

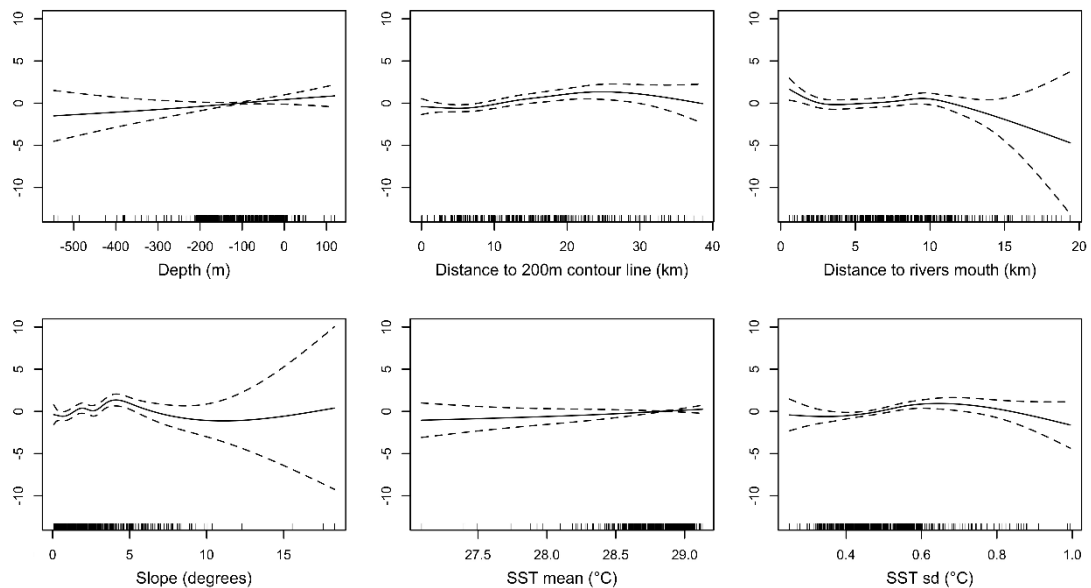


Figura 11. Respuestas a Variables Eco-Geograficas derivadas del modelo GAM, del delfín nariz de botella durante la temporada lluvia en Golfo Dulce (2011-2015).

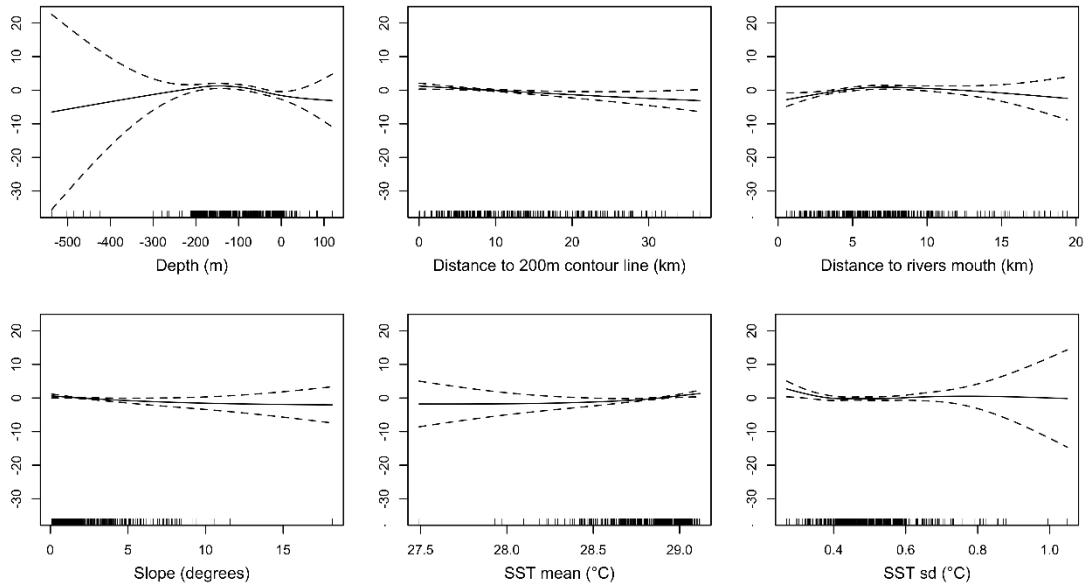


Figura 12. Respuestas a Variables Eco-Geograficas derivadas del modelo GAM, del delfín manchado pantropical durante la temporada seca en Golfo Dulce (2011-2015).

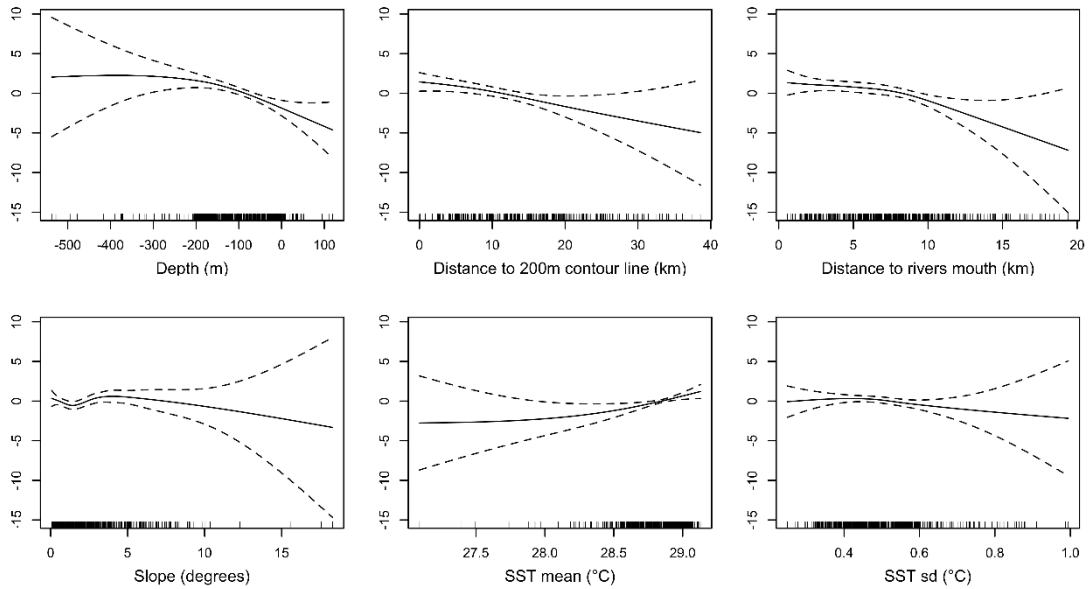


Figura 13. Respuestas a Variables Eco-Geograficas derivadas del modelo GAM, del delfín manchado pantropical durante la temporada lluvia en Golfo Dulce (2011-2015).

La contribución de variables eco-geográficas se muestra en el cuadro 21. Para el delfín nariz de botella el modelo GAM, identificó a la pendiente, distancia a 200m y distancia a ríos, como los mejores predictores de la temporada seca, de igual manera la distancia a 200 m, la pendiente y la temperatura superficial del mar son relevantes para la temporada de lluvia. Los encuentros con delfines nariz de botella fueron inversamente relacionados a la distancia a ríos, distancia a los 200 m y a gradientes en pendiente de entre 0 - 5 grados (Fig. 10). Durante la temporada de lluvias los avistamientos de delfines nariz de botella se incrementaron con una mayor distancia a la isobata de los 200 m, la correspondiente profundidad somera, valores de pendientes de entre 3-6 grados y variación de la temperatura superficial del mar de entre 0.6 a 0.8 grados (Fig. 11).

El modelo final para delfines manchados pantropical resaltó una trama más compleja y diversa de VEGs, incluyendo a la profundidad, distancia a los 200 m, el promedio de la temperatura superficial del mar, distancia a ríos y pendiente, como predictores de carácter significativo en ambas temporadas (cuadro 22). La presencia del delfín manchado pantropical en la temporada seca, está asociada primariamente a profundidades mayores a los 100 m, se relaciona de manera inversa al incremento en distancia a la isóbata de los 200 m y es positivamente afectada por el incremento en temperatura superficial del mar (Fig.12). El modelo GAM para la temporada de lluvia fue muy similar a lo descrito para la temporada seca (Cuadro 22, Fig. 13).

Los resultados del modelo GBM consideran la importancia de la profundidad (Cuadro 3.), particularmente para el delfín manchado pantropical (temporada seca: 47.71%, temporada lluvia: 44.92%). La distancia a la isobata de los 200 m fue importante para ambos delfínidos, especialmente en la temporada de lluvia (Tt: 26.10%, Sa: 24.43%). La distancia a los ríos fue de mayor relevancia para la diferenciación del modelo del delfín nariz de botella, especialmente durante la temporada seca (19.67%). Los modelos GBM fueron seleccionados como los mejores en el poder discriminatorio para el hábitat idóneo del delfín nariz de botella y el delfín manchado pantropical tal como se ilustra en la figura 14.

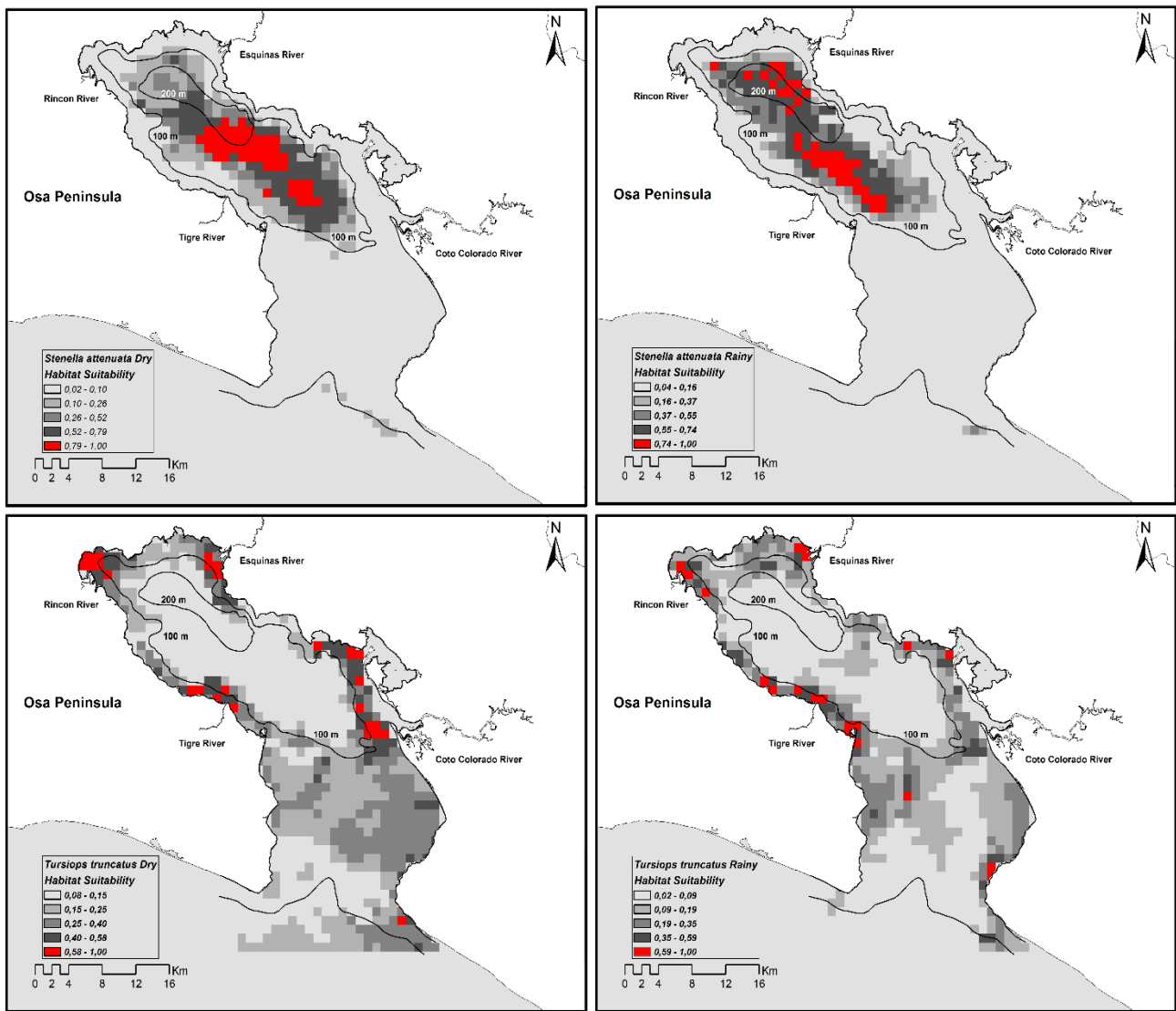


Figura 14. Idoneidad de hábitat derivada de los modelos GBM para el delfín manchado pantropical (paneles superiores) y delfín nariz de botella costero (paneles inferiores) en Golfo Dulce, durante la temporada seca y temporada de lluvia.

5.4 DISCUSIÓN

Los resultados derivados del análisis muestran la falta de traslape espacial entre el delfín manchado pantropical y el delfín nariz de botella en Golfo Dulce. La mayor proporción de hábitat idóneo para el delfín nariz de botella está delimitada a largo de línea de costa en GD, específicamente asociado a las desembocadura de los ríos, tales como Rincón, Esquinas y Coto Colorado, con particular referencia al subsistema conformado por los ríos Tigre y Platanares. Para el delfín manchado pantropical el hábitat más idóneo en GD es el centro de la Cuenca interna, dentro de la isóbata de los 100 m.

5.4.1 Desempeño de los modelos de distribución

En general, todos los modelos obtenidos tuvieron un buen desempeño. La capacidad predictiva de los modelos se incrementó, por el uso de una serie de datos semi-independientes en la validación. Sin embargo, los modelos GBM presentaron un desempeño superior al GAM, especialmente en el análisis con el delfín nariz de botella, probablemente por la naturaleza más generalista y de conductas más plásticas- adaptables de esta especie (Wells & Scott 2008), por lo que la flexibilidad del enfoque con GBM (James *et al.* 2013) fue el más adecuado.

5.4.2 La repartición de hábitats entre delfines simpátricos en GD.

Dentro del espacio limitado de GD, el delfín manchado pantropical y el delfín nariz de botella no comparten el mismo hábitat. La hipótesis sobre la diferenciación a escala fina en esta evaluación, se sustenta en la caracterización de las VEG, las cuales describen el hábitat idóneo y las posiciones geográficas opuestas de los datos de presencia de delfines. La falta de coincidencia espacial, estaría condicionada por los requerimientos espaciales que limitan la idoneidad de hábitat. En consecuencia, un conjunto de respuestas complejas caracterizan la idoneidad de hábitat para ambas especies.

Para el delfín manchado pantropical estas respuestas son consistentes con la estructura batimétrica en la cuenca interna de GD; una pendiente baja y aguas profundas > 100m. El incremento en TSM es congruente con la posición de registros relativos al flujo de agua dulce por desembocadura de los ríos. La idoneidad de hábitat para el delfín nariz de botella se caracteriza por diferentes respuestas a variable diversas de acuerdo a la temporada. Durante la temporada seca esta idoneidad está influenciada por el drenaje de los ríos en GD, a distancias de 5 a 15 km desde la isobata de 200 m. El hábitat idóneo en la temporada de lluvia para el delfín nariz de botella, es igualmente afectado por los ríos, a distancias más cercanas a la isobata de 200 m (entre 5-10 km), lo que corresponde a aguas relativamente cercanas a la costa, donde la variación en TSM (de entre 0.6 a 0.8 grados), determina que están bajo influencia de las desembocaduras de los ríos, que en la temporada de lluvia, aumentan notablemente su caudal y aporte a la cuenca interna. A pesar que las respuestas

a la VEG, pareciese diferenciarse por las temporadas en GD, a nivel del patrón espacial, hay poca o ninguna influencia de la estacionalidad, lo que confirma la importante presencia durante todo el año de ambos delfínidos en GD (Oviedo *et al.* 2015).

La relevancia de la profundidad como facilitador de la segregación de hábitat ha sido documentada previamente (Acevedo & Burkhart 1998; Cubero-Pardo 1998a, 2007a; Oviedo 2007, 2008). De acuerdo a Oviedo (2007) la isóbata de los 100 m es un factor limitante, que separa el nicho efectivo del delfín nariz de botella y el delfín manchado pantropical, este último con menos frecuencia en avistamientos en aguas someras, mientras que el delfín nariz de botella, tiene una amplia tolerancia a diferentes profundidades en su patrón de avistamiento en GD.

Oviedo (2007) resalta la relevancia de la segregación de hábitat como el principal aspecto que fomenta la coexistencia de estas especies en GD. En este caso, los factores hidrográficos que dan forma al patrón de distribución, frecuentemente se entretrejen, integrándose a las características batimétricas del hábitat (Weir *et al.* 2012). El resultado de esta evaluación confirma la repartición de recursos, la cual se refleja en partición espacial del hábitat, como mecanismo alternativo a la exclusión competitiva entre ambos depredadores. La información demográfica es particularmente requerida, para establecer la aptitud ecológica y especificar el nivel de adaptabilidad de ambos delfines a su hábitat respectivo (Morris 1996). Esta información demográfica permitirá reconocer el mecanismo de equilibrio, asociado a la coexistencia (Chesson 2000). Ambos delfines conducen sus actividades claves para sus ciclo de vida en GD: alimentación activa, reproducción, lactancia y cuidado de crías, han sido observadas dentro de los ámbitos del Golfo. Lo anterior facilita establecer la persistencia de las poblaciones de ambas especies y fomenta su aptitud ecológica (Oviedo *et al.* 2015, Herra Miranda *et al.* 2016).

En esta evaluación, la segregación por hábitat entre delfines manchados pantropical y nariz de botella, es solo en base a VEG del espectro abiótico. Es necesario complementar esta información, con detalles de los elementos bióticos del ecosistema (Peterson 2011). Sin embargo, las áreas definidas como de mayor idoneidad de hábitat, coinciden con los hábitats críticos de alimentación

identificados en otros análisis, para ambos; el delfín nariz de botella (Oviedo 2007; Herra Miranda et al. 2016) el delfín manchado pantropical (Oviedo 2007, Oviedo 2008; Oviedo *et al.* 2015) en base a datos de conducta. En dichos hábitats críticos se enfatiza el uso de área central en GD, en contraposición a hábitats marginales (Weir et al. 2012).

5.4.3 El efecto de la heterogeneidad del hábitat en la coexistencia del delfín nariz de botella y el delfín manchado pantropical en GD

La definición de simpatría en organismos móviles como los delfines en GD, puede verse enmascarada por efecto de la escala, ambas especies se movilizan entre parches de hábitats con diferentes atributos de idoneidad. Estos hábitats, adyacentes, constituyen un mosaico de paisaje marino, a nivel meso-escala se observa como un estado de simpatría. Este se difumina, cuando los recursos limitados se integran a un gradiente bien definido, donde las necesidades y la distribución de cada especie se hacen evidentes. Por lo tanto, la heterogeneidad de hábitat es crucial para sustentar simpatría o coexistencia bajo cercanía espacial dentro de GD (Chesson 2000; Parra 2006; Adler et al. 2013).

Las observaciones de la conducta alimentaria de delfines en GD, son consideradas como indicios importantes, no solo de disponibilidad de presas, sino también, de la diversidad de hábitats, lo que en estudios previos no ha sido considerado al definir GD como un hábitat con características homogéneas (Cubero-Pardo 2007a). Las evidencias discutidas en este estudio destacan la heterogeneidad de hábitat como factor que define la divergencia espacial de ambas especies de delfines

El patrón de segregación espacial en GD para los delfines manchados pantropical y nariz de botella, contrasta con el traslape documentado en otras poblaciones simpátricas, de latitudes más altas. El delfín común y el delfín oscuro exhiben traslape espacial en el Golfo de San Matías, Argentina (Svendsen *et al.* 2015), lo cual se refleja en el consumo de la presa principal, anchoveta argentina (*Engraulis anchoita*) por ambos depredadores (Romero *et al.* 2012). De manera similar, delfines comunes y listados de hábitos neríticos, se traslapan parcialmente en el espectro espacial y trófico, particularmente en el

consumo de presas en la Bahía de Viscaya (Pusineri *et al.* 2008). Parra (2006) y Parra *et al.* (2006, 2011) también documentan traslape espacial en especies tropicales, como *Orcaella heinsohni* y *Sousa chinensis*, en el noreste de Australia, incluyendo coincidencias parciales en consumo de presas, con marcada teutofagia en *O. heinsohni* (Parra & Jedensjö 2014).

Cuando diferentes atributos funcionales son favorecidos en diferentes ambientes (Adler *et al.* 2013), la heterogeneidad espacial promueve la coexistencia. La coexistencia entre el delfín nariz de botella y delfín manchado pantropical se enmarcan bajo esta premisa en dos formas: a) diferencias morfológicas en la anatomía oral, específicamente en número y tamaño de dientes (Perrin 1975a, 1975b; Perrin *et al.* 1987; Perrin *et al.* 2011) y b) diferencias en conducta alimentaria, particularmente en captura y consumo de presas, asociada con la heterogeneidad de GD (Herra Miranda *et al.* 2016)

La evaluación del patrón de distribución de delfines simpátricos en Golfo Dulce, demostró la ausencia de traslape espacio-temporal y la diferenciación de nichos entre el delfín nariz de botella costero y el delfín manchado pantropical. La coexistencia de ambos depredadores en GD está asociada a la heterogeneidad de hábitat y como aspectos a considerar, el patrón de distribución depende notoriamente de la escala en la que se evalúa. El proceso de coexistencia para delfínidos en este fiordo tropical se caracteriza como una simpatría aparente a la escala del Golfo, con alopatría a escala fina dentro del micro-hábitat ocupado por cada depredador.

6. DISCUSIÓN GENERAL

Esta disertación se enfoca en el entendimiento de los mecanismos que sustentan la coexistencia de comunidades de delfines costeros en simpatría. Varias especies de delfines, tanto en el ámbito costero como en el oceánico viven en simpatría, sin embargo, el enfoque de estudio tradicional se centra en evaluar una sola especie, por lo tanto, como éstas especies se reparten los recursos, o que otros elementos explican los procesos de exclusión competitiva y sus consecuencias, es aun escasamente estudiado (Parra 2005).

La contribución al conocimiento de la ecología del delfín nariz de botella costero y delfín manchado pantropical se discute en los siguientes párrafos, para luego en conjunto sintetizar el aporte en definir los patrones y procesos implícitos en su coexistencia en GD. Finalmente se establecen recomendaciones para la continuidad de la investigación en ecología conductual de estos delfínidos, en función al manejo y conservación de GD como hábitat crítico.

6.1 La conducta de alimentación del delfines nariz de botella y delfines manchados pantropicales en GD: evidencia indirecta de la disponibilidad de recursos presas.

Las observaciones de conducta facilitan inferencias relacionadas con la dimensión trófica que describen y definen la repartición de nichos como mecanismo principal en la coexistencia de ambos delfines. En la sección introductoria de esta disertación, se estableció que los registros de conducta de delfines nariz de botella y manchados pantropical serían un eje transversal para describir los patrones que se desarrollan en los capítulos anteriores, la conducta al ser una respuesta ante los estímulos asociados a los componentes estructurales del hábitat (Mann 2000, Gowans *et al.* 2007), es también una medida indirecta de esos componentes en particular del espectro biótico, el cual para GD es una información aun escasa.

En base a lo anterior, los resultados etológicos asociados a la profundidad, como factor relevante en la distribución (Bouchet *et al.* 2015), permiten inferir la disponibilidad del recurso presas, que precipita la respuesta en forma de conducta superficial de alimentación observada. Los presupuestos de actividad

de ambos delfínidos coinciden en la relevancia de la dupla Alimentación – Movilización, muy por encima de las otras conductas tipificadas en el etograma, tanto a nivel de seguimiento grupal, como a nivel de observaciones al primer encuentro, la relevancia de ambas conductas ha sido igualmente observada en otras especies de delfínidos. Por ejemplo, para el delfín oscuro *L. obscurus* en Patagonia, Argentina (Degrati *et al.* 2010, Dans *et al.* 2012), la asociación entre alimentación y movilización es una respuesta a la distribución de las presas, donde episodios de movilización, tienen como función primaria la búsqueda de las mismas (Dans *et al.* 2012), por lo que ambas conductas están contextualizadas al consumo de energía.

Adicionalmente, la disgregación de la conducta alimentaria en las fases de *persecución de presas* y *apnea de captura* (Neumann & Orams 2003), permite establecer diferencias importantes sobre la captura y el tipo de presas, entre el delfín nariz de botella y el delfín manchado pantropical:

a) Las diferencias significativas en la profundidad donde ocurren las observaciones de eventos de alimentación y movilización entre el delfín nariz de botella y el delfín manchado pantropical, son indicios claves de los diferentes tipos de presas que cada depredador consume. Lo anterior sustenta las diferencias en nichos ocupados.

b) Para el delfín manchado pantropical, la profundidad donde se realiza la fase de persecución de presas es independiente a la estrategia utilizada (grupal vs coordinada), sin embargo la apnea para la captura y consumo de presas ocurre profundidades diferentes cuando la captura es sincronizada de forma cooperativa, en contraste a cuando es simplemente en grupos. Esto permite inferir que la fase de persecución busca acorralar y compactar las agregaciones de pequeños pelágicos, en particular, peces de las familias Exocoetidae y Hemiramphidae. Consecuentemente, habría una profundidad óptima para sincronizar la captura entre los individuos del grupo.

c) No hay diferencias significativas en profundidad, entre las fases de persecución y apnea de captura-consumo de presas para el delfín nariz de botella. Considerando que los eventos de alimentación son en su mayoría de carácter individual. Lo que permite inferir, que las presas no requieren de

estrategias complejas de captura a nivel grupal, por ser en su mayoría presas demersales. Sin embargo es importante resaltar la localización de esos eventos de alimentación; en la desembocadura de los ríos donde se forman frentes mareales que facilitan la contención de presas (Gregory & Rworden 2001; Mendes *et al.* 2002, Hastie *et al.* 2004, Fury & Harrison 2011).

Adicionalmente los datos de conducta alimentaria sugieren abundancia del recurso presa, lo que sustenta la liberación competitiva entre delfines nariz de botella y manchados pantropical. De haber traslape en consumo de presas, debería ser de presas muy abundantes como pequeños pelágicos en GD. Lo anterior facilitaría incluso agregaciones multiespecies de depredadores a nivel de comunidad fuera del Golfo, donde se han observados a delfines manchados y nariz de botella (Romero *et al.* 2012, Scott *et al.* 2012, Cremer *et al.* 2017).

6.2 Patrones y procesos implícitos en la coexistencia del delfín nariz de botella y el delfín manchado pantropical en GD.

En los capítulos presentados anteriormente, los resultados obtenidos sustentan la repartición de recursos como el mecanismo relevante en la coexistencia del delfín manchado pantropical y el delfín nariz de botella costero, sustentado por la heterogeneidad del hábitat en GD. Lo aspectos mencionados anteriormente actúan en sinergia con las características funcionales y los atributos de las poblaciones de cada delfín, resultando en una reducción de la exclusión competitiva.

Considerar aspectos de la ecología conductual de las especies evaluadas, promueve una mayor comprensión de los proceso implícitos en la coexistencia de cetáceos odontocetos en GD. De acuerdo a lo sugerido por Gowans *et al.* (2007), en el caso de estudio de delfines simpátricos en Costa Rica, el delfín nariz de botella en GD concuerda con la caracterización de las comunidades residentes. Según estos autores estas comunidades se basan en la disponibilidad de recursos predecibles en áreas discretas. La condición residente provee al organismo de un conocimiento sustancial de la distribución del recurso presas y del riesgo de depredación, lo que incide directamente en su éxito reproductivo. Para *T. truncatus* en Golfo Dulce, dicho éxito se evidencia en la

recaptura de hembras adultas con crías que conforman grupos maternos dentro del Golfo.

Por otro lado, el delfín manchado pantropical en este fiordo tropical concuerda con la descripción de comunidades intermedias de delfínidos, entre las residentes y las de amplio rango de movilización. Bajo esta perspectiva, los recursos que fomentan este patrón social se presentan en un gradiente entre abundantes/agregados y escasos/dispersos. Para el caso del delfín manchado pantropical, los recursos de GD están más cercanos al extremo abundantes/agregados. En consecuencia se espera que la disponibilidad de recursos, promueva también un patrón de residencia estable, tal como se evidencia en las características demográficas de esta especie semi-pelágica. Los resultados de los modelos de capturas y recapturas complementados con los patrones de agrupamiento y las observaciones de conducta, respaldan lo discutido anteriormente.

Los argumentos anteriores tienen un peso importante como aspectos claves de la coexistencia, cada delfín en GD presenta características demográficas que sugieren estabilidad en su adecuación ecológica (alta sobrevivencia, producción de crías y tamaños poblacionales asociados a una posible capacidad de carga). Ambas especies se benefician de estrategias alimentarias específicas, que en base a las diferencias morfológicas, les permite aprovechar las características estructurales de cada hábitat crítico relevante en su distribución. Esto podría ser un indicio de cultura (Rendel & Whitehead, 2001), tal como lo explica Connor (2001): el establecimiento de características culturales en delfínidos, promueve la coexistencia en ambientes óptimos en términos de ofertas de recursos (Gowans *et al.* 2007).

La heterogeneidad del hábitat se traduce en diversidad espacial y determina el patrón de diversidad de cetáceos en GD (Chesson 2000; Oviedo *et al.* 2015). En ambientes marinos tropicales el efecto de la heterogeneidad de hábitat se focaliza mayormente en la diversidad espacial, ante la irrelevancia de la estacionalidad en la presencias de estos delfínidos en GD. Adler *et al.* (2013) consideran que la heterogeneidad espacial promueve la coexistencia, cuando diferentes atributos funcionales de los posibles competidores son favorecidos por ámbitos diferentes (micro-hábitats).

¿Qué micro-hábitats son determinantes en Golfo Dulce?: todo el litoral del Golfo es importante para el delfín nariz de botella, pero en particular las desembocadura de los ríos son claves para la alimentación (Oviedo 2007, Oviedo *et al.* 2015, Herra-Miranda *et al.* 2016); la formación de frentes mareales en las desembocaduras concentrarían las presas, consolidando la disponibilidad de recursos clave para el delfín nariz de botella. Para el delfín manchado pantropical la cuenca interna y en particular la porción anóxica (profundidad > 100 m), es relevante como área crítica de aprovisionamiento, la capa anóxica después de los 100 m de profundidad concentraría las agregaciones de pequeños pelágicos en las capas superficiales de la columna de agua.

Los atributos de ambos delfínidos que facilitarían aprovechar la diversidad espacial del hábitat, no están limitados a características morfológicas y anatómicas (Begon *et al.* 2006). Las estrategias en conducta alimentaria también forman parte importante de esos atributos, esto se ve reflejado en la conducta alimentaria del delfín manchado en GD, la cual sugiere que estos delfines aprovechan las características hidrológicas (anoxia) de la cuenca interna en Golfo Dulce, lo cual afectan la tolerancia fisiológica de sus presas (pequeños pelágicos: Exocoetidae, Hemiramphidae), para cooperativamente aprovechar el recurso presa y maximizar la ganancia en consumo de energía. De manera similar, *T. truncatus* obtiene una ventaja considerable al moldear su conducta alimentaria, al explotar los recursos y las características hidrológicas de las desembocadura de los ríos para maximizar la captura de presas. Los aspectos anteriores resaltan las diferencias en estrategias de alimentación que fomentarían la simpatría directa a escala del Golfo, donde el traslape en presas potenciales es minimizado por los patrones diferenciales en uso de hábitat (Cremer *et al.* 2017)

La coexistencia de delfines manchados pantropicales y delfines nariz de botella en GD, se establece por medio de la repartición de recursos, este mecanismo se refleja directamente en la disponibilidad del hábitat idóneo para cada especie en los modelos de distribución. La repartición de hábitat facilita la coexistencia cuando hay diferencias en los requerimientos de cada posible competidor, incluso en ausencia de heterogeneidad (Schoener 1974, Tilman 1982). A pesar de sustentar la coexistencia para delfines en GD, el análisis

detallado de los modelos de distribución resalta un aspecto clave a considerar: la diferenciación de nichos de las especies involucradas a escala fina compromete el carácter simpátrico y sugiere considerar en el nivel de micro-hábitat, la posibilidad de que ambos delfínidos son en esencia alopátricos. Lo anterior fomenta poca o ninguna interacción entre ambas especies, al menos en la cuenca interna de GD donde el contraste entre hábitats es mayor.

Cuando se compara la distribución de las mismas especies en ámbitos fuera de GD, la exclusión competitiva/coexistencia no resulta tan evidente en las interacciones entre *S. attenuata* y *T. truncatus*, en particular en aguas de la Península de Osa. Se debe ponderar que la comparación de la idoneidad de hábitat estaría en función a las diferencias observables a nivel de ecotipos. El ecotipo oceánico de *T. truncatus* (Pacheco *et al.* 2011, Oviedo *et al.* en rev.) está asociado a la transición del hábitat nerítico-oceánico, mientras el otro posible competidor (*S. attenuata*) favorecía el hábitat nerítico expuesto a lo largo de la costa. Sin embargo, no hay suficientes detalles en hábitos alimentarios que definan la repartición de recursos como base de la supresión de la posible competencia por recursos presas.

6.3 Implicaciones para el manejo y conservación del Golfo Dulce como Hábitat Crítico

La pérdida de depredadores tope en el ecosistema marino tiene consecuencias en la funcionalidad y estructura del mismo, por lo tanto la comprensión de los patrones y procesos de la coexistencia de depredadores es clave en la conservación y manejo de la biodiversidad (Bearzi *et al.* 2006; Ferreti *et al.* 2008).

Los hábitats críticos se definen y clasifican en contextos biológicos importantes como la alimentación, reproducción y crianza, protección de depredadores, descanso, migración, entre otros (Hoyt 2011). Un aspecto clave en la determinación de un hábitat crítico, es la densidad de las especies focales que presentan un uso activo del área, la cual conforma un gradiente asociado a la disponibilidad del recurso que sustenta la calidad del hábitat.

A lo largo del desarrollo de esta investigación se ha establecido la importancia de la desembocadura de los ríos que fluyen a la cuenca interna de

GD, como zonas claves para el delfín nariz de botella (Oviedo 2007, Oviedo *et al.* 2015, Herra-Miranda *et al.* 2016). Consecuentemente la porción central de la cuenca interna del Golfo, es relevante en el uso de hábitat del delfín manchado pantropical (Oviedo 2007, Oviedo 2008, Oviedo *et al.* 2015). Hay dos aspectos claves en el uso de hábitat que sustenta la relevancia de estos ámbitos específicos: a) ambos son zonas de aprovisionamiento, donde activamente se realiza la captura y consumo de presas, son hábitats críticos de alimentación. b) La presencia de grupos maternos aprovechando el recurso presas, también determina el uso de hábitat en función a la protección de crías, particularmente las desembocaduras de los ríos son zonas guarderías para las hembras en lactancia del delfín nariz de botella.

La biodiversidad marina en general y en particular los cetáceos enfrentan actualmente una variedad de retos complejos, por la incidencia de efectos antropogénicos; como el cambio climático, contaminación acústica, captura incidental y colisión con embarcaciones en lugares de concentración importante (Reeves 2008, 2017; Laist *et al.* 2001; Guzmán *et al.* 2012). Mientras algunas de las amenazas detalladas anteriormente conllevan directamente a un incremento de la mortalidad, otras amenazas se manifiestan a través de efectos a largo plazo y de carácter acumulativo, un claro ejemplo es la alteración constante de conductas como alimentación, descanso y socialización, lo que repercute en funciones biológicas claves (Constantine *et al.* 2004, Lusseau 2006), reduciendo la capacidad de reproducción de las especies, lo que implica impactos negativos a nivel de poblaciones (Lusseau 2004, Bejder *et al.* 2006).

Las estrategias de manejo y conservación para mitigar dichos efectos antropogénicos deben sustentarse en un entendimiento integral de los requerimientos de hábitat de especies susceptibles (Gerrodette & Eguchi, 2011). En contraste a los hábitats críticos de origen terrestre, la definición de límites en hábitats críticos marinos es por naturaleza, más dinámicos y menos fijos. De acuerdo a Hoyt (2011), lo anterior es particularmente válido para áreas críticas de alimentación, que dependen de procesos ecológicos que inciden en cambios de la columna de agua. Por lo tanto los objetivos de manejo y conservación en GD, deben hacer énfasis en: a) invocar el principio precautorio hacia estos hábitat críticos, que actualmente están en relativa estabilidad y b) establecer

decisiones de carácter conservativo que ante la poca certeza y falta de mayor información favorezca la protección del recurso (Mangel *et al.* 1996), en particular con respecto a las pesquerías de pequeños pelágicos de la familia Hemiramphidae, los cuales tienen gran valor para la pesca deportiva.

Actualmente se hacen esfuerzo en promover una categoría de manejo que provea protección a los hábitats críticos mencionados anteriormente, el golfo ha sido declarado una *Área de Pesca Responsable*, pero este estatus, no establece lineamientos de manejo sólidos, ni tipifica responsabilidades para el control y protección. Solo establece las artes de pesca que se deben utilizar en cada zona de GD.

Esta disertación aporta no solo argumentos espaciales necesarios para el ordenamiento de GD, sino también los primeros estimados del tamaño poblacional y características demográficas como los estimados de supervivencia, del delfín manchado pantropical, un recurso clave para actividades de turismo local. De igual manera se actualiza y se detallan los aspectos demográficos del delfín nariz de botella, la especie más susceptible a los impactos antropogénicos por sus hábitos y asociación con la línea de costa, que además, ya presenta indicios de afectación por la incidencia de enfermedades dérmicas como el LLD (*Enfermedad Similar a Lacaziosis: Lacaziosis Like Disease*)(Besessen *et al.* 2014, Pacheco-Polanco 2015).

En función a las necesidades de manejo y al impacto potencial del desarrollo costero en GD, se sugiere: 1) la continuidad de las evaluaciones demográficas para ambas especies de delfines y establecer periodos de 10 años para el análisis de tendencias. 2) Igualmente se recomienda una evaluación cuantitativa del recurso presa base, es necesario saber la abundancia de recursos pesqueros, para ser efectivos en las regulaciones establecidas actualmente, considerando que a partir del conocimiento de los tamaños poblacionales del delfín manchado pantropical y el delfín nariz de botella, se puede inferir las necesidades de consumo anual-local de estos depredadores. 3) La continuidad en las observaciones de conducta de manera periódica, permite inferir la evolución del uso de hábitat de los delfínidos en GD. También permitirá evaluar posibles impactos en actividades como la alimentación dentro de los hábitats críticos. 4) Los hábitats críticos son áreas de importancia para la

conservación, se sugiere integrarlos en una red de áreas marinas protegidas (AMPs).

6.4 Recomendaciones de investigación a futuro en delfines de Golfo Dulce

En base a los elementos discutidos en esta disertación, se recomienda:

1) Evaluar la ecología trófica por medio de marcadores ecológicos en ambas especies de delfines tanto en GD como en los ámbitos externos. Actualmente se cuenta con un número reducido de muestras (Tt-GD: N=6, Sa-GD N=9) y se espera llegar a 25 muestras de tejidos por especie para ambas temporadas: Se plantea analizar en base a isotopos estables el nivel trófico, la amplitud del posible nicho isotópico y posibles traslapes entre especies, adicionalmente se busca evaluar por medio de un modelo de mezcla la estructura trófica de los ámbitos costeros y pelágicos de GD.

2) Se recomienda integrar el actual marco de análisis demográfico de delfines nariz de botella y delfines manchados pantropicales en GD, con las localidades potenciales donde habría conectividad entre poblaciones locales. Ya hay una recaptura entre un delfín nariz de botella catalogado en GD y fotografiado en el Golfo de Chiriquí. Se sugiere establecer un análisis CMR en base a un diseño robusto multi-estado, que permita integrar diferentes localidades de muestreo (Chabanne *et al.* 2017) para entender posibles dinámicas a nivel de metapoblaciones.

3) Es necesario profundizar a nivel de genética y a nivel de morfometría la diferenciación del delfín nariz de botella y el delfín manchado pantropical en ecotipos, para así confirmar dicho estatus en *S. attenuata* en GD.

7. CONCLUSIONES

1.- El delfín nariz de botella costero en Golfo Dulce es una población discreta de < 120 delfines, con individuos que presentan una alta fidelidad de hábitat, que les confiere un carácter residente.

2.- El delfín manchado pantropical en GD, posee características demográficas que los tipifican como una especie de delfín semi-pelágico, con un tamaño poblacional de <400 individuos.

3.- El golfo representa un hábitat crítico de alimentación para el delfín manchado pantropical, que sustenta un grupo relativamente pequeño de delfines, los cuales desarrollan una fidelidad de hábitat de tipo residente.

4.- La evaluación del patrón de distribución de delfines simpátricos en Golfo Dulce, demostró la ausencia de traslape espacio-temporal y la diferenciación de nichos entre el delfín nariz de botella costero y el delfín manchado pantropical.

5.-La coexistencia de ambos depredadores en Golfo Dulce está ligada a la heterogeneidad de hábitat, donde los hábitats críticos están espacialmente diferenciados.

6.-El proceso de coexistencia para delfínidos que se caracteriza como una simpatría aparente a la escala de Golfo Dulce, con alopatría a escala fina dentro de los micro-hábitats del Golfo.

7.- Las características ecológicas de cada especie, como la abundancia y la distribución local, en adición a diferencias morfológicas claves, promueven en conjunto la repartición de recursos y las diferencias en uso de hábitat como los mecanismos principales en el proceso de coexistencia de ambos de predadores.

8. BIBLIOGRAFÍA

- Acevedo-Gutierrez A. 2017. Group Behavior. In Wursig B., Thewissen J.G.M and K. Kovacs (eds). *Encyclopedia of Marine Mammals* (3rd ed., pp 428-435). Academic Press, San Diego
- 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. *Revista de Biología Tropical*. 46(6): 91-101.
- Adler, P. B., Fajardo, A., Kleinhesselink, A. R., & N. J. Kraft .2013. Trait-based tests of coexistence mechanisms. *Ecology Letters*, 16(10): 1294-1306.
- Arellano, L. & G. Halffter. 2003. Gamma diversity: derived from and a determinant of alpha diversity and beta diversity. An analysis of three tropical landscapes. *Acta Zoológica Mexicana*, 90: 27-76.
- Ballance, L.T.. 2017. Cetacean Ecology. In Wursig B., Thewissen J.G.M and K. Kovacs (eds). *Encyclopedia of Marine Mammals* (3rd ed., pp 172-180). Academic Press, San Diego.
- Bearzi, M., 2005. Dolphin sympatric ecology. *Marine Biology Research* 1: 165 – 175.
- Bearzi, M., 2007. Dolphins and African apes: comparisons of sympatric socio-ecology. *Contributions to Zoology* 76 (4) 235-254.
- Bearzi, G., Politi, E., Agazzi, S. & A. Azzellino . 2006. Prey depletion caused by overfishing and the decline of marine megafauna in eastern Ionian Sea coastal waters (central Mediterranean). *Biological Conservation* 127: 373–382.
- Begon, M., Townsend, C. R. & J. L. Harper. 2006. *Ecology: from individuals to ecosystems*.4th ed. Blackwell Publishing, U.K.
- Bejder, I., Samuels, A., Whitehead, H., Gales, N., Mann, J., Connor, R., Heithaus, M., Watson-Capps, J., Flaherty, C & M Krützen. 2006. Decline in Relative Abundance of Bottlenose Dolphins Exposed to Long-Term Disturbance. *Conservation Biology* 20; 1791–1798.
- Benson, S. R., Croll, D. A., Marinovic, B. B., Chavez, F. P, & J.T. Harvey. 2002. Changes in the cetacean assemblage of a coastal upwelling ecosystem during El Niño 1997–98 and La Niña 1999. *Progress in*

Oceanography, 54(1): 279-291.

- Bessensen, B., Oviedo, L., Acevedo-Gutiérrez, A., Burdett Hart, L., Herra-Miranda, D., Pacheco-Polanco, J.D., Baker, L., Saborío-R, G and L. Bermúdez-Villapol. 2014. Lacaziosis-like disease in Costa Rica from photographic records of bottlenose dolphins *Tursiops truncatus* in Golfo Dulce. *Emerging Infectious Diseases*, 107: 173–180
- Bouchet, P.J., Meeuwig, J.J., Salgado-Kent, C.P., Letessier, T.B. and C.K. Jenner. 2015. Topographic determinants of mobile vertebrate predator hotspots: current knowledge and future directions. *Biological Reviews*, 90:699-728.
- Brenes C. L. & S. León. 1988 Algunos aspectos físico-químicos del Golfo Dulce. *Ingeniería en Ciencia Química*, 12: 12-16.
- Brown, W. L., & E.O. Wilson. 1956. Character displacement. *Systematic zoology*, 5(2): 49-64.
- Burnham, K. P., Anderson, D. R., White, G. C., Brownie, C. & K. H. Pollock. 1987. *Design and analysis methods for fish survival experiments based on release–capture*. American Fisheries Society Monographs, 5. Bethesda, Maryland, USA.
- Cañadas, A. & P.S. Hammond. 2008. Abundance and habitat preferences of the short-beaked common dolphin *Delphinus delphis* in the southwestern Mediterranean: implications for conservation. *Endangered Species Research*, 4: 309–331.
- Carlo, H.R.H., Peter, M.J.H. & K. Soetaert. 1998. Indices of diversity and evenness. *Oceanis*, 24: 61-87.
- Chabanne, D., Pollock, K.H., Finn, H. & L. Bejder. 2017. Applying the multistate capture–recapture robust design to characterize metapopulation structure. *Methods in Ecology and Evolution*, 8(11): 1547-1557
- Chesson, P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review Of Ecology and Systematics* 31:343-366.
- Connell, J. H. 1980. Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. *Oikos*, 131-138.
- Connor, R. C., Mann, J., Tyack, P. L., & Whitehead, H. 1998. Social evolution in toothed whales. *Trends in Ecology & Evolution*, 13(6): 228-232.

- Connor, R.C. 2001. Individual foraging specializations in marine mammals: culture and ecology. *Behavioral and Brain Sciences*, 24 (02): 329-330
- Connor, R. C., Heithaus, M. R., & Barre, L. M. 2001. Complex social structure, alliance stability and mating access in a bottlenose dolphin 'super-alliance'. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 268(1464): 263-267.
- Constantine, R., D. H. Brunton, & T. Dennis. 2004. Dolphin-watching tour boats change bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) behaviour. *Biological Conservation*, 117: 299-307.
- Cremer, M.J., Holz, A.C., Sartori, C.M., Schulze, B., Paitach, R.L. & P. C. Simões-Lopes. 2017. Behavior and Ecology of Endangered Species Living Together: Long-Term Monitoring of Resident Sympatric Dolphin Populations. Pp 477-508 in *Advances in Marine Vertebrate Research in Latin America* (Rossi-Santos, M.C. & Charles W. Finkl ed). Springer USA
- 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. 102p.
- Cubero-Pardo, P. 2007a. Distribución y condiciones ambientales asociadas al comportamiento del delfín bufeo (*Tursiops truncatus*) y el el delfín manchado (*Stenella attenuata*) (Cetacea: Delphinidae) en el Golfo Dulce, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 55(2): 549-557.
- Cubero Pardo, P. 2007b. Environmental factors governing the distribution of the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) and the spotted dolphin (*Stenella attenuata*) in Golfo Dulce, South Pacific, off Costa Rica. *Investigaciones Marinas* 35: 15 - 23.
- Currey, R. J. C., Dawson, S. M. & E. Slooten. 2007. New abundance estimates suggest Doubtful Sound bottlenose dolphins are declining. *Pacific Conservation Biology*, 13: 265–273.
- Daly, R., M. J. Smale, P. D. Cowley, & P. W. Froneman. 2014. Residency patterns and migration dynamics of adult bull sharks (*Carcharhinus leucas*) on the east coast of southern Africa. *PLoS ONE* 9:e109357.
- Dans, S.L., Crespo, E.A., Pedrasa, S.N., Degradi, M. & G. Garrafo 2008. Dusky dolphin and tourist interaction: effect on diurnal feeding

- behavior. *Marine ecology Progress Series*, 369: 287–296.
- Dans, S.L., Degradi, M., Pedrasa, S.N. & E. Crespo. 2012. Effects of Tour Boats on Dolphin Activity Examined with Sensitivity Analysis of Markov Chains. *Conservation Biology*, 26(4):708-716
- Davies, T.J., Meri, S., Barraclough, T.G. & J.L. Gittleman. 2007. Species co-existence and character divergence across carnivores. *Ecology Letters*, 10: 146-152.
- Darlington, P. J. 1972. Competition, competitive repulsion, and coexistence. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 69(11): 3151-3155.
- Day, T. 2000. Competition and the effect of spatial resource heterogeneity on evolutionary diversification. *The American Naturalist*, 155(6):790-803.
- Degrati, M., Dans, S.L., Crespo, E.A., Pedraza, S.N. & G.V. Garrafo 2008. Diurnal behavior of dusky dolphins *Lagenorhynchus obscurus* in Golfo Nuevo, Argentina. *Journal of Mammalogy*, 89:50–56
- Diaz-Gamboa, R.E., Gendron, D. & Busquets-Vass, G. 2018. Isotopic niche width differentiation between common bottlenose dolphin ecotypes and sperm whales in the Gulf of California. *Marine Mammals Science*, 34(2): 440-457
- Díaz-López, B., López, A., Methion, S., & P. Covelo. 2017. Infanticide attacks and associated epimeletic behaviour in free-ranging common bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 1-9
- Doksæter, L., Olsen, E., Nøttestad, L., & A. Fernö. 2008. Distribution and feeding ecology of dolphins along the Mid-Atlantic Ridge between Iceland and the Azores. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 55(1): 243-253.
- Domenici, P., Claireaux, G. & D.J. McKenzie. 2007 Environmental constraints upon locomotion and predator-prey interactions in aquatic organisms: an introduction. *Philosophical Transactions Royal Society of London (Ser B-Biological Science)*, 362:1929–1936
- Dunn, D. G., Barco, S. G., Pabst, D. A. & W. A. McLellan 2002. Evidence for infanticide in bottlenose dolphins of the Western North Atlantic. *Journal of Wildlife Diseases*, 38:505–510.

- Elith, J., Kearney, M. & S. J. Phillips. 2010. The art of modelling range-shifting species. *Methods in Ecology and Evolution* 1: 330–342
- Elith, J., Leathwick, J. R., & T. Hastie. 2008. A working guide to boosted regression trees. *Journal of Animal Ecology* 77(4): 802-813.
- Escorza-Treviño, S., Archer, F. I., Rosales, M., Lang, A. & A. E. Dizon. (2005). Genetic differentiation and intraspecific structure of eastern tropical Pacific spotted dolphins, *Stenella attenuata*, revealed by DNA analyses. *Conservation Genetics*, 6: 587 – 600.
- Fedorowicz, S.M., Beard, D.A., & R.C. Connor. 2003 Food sharing in wild bottlenose dolphins. *Aquatic Mammals*. 29: 355–359.
- Ferretti, F., Myers, R.A., Serena, F., & H.K. Lotze. 2008 Loss of large predatory sharks from the Mediterranean Sea. *Conservation Biology* 22: 952–964.
- Finn, H.C. 2005. Conservation biology of bottlenose dolphins (*Tursiops* sp.) in Perth metropolitan waters. PhD Thesis, Murdoch University, Perth, Western Australia
- Fish, F. E. 1993 Influence of hydrodynamic design and propulsive mode on mammalian swimming energetics. *Australian Journal of Zoology*, 42: 79:101
- Fish, F. 2017. Streamlining. In Wursig B., Thewissen J.G.M and K. Kovacs (eds). *Encyclopedia of Marine Mammals* (3rd ed., pp 951-954). Academic Press, San Diego
- Fish, F. E. & C. A Hui. 1991. Dolphin swimming a review. *Mammals Review*. 21: 181-195
- Flores-Ramírez, S., Urban R., J. Villareal-Chávez, G. y R. Valles-Jiménez. 1996. Cambios espaciales y temporales de la estructura comunitaria de cetáceos en la Bahía de La Paz, B.C.S. México. *Ciencias Marinas*, 22(2): 151-173
- Friedlaender, A.S, D.W. Johnston, W.R. Fraser, J. Burns, P.N. Halpin & D.P. Costa. 2011. Ecological niche modeling of sympatric krill predators around Marguerite Bay, Western Antarctic Peninsula. *Deep Sea Research II*. 58, 1729-1740.
- Fruet, P.F., Daura-Jorge, F.G., Möller, L.M., Genoves, R.C. & E. Secchi. 2015 Abundance and demography of bottlenose dolphins inhabiting a

- subtropical estuary in the Southwestern Atlantic Ocean. *Journal of Mammalogy* 96(2): 332–343.
- Fruet, P.F., Secchi, E.R., Di Tullio, J.C., Kinas, P.G. 2011. Abundance of bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus* (Cetacea: Delphinidae), inhabiting the Patos Lagoon estuary, southern Brazil: implications for conservation. *Zoologia*, 28:23–30
- García, C. & S. Dawson. 2003 Distribution of pantropical spotted dolphins in Pacific coastal waters of Panama. *Latin American Journal of Aquatic Mammals* 2: 29 – 38
- Garaffo, G.V., Dans, S.L., Pedraza, S.N., Crespo, E.A. & M. Degradi .2007. Habitat use by dusky dolphin in Patagonia: How predictable is their location? *Marine Biology*, 152:165–177
- Gregory, P.R. & A. A. Rowden. 2001. Behaviour patterns of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) relative to tidal state, time-of-day, and boat traffic in Cardigan Bay, West Wales. *Aquatic Mammals*, 27(2): 105–113
- Gerrodette, T & T. Eguchi. 2011. Precautionary design of a marine protected area based on a habitat model. *Endangered Species Research*, 15: 159-166.
- Gowans, S., Würsig, B. & L. Karczmarski. 2007. The social structure and strategies of delphinids: Predictions based on an ecological framework. *Advance in Marine Biology*, 53: 195-293.
- Gowans, S. and H. Whitehead. 1995. Distribution and habitat partitioning by small odontocetes in the Gully a submarine canyon in the Scotian Shelf. *Canadian Journal of Zoology*, 73: 1599-1608.
- Gross, A., Kiszka, J., Van Canneyt, O., Richard, P. & V. Ridoux. 2009. A preliminary study of habitat and resource partitioning among co-occurring tropical dolphins around Mayotte, southwest Indian Ocean. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 84(3), 367-374.
- Gubbins, C. 2002. Use of home ranges by resident bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in a South Carolina estuary. *Journal of Mammalogy*, 83:178–187.
- Guerra, M., Dawson, S. M., Brough, T. E., & Rayment, W. J. (2014). Effects of boats on the surface and acoustic behaviour of an endangered

- population of bottlenose dolphins. *Endangered Species Research*, 24: 221-236
- Guzman, Hector M.; Gomez, Catalina G.; Guevara, Carlos A. & L. Kleivane. 2012. Potential vessel collisions with Southern Hemisphere humpback whales wintering off Pacific Panama. *Marine Mammals Science*, 29(4), 629-642.
- Hastie, G.D., Wilson, B., Wilson, L.J., Parsons, K.M. & P.M. Thompson. 2004. Functional mechanisms underlying cetacean distribution patterns: hotspots for bottlenose dolphins are linked to foraging. *Marine Biology*, 144: 397–403.
- Heithaus, M. R., & Dill, L. M. 2002. Food availability and tiger shark predation risk influence bottlenose dolphin habitat use. *Ecology*, 83(2): 480-491.
- Herzing, D. L., & Johnson, C. M. (1997). Interspecific interactions between Atlantic spotted dolphins (*Stenella frontalis*) and bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in the. *Aquatic Mammals*, 23, 85-99.
- Heinrich, S., Elwen, S., and Bräger, S. 2010. Patterns of sympatry in *Lagenorhynchus* and *Cephalorhynchus*: dolphins in different habitats. Pp. 313-332 in *The dusky dolphin: master acrobat off different shores.* (B. Würsig and M. Würsig ed.). Elsevier Academic Press, Amsterdam.
- Herra-Miranda, D., Pacheco, J. D., Oviedo, L., & M. Iñiguez. 2016. Análisis espacial de los hábitats críticos del delfín nariz de botella (*Tursiops truncatus*) y la ballena jorobada (*Megaptera novaeangliae*) en el Golfo Dulce, Costa Rica: Consideraciones acerca de un proyecto de construcción de marina. *Revista Ciencias Marinas y Costeras REVMAR*, 8(1): 9-27.
- Hebbeln, D., D. Beese & J. Cortés. 1996. Morphology and sediment structures in Golfo Dulce, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 44 (Supl. 3): 1-10
- Holt, R. D. 1984. Spatial heterogeneity, indirect interactions, and the coexistence of prey species. *American Naturalist*, 377-406.
- Hosmer, D.W. & S. Lemeshow. 1989. *Applied Logistic Regression*. John Wiley and Sons Inc, New York.
- Hoyt, E. 2011. *Marine Protected Areas for whales, dolphins and porpoises: a world handbook for cetacean habitat conservation*. 2nd edition

Earthscan, U.K.

- Hutchinson, G.E. 1959. Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals?. *The American Naturalist*, 93(870): 145-159.
- James, G., Witten, D., Hastie, T., & R. Tibshirani. 2013. *An introduction to statistical learning* (Vol. 112). Springer, New York.
- Kleynhans, E. J., Jolles, A. E., Bos, M. R., & Olf, H. 2011. Resource partitioning along multiple niche dimensions in differently sized African savanna grazers. *Oikos*, 120(4): 591-600.
- Karcmarski, L., B. Wursig, G. Gailey, K.L. Larson & C. Vanderlip. 2005. Spinner dolphins in a remote Hawaiian atoll: social grouping and population structure. *Behavioral Ecology*, 16(4): 675-685.
- Kendall, W. L. & R. Bjorkland. 2001. Using open robust design models to estimate temporary emigration from capture-recapture data. *Biometrics*, 57:1113–1122
- Kendall, W. L. & J. D. Nichols. 2002. Estimating state-transition probabilities for unobservable states using capture-recapture/resighting data. *Ecology*, 83:3276–3284.
- Kendall, W. L., Nichols, J. D. & J. E. Hines. 1997. Estimating temporary emigration using capture-recapture data with Pollock's robust design. *Ecology*, 78:563–578.
- Laist, D., Knowlton, A., Mead, J. Collet, A. & M. Podesta. 2001. Collision between ships and whales. *Marine Mammal Science*, 17(1): 35–75
- Leathwick, J.R., Elith, J., Francis, M.P., Hastie, T., and P. Taylor. 2006. Variation in demersal fish species richness in the oceans surrounding New Zealand: an analysis using boosted regression trees. *Marine Ecology Progress Series* 321: 267–281.
- Leimgruber, P., McShea, W. J., and M. Songer. 2014. Vertical habitat segregation as a mechanism for coexistence in sympatric rodents. *Mammalian Biology*, 75(5): 313-317.
- Lusseau, D. 2004. The hidden cost of tourism: Detecting long-term effects of tourism using behavioral information. *Ecology and Society* 9.
- Lusseau, D. 2006. The short-term behavioral reactions of bottlenose dolphins to interactions with boats in Doubtful Sound, New Zealand. *Marine Mammal Science*, 22: 802-818.

- Lusseau, D. & J. Higham. 2004. Managing the impacts of dolphin-based tourism through the definition of critical habitats: the case of bottlenose dolphins (*Tursiops* spp.) in Doubtful Sound, New Zealand. *Tourism Management*, 25: 657-667.
- MacLeod, C.D., Weir, C.R., Pierpoint, C. and E.J. Harland. 2007. The habitat preferences of marine mammals west of Scotland (UK). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 87: 154–164.
- MacLeod, C.D., Weir, C.R., Santos, M.B. and T.E. Dunn. 2008. Temperature-based summer habitat partitioning between white-beaked and common dolphins around the United Kingdom and Republic of Ireland. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 88: 1193–1198.
- Mangel M, Talbot LM, Meffe GK, Agardy MT and others. 1996. Principles for the conservation of wild living resources. *Ecological Applications*, 6: 338–362
- Mann, J. 1999. Behavioral Sampling methods for Cetacean: a Review and Critique. *Marine Mammals Science*, 15(1): 102 – 122.
- Mann, J. 2000. *Unraveling the dynamics of social life: long-term studies and observational methods*. In: Mann, J., Connor, R.C., Tyack, P.L., Whitehead, H. eds. *Cetacean Societies*. University of Chicago Press, London.
- Mann, J., Connor, R. C., Barre, L. M. & M. R. Heithaus. 2000. Female reproductive success in bottlenose dolphins (*Tursiops* sp.): life history, habitat, provisioning, and group size effects. *Behavioral Ecology*, 11: 210–219.
- Mann, J. 2001. Cetacean culture: definitions and evidence. *Behavioral and Brain Sciences*, 24(02): 343-343.
- Marley, S. A., Erbe, C., & Salgado-Kent, C. P. (2016). Underwater sound in an urban estuarine river: sound sources, soundscape contribution, and temporal variability. *Acoustic Australia*. 44: 171–186.
- Marley, S.A., Salgado Kent, C.P. and Erbe, C. 2017. Occupancy of bottlenose dolphins (*Tursiops aduncus*) in relation to vessel traffic, dredging and environmental variables within a highly-urbanised estuary. *Hydrobiologia*, 792(1): 243–263

- Marra, G., and S. N. Wood. 2011. Practical variable selection for generalized additive models. *Computational Statistics and Data Analysis*, 55(7): 2372-2387.
- Martínez-Fernández, D., Montero, A. and L. May-Collado. 2011. Cetáceos de las Aguas Costeras del Pacífico Norte y Sur de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 59: 283-290.
- Martínez-Fernández, D., Montero-Cordero, A. & D. Palacios-Alfaro. 2014. Áreas de congregación de cetáceos en el Pacífico norte de Costa Rica: propuestas para su manejo. *Revista de Biología Tropical*, 62 (Suplemento 4): 99-108
- May-Collado, L.J. & A.R. Morales. 2005. Presencia y patrones de comportamiento del delfín manchado costero, *Stenella attenuata graffmani* (Cetacea: Delphinidae) en el Golfo de Papagayo, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 53: 265 - 276.
- May-Collado, L. J. & J. Forcada. 2012. Small-scale estimation of relative abundance for the coastal spotted dolphins (*Stenella attenuata*) in Costa Rica: the effect of habitat and seasonality. *Revista de Biología Tropical*, 60 (Suplemento 2): 133-142.
- 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. *Revista de Biología Tropical* 53: 249 -263.
- Mendes, S., Turrell, W., Luetkebohle, T., & P. Thompson. 2002. Influence of the tidal cycle and a tidal intrusion front on the spatio-temporal distribution of coastal bottlenose dolphins. *Marine Ecology Progress Series* 239: 221-229.
- Montero-Cordero, A. & J. Lobo. 2010. Effect of tourist vessels on the behaviour of the pantropical spotted dolphin, *Stenella attenuata*, in Drake Bay and Caño Island, Costa Rica. *Journal of Cetacean Research and Management*, 11 (3): 285-291
- Morales-Ramírez, A., Acuña-González, J., Lizano, O., Alfaro, E. & E. Gómez. 2015. Rasgos oceanográficos en el Golfo Dulce, Pacífico de Costa Rica: una revisión para la toma de decisiones en conservación marina. *Revista de Biología Tropical*, 63(1): 131-160.

- Moller, L. M., Beheregaray, L. B., Allen, S. J. & R. G. Harcourt 2006: Association patterns and kinship in female Indo-Pacific bottlenose dolphins (*Tursiops aduncus*) of southeastern Australia. *Behavior Ecology and Sociobiology*, 61: 109—117
- Moreno, K., and A. Acevedo-Gutierrez. 2016. The social structure of Golfo Dulce bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) and the influence of behavioural state. *Royal Society Open Science* 3:160010.
- Morris, D.W. 1996. Coexistence of specialist and generalist rodents via habitat selection. *Ecology*, 77(8): 2352-2364.
- Nery, M. F. & S. M. Simao. 2009. Sexual coercion and aggression towards a newborn calf of marine tucuxi dolphins (*Sotalia guianensis*). *Marine Mammal Science*, 25:450—454
- Neumann D. 2001. The activity budget of free ranging common dolphin (*Delphinus delphis*) in the northwestern Bay of Plenty, New Zealand. *Aquatic Mammals* 27: 121 – 136.
- Neumann, D.R. & M. Orams. 2003. Feeding behaviours of short-beaked common dolphins, *Delphinus delphis*, in New Zealand. *Aquatic Mammals*, 29(1):137-149
- Oviedo, L. 2007. Dolphin sympatric ecology in a tropical fjord: habitat partitioning by bathymetry and topography as a strategy to coexist. *Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom* 87: 1 - 9.
- Oviedo L. 2008. Análisis del uso de hábitat del delfín manchado pantropical *Stenella attenuata* (Cetacea: Delphinidae) en el golfo dulce, costa rica. MSc. Thesis. Universidad Nacional (UNA), Puntarenas, Costa Rica. 115 pp.
- Oviedo, L, Pacheco J.D. & D. Herra-Miranda. 2009. Evaluación de los riesgos de afectación por el establecimiento de granjas atuneras en relación con la distribución espacial de cetáceos en el Golfo Dulce, Costa Rica. *Revista Ciencias Marinas y Costeras REVMAR* 1: 159 – 174
- Oviedo, L., Herra-Miranda, D., Pacheco-Polanco, J.D., Márquez-Artavia, A. Quirós-Pereira, W., Silva-Hernández, M.G. & C. Figgner. 2012. The critical foraging habitats of bottlenose and coastal pantropical spotted dolphins in Golfo Dulce, Costa Rica. IWC/64/SC/SM10

- Oviedo, L., Herra-Miranda, D., Pacheco-Polanco, J. D., Figgner, C., Márquez-Artavia, A., & M. Iñíguez. 2015. Diversidad de cetáceos en el paisaje marino costero de Golfo Dulce, Península de Osa, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 63(2): 395-406.
- Pacheco-Polanco, J.D. Oviedo, L. Herra-Miranda, D & M.A. Silva. 2011. *The Occurrence of Coastal and Oceanic Bottlenose Dolphins Off The Southern Pacific Coast of Costa Rica*. Abstract book of the XVII Biennial Conference on the Biology of Marine Mammals, Tampa, Fla.
- Palacios-Alfaro J. D. 2006. Cetáceos asociados a la pesca de arrastre en el Pacífico Central de Costa Rica. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional de Costa Rica UNA, Heredia
- Paiva, E. G., Kent, C. P. S., Gagnon, M. M., McCauley, R., & H. Finn. 2015. Reduced detection of Indo-Pacific bottlenose dolphins (*Tursiops aduncus*) in an inner harbour channel during pile driving activities. *Aquatic Mammals*. 41: 455–468.
- Parra, G. J. 2005. *Behavioural ecology of Irrawaddy, Orcaella brevirostris (Owen in Gray, 1866), and Indo-Pacific humpback dolphins, Sousa chinensis (Osbeck, 1765), in northeast Queensland, Australia: a comparative study* PhD Thesis James Cook University, Queensland Australia, 385 p.
- Parra, G. J. 2006. Resource partitioning in sympatric delphinids: space use and habitat preferences of Australian snubfin and Indo-Pacific humpback dolphins. *Journal of Animal Ecology*, 75(4): 862-874.
- Parra, G.J., Schick, R., & J Corkeron, P. 2006a. Spatial distribution and environmental correlates of Australian snubfin and Indo-Pacific humpback dolphins. *Ecography*, 29(3): 396-406.
- Parra, G. J., Corkeron, P. J., & Marsh, H. 2006b. Population sizes, site fidelity and residence patterns of Australian snubfin and Indo-Pacific humpback dolphins: Implications for conservation. *Biological Conservation*, 129(2): 167-180.
- Parra, G. J., Corkeron, P. J., & Arnold, P. 2011. Grouping and fission–fusion dynamics in Australian snubfin and Indo-Pacific humpback dolphins. *Animal Behaviour*, 82(6): 1423-1433.
- Parra, G. J., & Jedensjö, M. 2014. Stomach contents of Australian snubfin

- (*Orcaella heinsohni*) and Indo-Pacific humpback dolphins (*Sousa chinensis*). *Marine Mammal Science*, 30(3): 1184-1198.
- Perrin, W. F. 1975. Distribution and differentiation of populations of dolphin of the genus *Stenella* in the Eastern Tropical Pacific. *Journal of the Fishery Research Board of Canada*, 32:1059–1067.
- Perrin, W. F. 2001. *Stenella attenuata*. *Mammalian Species* 683:1–8.
- Perrin, W.F., Mitchell, E.D., Mead, J.G., Caldwell, D.K., Caldwell, M.C., Van Bree, P.J.H. & W.H. Dawbin 1987. Revision of the spotted dolphins, *Stenella* spp. *Marine Mammals Science*, 3: 99-170.
- Perrin, W. F., Thieleking, J. L., Walker, W. A., Archer, F. I., and K. M. Robertson. 2011. Common bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in California waters: Cranial differentiation of coastal and offshore ecotypes. *Marine Mammal Science*, 27(4): 769-792.
- Peterson, A. T. 2011. *Ecological niches and geographic distributions* (MPB-49) (No. 49). Princeton University Press. New Jersey, USA
- Phillips, S.J, R.P. Anderson and R.E. Schapire. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190:231-259.
- Phillips, S.J., Dudík, M., Elith, J., Graham, C.H., Lehmann, A., Leathwick, J. and S. Ferrier. 2009. Sample selection bias and presence-only distribution models: implications for background and pseudo-absence data. *Ecological Applications*, 19: 181–197
- Pine, W.E., Pollock, K.H., Hightower, J.E., Kwak, T.J. & J.A. Rice. 2003. A review of tagging methods for estimating fish population size and components of mortality. *Fisheries*, 28:10–23
- Pirotta, E., Merchant, N. D., Thompson, P. M., Barton, T. R., & D. Lusseau. 2015. Quantifying the effect of boat disturbance on bottlenose dolphin foraging activity. *Biological Conservation*, 181: 82–89
- Pollock, K.H., Nichols, J.D., Brownie, C. and J.E. Hines. 1990. Statistical inferences for capture-recapture experiments. *Wildlife Monographs* 107: 1-97
- Pusineri, C., Chancollon, O., Ringelstein, J. & V. Ridoux. 2008. Feeding niche segregation among the Northeast Atlantic community of oceanic top predators. *Marine Ecology Progress Series*, 361:21–34

- Qiao, H., Soberon J. & A. Townsend-Peterson. 2015. No silver bullets in correlative ecological niche modelling: insights from testing among many potential algorithms for niche estimation. *Methods in Ecology and Evolution*, 6: 1126–1136.
- Quesada-Alpizar M.A. & J. Cortes. 2006. Los ecosistemas marinos del Pacifico sur de Costa Rica: estado del conocimiento y perspectivas de manejo. *Revista de Biología Tropical*, 54 (Suppl. 1): 101 - 145.
- Randa, L. A., Cooper, D. M., Meserve, P. L., & Yunker, J. A. 2009. Prey switching of sympatric canids in response to variable prey abundance. *Journal of mammalogy*, 90(3): 594-603.
- Rendell, L., & H. Whitehead. 2001. Culture in whales and dolphins. *Behavioral and Brain Sciences*, 24(02): 309-324.
- Reeves, R. 2008. Conservation Efforts. In Perrin W.F., Wursig B. and Thewissen J.G.M, (eds). *Encyclopedia of Marine Mammals* (2nd ed., pp 275-289). Academic Press, San Diego
- Reeves, R. 2017. Conservation Efforts. In Wursig B., Thewissen J.G.M and K. Kovacs (eds). *Encyclopedia of Marine Mammals* (3rd ed., pp 215-230). Academic Press, San Diego
- Robinson, K.P .2014. Agonistic intraspecific behavior in free-ranging bottlenose dolphins: calf-directed aggression and infanticidal tendencies by adult males. *Marine Mammals Science*, 30:381–388.
- Romero, M.A., Dans, S.L., Svendsen, G.M., González, R., & E.A. Crespo. 2012. Feeding habits of two sympatric dolphin species off North Patagonia, Argentina. *Marine Mammal Science*, 28(2): 364–377.
- Roughgarden, J. 1976. Resource partitioning among competing species—a coevolutionary approach. *Theoretical population biology*, 9(3): 388-424.
- Santostasi, N.L., Bonizzoni, S., Bearzi, G., Eddy, L.& O. Gimenez. 2016. A robust design capture-recapture analysis of abundance, survival and temporary emigration of three odontocete species in the Gulf of Corinth, Greece. *PLoS ONE* 11(12): e0166650.
- Sbrocco, EJ and Barber, PH 2013. MARSPEC: Ocean climate layers for marine spatial ecology. *Ecology* 94: 979. <http://dx.doi.org/10.1890/12-1358.1>

- Schneider, K. 1999. Behavior and ecology of bottlenose dolphin in Doubtful Sound, Fiordland, New Zealand. PhD Thesis. University of Otago, New Zealand. 211p.
- Scott, M.D. Chivers, S.J., Olson, R.J., Fiedler, P.C. & K. Holland. 2012. Pelagic predator associations: tuna and dolphins in the eastern tropical Pacific Ocean. *Marine Ecology Progress Series*, 485: 283-302
- Scott, M.D. & W.L. Perryman. 1991 Using aerial photogrammetry to study dolphin school structure. In *Dolphin Societies: Discoveries and Puzzles* (K. Pryor & K.S. Norris eds), pp. 161–196. University of California Press, Berkeley and Los Angeles.
- Schoener, T. W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science*, 185(4145): 27-39.
- Smith, H. C., K. Pollock, K. Waples, S. Bradley & L. Bejder. 2013. Use of the robust design to estimate seasonal abundance and demographic parameters of a coastal bottlenose dolphin (*Tursiops aduncus*) population. PLOS ONE 8:e76574.
- Spongberg, A. & P. Davis. 1998. Organochlorinated pesticide contaminants in Golfo Dulce, Costa Rica. *Revista Biología Tropical*, 46(6): 111-124.
- Stern, S.J. & A. S. Friedlaender. 2017. Migration and Movement. In Wursig B., Thewissen J.G.M and K. Kovacs (eds). *Encyclopedia of Marine Mammals* (3rd ed., pp 602-606). Academic Press, San Diego
- Stockin, K.A., Pierce, G.J., Binedell, V., Wiseman, N.J. & M.B. Orams. 2008. Factors affecting the occurrence and demographics of common dolphins (*Delphinus* sp.) in the Hauraki Gulf, Auckland. *Aquatic Mammals*, 34:200-211.
- Stockin, K.A., Binedell, V., Wiseman, N., Brunton, D.H. and Orams, M.B. 2009. The behavior of free-ranging common dolphins (*Delphinus* sp.) in the Hauraki Gulf, New Zealand. *Marine Mammal Science*, 25(2): 283-301.
- Spalding, M.D., Fox, H.E., Allen, G.R., Davidson, N., Ferdaña, Z.A., Finlayson, M.A., Halpern, B.S., Jorge, M.A., Lombana, A.L., Lourie, S.A. & K.D. Martin. 2007. Marine ecoregions of the world: a bioregionalization of coastal and shelf areas. *BioScience*, 57(7): 573-83.

- Svendsen, H., R. Rosland, S. Myking, J.A. Vargas, O.G. Lizano & E.C. Alfaro. 2006. A physical oceanographic study of Golfo Dulce, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 54(1): 147-170.
- Svendsen, G.M., Romero, M.A., Williams, G.N., Gagliardini, D.A., Crespo, E.A., Dans, S.L., & R. A. Gonzalez. 2015. Environmental Niche Overlap between Common and Dusky Dolphins in North Patagonia, Argentina. *PLoS ONE* 10(6): e0126182. <https://doi:10.1371/journal.pone.0126182>
- Stensland, E. V. A., Angerbjörn, A., & Berggren, P. E. R. 2003. Mixed species groups in mammals. *Mammal Review*, 33(3-4): 205-223
- Tilman, D. 1982. *Resource competition and community structure*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Thorne, L.H., D.W. Johnston, D.L. Urban, J. Tyne, L. Bejder, R.W. Baird, S. Yin, S.H. Rickards, M.H. Deakos, J.R. Mobley, A.A. Pack and M.C. Hill. 2012. Predictive Modeling of Spinner Dolphin (*Stenella longirostris*) Resting Habitat in the Main Hawaiian Islands. *Plos One* 7(8): e43167. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0043167>
- Urian, K. W., S. Hofmann, R. S. Wells & A. J. Read. 2009. Fine-scale population structure of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in Tampa Bay, Florida. *Marine Mammal Science* 25:619–638.
- Vergara, M., Cushman, S.A., Urra, F., & A. Ruiz-González. 2016. Shaken but not stirred: multiscale habitat suitability modeling of sympatric marten species (*Martes martes* and *Martes foina*) in the northern Iberian Peninsula. *Landscape Ecology*, 31(6): 1241-1260.
- Vermeulen, E., Balbiano, A., Beleguer, F., Colombil, D., Failla, M., Intrieri, E. & S. Bräger. 2016. Site-fidelity and movement patterns of bottlenose dolphins in central Argentina: essential information for effective conservation. *Aquatic Conservation*, 27(1): 282-292
- Vermeulen, E. & S. Bräger. 2015. Demographics of the disappearing bottlenose dolphin in Argentina: a common species on its way out? *PLoS ONE* 10: e0119182.
- Warren, D. L., Glor, R. E., & M. Turelli. 2010. ENMTools: a toolbox for comparative studies of environmental niche models. *Ecography*, 33(3): 607-611
- Weir, C.R., MacLeod, C.D. & S.V. Calderan. 2009. Fine-scale habitat use by

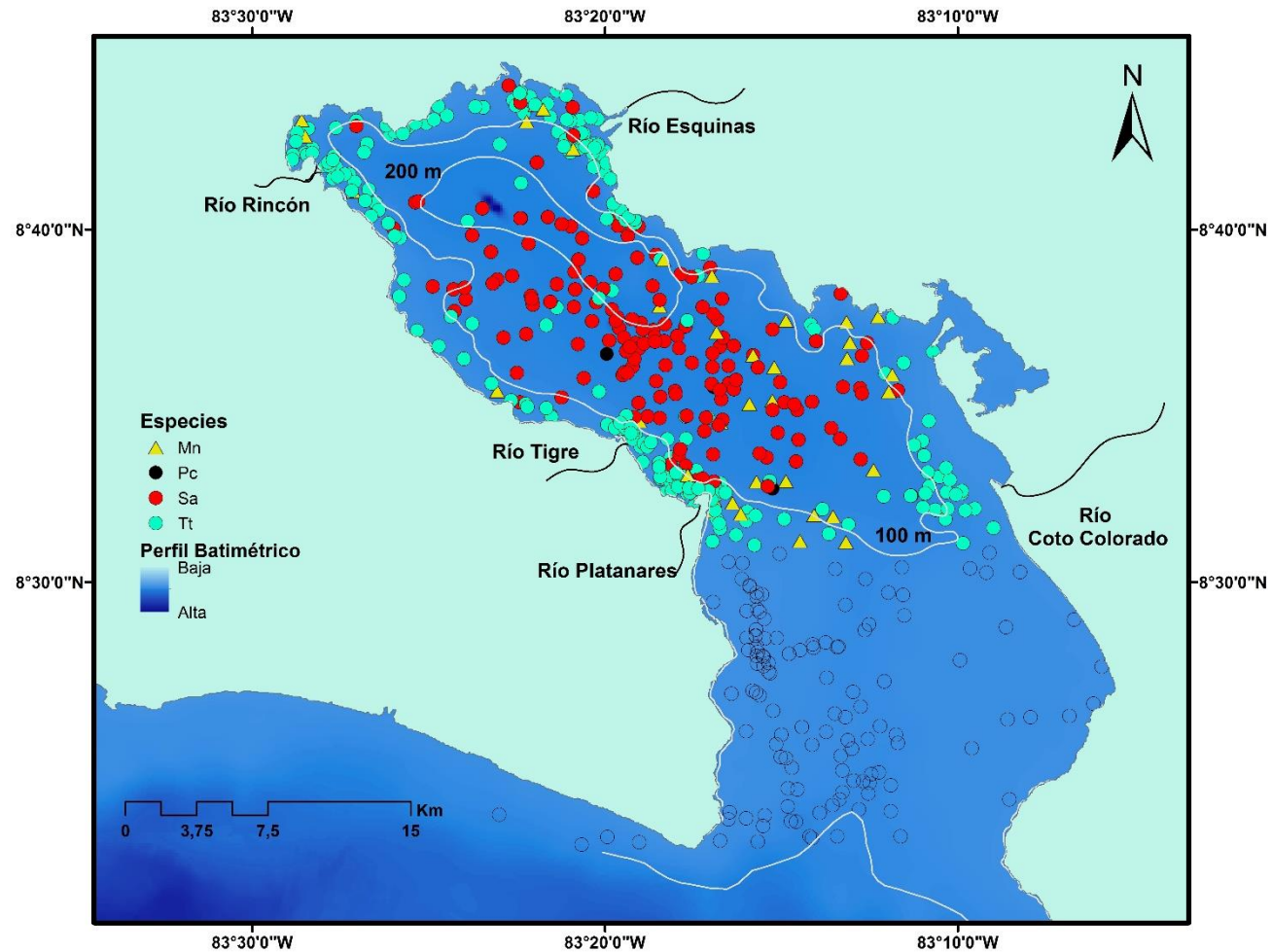
- white-beaked and common dolphins in the Minch (Scotland, UK): evidence for interspecific competition or coexistence? *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 89(5): 951–960.
- Weir, C. R., MacLeod, C. D., & Pierce, G. J. 2012. Habitat preferences and evidence for niche partitioning amongst cetaceans in the waters between Gabon and Angola, eastern tropical Atlantic. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 92(08): 1735-1749.
- Weir, J.S., Duprey, N.M.T., & B. Würsig. 2008. Dusky dolphin (*Lagenorhynchus obscurus*) subgroup distribution: are shallow waters a refuge for nursery groups? *Canadian Journal of Zoology*, 86(11): 1225–1234.
- Wells, R. S. & M. D. Scott. 1990. *Estimating bottlenose dolphin population parameters from individual identification and capture-release techniques*. Reprint. International Whaling Commission. (Special Issue 12). pp. 407–415
- Wells, R. S. & M. D. Scott. 2017. Bottlenose dolphin, *Tursiops truncatus*, common bottlenose dolphin. In Würsig B., Thewissen J.G.M and K. Kovacs (eds). *Encyclopedia of Marine Mammals* (3rd ed., pp 118-125). Academic Press, San Diego
- Wilson, B., Hammond, P.S. & P.M. Thompson 1999. Estimating size and assessing trends in a coastal bottlenose dolphin population. *Ecological Applications*, 9: 288–300.
- Wolff, M., Hartmann, H. J., and V. Koch. 1996. A pilot trophic model for Golfo Dulce, a fjord-like tropical embayment, Costa Rica Modelo piloto trófico para el Golfo Dulce, Costa Rica, un tipo de fiordo tropical . *Revista de Biología Tropical*, 44(3): 215-231.
- Würsig, B. & T. A. Jefferson. 1990. Methods of photo-identification for small cetaceans. *Reports of the International Whaling Commission* (Special Issue) 12:43–55.
- Zanardo, N., Parra, G. J., & L. M. Möller. 2016. Site fidelity, residency, and abundance of bottlenose dolphins (*Tursiops* sp.) in Adelaide's coastal waters, South Australia. *Marine Mammal Science*, 32(4): 1381-1401
- Zar, J.H. 2010. *Biostatistical analysis*, 5th edn. Prentice-Hall International,

U.K.

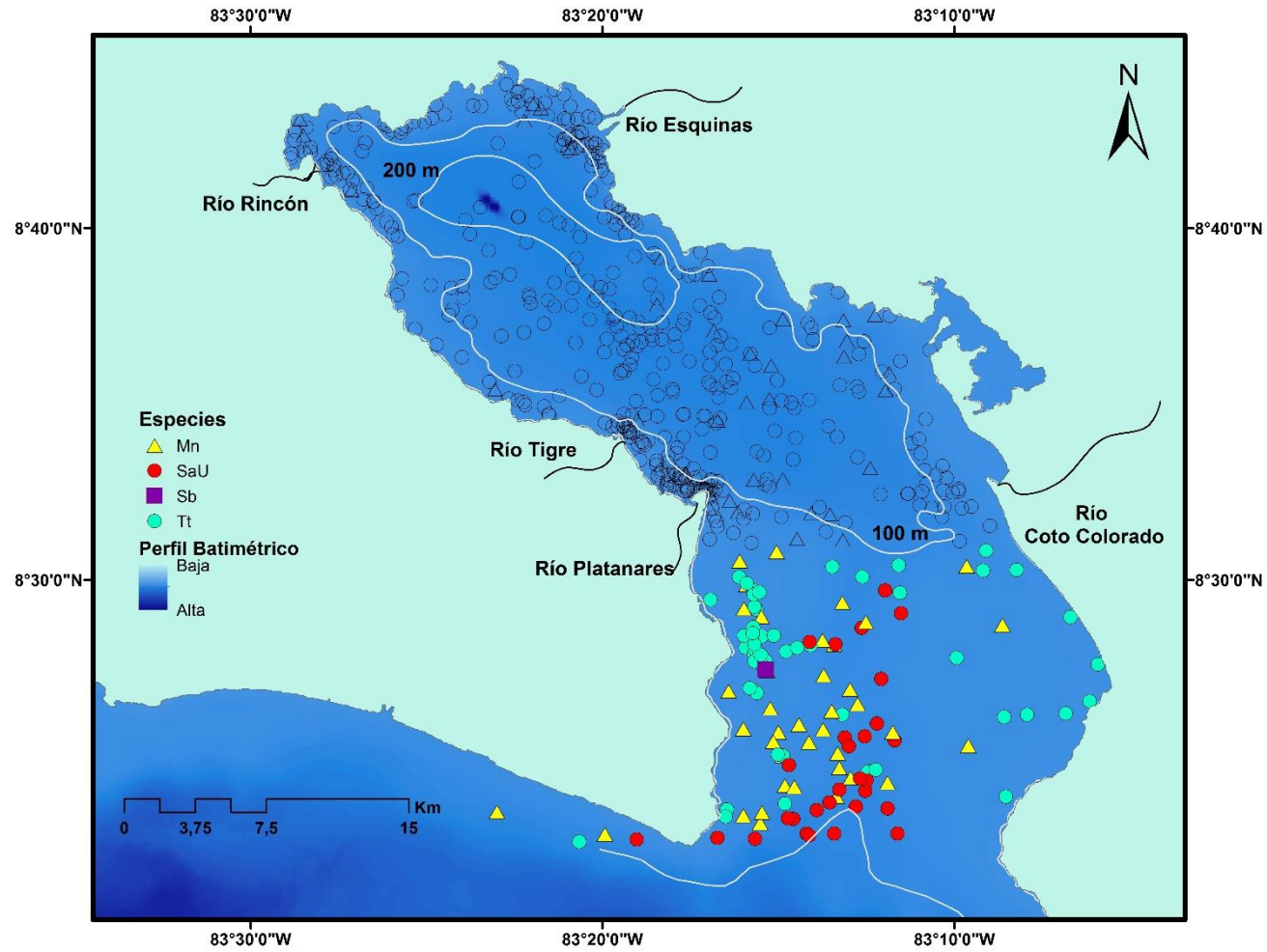
Zheng, R., Karczmarski, L., Lin, W., Chan, S.C.Y., Chang, W.-L. & Y. Wu.
2016. Infanticide in the Indo-Pacific humpback dolphin (*Sousa chinensis*). *Journal of Ethology*, 34: 299–307

ANEXOS

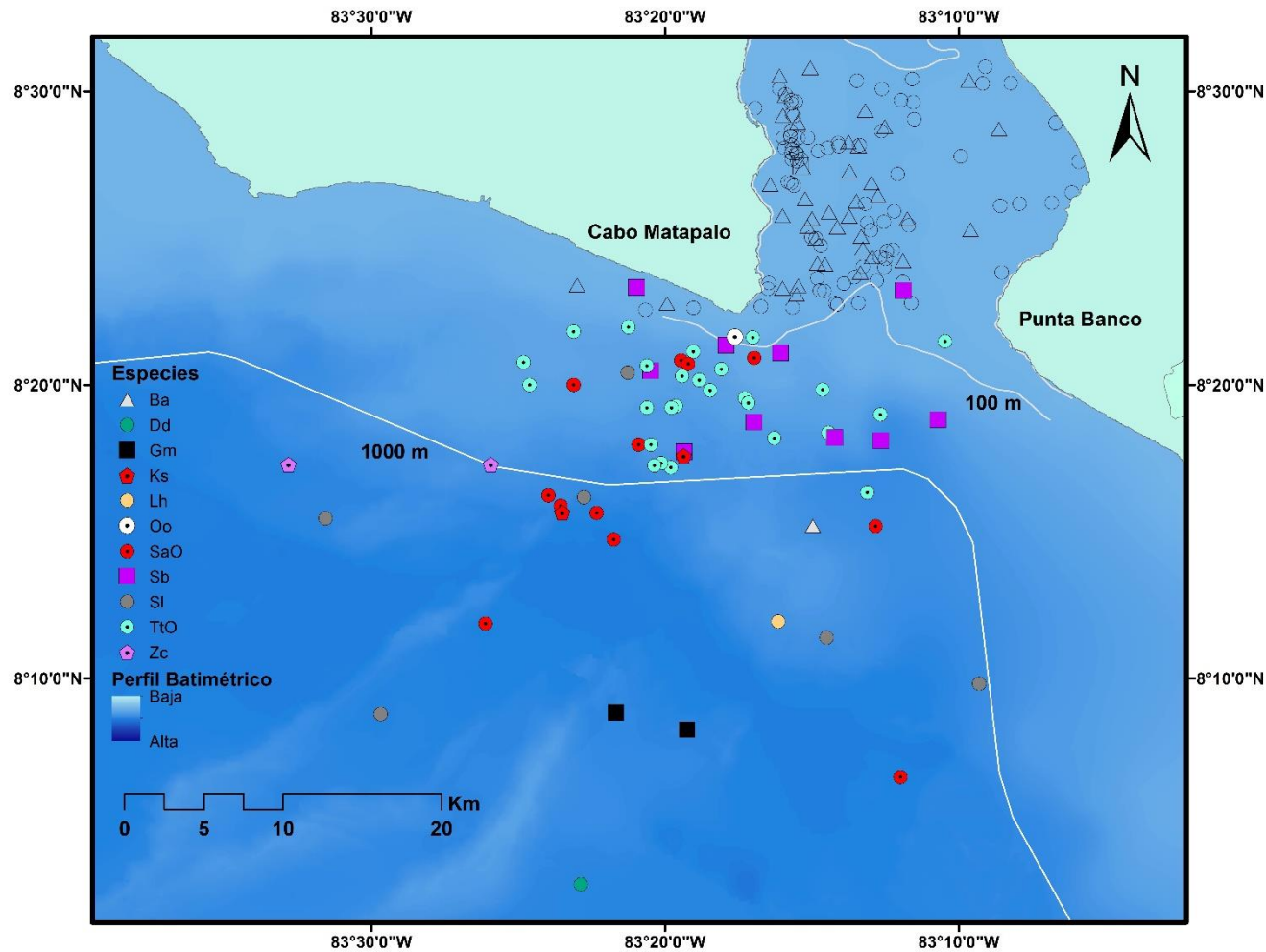
Anexo 1. Diversidad de cetáceos (2005-2015) en la cuenca interna de Golfo Dulce: Mn=*Megaptera novaeangliae*, Pc= *Pseudorca crassidens*, Sa= *Stenella attenuata*, Tt= *Tursiops truncatus*. Modificado de Oviedo *et al.* (2015)



Anexo 2. Diversidad de cetáceos (2005-2015) en la zona del umbral de Golfo Dulce: Mn=*Megaptera novaeangliae*, SaU= *Stenella attenuata*, Sb= *Steno bredanensis*, Tt= *Tursiops truncatus*. Modificado de Oviedo et al. (2015)



Anexo 3. Diversidad de cetáceos (2005-2015) en la zona de transición-oceánica de Golfo Dulce: Ba=*Balaenoptera* sp, Dd=*Delphinus delphis*, Gm=*Globicephala macrorhynchus*, Ks=*Kogia sima*, Lh=*Lagenodelphis hosei*, Oo=*Orcinus orca*, SaO=*Stenella attenuata*, Sb=*Steno bredanensis*, Sl=*Stenella longirostris centroamericana*, TtO=*Tursiops truncatus* (oceánico), Zc=*Ziphius cavirostris*. Modificado de Oviedo et al. (2015)



Anexo 4. Oviedo, L., Fernández, M., Herra-Miranda, D., Pacheco-Polanco, J. D., Hernández-Camacho C.J. & D. Aurióles-Gamboa. 2018. Habitat partitioning mediates the coexistence of sympatric dolphins in a tropical fjord-like embayment. *Journal of Mammalogy*, 99(3): 554-564.



Journal of Mammalogy, 99(3):554–564, 2018
DOI:10.1093/jmammal/gyy021
Published online May 18, 2018



Habitat partitioning mediates the coexistence of sympatric dolphins in a tropical fjord-like embayment

LENIN OVIEDO,* MARC FERNÁNDEZ, DAVID HERRA-MIRANDA, JUAN DIEGO PACHECO-POLANCO, CLAUDIA J. HERNÁNDEZ-CAMACHO, AND DAVID AURIÓLES-GAMBOA

Laboratorio de Ecología de Pinnípedos Burney J. Le Boeuf, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas-Instituto Politécnico Nacional, La Paz BCS, México (LO, CJH-C, DA-G)

Centro de Investigación de Cetáceos Costa Rica CEIC, Rincón de Osa, Golfo Dulce Puntarenas, Costa Rica (LO, DH-M, JDP-P)
Centre for Ecology, Evolution and Environmental Changes/Azorean Biodiversity Group, and Faculdade de Ciências e Tecnologia, Universidade dos Açores, Ponta Delgada, Portugal (MF)

* Correspondent: leninovi1@gmail.com

Bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) and pantropical spotted dolphins (*Stenella attenuata*) co-occur in Golfo Dulce, a fjord-like embayment located in the southern Pacific coast of Costa Rica. We evaluated if spatial overlap by these dolphin species is associated with similar environmental requirements. Presence-only models based on niche theory were constructed by contrasting a set of spatial locations with the responses of the target species to abiotic ecogeographical variables (EGVs: depth, slope, distance to rivers, distance to 200 m isobath, mean sea surface temperature, and variation in sea surface temperature). Models were cross-validated with levels of discrimination that ranged from acceptable to excellent based on the area under the curve assessment (*T. truncatus*, rainy season: 0.76, dry season: 0.83; *S. attenuata*, rainy season: 0.84, dry season: 0.89). Both dolphin species occur in Golfo Dulce year-round; the lack of seasonality documented previously was supported by the models. Species distribution models showed no spatial overlap, with differences in EGVs affecting their distribution (*T. truncatus*: distance to river + distance to 200 m isobath, *S. attenuata*: depth + sea surface temperature). We argue that the coexistence of both predators in Golfo Dulce is linked to habitat heterogeneity, where critical habitats are spatially differentiated. The lack of fine-scale spatial overlap, along with influential abiotic variables, highlights a process of coexistence for dolphins that are sympatric at the scale of Golfo Dulce, but within the Gulf there is fine-scale allopatry.

El delfín nariz de botella (*Tursiops truncatus*) y el delfín manchado pantropical (*Stenella attenuata*) son delfínidos presentes en el Golfo Dulce, una bahía similar a un fiordo, en el litoral del Pacífico Sur de Costa Rica. Este estudio evalúa si el traslape espacial en estas especies se asocia a requerimientos ambientales similares. Se hicieron modelos de "solo presencia" basados en la teoría de nichos, que ponderan una muestra de localidades geográficas con la respuesta de las especies evaluadas a variables ecogeográficas abióticas (VEGs: Profundidad, Pendiente, Distancia a Ríos, Distancia a la Isobata 200 m, Promedio de la Temperatura Superficial del Mar y Variación de la Temperatura Superficial del Mar). Los modelos se sometieron a validación cruzada con niveles de discriminación en un rango que va desde aceptable a excelente, en base a la medición del Área Bajo la Curva (*T. truncatus*, temporada de lluvia: 0.76, temporada seca: 0.83; *S. attenuata* temporada de lluvia: 0.84, temporada seca: 0.89). Ambas especies de delfines están presentes todo el año, los modelos sustentaron la falta de estacionalidad documentada previamente. Los modelos de distribución de las especies no muestran traslape espacial, estos evidencian diferencias en VEGs que afectan la distribución de los delfines (*T. truncatus*: distancia a ríos + distancia a isobata de 200 m, *S. attenuata*: profundidad + temperatura superficial del mar). La coexistencia de ambos depredadores en el Golfo Dulce está ligada a la heterogeneidad de hábitat, donde los hábitats críticos están espacialmente diferenciados. La falta de traslape en la dimensión espacial del hábitat,

© 2018 American Society of Mammalogists, www.mammalogy.org

incluyendo la segregación de las variables abióticas, resaltan un proceso de coexistencia para delfínidos que se caracteriza como una simpatría aparente a la escala del Golfo Dulce con alopatría a escala fina dentro del Golfo.

Key words: coexistence, Costa Rica, ecological niche modeling, Golfo Dulce, habitat partitioning, spatial overlap, *Stenella attenuata*, sympatry, *Tursiops truncatus*

A crucial part of the survival of a species includes either outcompeting surrounding species or coexisting with them. Sympatric species are those with geographical co-occurrence and the potential for home-range overlaps (Heinrich et al. 2010). Home-range overlap does not necessarily imply direct interaction, due to the potential for species to occupy different microhabitats, have distinct dietary preferences, or show different circadian activity patterns (Davies et al. 2007). Consequently, currently accepted ecological theory predicts that stable communities of coexisting species will diverge to some degree in resource utilization, including but not limited to prey species, habitat selection, and diel patterns (Roughgarden 1976; Day 2000). Coexistence is associated with segregation of occupied niches or "partitioning" of resources. Niche segregation is expected to occur at finer scales, such as the microhabitat level, where environmental factors affect individual behavior (Morris 1996). Furthermore, niche segregation between generalists and specialists also is affected by scale, where there could be underused or unused resources by the specialist at fine spatial scales (Morris 1996; Leimgruber et al. 2014); that is the case for the scale-dependent habitat selection between the pine marten (*Martes martes*) and the more behaviorally plastic stone marten (*M. foina*) in the northern Iberian Peninsula (Vergara et al. 2016). Ecological models, such as the Lotka-Volterra model, predict the stable coexistence of 2 competitors in situations where interspecific competition would be, for both species, less significant than intraspecific competition. As a result, niche differentiation will buffer competition between species and tend to concentrate competitive effects among conspecifics. To understand the potential mechanisms facilitating coexistence by species with overlapping ranges, segregation along different niche dimensions should be examined: spatially, by detailing the key environmental factors shaping the spatial distribution; temporally, by describing resource selection and use in time; and, finally, in the trophic dimension, through evaluating differences in diet, prey contribution, and trophic level.

Insights on the ecological patterns implicit in coexistence of odontocetes, and particularly delphinids, are scant due to constraints associated with experimental approaches. Empirical data based on field observations support dietary differentiation as the major ecological process to buffer competitive interactions and promote coexistence (Bearzi 2005, 2007), resulting in divergence in habitat use, including its main components: abundance and distribution. Such differentiation can develop in a gradient of spatiotemporal partitioning. For example, in habitats where resources are abundant, there should be a low level of spatial partitioning and a considerable degree of dietary overlap, with species intermingling together, as in the case of white-sided (*Lagenorhynchus acutus*) and common dolphins (*Delphinus delphis*) in the Gully, off Nova Scotia, Canada

(Gowans and Whitehead 1995), or common dolphins and dusky dolphins (*L. obscurus*) in Patagonia (Romero et al. 2012; Svendsen et al. 2015). The other side of the spectrum would be complete spatial differentiation; such segregation is generally described by ecogeographical variables (EGVs) influencing dolphin occurrence. For instance, common and white-beaked dolphins (*L. albirostris*) in waters off the United Kingdom and Ireland (MacLeod et al. 2008) and Scotland (MacLeod et al. 2007; Weir et al. 2009) showed a switch in dominant species from common to white-beaked dolphins mediated by a temperature threshold (12°C). This segregation provides evidence of potential exclusion of the species with lower tolerance to an increase in temperature. Physical and hydrographical variables have been used to describe cetacean occurrence and habitat use (Doksæter et al. 2008; Praca and Gannier 2008; Gross et al. 2009; Fury and Harrison 2011), but they might only be proxies for prey type and abundance (Benson et al. 2002).

We explored the coexistence of inshore bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) and pantropical spotted dolphins (*Stenella attenuata*), occurring year-round in a fjord-like embayment along the Pacific coast of Costa Rica, facilitated by fine-scale habitat partitioning. Species distribution models (SDMs) based on niche theory (Phillips et al. 2006; Friedlaender et al. 2011; Thorne et al. 2012) provided the analytical framework to elucidate spatial segregation, associated with the environmental requirements for each predator. This analysis is based on the premise that fine-scale spatial overlap is supported by the coincidence of at least 1 variable describing the ecological niche of both species of predator. The information presented in this study deals with the spatial dimension of both predators' foraging habitat.

MATERIALS AND METHODS

Study area.—Golfo Dulce (GD hereafter) is located at 8°30'N, 83°16'W. This embayment is treated in this assessment as a subsystem of the Osa Peninsula in Costa Rica, which is located in the Nicoya Ecoregion (Spalding et al. 2007; Fig. 1). GD is characterized by a deep inner basin (> 215 m maximum depth) and a shallow sill (70 m), which communicates the inner basin with the open Eastern Tropical Pacific (Wolff et al. 1996; Quesada-Alpizar and Cortes 2006). The total surface area is close to 750 km², water circulation is restricted as in true fjords, and there is a slow deep-water renewal by occasional intrusion of dense subsurface waters (Svendsen et al. 2006). Productivity in GD's inner basin is most likely subsidized by riparian discharge to the inner basin, particularly by contributions of the Esquinas, Rincón, Tigre, and Coto Colorado rivers (Fig. 1).

Dolphin surveys and behavior sampling.—We carried out dolphin behavior and photo ID surveys using as research

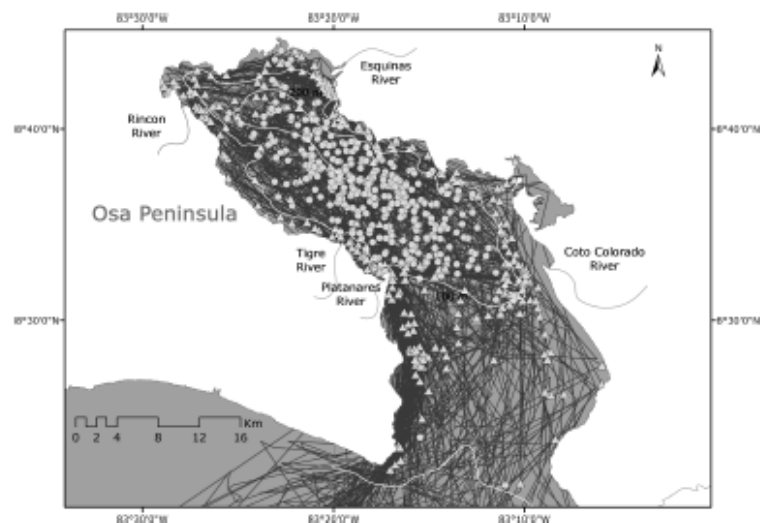


Fig. 1.—Study area: Golfo Dulce, Costa Rica, with details on research effort (survey tracks) and encounters of pantropical spotted dolphins (*Stenella attenuata*, circles) and inshore bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*, triangles), 2011–2015.

platform a 9-m boat, powered by a 115-HP 4-stroke engine, during 2 seasons, rainy (June–October) and dry (November–May), from March 2005 to March 2015. A representative coverage of the study area was achieved by allocating search effort among sectors (inner basin, sill area, transitional-oceanic) within each season (Oviedo et al. 2015); therefore, a complete area survey required 2–3 days, during which each subarea was navigated along a zigzag course. To obtain a reliable estimate of occurrence patterns of the target species, we recorded presence-absence data based on a point-sample design. We documented the parameters sea surface temperature (SST; using a handheld field thermometer), tide, wind speed on the surface (Beaufort scale), visibility, and boat location (GPS), every half hour at monitoring stations as described by Gowans and Whitehead (1995). We constructed a presence-absence matrix via 5-min scans while monitoring detectability throughout the survey. A total of 2,619 sampling points was used for this study (2011–2015). Data were grouped into the 2 main climatological and oceanographical seasons present in the study area, dry season with 962 points sampled and rainy season with 1,357 points sampled. Additionally, presence-only records (2005–2015, $n = 674$) for both species were used as a test data set for the model evaluation. All procedures followed American Society of Mammalogists (Sikes et al. 2016) and national Costa Rican guidelines for research on live animals and cetaceans.

Ecogeographical variables.—Six environmental variables were selected according to the biological information available for the species in the area (Acevedo-Gutiérrez and Burkhart 1998; Cubero Pardo 1998a, 1998b, 2007a, 2007b; Oviedo 2007; Oviedo et al. 2009, 2015; Herra-Miranda et al. 2016). We used the GEBCO 2014 Grid bathymetry (The GEBCO_2014

Grid, version 20150318, www.gebco.net) as a base to obtain all the geographical and depth-derived variables. The slope, distance to the 200 m depth-contour line, and the distance to major rivers were obtained using QGIS and the integrated SAGA and GRASS toolboxes (QGIS Development Team 2015).

Two oceanographic variables were used, the mean SST and the SST standard deviation. These layers were obtained from the MARSPEC repository (Sbrocco and Barber 2013), using long-term monthly climatological means obtained from remotely sensed and in situ oceanographic observations. The SST standard deviation was calculated to express the variability in each season. The mean value and the standard deviation of each season were estimated using the corresponding months for each case, due to the lack of a dispersion metric in the MARSPEC data set. Four oceanographic layers were built by stratifying these variables into dry and rainy season. All the strata were tested for autocorrelation using a Pearson's test. Correlation was lower than 0.7 for all strata. All the variables were resampled to a 1-km grid resolution.

Modeling approach.—We used 2 different procedures to obtain reliable estimates of the realized niche. Recent studies (Qiao et al. 2015) highlighted the importance of using more than 1 algorithm for niche modeling, choosing the best model based on evaluation tests.

As a first step, we applied a set of generalized additive models (GAMs) as an explanatory analysis. GAMs are widely used statistical modeling tools that facilitate the analysis of the relationships between species distributions and their environmental correlates, resulting in a flexible description of complex species responses to environmental constraints (Leathwick et al. 2006). GAMs are based on the use of nonparametric smoothing

functions; they provide a general framework for extending a standard linear model by allowing nonlinear functions of each of the variables while maintaining additivity (James et al. 2013). This analysis was performed using the "mgcv" R package; we used a cubic regression spline shrinkage smoother to penalize the factors less relevant to the final model (Marra and Wood 2011). An offset representing the number of points sampled in each grid cell was included to take into consideration the effort.

The second modeling approach was boosted regression trees (BRT) or generalized boosted regression models (GBMs). This technique can be described as a combination of a classical statistical approach (regression trees) and a machine learning (ML) technique (boosting). The inclusion of a ML method adds considerable advantages compared to conventional methods, including the improvement of model selection (Elith et al. 2008). This approach examines a large number of trees and using a boosting approach to select a linear combination of many trees (usually from hundreds to thousands). Fitted values in the final model are computed as the sum of all trees weighted by an estimate of the contribution of each tree to the growing model. A relatively slow learning rate (0.001) with a higher tree complexity (5) was selected following recommendations of Elith et al. (2008), to aim for more than 1,000 trees. Again, the effort was included as an offset term, representing the number of points sampled per grid.

Model validation.—The model validation was performed using a semi-independent data set, a presence-only data set collected between sampling points. This data set is constructed with the information collected at the beginning of each sighting: date and location through GPS coordinates, best estimates on group size, group composition, and behavior at first encounter. While the data sets were not totally independent, the use of this method allowed us to obtain a test data set in areas not used to build the model, which results in a better performance for the models and provides better estimates of their predictive capability. The area under the curve (AUC) metric of the receiving operator characteristic (ROC) curve (Phillips et al. 2006) was used to evaluate model prediction. The AUC value provides a threshold-independent metric of overall accuracy; a value of 0.5 indicates that the model prediction of presence-absence is no better than random, while greater scores indicate increasing predictive ability. We assessed AUC values of the ROC curve of the models following the scale suggested in Hosmer and Lemeshow (1989): 0.5 indicated no discrimination; 0.5 to 0.7 represented poor discrimination; 0.7 to 0.8 indicated an acceptable discrimination; 0.8 to 0.9 indicated an excellent discrimination; and greater than 0.9 represented outstanding discrimination. All analysis and figures were produced using R 3.2.2 (www.r-project.org) with the raster, reshape2, MASS, dismo, SDMTtools, ecodist, pROC, PMCMR, mgcv, and gbm packages.

RESULTS

A total of 192 and 258 sightings of inshore bottlenose dolphins were used for the dry and rainy season, respectively. A total of

95 and 124 pantropical spotted dolphins sightings were used for the dry and rainy season, respectively.

Models performance and validation for inshore bottlenose dolphins and pantropical spotted dolphins in Golfo Dulce.—For the 2 sets of models applied, the best predictive power was obtained by the GBM (Table 1). While for the pantropical spotted dolphins the AUC test values obtained by the GAMs were still reasonably good (around 0.8), the results for the bottlenose dolphins were quite low. For this species, the deviance was lower, but moreover the test AUC values were extremely low ($AUC \leq 0.65$). Almost all the test AUC values for the GBM approach were in the excellent range ($AUC > 0.8$), the exception was that for bottlenose dolphins the rainy season values were slightly lower but in the acceptable range ($AUC = 0.76$).

For inshore bottlenose dolphins, GAMs identified slope, distance to the 200 m isobath, and distance to rivers as significant predictors of occurrence during the dry season, and distance to the 200 m isobath, slope, and SST during the rainy season (Table 2). Encounters of inshore bottlenose dolphins during the dry season were inversely related to distance to the rivers, distance to the 200 m isobath, and a slope gradient between 0° and 5° (Fig. 2). During the rainy season, sightings increased with distance to the 200 m isobaths, corresponding with shallow inshore waters, with slope values between 3° and 6° and more variation in SST (0.6° to 0.8° ; Fig. 3).

The final model run for pantropical spotted dolphins highlighted the interplay of more diverse EGVs. Depth, distance to the 200 m isobath, mean SST, distance to rivers, and slope were significant predictor EGVs, describing the habitat that favored the occurrence of pantropical spotted during rainy and dry seasons (Table 2). The occurrence of pantropical spotted dolphins during the dry season was affected primarily by depth greater than 100 m, inversely related to distance to the 200 m isobaths, and positively affected by an increase in SST. Other significant variables that influenced the occurrence of *S. attenuata* during the dry season were the distance to rivers draining to the inner basin (5–10 km) and low values of slope gradient (Fig. 4). The rainy season GAM for pantropical spotted dolphin was similar to the dry season model (Table 2; Fig. 5).

The GBM results highlighted the importance of depth (Table 3), particularly for the pantropical spotted dolphin (dry

Table 1.—Area under the curve (AUC) values for pantropical spotted dolphins (*Stenella attenuata*, Sa) and inshore bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*, Ti) during dry and rainy seasons. The range of AUC values in boosted regression trees (GBM), show a better discriminative performance than generalized additive models (GAMs) for inshore bottlenose dolphins, reflecting the more generalist behavior of the species.

| Standard accuracy value | Dry | | Rainy | |
|-------------------------|------|------|-------|------|
| | Sa | Ti | Sa | Ti |
| GAM | | | | |
| Deviance explained (%) | 47.6 | 15.6 | 46.3 | 26 |
| AUC test | 0.87 | 0.65 | 0.83 | 0.62 |
| GBM | | | | |
| AUC test | 0.89 | 0.83 | 0.84 | 0.76 |

Table 2.—Ecogeographical variables (EGVs) and responses for the generalized additive models for inshore bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*, *Tt*) and pantropical spotted dolphins (*Stenella attenuata*, *Sa*) during dry and rainy seasons.

| Species | Season | EGV | Response | P-value |
|-----------|--------|---------------------------------------|--|---------|
| <i>Tt</i> | Dry | Depth | None | |
| | | Distance to river | Negative | < 0.05 |
| | | Distance to 200 m | Positive | < 0.01 |
| | | Slope | Nonlinear—peaks at $S = 5^\circ$ to 10° | < 0.01 |
| | | Sea surface temperature (\bar{X}) | Nonsignificant | > 0.05 |
| <i>Tt</i> | Rainy | Sea surface temperature (<i>SD</i>) | None | |
| | | Depth | None | |
| | | Distance to river | None | |
| | | Distance to 200 m | Nonlinear—peaks at $D = 10\text{--}30$ km | < 0.01 |
| | | Slope | Nonlinear—peaks at $S = 3^\circ$ to 6° | < 0.01 |
| <i>Sa</i> | Dry | Sea surface temperature (\bar{X}) | Nonsignificant | > 0.05 |
| | | Sea surface temperature (<i>SD</i>) | Nonlinear—peaks at $SD = 0.6\text{--}0.8$ | < 0.01 |
| | | Depth | Nonlinear—peaks at $Z < 100$ m | < 0.01 |
| | | Distance to river | Nonlinear—peaks at $D = 5\text{--}10$ km | < 0.05 |
| | | Distance to 200 m | Negative | < 0.01 |
| <i>Sa</i> | Rainy | Slope | Negative | < 0.05 |
| | | Sea surface temperature (\bar{X}) | Positive | < 0.01 |
| | | Sea surface temperature (<i>SD</i>) | Nonsignificant | > 0.05 |
| | | Depth | Nonlinear—peaks at $Z < 100$ m | < 0.01 |
| | | Distance to river | Nonlinear—peaks at $D = 5\text{--}10$ km | < 0.01 |
| <i>Sa</i> | Rainy | Distance to 200 m | Negative | < 0.01 |
| | | Slope | Negative | < 0.05 |
| | | Sea surface temperature (\bar{X}) | Positive | < 0.01 |
| | | Sea surface temperature (<i>SD</i>) | None | |

season: 47.71%; rainy season: 44.92%). The distance to the 200 m isobath was important, especially during the rainy season for both species (bottlenose dolphins: 26.10%; pantropical spotted

dolphins: 24.43%). Distance to rivers was relatively important for the bottlenose dolphins, with higher values during the dry season (19.67%). The mean SST values were more important

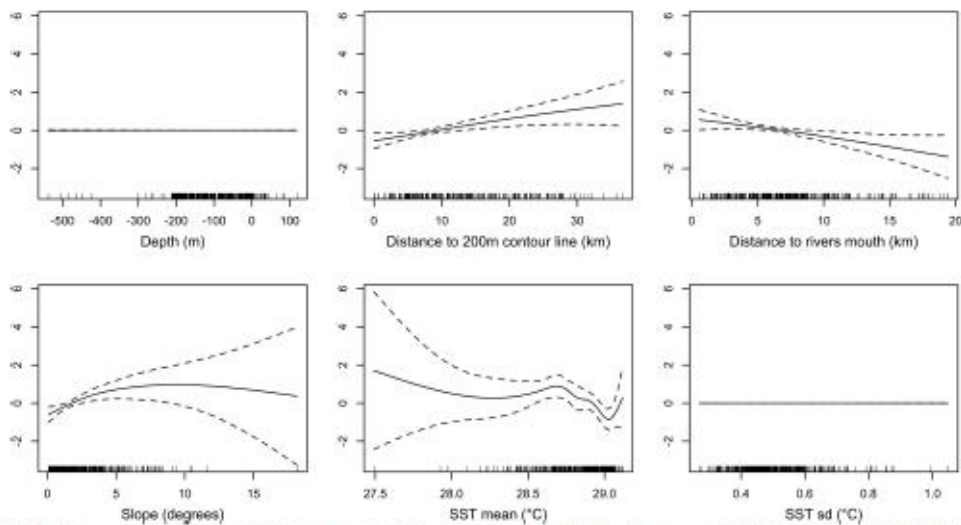


Fig. 2.—Ecogeographical variables (EGVs) responses for inshore bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) derived from a generalized additive model (GAM), during the dry season in Golfo Dulce, Costa Rica (2011–2015). Slope, distance to the 200 m isobath, and distance to rivers are significant predictors of dolphin occurrence during the dry season. SST = sea surface temperature.

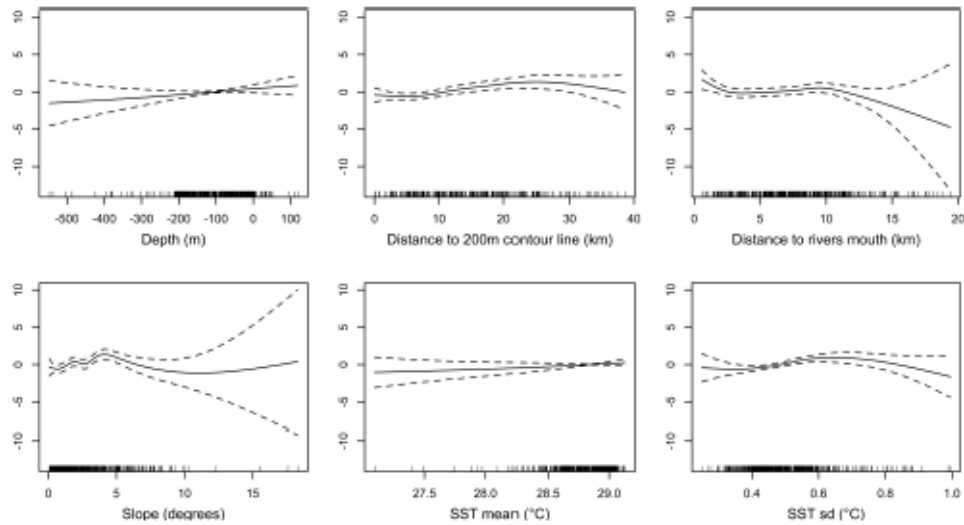


Fig. 3.—Ecogeographical variables (EGVs) responses for inshore bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) derived from a generalized additive model (GAM), during the rainy season in Golfo Dulce, Costa Rica (2011–2015). Distance to the 200 m isobath, slope, and the variation of sea surface temperature (SST) are significant predictors of dolphin occurrence during the rainy season.

for bottlenose dolphins (19.53%) than for pantropical spotted dolphin (18.90%). The best models selected for inshore bottlenose dolphins and pantropical spotted dolphins in GD corresponded with the GBM runs (Fig. 6).

DISCUSSION

Our analysis showed that there is no evident spatial overlap between areas with the highest habitat suitability for both predators. The major proportion of suitable habitat for inshore bottlenose dolphins in GD during the dry and rainy seasons was along the coastline, specifically associated with areas at or near the mouth of rivers such as Esquinas and Coto Colorado, with particular reference to the subsystem formed by the Tigre and Platanares rivers. For pantropical spotted dolphins, the area with the most suitable habitat was located at the center of the inner basin, within the 100 m isobath.

Habitat-model performance.—In general, all models had good performance. The use of a semi-independent data set as validation supported the predictive capability of our models. Nevertheless, GBMs outperformed GAMs, especially for the bottlenose dolphin. This result might be due to the more generalist and plastic behavior of this species (Wells and Scott 2008), where the higher flexibility of the GBM approach (James et al. 2013) might be more suitable.

Habitat partitioning between sympatric dolphins in Golfo Dulce.—Inshore bottlenose and pantropical spotted dolphins did not share the same habitat within the discrete geographic space of GD. The hypothesis of fine-scale spatial differentiation

was supported by the characterization of EGVs describing suitable habitat and the contrasting locations of dolphin sightings. The lack of overlap in the spatial dimension was conditioned by the environmental factors bounding habitat suitability. A suite of complex responses characterized habitat suitability for each species. Habitat for pantropical spotted dolphins was consistent with bathymetric features of the inner basin: a rather low slope and deep waters over 100 m. Additionally, the increase in mean SST was associated with locations at considerable distances from fresh water input. Suitable habitat for inshore bottlenose dolphins appeared to be characterized by different EGVs depending on season. During the dry season, suitable habitat was associated with major river drainages at distances of 5 to 15 km away from the 200 m isobath. Suitable habitat for bottlenose dolphins during the rainy season was still affected by rivers, but at distances closer to the 200 m isobaths (between 5 and 10 km). Due to the complex physiography at GD, this distance corresponds to inshore waters, where the variation in mean SST, in magnitudes of 0.6° to 0.8°, would essentially describe areas under the influence of river drainages; this area is substantial during the rainy season due to large amounts of continental water flow. Even though there were differences in the EGVs that affected habitat suitability of these species, the spatial patterns during the rainy and dry seasons showed weak or no seasonality, confirming the year-round occurrence of both delphinids in GD (Oviedo et al. 2015).

The relevance of depth as a facilitator of habitat segregation of these species in the Gulf has been previously documented (Acevedo-Gutierrez and Burkhart 1998; Cubero-Pardo 1998a,

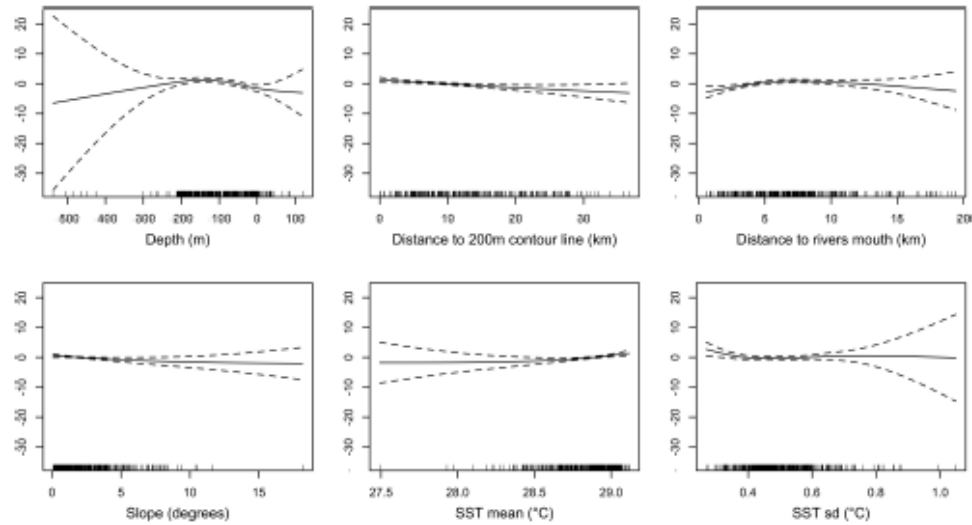


Fig. 4.—Ecogeographical variables (EGVs) responses for pantropical spotted dolphins (*Stenella attenuata*) derived from a generalized additive model (GAM), during the dry season in Golfo Dulce, Costa Rica (2011–2015). Depth over 100 m, slope, the distance to the 200 m isobaths, the distance to rivers, and the increase in mean values of sea surface temperature (SST) are significant predictors of dolphin occurrence in the dry season.

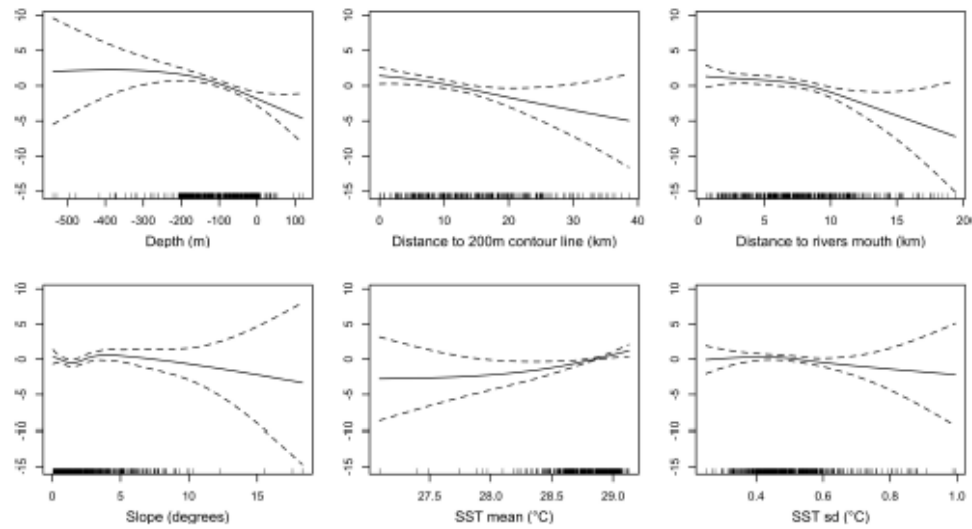


Fig. 5.—Ecogeographical variables (EGVs) responses for pantropical spotted dolphins (*Stenella attenuata*) derived from a generalized additive model (GAM), during the rainy season in Golfo Dulce, Costa Rica (2011–2015). Depth over 100 m, slope, the distance to the 200 m isobaths, the distance to rivers, and the increase in mean values of sea surface temperature (SST) are significant predictors of dolphin occurrence in the rainy season.

Table 3.—Relative influence (%) of the ecogeographical variables (EGVs) for the generalized boosted model (boosted regression trees) for inshore bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*, *Tt*) and pantropical spotted dolphins (*Stenella attenuata*, *Sa*) during dry and rainy seasons. The 3 main variables for each group that contribute the most to explain the variation are marked using an asterisk.

| EGV | <i>Tt</i> -dry | <i>Tt</i> -rainy | <i>Sa</i> -dry | <i>Sa</i> -rainy |
|---------------------------------------|----------------|------------------|----------------|------------------|
| Depth | 18.47* | 17.59* | 47.71* | 44.92* |
| Slope | 11.19 | 14.70 | 7.41 | 7.39 |
| Distance to 200 m | 14.86 | 26.10* | 8.02 | 24.43* |
| Distance to river | 19.67* | 17.92* | 13.88* | 8.35 |
| Sea surface temperature (\bar{X}) | 19.53* | 15.83 | 18.90* | 10.73* |
| Sea surface temperature (<i>SD</i>) | 16.28 | 7.84 | 4.06 | 4.14 |

2007a; Oviedo 2007, 2008). Oviedo (2007) established the relevance of the 100 m isobath as a limiting factor that separates the realized niche of the inshore bottlenose dolphin from that of the pantropical spotted dolphin, the latter occurring less frequently in shallow water, while the former tolerates a wider breadth of depths.

Oviedo (2007) discussed habitat segregation at a fine-scale level as the main facilitator of the coexistence of these species in GD. Habitat segregation described in our analysis was based only on the abiotic factors we measured for GD. We

acknowledge the need to incorporate biotic variables in the assessment of ecological niches (Peterson 2011). In addition, hydrographic factors shaping the distribution of cetaceans are often intertwined with one another, including the link to bathymetric features of the habitat (Weir et al. 2012). Nevertheless, areas defined by the highest habitat suitability in our study coincide with those identified as critical foraging habitat, for both inshore bottlenose dolphins (Oviedo 2007; Herra-Miranda et al. 2016) and pantropical spotted dolphins (Oviedo 2007, 2008; Oviedo et al. 2015) based on behavioral sampling. Both

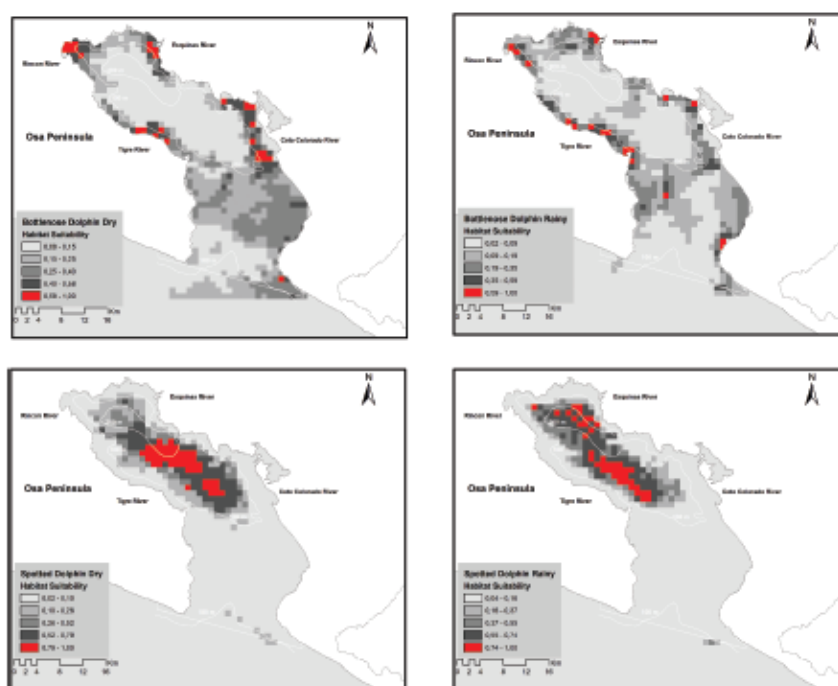


Fig. 6.—Habitat suitability from generalized boosted models (boosted regression trees) for inshore bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*, upper panels) and pantropical spotted dolphins (*Stenella attenuata*, lower panels) in Golfo Dulce, Costa Rica, during the rainy (right panels) and dry season (left panels).

Downloaded from <https://academic.oup.com/jmammal/article-abstract/99/3/554/4999319>
by UOW Member Access user
on 04 June 2019

dolphin species also conduct key life-history activities within GD; active reproduction and calving have been observed in addition to foraging (Oviedo et al. 2015; Herra-Miranda et al. 2016). Demographic information is required to assess fitness differences, in order to specify how inshore bottlenose and pantropical spotted dolphins differ in their level of adaptation to their common environment (Morris 1996).

The effect of Golfo Dulce's habitat heterogeneity on the coexistence of sympatric dolphins.—The definition of sympatry for highly mobile organisms, such as dolphins in GD, could be obscured by the effects of scale. Both inshore bottlenose dolphins and pantropical spotted dolphins move among patches of habitat with different suitability attributes for each species. Those habitats make a mosaic that leads to an apparent sympatry at the scale of the Gulf, but once habitat use is fitted to a well-defined gradient, finer-scale differences in the distribution of each species become evident. Therefore, habitat heterogeneity underlies the spatially close coexistence observed within the GD (Chesson 2000; Parra 2006; Adler et al. 2013). Foraging bouts of bottlenose and spotted dolphins in GD indicate areas of prey availability and productivity (L. Oviedo, D. Herra-Miranda, and J. D. Pacheco-Polanco, pers. obs.), and also provide support for the occurrence of environmental heterogeneity, in contrast to the previous perception of this inshore habitat as a nonheterogeneous, low-productivity environment (Cubero-Pardo 2007a). Adler et al. (2013) considered the role of spatial heterogeneity in the process of coexistence: when different species are favored in different local environments, species show spatial or resource partitioning.

Spatial and environmental divergence might reflect selection of the environment where each species' prey is available. In the case of pantropical spotted dolphins, highly abundant schooling fish in dense aggregations, including flying fish from the family Exocoetidae and ballyhoo (*Hemiramphus* sp.) among other prey, have been observed where these dolphins were encountered (Oviedo 2008). For inshore bottlenose dolphins, a variety of demersal fish, particularly needle fish (*Tylosurus* sp.), have been reported as preferred prey (Pacheco-Polanco 2015). The pattern of spatial segregation described in this study contrasts with the spatial overlap documented for other sympatric dolphins populations at higher latitudes; for example, common and dusky dolphins exhibited spatial overlap in San Matias Gulf, Argentina (Svendsen et al. 2015), which was reflected by the consumption of Argentine anchovies as the main prey of both predators (Romero et al. 2012). Similarly, neritic common and striped dolphins (*D. delphis* and *S. coeruleoalba*) overlapped in space use and partially overlapped in prey consumption (Pusineri et al. 2008) off the Bay of Biscay. Parra (2006) and Parra et al. (2006, 2011) also documented spatial overlap between tropical snubfin dolphins (*Orcaella heinsohni*) and Indo-Pacific humpback dolphins (*Sousa chinensis*) off northeastern Australia, including partial coincidences in their fish prey (Parra and Jedensjö 2014), but with marked teuthophagia only by snubfin dolphins.

According to Adler et al. (2013) spatial heterogeneity promotes coexistence when different functional traits are favored in different environments. The interspecific relationship of

sympatric bottlenose and spotted dolphins is influenced by this mechanism via 2 main features: 1) morphological differences in their feeding apparatus, specifically in the number and size of their teeth (Perrin 1975a, 1975b; Perrin et al. 1987, 2011); and 2) behavioral differences in their method of prey capture, where both delphinids take advantage of the habitat heterogeneity of GD. Spotted dolphins use the deep inner basin, where anoxic conditions concentrate schooling prey in the upper water column, whereas foraging by inshore bottlenose dolphins is focused on mangrove-lined estuaries (Herra-Miranda et al. 2016), where tidal fronts concentrate prey and facilitate capture (Pacheco-Polanco 2015).

Dolphin coexistence and patterns of local and regional diversity.—Evidence of species-specific associations of dolphins with the structural features of GD has implications for understanding local (fine-scale) and regional patterns of diversity. Pantropical spotted dolphins and inshore bottlenose dolphins appear to have rather wide ecological niches outside GD with ample spatial overlap, in contrast to the pattern inside the gulf, suggesting that more than one ecotype, population, or subspecies may occur in the eastern tropical Pacific. Pantropical spotted dolphins in the inner basin of GD seem to have phenotypic differences with *S. a. graffmani* frequently encountered outside this gulf, suggesting differentiation at the ecotype level (Oviedo et al. 2015). The population of inshore bottlenose dolphins at GD might be the most abundant along the entire Pacific coast of Costa Rica. Recent documentation of small populations of inshore bottlenose dolphins at Golfo de Nicoya (300 km north of GD) and Chiriquí Gulf in Panama (less than 150 km south of GD), done by the authors of the current study, suggests the possibility of a metapopulation along the Pacific Coast at the Nicoya Ecoregion. The embayment environment of GD could facilitate partial isolation of dolphins living within the gulf from those occurring along the open coast, which together with ecological associations and behavioral factors documented in this study, could result in genetic differentiation of dolphins from conspecifics outside this embayment (Moller et al. 2007).

The spatial separation of inshore bottlenose dolphins and pantropical spotted dolphins that follows from their associations with different abiotic variables in GD may best be described as gulf-scale sympatry with fine-scale allopatry, and suggests a mechanism that may facilitate coexistence of these potential competitors. It remains to be determined whether differences in the trophic ecology of these species underlie the spatial patterns observed, and the extent to which adaptation to local conditions could promote distinct resident populations in semi-closed, coastal-marine habitats such as GD.

ACKNOWLEDGMENTS

We are grateful for the fieldwork support of our Captain M. Loaiziga (Taboga), A. Herra-Miranda, and J. Medina from our research base at El Chontal. We are indebted to all our volunteers for their support in the field. This research has been funded by Earthwatch Institute (Chesoning Underwriting, Hill-Urbina Underwriting), International Student Volunteers,

the Society for Marine Mammalogy (SMM), and multiple small grants from the Cetacean Society International (CSI). LO was supported by the BEIFI Scholarship Scheme of the Instituto Politécnico Nacional, a OAS-Conacyt-AMEXID 2014 Scholarship, and the Conacyt-National Scheme of Graduate Scholarship. DA-G received a sabbatical grant from the Secretaría de Investigación y Posgrado of Instituto Politécnico Nacional.

LITERATURE CITED

- ACHEVEDO-GUTHRIERREZ, A., AND S. BURKHART. 1998. Seasonal distribution of bottlenose (*Tursiops truncatus*) and pan-tropical spotted (*Stenella attenuata*) dolphins (Cetacea: Delphinidae) in Golfo Dulce, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 46:91–101.
- ADLER, P. B., A. FAJARDO, A. R. KLEINHESSELINK, AND N. J. KRAFT. 2013. Trait-based tests of coexistence mechanisms. *Ecology Letters* 16:1294–1306.
- BEARZI, M. 2005. Dolphin sympatric ecology. *Marine Biology Research* 1:165–175.
- BEARZI, M. 2007. Dolphins and African apes: comparisons of sympatric socio-ecology. *Contributions to Zoology* 76:235–254.
- BINSON, S. R., D. A. CROLL, B. B. MARINOWICZ, F. P. CHAVEZ, AND J. T. HARVEY. 2002. Changes in the cetacean assemblage of a coastal upwelling ecosystem during El Niño 1997–98 and La Niña 1999. *Progress in Oceanography* 54:279–291.
- CHESSON, P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review in Ecology and Systematic* 31:343–366.
- CUBERO PARDO, P. 1998a. Distribución y patrones de actividad del bufeo (*Tursiops truncatus*) y el delfín manchado (*Stenella attenuata*) en el Golfo Dulce. M.S. thesis, Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica.
- CUBERO-PARDO, P. 1998b. Patrones de comportamiento diurnos y estacionales de *Tursiops truncatus* y *Stenella attenuata* (Mammalia: Delphinidae) en el Golfo Dulce, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 46:103–110.
- CUBERO PARDO, P. 2007a. Environmental factors governing the distribution of the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) and the spotted dolphin (*Stenella attenuata*) in Golfo Dulce, South Pacific, off Costa Rica. *Investigaciones Marinas* 35:15–23.
- CUBERO PARDO, P. 2007b. Distribución y condiciones ambientales asociadas al comportamiento del delfín bufeo (*Tursiops truncatus*) y el delfín manchado (*Stenella attenuata*) (Cetacea: Delphinidae) en el Golfo Dulce, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 55:549–557.
- DAY, T. 2000. Competition and the effect of spatial resource heterogeneity on evolutionary diversification. *The American Naturalist* 155:790–803.
- DOKSETER, L., E. OLSEN, L. NØTTSTAD, AND A. FERRO. 2008. Distribution and feeding ecology of dolphins along the Mid-Atlantic Ridge between Iceland and the Azores. *Deep Sea Research Part II: topical Studies in Oceanography* 55:243–253.
- ELITH, J., M. KEARNEY, AND S. J. PHILLIPS. 2010. The art of modelling range-shifting species. *Methods in Ecology and Evolution* 1:330–342.
- ELITH, J., J. R. LEATHWICK, AND T. HASTIE. 2008. A working guide to boosted regression trees. *Journal of Animal Ecology* 77:802–813.
- FRIEDLAENDER, A. S., D. W. JOHNSTON, W. R. FRASER, J. BURNS, P. N. HALPIN AND D. P. COSTA. 2011. Ecological niche modeling of sympatric krill predators around Marguerite Bay, Western Antarctic Peninsula. *Deep Sea Research II* 58:1729–1740.
- FURY, C. A., AND P. L. HARRISON. 2011. Seasonal variation and tidal influences on estuarine use by bottlenose dolphins (*Tursiops aduncus*). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 93:389–395.
- GOWANS, S., AND H. WHITEHEAD. 1995. Distribution and habitat partitioning by small odontocetes in the Gully a submarine canyon in the Scotian Shelf. *Canadian Journal of Zoology* 73:1599–1608.
- GOWANS, S., B. WÜRSIG, AND L. KARCZMARSKI. 2008. The social structure and strategies of delphinids: predictions based on an ecological framework. *Advances in Marine Biology* 53:195–294.
- GROSS, A., J. KISZKA, O. VAN CANNETT, P. RICHARD, AND V. RIDOUX. 2009. A preliminary study of habitat and resource partitioning among co-occurring tropical dolphins around Mayotte, southwest Indian Ocean. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 84:367–374.
- HEINRICH, S., S. ELWEN, AND S. BRÄGER. 2010. Patterns of sympatry in Lagenorhynchus and Cephalorhynchus: dolphins in different habitats. Pp. 313–332 in *The dusky dolphin: master acrobat off different shores*. (B. Würsig and M. Würsig, eds.). Elsevier Academic Press, Amsterdam, The Netherlands.
- HERRERA-MIRANDA, D., J. D. PACHECO, L. E. O. CORREA, AND M. INIGUEZ. 2016. Análisis espacial de los hábitats críticos del delfín nariz de botella (*Tursiops truncatus*) y la ballena jorobada (*Megaptera novaeangliae*) en el Golfo Dulce, Costa Rica: consideraciones acerca de un proyecto de construcción de marina. *Revista Ciencias Marinas y Costeras* 8:9–27.
- HOSMER, D. W., AND S. LEMESHOW. 1989. *Applied logistic regression*. John Wiley and Sons Inc., New York.
- JAMES, G., D. WITTEN, T. HASTIE, AND R. TIBSHIRANI. 2013. *An introduction to statistical learning*. Vol. 112. Springer, New York.
- LEATHWICK, J. R., J. ELITH, M. P. FRANCIS, T. HASTIE, AND P. TAYLOR. 2006. Variation in demersal fish species richness in the oceans surrounding New Zealand: an analysis using boosted regression trees. *Marine Ecology Progress Series* 321:267–281.
- LEIMGRUBER, P., W. J. MCSHEA, AND M. SONGER. 2014. Vertical habitat segregation as a mechanism for coexistence in sympatric rodents. *Mammalian Biology* 75:313–317.
- MACLEOD, C. D., C. R. WEBB, C. PIERPOINT, AND E. J. HARLAND. 2007. The habitat preferences of marine mammals west of Scotland (UK). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 87:154–164.
- MACLEOD, C. D., C. R. WEBB, M. B. SANTOS, AND T. E. DUNN. 2008. Temperature-based summer habitat partitioning between white-beaked and common dolphins around the United Kingdom and Republic of Ireland. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 88:1193–1198.
- MARRA, G., AND S. N. WOOD. 2011. Practical variable selection for generalized additive models. *Computational Statistics and Data Analysis* 55:2372–2387.
- MORRIS, D. W. 1996. Coexistence of specialist and generalist rodents via habitat selection. *Ecology* 77:2352–2364.
- OVIEDO, L. 2007. Dolphin sympatric ecology in a tropical fjord: habitat partitioning by bathymetry and topography as a strategy to coexist. *Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom* 87:1–9.
- OVIEDO, L. 2008. Análisis del uso de hábitat del delfín manchado pantropical *Stenella attenuata* (Cetacea: Delphinidae) en el Golfo Dulce, Costa Rica. M.S. thesis, Universidad Nacional de Costa Rica (UNA), Puntarenas, Costa Rica.
- OVIEDO, L., ET AL. 2015. Diversidad de cetáceos en el paisaje marino costeros de Golfo Dulce, Península de Osa, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 63:395–406.

- OVIEDO, L., J. D. PACHECO-POLANCO, AND D. HERRA-MIRANDA. 2009. Evaluación de los riesgos de afectación por el establecimiento de granjas atuneras en relación con la distribución espacial de cetáceos en el Golfo Dulce, Costa Rica. *Revista de Ciencias Marinas y Costera REVMAR* 1:159–174.
- PACHECO-POLANCO, J. D. 2015. La población residente de delfines nariz de botella (*Tursiops truncatus*) ecotipo costero en el Golfo Dulce, Costa Rica: implicaciones para una gestión integrada del recurso. M.S. thesis, Universidad de Costa Rica (UCR), San José, Costa Rica.
- PARRA, G. 2006. Resource partitioning in sympatric dolphins: space use and habitat preferences of Australian snubfin and Indo-Pacific humpback dolphins. *Journal of Animal Ecology* 75:862–874.
- PARRA, G., P. CORKERON, AND P. ARNOLD. 2011. Grouping and fission-fusion dynamic in Australian snubfin and Indo-Pacific humpback dolphins. *Animal Behavior* 82:1423–1433.
- PARRA, G., P. J. CORKERON, AND H. MARSH. 2006. Population size, site fidelity and residency pattern of Australian snubfin and Indo-Pacific humpback dolphins: implication for conservations. *Biological Conservation* 129:167–180.
- PERRIN, W. F. 1975a. Variation of spotted and spinner porpoise (genus *Stenella*) in the eastern Pacific and Hawaii. *Bulletin of the Scripps Institution of Oceanography* 21:197 pp.
- PERRIN, W. F. 1975b. Distribution and differentiation of populations of dolphins of the genus *Stenella* in the eastern tropical Pacific. *Journal of the Fisheries Board of Canada* 32:1059–1067.
- PERRIN, W. F., ET AL. 1987. Revision of the spotted dolphins, *Stenella* spp. *Marine Mammal Science* 3:99–170.
- PERRIN, W. F., J. L. THIELKING, W. A. WALKER, F. I. ARCHER, AND K. M. ROBERTSON. 2011. Common bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in California waters: cranial differentiation of coastal and offshore ecotypes. *Marine Mammal Science* 27:769–792.
- PETERSON, A. T. 2011. *Ecological niches and geographic distributions (MPB-49)* (No. 49). Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- PHILLIPS, S. J., R. P. ANDERSON, AND R. E. SCHAPIRE. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190:231–259.
- PHILLIPS, S. J., ET AL. 2009. Sample selection bias and presence-only distribution models: implications for background and pseudo-absence data. *Ecological Applications* 19:181–197.
- PLACA, E., AND A. GANNIER. 2008. Ecological niche of three toothed odontocetes in the northwestern Mediterranean sea. *Ocean Science* 4:49–59.
- PUSINERI, C., O. CHANCOLLON, J. RINGELSTEIN, AND V. RIDOUX. 2008. Feeding niche segregation among the North-east Atlantic community of oceanic top predators. *Marine Ecology Progress Series* 361:21–34.
- QGIS DEVELOPMENT TEAM. 2015. QGIS Geographic Information System. Ver. 2.14.22. Open Source Geospatial Foundation Project. <http://qgis.osgeo.org>.
- QIAO, H., J. SOBERON, AND A. TOWNSEND-PETERSON. 2015. No silver bullets in correlative ecological niche modelling: insights from testing among many potential algorithms for niche estimation. *Methods in Ecology and Evolution* 6:1126–1136.
- QUISADA-ALPÍZAR, M. A., AND J. CORTÉS. 2006. Los ecosistemas marinos del Pacífico sur de Costa Rica: estado del conocimiento y perspectivas de manejo. *Revista de Biología Tropical* 54(Suppl. 1):101–145.
- ROMERO, M. A., S. L. DANS, G. M. SVINSEN, R. GONZALEZ, AND E. A. CRISPO. 2012. Feeding habits of two sympatric dolphin species off North Patagonia, Argentina. *Marine Mammal Science* 28:364–377.
- ROUGHGARDEN, J. 1976. Resource partitioning among competing species: a coevolutionary approach. *Theoretical Population Biology* 9:388–424.
- SBRICCO, E. J., AND P. H. BARBER. 2013. MARSPEC: ocean climate layers for marine spatial ecology. *Ecology* 94:979.
- SIKES, R. S., AND THE ANIMAL CARE AND USE COMMITTEE OF THE AMERICAN SOCIETY OF MAMMALOGISTS. 2016. 2016 Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research and education. *Journal of Mammalogy* 97:663–688.
- SPALDING, M. D., ET AL. 2007. Marine ecoregions of the world: a bioregionalization of coastal and shelf areas. *BioScience* 57:573–583.
- SVINSEN, G. M., ET AL. 2015. Environmental niche overlap between common and dusky dolphins in North Patagonia, Argentina. *PLoS One* 10:e0126182.
- SVINSEN, H., R. ROSLAND, S. MYKING, J. A. VARGAS, O. G. LIZANO, AND E. C. ALFARO. 2006. A physical oceanographic study of Golfo Dulce, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 54:147–170.
- THORNE, L. H., ET AL. 2012. Predictive modeling of spinner dolphin (*Stenella longirostris*) resting habitat in the main Hawaiian Islands. *PLoS One* 7:e43167.
- VERGARA, M., S. A. CUSHMAN, F. URRÁ, AND A. RUIZ-GONZALEZ. 2016. Shaken but not stirred: multiscale habitat suitability modeling of sympatric marten species (*Martes martes* and *Martes foina*) in the northern Iberian Peninsula. *Landscape Ecology* 31:1241–1260.
- WARREN, D. L., R. E. GLOR, AND M. TURILLI. 2010. ENMTools: a toolbox for comparative studies of environmental niche models. *Ecography* 33:607–611.
- WEIR, C. R., C. D. MACLEOD, AND S. V. CALDERAN. 2009. Fine-scale habitat use by white-beaked and common dolphins in the Minch (Scotland, UK): evidence for interspecific competition or coexistence? *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 89:951–960.
- WEIR, C. R., C. D. MACLEOD, AND G. J. PIERCE. 2012. Habitat preferences and evidence for niche partitioning amongst cetaceans in the waters between Gabon and Angola, eastern tropical Atlantic. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 92:1735–1749.
- WOLFF, M., H. J. HARTMANN, AND V. KOCH. 1996. A pilot trophic model for Golfo Dulce, a fjord-like tropical embayment, Costa Rica. Modelo piloto trófico para el Golfo Dulce, Costa Rica, un tipo de fiordo tropical. *Revista de Biología Tropical* 44:215–231.

Submitted 9 September 2017. Accepted 20 February 2018.

Associate Editor was Aleta Hohn.