



Revista Argentina de Ciencias del
Comportamiento

E-ISSN: 1852-4206

ceciliareyna@gmail.com

Universidad Nacional de Córdoba
Argentina

Romero-Mujalli, Daniel; Tárano, Zaida; Cobarrubias, Sergio; Barreto, Guillermo
Caracterización de Silbidos de *Tursiops truncatus* (Cetacea: Delphinidae) y su Asociación con el
Comportamiento en Superficie
Revista Argentina de Ciencias del Comportamiento, vol. 6, núm. 1, abril-, 2014, pp. 15-29
Universidad Nacional de Córdoba
Córdoba, Argentina

Disponible en: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=333430869004>

- Cómo citar el artículo
- Número completo
- Más información del artículo
- Página de la revista en redalyc.org

redalyc.org

Sistema de Información Científica
Red de Revistas Científicas de América Latina, el Caribe, España y Portugal
Proyecto académico sin fines de lucro, desarrollado bajo la iniciativa de acceso abierto

Caracterización de Silbidos de *Tursiops truncatus* (Cetacea: Delphinidae) y su Asociación con el Comportamiento en Superficie

Abril 2014, Vol. 6, N°1,
15-29

revistas.unc.edu.ar/index.php/racc

Romero-Mujalli, Daniel ^{* a}, Tárano, Zaida ^b, Cobarrubia, Sergio ^c y Barreto, Guillermo ^a

Artículo Original

Resumen

La comunicación acústica es común en delfines y comprende una variedad de sonidos vocales o no. Entre las vocalizaciones, los silbidos son sonidos continuos de banda estrecha y frecuencia modulada entre 2-24kHz. El objetivo de este estudio fue caracterizar los silbidos de un grupo residente de *Tursiops truncatus* en la costa del Estado Aragua (Venezuela) y determinar su asociación con la conducta en superficie. En promedio, la frecuencia de los silbidos varió entre 7-16 kHz. Se encontraron seis tipos de silbidos de acuerdo a su modulación o contorno: constantes, ascendentes, descendentes, ascendente-descendentes, descendente-ascendentes y múltiples. Se observaron dos estados de comportamiento: viaje y socialización. Se encontró asociación significativa entre el tipo de silbido y el comportamiento: silbidos de complejidad media (ascendente-descendentes) fueron preferidos durante el viaje, y evitados durante la socialización. Además, los silbidos durante la socialización fueron más largos, de mayor ancho de banda, y frecuencias más bajas, que los emitidos durante el viaje. La variación de los silbidos de acuerdo al comportamiento en superficie confirma que los silbidos tienen un valor comunicacional. Investigaciones futuras deben enfocarse en las causas y consecuencias de la emisión de silbidos para elucidar su función referencial.

Palabras claves:

Delfín Nariz de Botella, *Tursiops truncatus*; Silbidos; Comportamiento en Superficie; Comunicación en Delfines.

Abstract

Characterization of the whistles of *Tursiops truncatus* (Cetacea: Delphinidae) and their association with surface behavior: Acoustic communication is common in dolphins and encompasses a variety of sounds, either vocal or not. Among vocalizations, whistles are continuous narrow-band and frequency-modulated sounds, with a frequency range between 2-24 kHz. The aim of this study was to characterize the whistles of a resident group of bottlenose dolphins *Tursiops truncatus* in the coast of Aragua state (Venezuela) and to determine their association with surface behavior. On average, whistle frequency ranged from 7 to 16 kHz. Six types of whistles, according to the contour of frequency modulation, were found: constant, ascending, descending, ascending-descending, descending-ascending and multiple. Only two behavioral states were observed: traveling and socialization. There was significant association between the type of whistle and behavior: whistles of medium complexity (ascending-descending) were preferred during traveling and significantly avoided during socialization. Furthermore, whistles emitted during socialization were longer, of broader bandwidth, and spanning over lower frequencies than those emitted during traveling. The variation of whistles according to surface behavior confirms that they have a communicational value. Future research should focus on the causes and consequences of whistle emission to elucidate their referential function.

Key Words:

Bottlenose Dolphins, *Tursiops truncatus*; Whistles; Surface Behavior; Communication.

Tabla de Contenido

Introducción	16
Materiales y Métodos	16
Descripción especie	16
Area de Estudio	18
Diseño muestreo	18
Identificación caracterización silbidos	19
Análisis de datos	20
Resultados	21
Descripción general silbidos	21
Relación silbidos comportamiento de superficie	21
Discusión	23
Agradecimiento	26
Referencias	26

Recibido el 30 de Enero de 2014; Recibido la revisión el 25 de Febrero de 2014; Aceptado el 10 de Marzo de 2014.

^a Departamento de Biología de Organismos, Universidad Simón Bolívar, Caracas, Venezuela. GEOMAR Helmholtz Centre for Ocean Research Kiel, Kiel, Alemania.

^b Instituto de Biología Experimental, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela, Caracas, Venezuela.

^{*}Enviar correspondencia a: Romero-Mujalli, D. E-mail: dromero-mujalli@geomar.de

Citar este artículo como: Romero-Mujalli, D., Tárano, Z., Cobarrubia, S. y Barreto, G. (2014). Caracterización de Silbidos de *Tursiops truncatus* (Cetacea: Delphinidae) y su Asociación con el Comportamiento en Superficie. *Revista Argentina de Ciencias del Comportamiento*, 6 (1), 15-29.

1. Introducción

Los delfines emiten vocalizaciones con funciones sociales y de exploración del entorno las cuales típicamente se clasifican en dos categorías: sonidos pulsados de banda ancha y sonidos continuos de frecuencia modulada de banda estrecha (Bazúa-Durán, 2004; Dudzinski, Thomas, & Douaze, 2002; Schultz, Cato, Corkeron, & Bryden, 1995). Los sonidos pulsados incluyen los denominados "clicks" asociados con la ecolocación y los graznidos o gemidos que tienen funciones sociales (Acevedo-Gutiérrez, & Stienessen, 2004; Ansmann, Goold, Evans, Simmonds, & Keith, 2007; Dudzinski et al., 2002). Los sonidos continuos de frecuencia modulada se denominan silbidos (Caldwell, Caldwell, & Tyack, 1990; dos Santos, Louro, Couchinho, & Brito, 2005; Dudzinski et al., 2002) y se ha sugerido que están asociados con la comunicación entre individuos (Caldwell et al., 1990). En algunos casos, los silbidos pueden ser de frecuencia constante, pero por lo general son modulados, lo cual permite identificarlos y clasificarlos según la forma de la modulación o "contorno" (p.e., Azevedo, Oliveira, Dalla Rosa, & Lailson-Brito, 2007; dos Santos et al., 2005).

La mayoría de los estudios de la comunicación de delfines por silbidos se ha realizado en delfines nariz de botella (*Tursiops truncatus*) en cautiverio, de los cuales surgió la hipótesis de los "silbidos firma" que propone que ciertos silbidos estarían asociados con la identidad individual y el reconocimiento entre individuos (Caldwell et al., 1990; Janik, Sayigh, & Wells, 2006). Recientemente se ha incrementado el estudio de la comunicación de delfines por silbidos en vida silvestre, y se ha encontrado que existen variaciones dentro y entre grupos de delfines de una misma especie (Baron, Martínez, Garrison, & Keith, 2008; Datta, & Sturtivant, 2002; May-Collado, & Wartzok, 2008; Omaña, 2008). En un estudio comparativo, Azevedo et al. (2007) demostraron que los silbidos del delfín nariz de botella varían en su duración, y además, sugirieron que el entorno y el contexto conductual (i.e., comportamiento del grupo) pueden afectar las similitudes y diferencias entre grupos. Otros autores han reportado diferencias en la tasa de emisión de silbidos con el comportamiento en superficie; las mayores tasas ocurren durante la alimentación y la socialización, y las menores durante el viaje (Acevedo-Gutiérrez, & Stienessen, 2004; Cook, Sayigh, Blum, & Wells, 2004; dos Santos et al., 2005).

También se ha encontrado que la presencia de asociaciones madre-cría contribuye al incremento de la tasa de emisión de silbidos (Díaz López, & Shirai, 2009; Smolker, Mann, & Smuts, 1993). Sin embargo, pocos estudios se han enfocado en analizar si existen diferencias en la forma (contorno), frecuencia y duración de los silbidos por comportamiento (p.e., Azevedo et al., 2007; Díaz López, 2011; Nowacek, 2005).

Durante varias décadas la función de los silbidos ha sido motivo de debate entre investigadores (p.e., McCowan, & Reiss, 2001), pero existiría un consenso en la importancia de los silbidos en mantener el contacto entre individuos dispersos (Janik, 2000). Sin embargo, su función sigue siendo poco entendida (Lammers, Au, & Herzing, 2003). Díaz López y Shirai (2009) proponen que una forma de evaluar la función de los silbidos consiste en considerar el contexto en el cual son emitidos. Establecer posibles relaciones entre el contexto conductual y las características de los silbidos (p.e., la frecuencia o duración) o el tipo de silbido (según la forma de su modulación o contorno) puede ayudarnos a comprender mejor su valor comunicacional.

En la costa del Estado Aragua en Venezuela, se ha venido estudiando desde 2004 la dinámica poblacional y el comportamiento de dos especies de cetáceos odontocetos simpátricos, el delfín nariz de botella *T. truncatus* y el delfín manchado del atlántico *Stenella frontalis* (Cobarrubia, 2011; Omaña, 2008). En esta región, los comportamientos dominantes de *T. truncatus* son viaje y socialización, y se han reportado dos grupos, de los cuales sólo uno ha sido considerado como residente, y está compuesto principalmente por hembras adultas con sus crías (Cobarrubia, 2011). El objetivo de este estudio fue caracterizar los silbidos del grupo residente e iniciar el análisis de su valor comunicacional en esta región. Específicamente, se analizó la asociación entre las características y/o abundancia de los silbidos y el comportamiento de superficie durante su emisión. Asimismo, se buscó contribuir con la interpretación de la variación intraespecífica de los silbidos en la especie.

2. Materiales y Métodos

2.1. Descripción de la especie

El delfín nariz de botella *Tursiops truncatus* pertenece a la familia Delphinidae, y comparte el

género con otras dos especies, *T. aduncus* y *T. australis* (Figura 1) (Charlton-Robb et al., 2011). *T. truncatus* es cosmopolita y presenta dos formas o ecotipos, también diferenciados en su morfometría, dieta, características genéticas y conducta (Van Waerebeek, Reyes, Read, & McKinnon, 1990). El ecotipo costero está presente en aguas someras tanto cálidas como templadas, en ensenadas, bahías, lagunas marinas, estuarios y costas abiertas (Bearzi, Notarbartolo-Di-Sciara, & Politi, 1997; Defran, Weller, Kelly, & Espinosa, 1999; dos Santos, & Lacerda, 1987; Scott, & Chivers, 1990; Wells, Scott, & Irvine, 1987). La forma oceánica reside en zonas pelágicas e insulares oceánicas de aguas templadas lejos de la plataforma continental (Van Waerebeek et al., 1990). En la forma costera se han reportado largos tiempos de residencia, probablemente asociados a la estabilidad de los

recursos y/o topografía apropiada para el refugio (p.e., Rogers, Brunnick, Herzing, & Baldwin, 2004; Scott, & Chivers, 1990; Würsig, & Würsig, 1977). En cuanto al tamaño del grupo, los valores promedio oscilan entre 2 y 15 individuos por manada y se refieren fundamentalmente a bandas matriarcales del hábitat costero interno y externo (Leatherwood, & Reeves, 1982; Shane, Wells, & Würsig, 1986). Los grupos oceánicos son más numerosos, pudiendo variar de 17 hasta más de 100 individuos y, en general se ha encontrado que el tamaño de grupo tiende a aumentar con la profundidad (p.e., Gruber, 1981; Leatherwood, & Platter, 1975; Odell, 1976; Würsig, 1978); se considera que esta variación está asociada con la dispersión de las presas y depredadores.



Figura 1. Delfín nariz de botella, *Tursiops truncatus*, en la costa del estado Aragua, Venezuela (Foto S. Cobarrubia).

Los estudios realizados en hábitats costeros en aguas tropicales y templadas han demostrado que *T. truncatus* vive comúnmente en sociedades dinámicas donde ambos sexos muestran cierta dispersión desde el grupo natal (Lusseau et al., 2003). Actualmente, se han descrito tres tipos de grupos para hábitats costeros: a) bandas matriarcales, b) bandas de jóvenes solteros y c) alianzas de machos adultos (Connor, Wells, Mann, & Read, 2000). En general, en los grupos costeros de aguas someras, las hembras nacen y permanecen en el matriarcado con eventuales visitas a otros matriarcados vecinos, mientras que los machos permanecen en el matriarcado hasta que alcanzan la madurez sexual o hasta que sus madres

vuelvan a parir. Estos machos forman grupos muy activos de jóvenes solteros, de los cuales saldrán los adultos, bien sea formando parejas o tríos que participarán en una dinámica de fusión/fisión entre los matriarcados. Tanto las relaciones entre las hembras del matriarcado, como entre machos adultos en las alianzas son altamente prolongadas (Connor et al., 2000; Wells, 1991; Wells et al., 1987). En hábitat costeros internos de aguas profundas se ha encontrado que machos y hembras viven en grupos más grandes y gregarios, con fuertes asociaciones dentro y entre sexos, a diferencia del sistema de bandas matriarcales y las alianzas de machos descrito anteriormente (Lusseau et al., 2003). Aparte del nexo

madre cría, el vínculo social más fuerte es entre hembras, luego la alianza de machos, y en menor grado el nexo social heterosexual (p.e., Rogers et al., 2004). En el estudio desarrollado por Lusseau et al. (2003) y Lusseau y Newman (2004) en los fiordos de Doubtful (Nueva Zelanda), el sexo y luego la edad, fueron los factores más influyentes en la formación de asociaciones estables, mientras que el sexo lo fué para la definición de los subgrupos. En otros estudios, también se ha encontrado que las hembras preñadas se asocian entre sí y la relación perdura algún tiempo después de dar a luz a sus crías (Wells et al., 1987), lo cual genera asociaciones condicionadas por la edad.

De los dos grupos de delfín nariz de botella reportados en la costa del estado Aragua, se realizaron grabaciones sólo del grupo residente compuesto por 10 ± 8 individuos, el cual consistía de hembras adultas con sus crías, y machos y hembras inmaduros, ocasionalmente visitados por alianzas de machos (Cobarrubia, 2011). La identificación del grupo se comprobó mediante fotoidentificación e identificación visual directa de marcas individuales (Würsig, & Jefferson, 1990). Se denominó grupo o manada a una agregación de delfines involucrada en una actividad o comportamiento similar, separado de cualquier otra agregación de delfines por un radio mayor a 100m (Wells et al., 1987).

2.2. Área de estudio

La costa del estado Aragua al norte de Venezuela, tiene una longitud de aproximadamente 59 km desde su extremo occidental al sureste de La Bahía de Turiamo ($10^{\circ}26'58.43''$ N, $67^{\circ}50'47.65''$ W) hasta una localidad costera sin denominación ($10^{\circ}32'09.06''$ N, $67^{\circ}22'19.90''$ W), la cual se ubica entre los poblados de Puerto Maya ($10^{\circ}31'48.28''$ N, $67^{\circ}23'58.74''$ W) y Puerto Cruz ($10^{\circ}32'20.14''$ N, $67^{\circ}20'36.60''$ W), éste último en el estado Vargas. El área de estudio comprendió desde Turiamo hasta Puerto Colombia ($10^{\circ}30'09.72''$ N, $67^{\circ}36'26.74''$ W) (Figura 2).

La costa aragüeña fue descrita por Novoa, Mendoza, Marcano y Cárdenas (1998) y está caracterizada por acantilados rocosos y pocas playas arenosas a las que se asocian asentamientos pesqueros, particularmente en playas donde desembocan ríos. Presenta en su mayoría fondos arenosos-fangosos y en menor grado rocosos. Sus aguas se consideran oceánicas, los factores abióticos varían poco anualmente, y la temperatura oscila entre $25-27^{\circ}\text{C}$. La actividad pesquera en la zona se

considera de tipo artesanal, con una población pesquera y volumen de pesca relativamente bajos en comparación con otras entidades del país.

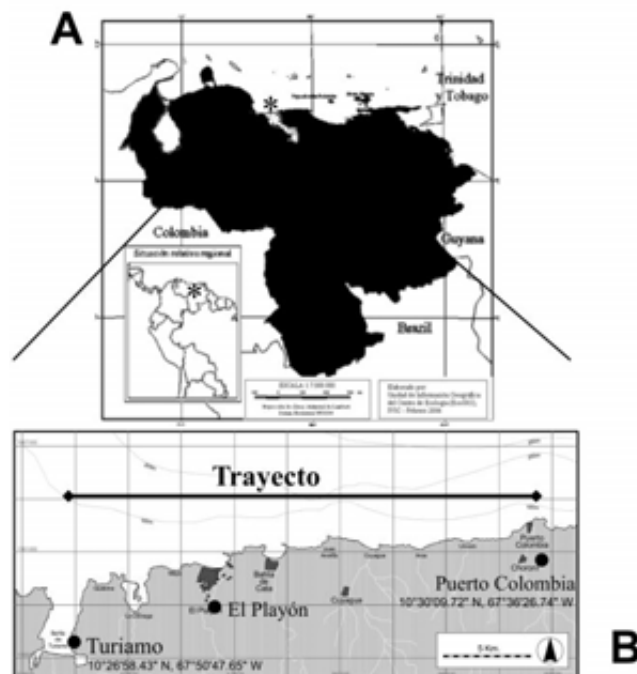


Figura 2. (A) Ubicación de la costa del estado Aragua en la República Bolivariana de Venezuela (fuente ecoSIG, 2005). (B) Vista a mayor escala del área de estudio en la costa del estado Aragua. Se señala el trayecto recorrido Turiamo-Puerto Colombia, en el cual se realizaron las grabaciones de vocalizaciones del delfín nariz de botella, y las coordenadas de las localidades extremas (fuente Hoja 6647 "Ocumare de la Costa, Venezuela" Dirección de Cartografía Nacional-DCN, 1967).

2.3. Diseño del muestreo

Entre los meses de Septiembre y Diciembre de 2008, se recorrió semanalmente un trayecto o ruta de aproximadamente 30 km de longitud, paralelo a la costa (a 1-1.5 km de la línea litoral), partiendo desde La Boca (puerto de El Playón) con dirección noroeste hacia Turiamo, y luego hacia el este hasta Puerto Colombia, para finalmente regresar a El Playón. Se empleó un bote pequeño de fibra de vidrio, de 9 m de longitud y motor fuera de borda de 40 HP.

Con la finalidad de registrar el comportamiento en superficie y los silbidos del grupo, se realizaron viajes durante la mañana, a partir de las 8:00 hr hasta recorrer el trayecto completo, y durante la tarde, iniciando a las 14:00 hr, debido a que observaciones previas han revelado que ocurren cambios en el comportamiento de los delfines a lo largo del día (Cobarrubia, 2011).

Tres observadores entrenados se ubicaron uno en proa, uno a babor y otro a estribor, a fin de cubrir visualmente el mayor área posible alrededor de la embarcación. Al momento de cada avistamiento de delfines se procedió al acercamiento al grupo (no se grabaron delfines solitarios). Una vez cerca del grupo, se procedió a apagar el motor y se introdujo el hidrófono en el agua para grabar las vocalizaciones, mientras que, simultáneamente se registraba el comportamiento superficial en una grabadora de audio Sony NWD-B103F. Las grabaciones fueron interrumpidas cuando las vocalizaciones dejaban de ser percibidas, o cuando la distancia de los delfines a la embarcación no hacía posible observar el comportamiento. Entonces, se reubicaba la embarcación buscando el grupo y, en caso de encontrarlo, se continuaban las grabaciones y el registro de la conducta; en caso negativo se continuaba el recorrido en el trayecto.

Las grabaciones se realizaron con un hidrófono omnidireccional (SQ26-08) que tiene una ganancia de 25 dB y ganancia efectiva de -169 dB (re 1V/ μ Pa), y registra frecuencias entre 0.030 y 30 kHz, calibrado por debajo de los 10 kHz. El hidrófono fue conectado a un grabador digital portátil (M-Audio MicroTrack II solid state digital recorder), con una sensibilidad entre 0.3 y 44 kHz. Las vocalizaciones se grabaron en formato digital (*.mp3) a una tasa de 44.1 kHz y con una resolución de 16 bits.

Los estados de comportamiento fueron identificados utilizando la clasificación propuesta por [Shane \(1990\)](#), de cuatro estados de comportamiento: alimentación, socialización, viaje y descanso. La alimentación consiste en inmersiones repetitivas en varias direcciones en un sitio, desplazamiento en círculos, coletazos, aceleraciones violentas, salidas a respirar sin asomar el melón. En la socialización, miembros de la manada están en constante contacto físico, desplegando comportamientos superficiales como persecuciones, mordiscos, golpes, saltos simultáneos, juego o cortejo. El viaje consiste en movimiento constante (≥ 2.9 km/hr) en una dirección, caracterizado por series de salidas a la superficie alternadas con una apnea prolongada. El descanso es un desplazamiento muy lento (inferior a 2.9 km/hr) sin dirección definida. Se consideró como estado de comportamiento la actividad desarrollada por la mayoría de los individuos cercanos a la embarcación en un radio de aproximadamente 30 m.

La unidad de muestreo fue el grupo ya que no pudo determinarse cuál individuo estaba emitiendo la vocalización al momento de realizar la grabación.

2.4. Identificación y caracterización de silbidos

Se consideró un silbido como un sonido continuo de banda estrecha y frecuencia modulada, cuyo intervalo de frecuencia no superaba los 24 kHz, con una duración mayor a 100 ms no interrumpido por silencios de más de 50 ms, y con forma o contorno discernible, en caso de superponerse con otros silbidos o sonidos en pulso (según Omaña, 2008).

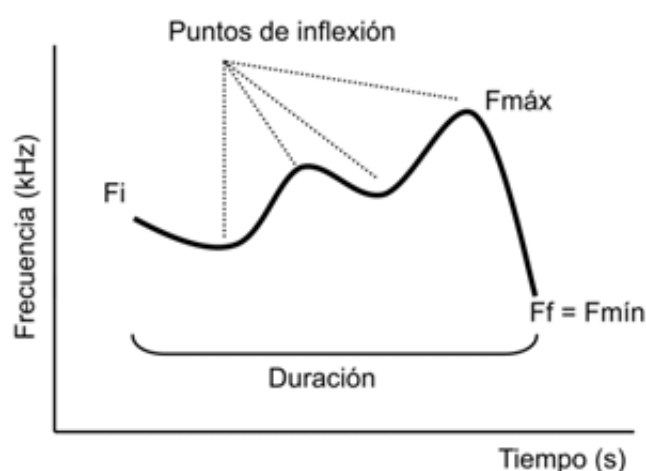


Figura 4. Representación esquemática de un sonograma de silbido múltiple. Se indican las variables medidas: frecuencia inicial F_i , frecuencia final F_f , frecuencia mínima $F_{mín}$, frecuencia máxima $F_{máx}$, duración y puntos de inflexión. El ancho de banda se calculó de la diferencia ($F_{máx} - F_{mín}$).

Los silbidos grabados se digitalizaron y analizaron con el programa *Raven Pro v1.3* (Laboratorio de Ornitología de la Universidad de Cornell), empleando una ventana tipo Hanning, con resolución de tiempo de 2.67 ms y resolución de frecuencia de 188 Hz (256 puntos). El programa permite obtener sonogramas en los que se pueden ver los patrones en la modulación de frecuencias (contornos). Los silbidos se clasificaron en seis categorías de acuerdo a su forma o contorno, basado en [Azevedo et al. \(2007\)](#), quienes consideran la presencia o ausencia de modulación en el silbido, la dirección de la modulación (ascendente o descendente) y el número de cambios de dirección ([Figura 3](#)). Además, cada silbido fue caracterizado de acuerdo a las siguientes variables: frecuencia inicial, frecuencia final, frecuencia mínima, frecuencia máxima, ancho de banda (diferencia entre frecuencia

máxima y mínima), duración, y número de puntos de inflexión, éstos últimos definidos como puntos en los cuales la dirección de la modulación cambia de ascendente a descendente o vice versa (Azevedo et al., 2007) (Figura 4). Las variables de frecuencia se midieron en kHz y la duración en segundos. Estos parámetros se escogieron para poder comparar los resultados con los de otros estudios de vocalizaciones

de *T. truncatus* (p.e., Azevedo et al., 2007; dos Santos et al., 2005; Omaña, 2008).

Los archivos de grabación de las vocalizaciones duraron alrededor de 2-4 min cada uno y se analizaron completos. Sólo en un caso se grabó 19 min durante socialización, pero sólo se consideraron los primeros 9 min para el análisis.

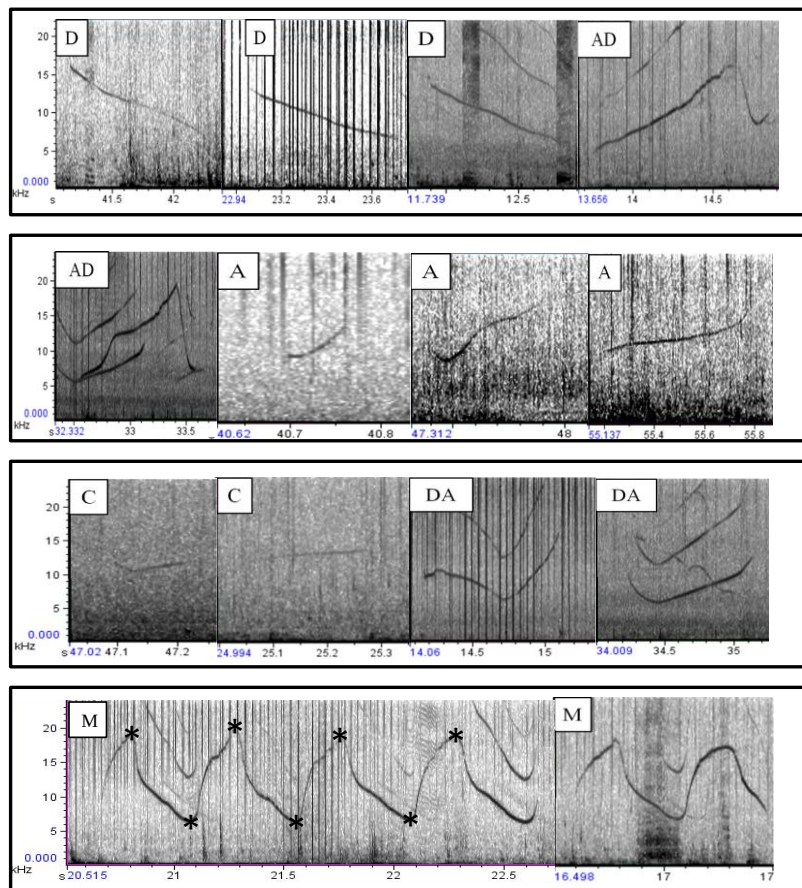


Figura 3. Tipos de silbidos de acuerdo al contorno. El eje de las abscisas refiere al tiempo en s, y las ordenadas a la frecuencia en kHz. Nótese que la duración varía dependiendo del tipo de silbido. * indica los puntos de inflexión en el silbido múltiple. A, ascendente; D, descendente; AD, ascendente-descendente; DA, descendente-ascendente, C, constante; M, múltiple. Sonogramas extraídos del programa Raven v1.3.

2.5. Análisis de datos

Los silbidos fueron agrupados según su contorno. Primero se sometió a prueba si había asociación entre el tipo de silbido y el tipo de estado conductual, considerando el número de veces en que ocurrió cada tipo de silbido por estado a través de una tabla de contingencia utilizando la prueba ji-cuadrado χ^2 . En caso de haber asociación, se realizó un análisis *a posteriori* de residuales estandarizados para verificar cuáles tipos de silbidos se asociaban con cuáles

estados (p.e., Aguilar, 2000). El valor del residual se comparó con el valor crítico de la distribución $Z_{\alpha=0.05} = \pm 1.96$. Valores positivos indican asociación, y los negativos, repulsión. Tanto la tabla de contingencia como el análisis *a posteriori* se realizaron en Excel (Microsoft Office 2007). También se compararon los silbidos (independientemente del tipo) en función de sus variables acústicas para determinar si diferían entre estados de comportamiento. Como sólo se observaron dos estados de comportamiento (ver resultados) se comparó cada parámetro acústico por

separado, mediante la prueba no paramétrica U de Wilcoxon-Mann-Whitney, debido a que no todos los datos cumplían con el supuesto de normalidad. Las

3. Resultados

Se realizaron 11 recorridos del trayecto de 30 km, correspondientes a un esfuerzo de muestreo de 37 hr en campo, de las cuales 12 hr fueron de avistamiento y seguimiento u observación. Se lograron 19 avistamientos del grupo residente (correspondientes a 0.51 avistamientos/hora de recorrido), en 12 de los cuales se lograron grabaciones de vocalizaciones. En

pruebas estadísticas se realizaron con el programa R Development Core Team (2012) versión 2.13.1.

total se grabaron 4837 s, el equivalente a 1 hr 20 min, de los cuales, 3803 s fueron útiles para el análisis. Además de los silbidos, se observaron otros tipos de sonidos producidos por los delfines: saltos, golpes de aletas, graznidos, "ladridos", chillidos y clics. Se analizaron 518 silbidos para la caracterización general, de los cuales 493 fueron utilizados para el análisis con el comportamiento.

Tabla 1.

Variables acústicas de los tipos de silbidos observados en *T. Truncatus* en la costa del estado Aragua, Venezuela ($n = 518$). Se muestra el intervalo mín-máx y la $M (\pm DE)$.

	Ascendente ($n = 167$)	Descendente ($n = 102$)	Asc-Desc ($n = 80$)	Desc-Asc ($n = 43$)	Constante ($n = 19$)	Múltiple ($n = 107$)
Duración (s)	0.10-1.55 0.49 (± 0.28)	0.11-1.76 0.68 (± 0.41)	0.14-2.01 0.76 (± 0.47)	0.17-1.33 0.59 (± 0.29)	0.10-0.72 0.30 (± 0.18)	0.27-3.13 1.27 (± 0.58)
Frecuencia inicial (kHz)	4.15-16.03 7.96 (± 2.51)	8.06-23.46 15.20 (± 2.95)	2.69-17.85 9.35 (± 3.33)	7.62-20.15 13.89 (± 2.82)	5.87-19.08 11.42 (± 3.82)	4.31-22.31 11.77 (± 3.99)
Frecuencia final (kHz)	7.23-23.62 15.59 (± 3.33)	3.94-13.97 7.24 (± 2.00)	4.23-17.54 8.93 (± 2.87)	8.85-18.85 14.16 (± 2.78)	5.29-18.92 10.96 (± 3.73)	4.31-20.69 9.83 (± 3.98)
Frecuencia mínima (kHz)	4.08-16.03 7.88 (± 2.49)	3.94-13.97 6.96 (± 2.01)	2.69-17.54 7.86 (± 2.86)	4.92-12.71 7.71 (± 1.82)	5.29-18.69 10.65 (± 3.62)	3.69-11.15 6.57 (± 1.42)
Frecuencia máxima (kHz)	7.23-23.62 15.68 (± 3.31)	8.06-23.46 15.37 (± 2.92)	8.14-23.54 16.76 (± 2.90)	10.00-20.15 14.99 (± 2.61)	6.21-19.31 11.82 (± 3.97)	11.00-22.31 17.05 (± 2.24)
Ancho de banda (kHz)	1.62-15.08 7.81 (± 3.17)	2.18-18.92 8.36 (± 3.38)	2.00-17.08 8.98 (± 4.08)	3.00-13.77 7.28 (± 2.28)	0.07-2.69 1.17 (± 0.75)	3.62-17.54 10.48 (± 2.42)
Puntos de inflexión						2-9 3 (± 1)

3.1. Descripción general de los silbidos

Se identificaron seis tipos de silbidos según su contorno: constante (cambio en la modulación < 1 kHz), ascendente, descendente, ascendente-descendente, descendente-ascendente y múltiple (dos o más cambios en la dirección de la modulación, es decir, dos o más puntos de inflexión). Los más frecuentes fueron los ascendentes (32%) y los menos frecuentes los constantes (4%) (Figura 5). Los silbidos de mayor duración fueron los múltiples con ($M = 1.27$, $DE = 0.58$ s, $n = 107$); y los de menor duración fueron los constantes ($M = 0.30$, $DE = 0.18$ s, $n = 19$) (Tabla 1). Los silbidos descendentes presentaron la frecuencia inicial promedio más alta ($M = 15.20$, $DE = 2.95$ kHz, n

$= 102$), y los ascendentes la más baja ($M = 7.96$, $DE = 2.51$ kHz, $n = 167$); lo contrario ocurrió para la frecuencia final. El mayor ancho de banda se observó en los silbidos múltiples ($M = 10.48$, $DE = 2.42$ kHz), y el mayor número de puntos de inflexión que se registró fue nueve ($M = 3$, $DE = 1$) (Tabla 1).

3.2. Relación entre silbidos y comportamiento de superficie

Sólo se observaron dos estados de comportamiento: viaje y socialización. Se lograron 2996 s de grabación efectiva de los individuos viajando, y 807 s socializando. De 493 silbidos grabados conjuntamente con el registro de la conducta, 297 ocurrieron durante la socialización y 196 silbidos durante el viaje.

Los silbidos que predominaron durante la socialización fueron los ascendentes (34%) y los múltiples (25%), mientras que durante el viaje dominaron los ascendentes (32%), seguidos por los ascendente-descendentes (24%) y descendentes (19%) (Figura 6). Los menos comunes en ambos casos fueron los constantes. A pesar de que en la socialización se observaron casi tres veces más silbidos múltiples que en el viaje, en éste último fueron de mayor duración y con más puntos de inflexión promedio (mayor cambio en la modulación) (Tabla 2). Además, se detectó asociación entre el tipo de silbido y el comportamiento en superficie ($\chi^2 = 34.90$, $gl = 5$, $p < .05$). El análisis *a posteriori* indicó que los silbidos ascendente-descendentes se asocian positivamente al viaje ($z = 3.24$, $p = .001$) y negativamente a la socialización ($z = -2.63$, $p = .008$); los múltiples presentaron asociación negativa con el viaje ($z = -2.29$, $p = .02$). Los silbidos múltiples resultaron próximos al nivel de significancia de asociación positiva con la socialización ($z = 1.86$, $p = .064$).

Al comparar las variables acústicas de cada tipo de silbido por estado de comportamiento, se observaron diferencias en frecuencia mínima y la duración de los silbidos. Los silbidos ascendentes resultaron diferentes entre comportamientos, siendo la frecuencia inicial menor durante la socialización que durante el viaje ($U = 3859.5$, $p = .008$). Por otro lado, se encontraron diferencias en la frecuencia final para los silbidos descendentes, con valores menores durante socialización que durante el viaje ($U = 1661.5$, $p < .001$). Es decir, que los silbidos relativamente "simples" (solo asciende o solo desciende) tienen frecuencias mínimas menores en socialización que en viaje. Los silbidos ascendente-descendentes presentaron diferencias significativas para las frecuencias inicial y final, que resultaron menores durante la socialización que durante el viaje ($U = 957.5$, $p < .001$ y $U = 824.0$, $p = .016$ respectivamente). Nuevamente para este tipo de silbido de complejidad media, las frecuencias mínimas son más bajas durante la socialización que durante el viaje. La duración de los silbidos ascendente-descendentes fue significativamente mayor durante socialización que durante el viaje ($U = 316.5$, $p < .001$). Los silbidos múltiples presentaron diferencias significativas entre conductas, con frecuencia máxima y duración mayores durante el viaje que durante la socialización

($U = 1362.5$, $p < .001$ y $U = 1133.0$, $p = .022$ respectivamente). Luego, para este tipo de silbido de máxima complejidad, las frecuencias máximas son menores durante la socialización que durante el viaje. Los silbidos de tipo constante y los descendente-ascendentes no variaron significativamente en ninguno de sus parámetros entre estados de conducta. En general, los silbidos fueron más largos y su espectro más amplio, abarcando frecuencias más bajas, durante la socialización que durante el viaje

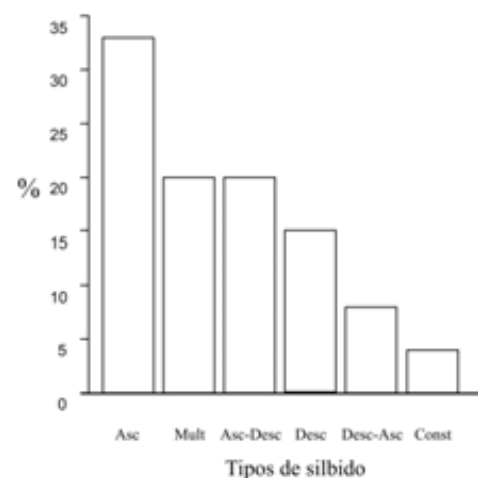


Figura 5. Frecuencia relativa (en porcentaje) de cada tipo de silbido ($n = 518$) de *T. truncatus*, independientemente del estado conductual. Asc: ascendente; Mult: múltiple; Desc: descendente; Asc-Desc: ascendente-descendente; Desc-Asc: descendente-ascendente; Const: constante (ver métodos).

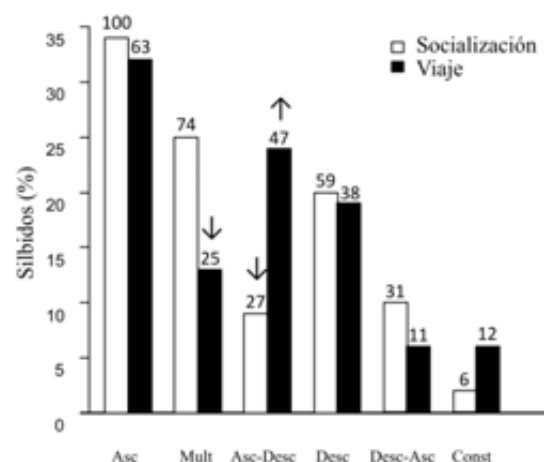


Figura 6. Proporción de cada tipo de silbido por estado de comportamiento (viaje y socialización). Sobre las barras se indica el número de silbidos. (↑) indica asociación positiva y (↓) indica asociación negativa. Asc: ascendente; Mult: múltiple; Desc: descendente; Asc-Desc: ascendente-descendente; Desc-Asc: descendente-ascendente; Const: constante (ver métodos).

Tabla 2.

Variables acústicas de cada tipo de silbido, clasificado según su forma o contorno, por estado de comportamiento (viaje ($n = 196$) y socialización ($n = 297$)), de *T. truncatus* en el estado Aragua, Venezuela ($n = 493$). Se muestra $M (\pm DS)$. Prueba Wilcoxon-Mann-Whitney.

	Fi (kHz)	Ff (kHz)	Fmáx (kHz)	Fmín (kHz)	AB (kHz)	Duración (s)	Pi
	*						
Viaje	8.40 (± 2.27)	15.70 (± 2.73)	15.75 (± 2.70)	8.34 (± 2.25)	7.41 (± 2.94)	0.47 (± 0.24)	
Socialización	7.69 (± 2.58)	15.59 (± 3.69)	15.71 (± 3.68)	7.59 (± 2.58)	8.75 (± 7.27)	0.51 (± 0.30)	
	*						
Viaje	15.09 (± 3.15)	8.32 (± 2.43)	15.32 (± 3.06)	8.14 (± 2.46)	7.18 (± 3.34)	0.70 (± 0.48)	
Socialización	15.31 (± 2.92)	6.50 (± 1.31)	15.45 (± 2.93)	6.18 (± 1.27)	9.18 (± 3.27)	0.68 (± 0.37)	
	*						
Viaje	10.44 (± 3.32)	9.63 (± 3.18)	17.17 (± 3.35)	8.87 (± 3.14)	8.30 (± 4.80)	0.61 (± 0.44)	
Socialización	7.45 (± 2.69)	7.86 (± 2.04)	16.16 (± 2.06)	6.42 (± 1.68)	9.75 (± 2.46)	0.95 (± 0.44)	
	*						
Viaje	13.82 (± 3.10)	13.98 (± 2.64)	14.49 (± 2.78)	8.36 (± 2.42)	6.13 (± 1.76)	0.63 (± 0.27)	
Socialización	13.90 (± 2.81)	14.39 (± 2.73)	15.19 (± 2.61)	7.53 (± 1.56)	7.66 (± 2.37)	0.57 (± 0.29)	
	*						
Viaje	11.07 (± 4.32)	10.56 (± 4.21)	11.57 (± 4.55)	10.38 (± 4.08)	1.19 (± 0.89)	0.33 (± 0.18)	
Socialización	11.27 (± 2.42)	11.09 (± 2.74)	11.52 (± 2.55)	10.46 (± 2.60)	1.06 (± 0.50)	0.26 (± 0.21)	
	*						
Viaje	12.58 (± 5.12)	10.05 (± 3.78)	18.52 (± 2.38)	6.88 (± 1.65)	11.63 (± 2.30)	1.46 (± 0.65)	3 (± 2)
Socialización	11.69 (± 3.62)	9.44 (± 4.08)	16.77 (± 1.99)	6.41 (± 1.36)	10.36 (± 2.33)	1.16 (± 0.47)	3 (± 1)

Nota. Fi = frecuencia inicial, Ff = frecuencia final, Fmáx = frecuencia máxima, Fmín = frecuencia mínima, AB = ancho de banda, Pi = puntos de inflexión. * $p < .05$.

4. Discusión

El presente estudio es el primero en analizar la asociación entre silbidos y conducta en superficie en la costa venezolana; aunque los silbidos de los delfines nariz de botella habían sido descritos anteriormente para esta región (Omaña, 2008). Este estudio, aunque de alcance local, corrobora el valor comunicacional de los silbidos debido a la asociación entre el tipo de silbido y la conducta superficial del grupo: los silbidos de complejidad media (ascendente-descendentes) y alta (múltiples) fueron más frecuentes que otros dependiendo del estado de comportamiento. Nuestros resultados apoyan la hipótesis de la función social de los silbidos y apoyan lo reportado por Díaz López y Shirai (2009) quienes nunca observaron que un delfín solitario produjera este tipo de señales.

Independientemente del comportamiento y del tipo de silbido, en términos globales los silbidos de *T. truncatus* descritos en la costa del estado Aragua son cuantitativamente similares a los reportados por otros autores, tanto para la misma localidad (Omaña, 2008: 7.52-15.87kHz) como para otras localidades en la

costa Atlántica y Pacífica (referencias en Azevedo et al., 2007; dos Santos et al., 2005: 4.26-17.20kHz); de igual forma ocurrió con la duración de los silbidos. dos Santos et al. (2005) encontraron estabilidad en las características de los silbidos emitidos por delfines nariz de botella durante un periodo de 12 años en el Estuario del Sado en Portugal, lo cual es interesante considerando la dinámica poblacional de los grupos de delfines (fusión-fisión) y las variaciones en su composición. La mayoría de los estudios a nivel mundial indican que los grupos están compuestos principalmente por hembras adultas y sus crías, mientras que los machos adultos por lo general forman alianzas que visitan regularmente los grupos (p.e., Cobarrubia, 2011; Scott, Wells, & Irvine, 1990).

Cuando consideramos las características de los silbidos por estado de comportamiento, encontramos diferencias significativas en la frecuencia mínima y duración de los silbidos: durante la socialización resultaron más largos y de mayor intervalo de frecuencia, abarcando frecuencias más bajas, que durante el viaje. Este patrón también se observó al comparar las variables acústicas de cada tipo de silbido (ver más adelante) por estado de

comportamiento, con excepción de los silbidos constantes y descendente-ascendentes, para los que no se encontraron diferencias significativas entre comportamientos. Proponemos que los silbidos de frecuencias más bajas tendrían mayor espacio activo, ya que la atenuación de las frecuencias bajas es menor que la de frecuencias relativamente más altas (Jensen, Beedholm, Wahlberg, Bejder, & Madsen, 2012), y por tanto, serían señales de comunicación a larga distancia que tendrían mayor probabilidad de ser percibidos por individuos relativamente lejanos. Las bajas frecuencias facilitarían, por ejemplo, la detección de individuos de sexo opuesto en las fases iniciales del cortejo (atracción de parejas o anuncio de la receptividad sexual), el mantenimiento del contacto entre individuos que no pueden verse o están dispersos, o entre madres y crías cuando éstas comienzan a independizarse. Además, los silbidos de banda ancha, típicos de la socialización, contendrían mayor cantidad de información que los silbidos de banda estrecha y menos complejos (típicos del viaje), y así podrían comunicar diferencias sutiles en la condición del emisor. Las señales cortas y de frecuencias altas comunes durante el viaje, reducirían la probabilidad de ser detectados por depredadores, presas y competidores (p.e., Jensen et al., 2012; Morisaka, & Connor, 2007). Los resultados presentados se ajustan al modelo propuesto por Jensen et al. (2012) el cual propone que la variación observada en los silbidos del delfín nariz de botella es afectada y explicada por factores ecológicos como la detección por depredadores, por presas o por competidores co-específicos, y no por el costo metabólico en la producción de la señal. Una prueba adicional a esta hipótesis sería investigar si los delfines emiten silbidos de frecuencias más bajas durante el viaje disperso respecto al viaje cohesionado. En cualquier caso, las diferencias encontradas en las variables acústicas por estado de comportamiento sugieren variación biológicamente significativa (funcional).

Un aspecto no analizado en el presente estudio fue el efecto de variables antropogénicas en las características de los silbidos, si bien todas las grabaciones fueron realizadas lejos de otras embarcaciones (distancia mínima aproximada de 500 m). May-Collado y Wartzok (2008) encontraron que en presencia de múltiples botes cerca de la zona de avistamiento, los delfines nariz de botella emitan

silbidos de mayor frecuencia máxima, mayor ancho de banda, mayor duración y modulación, que cuando estaban expuestos a un solo bote. Análogamente, Ansmann et al. (2007), en un estudio con delfines expuestos a estrés acústico, encontraron que los silbidos de *Delphinus delphis* durante la socialización eran más largos que aquellos en otros contextos conductuales, y que el menor ancho de banda ocurría durante el viaje. Las modificaciones observadas en ambos estudios indican gran plasticidad vocal en ambas especies y el valor comunicacional ya que los cambios incrementarían la probabilidad de detección en entornos ruidosos.

En cuanto a la abundancia (número) de silbidos (independientemente del tipo) por estado de comportamiento, encontramos mayor número de silbidos durante la socialización que durante el viaje; esto concuerda con lo reportado en otros estudios para la especie (Cook et al., 2004; Quick, & Janik, 2008). Durante el viaje hubo periodos en los cuales los delfines sólo emitieron clicks, aunque con escasa frecuencia, e incluso en que no vocalizaron. Los pocos clicks que ocurrieron durante el viaje probablemente permitan reconocimiento del entorno (ecolocalización asociada a la detección de depredadores, presas u objetos) y el mantenimiento de las distancias interindividuales. Además, durante el viaje, cuando el grupo está cohesionado (i.e., individuos separados por pocos metros unos de otros) y cerca de la superficie, la comunicación podría basarse principalmente en la visión y sonidos no vocales (p.e., saltos), que mantienen la cohesión y permiten coordinar el desplazamiento de los individuos del grupo en un mismo sentido (p.e., Lusseau, 2006). Por otra parte, proponemos que viajes relativamente silenciosos pueden ser ventajosos porque podrían facilitar la detección de embarcaciones, depredadores, otros grupos de delfines e incluso posibles presas (dos Santos, & Almada, 2004), mientras disminuyen la probabilidad de ser detectados por potenciales competidores o depredadores. La socialización, en cambio, se asocia en muchas especies, desde aves hasta mamíferos, con la emisión frecuente de sonidos (p.e., Cheney, Seyfarth, & Silk, 1995). Durante la socialización, los delfines cambian de posición, se acercan y se alejan con mayor frecuencia que durante el viaje lo cual afectaría la abundancia de silbidos. Las diferencias en la abundancia de los silbidos entre estados de

comportamiento no pueden asociarse a variaciones en el tamaño del grupo porque esta variable no pudo ser cuantificada. Sin embargo, suponemos que tuvo un efecto marginal en los resultados, ya que Cook et al. (2004) y Díaz López y Shirai (2009) encontraron que, aún controlando el número de individuos en el grupo, la tasa de emisión de silbidos es menor durante el viaje que durante la socialización y la alimentación.

Los tipos de silbidos más frecuentes, en ambos estados de comportamiento, fueron los ascendentes; esto coincide con lo reportado en otros estudios para *T. truncatus* (Cook et al., 2004; Díaz López, 2011; Hickey, Berrow, & Goold, 2009) y para *Delphinus delphis* (Ansmann et al., 2007). Sin embargo, la proporción de los tipos de silbidos fue significativamente diferente por estado de comportamiento. Durante el viaje se encontró asociación positiva con los silbidos ascendente-descendentes y negativa con los múltiples, esto es, los primeros fueron mas frecuentes de lo esperado y los segundos, menos frecuentes. Por el contrario, durante la socialización se encontró asociación negativa con los ascendente-descendentes. En otras palabras, durante el viaje se prefieren los silbidos relativamente simples y se evitan los complejos, mientras que durante la socialización se evitan algunos silbidos simples. Proponemos nuevamente que durante el viaje, especialmente durante el viaje cohesionado, es importante simplemente mantener contacto mientras se evita la detección por receptores no deseados (depredadores, presas, competidores). La socialización, por otra parte, incluye numerosas interacciones distintas, no sólo en términos de los tipos de participantes (adulto-adulto, adulto-cría, cría-cría), sino también funcionalmente (p.e., agonismo, afiliación, juego). De modo que la socialización incluye interacciones que pueden ser simples, como el acercamiento o el contacto físico, o complejas como el juego y el cortejo. Proponemos investigar si durante comportamientos complejos, como por ejemplo el cortejo o el juego con saltos simultáneos, los silbidos son también complejos, de tipo múltiple, mientras que durante comportamientos como persecuciones o mordiscos, en los cuales puede ser más importante la comunicación visual y táctil que la acústica, los silbidos emitidos son más simples. Debido a la asociación encontrada en el presente estudio entre la frecuencia de silbidos y el estado de

comportamiento, sería interesante revisar los resultados de Azevedo et al. (2007) quienes reportan los silbidos múltiples como los más frecuentes en el delfín nariz de botella en La Laguna de los Patos, en Brasil, pero no consideraron el contexto durante el cual fueron emitidos. Consideramos que todavía es arriesgado proponer asociaciones generales entre el tipo de silbidos y la conducta, debido a que los resultados encontrados hasta ahora por diferentes autores muestran mucha variabilidad geográfica. Por ejemplo, dos Santos et al. (2005) observaron mayor diversidad de silbidos complejos durante episodios de mayor excitación, especialmente durante la alimentación, que durante el viaje, independientemente del tamaño de grupo. En otra especie de Delphinidae, la ballena piloto (*Globicephala melas*), también se observó mayor número de silbidos diversos y complejos (varios puntos de inflexión), durante comportamientos activos (como alimentación) que durante el descanso, así como cuando los individuos del grupo se encontraban dispersos en un área grande (Weilgart, & Whitehead, 1990). Por el contrario, Hickey et al. (2009) encontraron que los silbidos múltiples eran los menos comunes cuando la mayoría de sus grabaciones se realizaron durante la alimentación.

Un aspecto adicional a explorar es el efecto de los cambios en la composición del grupo en las diferencias en la frecuencia relativa de los tipos de silbidos. El grupo de estudio estaba formado por madres con crías y jóvenes de ambos sexos, que son visitados eventualmente por alianzas de machos. Como explicación a nuestros resultados, proponemos que la presencia de crías de distintas edades, individuos jóvenes y la visita de adultos podría dinamizar las interacciones sociales y asociarse con mayor diversidad de interacciones y por ende con el mayor número y complejidad de silbidos durante la socialización respecto al viaje. Algo similar se ha observado en otras especies de mamíferos, en los que diferentes vocalizaciones se asocian a diferentes estímulos sociales (referencias en Townsend, & Manser, 2013).

Los resultados obtenidos en este estudio corroboran que los silbidos no son sonidos aleatorios sino que tienen un valor comunicacional. Con la finalidad de dilucidar la función de cada tipo de silbido y entender el proceso de comunicación en esta especie, un próximo paso consistiría en tratar de

determinar cómo los silbidos modifican el comportamiento de los individuos receptores, para lo cual sería recomendable realizar estudios en cautiverio, dadas las dificultades en campo de identificar al emisor y atribuir el cambio de comportamiento observado en el receptor a una señal específica percibida. Asimismo, se recomienda que investigaciones futuras sobre el repertorio de silbidos de delfines incluyan descripciones del contexto en el cual se realizan las grabaciones. Además, las caracterizaciones de silbidos en las que se reportan resultados globales, que no toman en cuenta el tipo de silbido ni el contexto, pueden resultar poco útiles, y cualquier conclusión sobre la diversidad acústica o diferencias geográficas sería sumamente arriesgada. Adicionalmente, el método de muestreo empleado en este estudio tiene como limitación que haya una alta probabilidad de que el mismo individuo sea grabado más de una vez por avistamiento y en más de un avistamiento, con lo cual se estaría incurriendo en un error de pseudo-replicación (Hurlbert, 1984). Este problema es común en los estudios en condiciones naturales de este animal (p.e., Azevedo et al., 2007; dos Santos et al., 2005). Además, debido a que se grabó un solo grupo, nuestras conclusiones sólo son aplicables a él. Este es otro problema común en este tipo de estudio, tanto en condiciones naturales como en cautiverio (p.e., Caldwell M. C., & Caldwell, 1965).

Para finalizar, proponemos que las futuras investigaciones sobre comunicación en delfines superen la fase de la mera descripción o asociación internándose en el análisis de su significado, no sólo de su función (consecuencia inmediata y última), entendiendo que el tópico puede ser difícil a nivel logístico en condiciones naturales. Aún en humanos, la búsqueda de relaciones entre señal (estructura) y significado ha sido inherentemente arduo, involucrando biólogos, psicólogos y filósofos (Hurford, 2008). En una revisión reciente en mamíferos, Townsend y Manser (2013) indican que la mayoría de los estudios que han abordado el problema de la función referencial de las vocalizaciones (esto es, que tienen el potencial de transmitir información sobre eventos externos u objetos) han encontrado evidencias a favor en el contexto anti-depredador y alimentario (p.e., descubrir alimento nuevo). Sin embargo, la función referencial en el contexto social es aún motivo de

debate, debido a que con frecuencia no está claro si una vocalización dada referencia el estado afectivo (emocional o motivacional) del emisor o al coespecífico como el estímulo provocador de la emisión del sonido (p.e., Smith, 1981; Fedurek & Slocombe, 2011); no obstante, existen algunas evidencias positivas en primates y perros domésticos (referencias en Townsend & Manser, 2013). Debido a que en el presente estudio no poseemos registros de las causas o consecuencias de las emisiones de silbidos específicos, consideremos arriesgado hacer alguna propuesta sobre su función referencial para el delfín nariz de botella. Sin embargo, debido al desarrollo del cerebro y la corteza cerebral en delfines, así como los estudios de aprendizaje en cautiverio (Connor, 2007), consideramos que el estudio de este grupo es prometedor.

Agradecimiento

A E. Omaña por su asesoramiento en el manejo de los datos y sus comentarios durante el desarrollo del estudio. A E. Herrera, C. Bosque, A. Bueno, E. Agudo, C. Herrera y A. Hernández por sus comentarios a versiones iniciales del manuscrito. A E. Zeuch por su apoyo con la traducción al inglés. A N. Barrios por su colaboración y participación durante el muestreo en el campo.

Fuentes de apoyo económico: Cetacean Society International (CSI). Financiamiento a través del Decanato de Investigación y Desarrollo, por medio del grupo de investigación BioEvo (G-26), y del Decanato de Estudios Profesionales de la Universidad Simón Bolívar.

Referencias

- Aguilar, V. H. (2000). *Utilización de varias técnicas estadísticas multivariadas para el análisis de dieta y de hábitat*. (Tesis inédita de Licenciatura). Universidad Central de Venezuela, Caracas, Venezuela.
- Azevedo-Gutiérrez, A., & Stienessen, S. C. (2004). Bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) increase number of whistles when feeding. *Aquatic Mammals*, 30, 357-362. doi:10.1578/AM.30.3.2004.357
- Ansmann, I. C., Goold, J. C., Evans, P. G. H., Simmonds, M., & Keith, S. G. (2007). Variation in the whistle characteristics of short-beaked common dolphins, *Delphinus delphis*, at two locations around the British Isles. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 87, 19-26. doi:10.1017/S0025315407054963
- Azevedo, A. F., Oliveira, A. M., Dalla Rosa, L., & Lailson-Brito,

- J. (2007). Characteristics of whistles from resident bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in southern Brazil. *Journal of the Acoustic Society of America*, 121, 2978-2983. doi:10.1121/1.2713726
- Baron, S. C., Martinez, A., Garrison, L. P., & Keith, E. O. (2008). Differences in acoustic signals from Delphinids in the western North Atlantic and northern Gulf of Mexico. *Marine Mammal Science*, 24, 42-56. doi:10.1111/j.1748-7692.2007.00168.x
- Bazúa-Durán, C. (2004). Differences in the whistle characteristics and repertoire of Bottlenose and Spinner Dolphins. *Annals of the Brazilian Academy of Sciences*, 76, 386-392.
- Bearzi, G., Notarbartolo-Di-Sciara, G., & Politi, E. (1997). Social ecology of bottlenose dolphins in the Kvarneric (Northern Adriatic Sea). *Marine Mammal Science*, 13, 650-668.
- Caldwell, M. C., & Caldwell, D. K. (1965). Individualized whistle contours in bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). *Nature*, 207, 434-435.
- Caldwell, M. C., Caldwell, D. K., & Tyack, P. L. (1990). Review of the signature-whistle hypothesis for the Atlantic bottlenose dolphin. En Leatherwood, S., & Reeves, R. R. (Eds.), *The Bottlenose Dolphin* (199-234). San Diego: Academic Press.
- Charlton-Robb, K., Gershwin, L.-a., Thompson, R., Austin, J., Owen, K., & McKechnie, S. (2011). A New Dolphin Species, the Burrnun Dolphin *Tursiops australis* sp. nov., Endemic to Southern Australian Coastal Waters. *PLoS ONE*, 6, e24047. doi:10.1371/journal.pone.0024047
- Cheney, D. L., Seyfarth, R. M., & Silk, J. B. (1995). The role of grunts in reconciling opponents and facilitating interactions among adult female baboons. *Animal Behaviour*, 50, 249-257.
- Cook, M. L., Sayigh, L. S., Blum, J. E., & Wells, R. S. (2004). Signature-whistle production in undisturbed free-ranging bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 271, 1043-1049. doi:10.1098/rspb.2003.2610
- Cobarrubia, S. (2011). *Ecología y comportamiento del delfín nariz de botella: Caracterización de la ecología y comportamiento de Tursiops truncatus en la costa de Aragua, Venezuela*. España: Editorial Académica Española.
- Connor, R.C. (2007). Dolphin social intelligence: complex alliance relationships in bottlenose dolphins and a consideration of selective environments for extreme brain size evolution in mammals. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 362, 587-602. doi:10.1098/rstb.2006
- Connor, R. C., Wells, R. S., Mann, J., & Read, A. J. (2000). The bottlenose dolphin: Social relationships in a fission-fusion society. En Mann, J., Connor, R. C., Tyack, P., & Whitehead, H. (Eds.), *Cetacean Societies: Field Studies of Dolphins and Whales* (91-126). Chicago: University of Chicago Press.
- Datta, S., & Sturtivant, C. (2002). Dolphin whistles classification for determining group identities. *Signal Processing*, 82, 251-258. doi: 10.1016/S0165-1684(01)00184-0
- DCN (1967). Hoja 6647 (Ocumare de la Costa), escala 1:100.000, 2nd ed. Dirección de Cartografía Nacional (DCN), Ministerio de Obras Públicas, Caracas, Venezuela.
- Defran, R. H., Weller, D. W., Kelly, D. L., & Espinosa, M. A. (1999). Range characteristics of Pacific coast bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in the Southern California Bight. *Marine Mammal Science*, 15, 381-393.
- Díaz López, B. (2011). Whistle characteristics in free ranging bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in the Mediterranean Sea: Influence of behavior. *Mammalian Biology*, 76, 180-189. doi:10.1016/j.mambio.2010.06.006
- Díaz López, B. & Shirai, J. A. B. (2009). Mediterranean common bottlenose dolphin's repertoire and communication use. En Pearce, A. G., & Correa, L. M. (Eds.), *Dolphin: Anatomy, Behavior and Threats* (129-148). Nueva York: Nova Science Publishers, Inc.
- dos Santos, M. E., & Almada, V. C. (2004). A case for passive sonar: Analysis of click train production patterns by bottlenose dolphins in a turbid estuary. En Tomas, J. A., Moss, C., & Vater, M. (Eds.), *Echolocation in Bats and Dolphins* (400-403). Chicago: University of Chicago Press.
- dos Santos, M. E., & Lacerda, M. (1987). Preliminary observations of the bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in the Sado Estuary. *Aquatic Mammals*, 13, 56-80.
- dos Santos, M. E., Louro, S., Couchinho, M., & Brito, C. (2005). Whistles of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in the Sado Estuary, Portugal: Characteristics, production rates, and long-term contour stability. *Aquatic Mammals*, 31, 453-462. doi:10.1578/AM.31.4.2005.453
- Dudzinski, K. M., Thomas, J. A., & Douaze, E. (2002). Communication. En Perrin, W. F., Würsig, B., & Thewissen, J. G. (Eds.), *Encyclopedia of Marine Mammals* (248-267). San Diego: Academic Press.
- ecoSIG. (2005). Áreas Naturales Protegidas de Venezuela. En Rodríguez, J.P., Oliveira-Miranda, M.A., Lazo, R., Zambrano-Martínez, S., Tapiquén, E., Ruiz, A., Gutiérrez, E. E., Armas, M., Gerik, L., Solórzano, L. A., & Rojas-Suárez, F. 2005. Geografía de la Conservación de los Andes Tropicales: Bolivia, Colombia, Ecuador, Perú y Venezuela. Versión 1.0, CD ROM y en-línea. Centro Internacional de Ecología Tropical (CIET), Instituto

- Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC), Conservación Internacional Venezuela, UNESCO. Caracas, Venezuela. Recuperado de <http://ecosig.ivic.ve>
- Fedurek, P., & Slocombe, K. E. (2011). Primate vocal communication: a useful tool for understanding human speech and language evolution? *Human Biology*, 83, 153-173. doi:10.3378/027.083.0202
- Gruber, J. A. (1981). Ecology of the Atlantic bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) in the Pass Cavallo area of Matagorda Bay, Texas. (Tesis inédita de Maestría). Texas A&M University, College Station, Texas, EEUU.
- Hickey, R., Berrow, S., & Goold, J. (2009). Towards a bottlenose dolphin whistle ethogram from the Shannon Estuary, Ireland. *Biology and Environment: Proceedings of the Royal Irish Academy*, 109, 89-94. doi:10.3318/BIOE.2009.109.2.89
- Hurford, J. (2008). *The Origin of Meaning*. Oxford: Oxford University Press.
- Hurlbert, S. H. (1984). Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecological Monographs*, 54, 187-211.
- Janik, V. M. (2000). Whistle Matching in Wild Bottlenose Dolphins (*Tursiops truncatus*). *Science*, 289, 1355-1357. doi:10.1126/science.289.5483.1355
- Janik, V. M., Sayigh, L. S., & Wells, R. S. (2006). Signature whistle shape conveys identity information to bottlenose dolphins. *Proceedings of the National Academy of Science*, 103, 8293-8297. doi:10.1073/pnas.0509918103
- Jensen, F. H., Beedholm, K., Wahlberg, M., Bejder, L., & Madsen, P. T. (2012). Estimated communication range and energetic cost of bottlenose dolphin whistles in a tropical habitat. *Journal of the Acoustical Society of America*, 131, 582-592. doi:10.1121/1.3662067
- Lammers, M. O., Au, W. W. L., & Herzing, D. L. (2003). The broadband social acoustic signaling behavior of spinner and bottlenose dolphins. *Journal of the Acoustical Society of America*, 114, 1629-1639.
- Leatherwood, J. S., & Platter, M. F. (1975). Aerial assessment of bottlenose dolphins off Alabama, Mississippi and Louisiana. En Odell, D. K., Siniff, D. B., & Waring, G. H. (Eds.), *Tursiops truncatus assessment workshop* (49-86). Final Report to U.S. Marine Mammal Commission, Contract No. MM5AC021. Miami: Rosenstiel School of Marine and Atmospheric Science, University of Miami.
- Leatherwood, S., & Reeves, R. R. (1982). Bottlenose dolphin *Tursiops truncatus* and other toothed cetaceans. En Chapman, J. A., & Feldhamer, G. A. (Eds), *Wild mammals of North America: Biology, Management, Economics* (369-414). Baltimore: Johns Hopkins University Press.
- Lusseau, D. (2006). Why do dolphins jump? Interpreting the behavioural repertoire of bottlenose dolphins (*Tursiops* sp.) in Doubtful Sound, New Zealand. *Behavioural Processes*, 73, 257-265. doi:10.1016/j.beproc.2006.06.006
- Lusseau, D., & Newman, M. E. J. (2004). Identifying the role that animals play in their social networks. *Proceedings of The Royal Society of London (Suppl.)*, 271, 477-481. doi:10.1098/rsbl.2004.0225
- Lusseau, D., Schneider, K., Boisseau, O. J., Haase, P., Slooten, E., & Dawson, D. (2003). The bottlenose dolphin community of Doubtful Sound features a large proportion of long-lasting associations: Can geographic isolation explain this unique trait? *Behaviour Ecology and Sociobiology*, 54, 396-405. doi:10.1007/s00265-003-0651-y
- McCowan, B., & Reiss, D. (2001). The fallacy of 'signature whistles' in bottlenose dolphins: a comparative perspective of 'signature information' in animal vocalizations. *Animal Behavior*, 62, 1151-1162. doi:10.1006/anbe.2001.1846
- May-Collado, L. J., & Wartzok, D. (2008). A comparison of bottlenose dolphin whistles in the Atlantic Ocean: factors promoting whistle variation. *Journal of Mammalogy*, 89, 1229-1240. doi:10.1644/07-MAMM-A-310.1
- Morisaka, T., & Connor, R. C. (2007). Predation by killer whales (*Orcinus orca*) and the evolution of whistle loss and narrow-band high frequency clicks in odontocetes. *Journal of Evolutionary Biology*, 20, 1439-1458. doi:10.1111/j.1420-9101.2007.01336.x
- Novoa, D., Mendoza, J., Marciano, L., & Cárdenas, J. (1998). En *El Atlas Pesquero Marítimo de Venezuela* (5Pp). Caracas: MAC SARPA, VENCEP.
- Nowacek, D. P. (2005). Acoustic ecology of foraging bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*), habitat-specific use of three sound types. *Marine Mammal Science*, 21, 587-602. doi:10.1111/j.1748-7692.2005.tb01253.x
- Odell, D. K. (1976). Distribution and abundance of marine mammals in south Florida: preliminary results. *University of Miami Sea Grant Special Report*, 5, 203-212.
- Omaña, E. (2008). *Characterization of whistle sounds produced by sympatric Tursiops truncatus and Stenella frontalis*. (Tesis inédita de Maestría). Universidad de St Andrews, St Andrews, Escocia.
- Quick, N. J., & Janik, V. M. (2008). Whistles rates of wild bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*): Influences of group size and behavior. *Journal of Comparative Psychology*, 122, 305-311. doi:10.1037/0735-7036.122.3.305
- Rogers, C. A., Brunnick, B. J., Herzing, D. L., & Baldwin, J. D. (2004). The social structure of bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*, in the Bahamas. *Marine Mammal Science*, 20, 688-708. doi:10.1111/j.1748-7692.2004.tb01188.x

- Scott, M. D., & Chivers, S. J. (1990). Distribution and herd structure of bottlenose dolphins in the Eastern Tropical Pacific Ocean. En Leatherwood, S. y Reeves, R. R. (Eds.), *The Bottlenose Dolphin* (387-402). San Diego: Academic Press.
- Scott, M. D., Wells, R. S., & Irvine, A. B. (1990). A long-term study of bottlenose dolphins on the west coast of Florida. En Leatherwood, S., & Reeves, R. R. (Eds.), *The Bottlenose Dolphin* (235-244). San Diego: Academic Press.
- Schultz, K. W., Cato, D. H., Corkeron, P. J., & Bryden, M. M. (1995). Low frequency narrow-band sounds produced by bottlenose dolphins. *Marine Mammal Science*, 11, 503-509. doi:10.1111/j.1748-7692.1995.tb00673.x
- Shane, S. H. (1990). Behavior and Ecology of the Bottlenose Dolphin at Sanibel Island, Florida. En Leatherwood, S., & Reeves, R. R. (Eds.), *The Bottlenose Dolphin* (245-266). San Diego: Academic Press.
- Shane, S. H., Wells, R. S., & Würsig, B. (1986). Ecology, behavior and social organization of the Bottlenose dolphin: A review. *Marine Mammal Science*, 2, 34-63. doi:10.1111/j.1748-7692.1986.tb00026.x
- Smith, W. J. (1981). Referents of animal communication. *Animal Behaviour* 29, 1273-1274. doi:10.1016/S0003-3472(81)80084-X
- Smolker, R. A., Mann, J., & Smuts, B. B. (1993). Use of signature whistles during separations and reunions by wild bottlenose dolphin mothers and infants. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 33, 393-402. doi:10.1007/BF00170254
- Townsend, S. W., & Manser, M. B. (2013). Functionally referential communication in mammals: The past, present and the future. *Ethology*, 119, 1-11. doi:10.1111/eth.12015
- Van Waerebeek, K., Reyes, J. C., Read, A. J. & McKinnon, J. S. (1990). Preliminary observations of bottlenose dolphins from the pacific coast of South America. En Leatherwood, S. y Reeves, R. R. (Eds.), *The Bottlenose Dolphin* (143-144). San Diego: Academic Press.
- Weilgart, L. S., & Whitehead, H. (1990). Vocalization of the North Atlantic pilot whale (*Globicephala melas*) as related to behavioral contexts. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 26, 399-402. doi:10.1007/BF00170896
- Wells, R. S. (1991). The role of long-term study in understanding the social structure of a bottlenose dolphin community. En Pryor, K., & Norris, K. S. (Eds.), *Dolphin Societies: Discoveries and Puzzles* (199-225). Berkeley: University of California Press.
- Wells, R. S., Scott, M. D., & Irvine, A. B. (1987). The social structure of free-ranging bottlenose dolphins. En Genoways, H. H. (Ed.), *Current Mammalogy Vol. 1* (247-305). Nueva York: Plenum Press.
- Würsig, B. (1978). Occurrence and group organization of Atlantic bottlenose porpoises (*Tursiops truncatus*) in an Argentina Bay. *Biological Bulletin*, 154, 349-359.
- Würsig, B., & Jefferson, T. A. (1990). Methods of photo-identification for small cetaceans. *Reports of the International Whaling Commission*, special issue 12, 43-52.
- Würsig, B., & Würsig, M. 1977. The photographic determination of group size, composition, and stability of coastal porpoises (*Tursiops truncatus*). *Science*, 198, 755-756.