



UNIVERSIDAD
DE LA REPÚBLICA
URUGUAY



PEDECIBA



FACULTAD DE
CIENCIAS
UDELAR | fcien.edu.uy

Tesis para la obtención del título de Magíster en Ciencias Biológicas

**“ESTRUCTURA SOCIAL Y COMUNICACIÓN ACÚSTICA
DE LA TONINA *Tursiops truncatus* EN LA COSTA
ATLÁNTICA URUGUAYA”**

Lic. Carolina Menchaca

Sub-área Ecología y Evolución

Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas

Universidad de la República

Montevideo, Junio 2018

DIRECTORA

Dra. Bettina Tassino

CO-DIRECTORES

Dr. Alexandre de Freitas Azevedo (UERJ -Brasil)

MSc. Paula Laporta (CURE)

TRIBUNAL

PRESIDENTE

Dra. Ana Silva

VOCALES

Dr. Gabriel Francescoli

Dra. Valentina Franco-Trecu

A Marcos, mi amor, mi mejor amigo, y mi compañero de todas las horas, por tu paciencia infinita, por darme fuerzas, por contenerme, y por apoyarme siempre, y a Brisa, por enseñarme que el amor puede superar cualquier obstáculo, por tu confianza, y por hacer de mí una mejor persona todos los días.

AGRADECIMIENTOS

A Bettina Tassino, por creer en mí y darme la oportunidad de ser su tesista, por siempre darme para adelante, por transmitirme tranquilidad cuando la necesité, por sus consejos, tanto académicos como personales. Por su calidez humana y su cariño. Por ser ejemplo y referencia, por su excelente y reconocida trayectoria, de que las mujeres en Uruguay podemos hacer ciencia de calidad. ¡Gracias Betta!

A Paula Laporta, por estos 8 años de amistad y trabajo en equipo, por la confianza, por haber compartido conmigo todo su conocimiento sobre las toninas en Uruguay, y por enseñarme que con esfuerzo y perseverancia, todo se logra. Sin vos, nada hubiera sido posible... ¡Gracias Rulo!

A Alexandre de Freitas Azevedo, por haberme aceptado en su laboratorio, por la confianza, por haberme prestado los equipos de grabación, por siempre evacuar mis dudas, por sus valiosos aportes a mi formación y por haberme guiado en este hermoso viaje lleno de silbidos de toninas. ¡Valeu Alé!

A los gurises del MAQUA-UERJ, por la buena onda con la que me recibieron cuando estuve en el laboratorio, en particular, a Lis Bittencourt por haberme recibido en su casa y por explicarme cómo utilizar el Raven, a Isabela Seabra Lima, por aclararme pila de dudas, por las fructíferas discusiones de papers y de métodos que tuvimos, y por estar siempre ahí, y a Bianca Rezende Lima, por haberme acompañado durante toda mi estadía en Río, por enseñarme, por aclararme dudas y compartir conmigo las suyas, por lo que aprendimos juntas, y por su calidez y amistad. ¡Obrigada de coração gente!

A Lilian Sander Hoffmann, por su orientación, y amistad, por haberme recomendado a Alexandre, por estar siempre presente, por sus aportes y consejos. ¡Obrigada querida Binha!

A Cecilia Laporta, por haberme recibido en su casa en La Paloma, por la buena onda y las carcajadas a bordo, por las chelas que nos tomamos y el aguante, y por ayudarnos en las salidas de campo. ¡Gracias ruda marinera Checho!

A Pedro González y a toda la familia Laporta por ayudarnos con los embarques. ¡Muchas gracias!

A todos mis compañeros del Departamento Agronómico del BSE, por el apoyo y por bancarme todas las locuras de los últimos años ¡Gracias gente!

A Carlos, por el apoyo, por sus consejos y contención, por su cariño y sus abrazos de aliento cuando más los necesité. ¡Gracias papá del banco!

A mis padres Mónica y Luis, y a mis hermanos, Verónica y Juan Martín, por siempre acompañarme y apoyarme a seguir mis sueños, por sentirse orgullosos de mis logros, y por esos largos abrazos que nos damos cada vez que nos vemos, porque a pesar de algunos estamos lejos, siempre nos sentimos juntos en el corazón. ¡Los quiero!

A mis amigos de siempre, Seba, Leti, Marianita, Ivi y Nacho, por todo el apoyo y el amor, y por estar siempre presente, porque se pasa la vida, vamos quedando viejos, y ustedes siguen ahí. ¡Gracias totales!

A PEDECIBA y a Cetacean Society International por los fondos que me otorgaron para realizar el curso de Ecología de Cetáceos en Escocia, y fundamentalmente a la Asociación Civil Yaqu Pacha Uruguay por financiar los embarques y el viaje al II Workshop de *Tursiops* en Brasil.

Por último, quiero agradecer a los doctores Ana Silva, Gabriel Francescoli, y Valentina Franco-Trecu, por sus valiosos aportes a la versión final de esta tesis.

INDICE

ÍNDICE DE FIGURAS.....	6
ÍNDICE DE TABLAS	7
RESUMEN.....	8
ANTECEDENTES.....	9
OBJETIVO GENERAL.....	17
CAPITULO I: ESTRUCTURA SOCIAL DE LA TONINA EN LA COSTA ATLÁNTICA URUGUAYA	18
INTRODUCCIÓN.....	18
OBJETIVO ESPECÍFICO	21
HIPÓTESIS	21
MATERIALES Y MÉTODOS.....	21
Base de datos fotográfica.....	21
Selección de fotografías e identificación individual	23
Estimación de los coeficientes de asociación	24
Prueba de la hipótesis nula de asociaciones aleatorias	25
Análisis de los patrones temporales.....	26
RESULTADOS.....	27
Identificaciones individuales y estructura de los grupos.....	27
Patrones de asociación	28
DISCUSIÓN.....	33
CONCLUSIONES.....	37
CAPITULO II: LOS SILBIDOS DE LA TONINA EN LA COSTA ATLÁNTICA URUGUAYA	38
INTRODUCCIÓN.....	38
OBJETIVOS ESPECÍFICOS	42
HIPÓTESIS	42
MATERIALES Y MÉTODOS.....	43

Registro de vocalizaciones y procedimientos de campo	43
Análisis de los silbidos	44
Análisis estadístico.....	48
RESULTADOS.....	50
Grupos registrados e individuos identificados	50
Silbidos: parámetros y caracterización.....	51
DISCUSIÓN.....	62
CONCLUSIONES.....	68
CONCLUSIONES GENERALES	70
RECOMENDACIONES.....	72
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	74
ANEXO I: Comportamientos registrados en grupos de toninas en Uruguay.....	88
ANEXO II: Parámetros de frecuencia y tiempo medidos en todos los silbidos analizados.	89
ANEXO III: Individuos fotoidentificados por primera vez en Uruguay en 2017. Se indica número y nombre de catálogo asignado.....	90
ANEXO IV: Catálogo de silbidos identificados, categorizados según contorno de frecuencia fundamental.....	92
ANEXO V: Contribuciones	96

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Tonina o delfín nariz de botella <i>Tursiops truncatus</i> (Montagu 1821).....	13
Figura 2. Áreas costeras de Uruguay con mayor ocurrencia de toninas.....	16
Figura 3. a) Categorías de calidad de las fotografías y ejemplos de fotografías de catálogo de los individuos identificados	25
Figura 4. Curva de descubrimiento de individuos foto-identificados como función del acumulado de identificaciones (incluyendo re-identificaciones) durante el período 2007-2009.....	28
Figura 5. Intensidad de las asociaciones entre díadas de acuerdo al estado comportamental en el que fueron registradas.....	31
Figura 6. Tasa de asociación estandarizada (SLAR) de 25 individuos adultos observados en La Coronilla-Cerro Verde y Cabo Polonio.	32
Figura 7. Anatomía acústica de un delfín.....	39
Figura 8. a) Gomón semirrígido de Asociación Civil Yaqu Pacha Uruguay; b) Hidrófono HTI-96- MIN y grabador digital TASCAM DR-680 utilizados para los registros acústicos..	45
Figura 9. Espectrogramas mostrando las categorías de contorno de la frecuencia fundamental de los silbidos, definidos para toninas.....	47
Figura 10. Silbido de tonina con parámetros acústicos.....	48
Figura 11. Contornos de frecuencia de silbidos de toninas en Uruguay: a) Multiloop; b) Constante; c) Ascendente; d) Ascendente-Descendente; e) Descendente y f) Descendente-ascendente.	53
Figura 12. Silbidos repetidos y en secuencia de toninas en Uruguay (URU3, URU4, URU8, URU9, URU13, URU18 y URU20).....	55
Figura 13. Silbidos repetidos y en secuencia de toninas en Uruguay (URU22, URU25, URU28 y URU32).	56
Figura 14. Distribución de los valores de la frecuencia inicial y la frecuencia final (KHz) de silbidos de toninas en Uruguay.....	60
Figura 15. Distribución del número de inflexiones de los silbidos según el comportamiento de nado errático (NE) y traslado (T) de las toninas en Uruguay.	61
Figura 16. Tasa de emisión de los silbidos según el comportamiento de nado errático (NE) y traslado (T) de las toninas en Uruguay.	61

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Esfuerzo de muestreo de fotoidentificación de toninas (n= 189) en el período 2007-2009, en La Coronilla-Cerro Verde (LC) y Cabo Polonio (CP), Departamento de Rocha.	23
Tabla 2. Índices de asociación estimados (HWI) para 77 grupos conformados por individuos adultos foto-identificados en La Coronilla-Cerro Verde y Cabo Polonio, entre enero 2007 y mayo 2009.	30
Tabla 3. Modelos exponenciales ajustados a la Tasa de Asociación Estandarizada (g') ...	32
Tabla 4. Grupos registrados e individuos identificados en el área comprendida entre La Paloma y Cabo Polonio, Rocha, entre enero y mayo de 2017.	50
Tabla 5. Identificaciones de silbidos de toninas en Uruguay.	54
Tabla 6. Estadísticos descriptivos de los parámetros acústicos medidos en 31 silbidos de toninas en Uruguay.	57
Tabla 7. Estadísticos descriptivos de los parámetros acústicos medidos en los silbidos (N=31), separados por tipo de contorno de la frecuencia fundamental.	58
Tabla 8. Estadísticos descriptivos de los parámetros acústicos medidos en los silbidos separados por el comportamiento.....	59
Tabla 9. Parámetros acústicos de los silbidos de toninas (según su morfotipo) en el ASO	63

RESUMEN

En especies altamente sociales, el éxito reproductivo de los individuos depende de las relaciones que establecen con otros individuos, donde el mantenimiento de estos vínculos se sustenta en una comunicación fluida y eficaz. Las toninas *Tursiops truncatus* se organizan en grupos de tamaño y composición variable, con asociaciones fluidas, aunque algunas pueden permanecer estables por muchos años. En el ambiente acuático, la comunicación acústica, fundamental para mantener estos vínculos, se efectúa principalmente mediante silbidos, un tipo particular de sonido de frecuencia modulada y banda estrecha. En Uruguay, la población de toninas es reducida (≈ 70 individuos) y se distribuye fundamentalmente en el área costera comprendida entre La Paloma y La Coronilla-Cerro Verde, Departamento de Rocha. La tonina ha sido declarada especie prioritaria para la conservación por el Sistema Nacional de Áreas Protegidas, y en los planes de manejo de estas áreas hay acciones de conservación que la incluyen. El objetivo general de esta tesis fue estudiar el comportamiento social de la tonina en la costa atlántica uruguaya.

En el capítulo I se evaluaron la estructura social y los patrones de asociación de individuos adultos fotoidentificados en las áreas costeras de La Coronilla-Cerro Verde y Cabo Polonio, mediante el análisis de fotografías. Se estimaron coeficientes de asociación utilizando el Índice de Peso Medio (HWI) y se realizó una prueba de permutaciones para evaluar la hipótesis nula de las asociaciones aleatorias. Se estudiaron los patrones temporales utilizando la Tasa de Asociación Estandarizada con Retardo (SLAR) y se ajustaron modelos exponenciales para caracterizar los componentes de la sociedad.

Por otra parte, los objetivos del capítulo II fueron construir un catálogo de silbidos de la población de Uruguay, analizar la variación intrapoblacional de esta señal en función de los distintos comportamientos del grupo, y detectar la presencia de silbidos repetidos y estereotipados. En cuatro salidas a bordo de una embarcación, en el área costera comprendida entre La Paloma y Cabo Polonio, entre enero y julio de 2017, se realizó registro acústico mediante un hidrófono conectado a un grabador portátil, junto con sesiones de fotoidentificación y observación del comportamiento de los grupos.

Los resultados de esta tesis sugieren que la población de toninas que ocurre en la costa atlántica uruguaya tiene un sistema social con dinámica de fisión-fusión, compuesto por compañeros casuales y compañeros estables, donde la mayoría de las asociaciones son débiles y no aleatorias. Además, algunos animales presentan preferencias por ciertos compañeros para realizar actividades de traslado o vinculadas al forrajeo, mientras que otros mantienen vínculos más estables, asociándose para ambos tipos de comportamientos. Para establecer y mantener estos vínculos, las toninas utilizan una diversidad de contornos, emitiendo mayoritariamente silbidos multiloop, contantes y ascendentes. El rango de frecuencia de emisión se ubicó entre 4 y 11 kHz, y la mayoría de los silbidos tuvo una frecuencia mínima entre 2,1 y 5,1 kHz, una frecuencia máxima menor a 12 kHz, y una duración menor a 600 ms. Estos valores son similares a los descriptos para otras poblaciones del Atlántico Sudoccidental donde ocurre el morfotipo *gephyreus*. El rango de frecuencias resultó casi el doble que la reportada anteriormente para Uruguay, lo que implica que fue posible ampliar la banda de frecuencias de emisión de silbidos de la especie para nuestro país. La amplitud de este rango sugiere la existencia de un pool de silbidos diverso, que los animales podrían estar utilizando para responder a los cambios frecuentes de salinidad que ocurren a lo largo del año. El uso de silbidos de baja modulación y baja frecuencia, podría ser una estrategia para evitar el enmascaramiento de las señales acústicas, debido al ruido generado por embarcaciones de pequeño y mediano porte asociadas al puerto de La Paloma. Aumentar la tasa de emisión y utilizar silbidos de alta modulación, podría ser una estrategia que utilizan los grupos para mantener la cohesión durante el comportamiento de traslado.

ANTECEDENTES

En especies altamente sociales, el éxito reproductivo de los individuos depende de las relaciones sociales con otros individuos (Poole & Thomsen 1989). La estructura social de una población también afecta fuertemente los patrones de mortalidad y dispersión, así como la tasa y el patrón de propagación de patógenos y de información entre los individuos (Whitehead 2008). Por lo tanto, el estudio de la estructura social es en sí mismo un elemento importante a considerar para el manejo y la conservación de una especie (Sutherland 1998).

La comunicación es un componente crucial del comportamiento social (Janik 2009). La interacción entre los mecanismos y funciones de los sistemas de comunicación ha sido estudiada fundamentalmente en insectos, anuros y aves (Catchpole & Slater 1995; Janik 2009). En mamíferos, los estudios de comunicación se han enfocado sobre todo en elefantes, primates, pinnípedos y cetáceos (Janik 2009), posiblemente porque se ha demostrado que al menos algunas especies de estos grupos tienen sistemas sociales complejos, que sugieren la existencia de sistemas de comunicación muy sofisticados (Janik & Slater 1997). Los mamíferos han colonizado una diversidad de hábitats, y por lo tanto, han desarrollado diversas formas de comunicación y monitoreo del ambiente, que se basan principalmente en la utilización de señales visuales, táctiles, olfativas y acústicas (May-Collado 2007). Sin embargo, en el ambiente acuático, la luz se atenúa rápidamente, limitando la visión a una decena de metros de profundidad, en el mejor de los escenarios, pero es casi nula en ambientes con agua turbia o fangosa (Au & Lammers 2007). El sonido, en cambio, se propaga mejor en el agua que cualquier otra forma de energía (Au & Lammers 2007). Por este motivo, para los cetáceos, la comunicación acústica cumple un rol vital en el mantenimiento de los vínculos sociales entre los individuos. A su vez, el sentido del olfato en estos animales está menos desarrollado que en los mamíferos

terrestres, limitando también su utilización para la comunicación (Wartzok & Ketten 1999). Los cetáceos emiten una variedad de sonidos para la comunicación, tanto tonales y de frecuencia modulada, como pulsátiles (e.g. May-Collado 2007). Los sonidos tonales han sido los más estudiados, y su uso ha sido reportado tanto en cetáceos con barbas (suborden Mysticeti) como en cetáceos con dientes (suborden Odontoceti). Los misticetos producen sonidos tonales generalmente con frecuencias por debajo de los 5 kHz, mientras que en el caso de los odontocetos, estos sonidos tienen frecuencias típicamente en el rango de 5–20 kHz (Richardson & Thomson 1995). Estos sonidos se producen en una variedad de contextos (ver revisión de Tyack 2000). En el caso de los misticetos, se cree que los mismos se utilizan para la comunicación de larga distancia (e.g. Sirovic *et al.* 2004) y en contextos sexuales (e.g. Stafford *et al.* 2008; Smith *et al.* 2008), mientras que los odontocetos los utilizan para promover la cohesión de los grupos, el reclutamiento durante las actividades de forrajeo y la comunicación en general (e.g. Caldwell & Caldwell 1965; Herman & Tavolga 1980; Herzing 2000; Thomsen *et al.* 2002; Azevedo & Van Sluys 2005; May-Collado & Wartzok 2007).

Los delfínidos (Familia Delphinidae) son los odontocetos cuyo comportamiento vocal ha sido más extensamente estudiado. Estos animales se encuentran entre los cetáceos más sociales y muestran una diversidad de estructuras sociales, que varían desde agregaciones de algunos cientos de individuos, a complejas sociedades de fisión-fusión y grupos matrilineales cerrados (Connor *et al.* 1998). Para mantener estos vínculos sociales, estos animales necesariamente utilizan el canal acústico, puesto que es el único que permite la interacción a distancias mayores que unas pocas longitudes corporales. Inclusive en el delfínido menos social, el contacto madre-cría debe mantenerse mientras la cría dependa de su madre. Considerando las restricciones anatómicas que no le permiten a la madre sujetar a su cría, la comunicación acústica es un mecanismo eficiente

para mantenerse en contacto aún durante actividades en las que pueden alejarse espacialmente (e.g. forrajeo, exploración, emerger a respirar) (Quintana-Rizzo *et al.* 2006; Janik 2009).

Los silbidos son sonidos tonales que emiten los delfines durante las interacciones sociales y que se usan para la comunicación entre los individuos (Steiner 1981). Constituyen además el sonido emitido por delfines más extensamente estudiado y se utilizan habitualmente en estudios comparativos entre especies y dentro de una misma especie (e.g. Schultz *et al.* 1995; Rendell *et al.* 1999; Hoffmann 2004; May-Collado 2007; Baron *et al.* 2008; Lima *et al.* 2016). Se ha sugerido que las diferencias interespecíficas en la estructura de los silbidos en especies simpátricas, estarían relacionadas al mantenimiento del aislamiento reproductivo (Rendell *et al.* 1999), mientras que la variabilidad intraespecífica podría ser un producto de la divergencia de las poblaciones. Wang *et al.* (1995) observaron diferencias en la estructura de los silbidos de tres poblaciones residentes de toninas *Tursiops truncatus*, que ocurrían en áreas no adyacentes de la costa noroeste del Golfo de México, pero entre las cuales se había observado el movimiento de algunos individuos. Los autores plantearon que estas diferencias podrían explicarse por el aislamiento geográfico y la separación social entre las tres poblaciones. En este sentido, se ha sugerido que las diferencias en los parámetros acústicos de los silbidos podrían reflejar la adaptación a las diferentes condiciones ambientales presentes dentro del rango de distribución de esta especie (Wang *et al.* 1995; Jones & Sayigh 2002; Baron *et al.* 2008; La Manna *et al.* 2017).

La tonina *Tursiops truncatus* es el delfín más estudiado y conocido del mundo. Esto se debe en parte a que estos animales han sido históricamente mantenidos en acuarios, para entretenimiento humano, para fines científicos, o incluso bélicos (Lawrence 1991).

Dentro del género *Tursiops* (Mammalia: Cetacea: Delphinidae) se reconocen 3 especies: el delfín nariz de botella o tonina *T. truncatus* (Montagu 1821), el delfín del Indopacífico *T. aduncus* (Ehrenberg 1832) y el recientemente descrito delfín Burrunan *T. australis* (Charlton-Robb *et al.* 2011), endémico de la costa sur de Australia. Sin embargo, la taxonomía del género aún es confusa, debido a la gran variación geográfica de las poblaciones. De hecho, existen 20 especies descritas para el género (Appeltans *et al.* 2011), aunque solo tres de ellas se reconozcan, y hay estudios que sugieren que *Tursiops* es polifilético (Leduc *et al.* 1999; Möller *et al.* 2008).

La tonina es un delfín de cuerpo robusto, con hocico prominente y frente redondeada, de coloración gris oscuro y vientre más claro, con aleta dorsal falcada y aletas pectorales alargadas y finas (Leatherwood & Reeves 1983) (Figura 1). Los adultos exhiben tamaños corporales entre 1,9 – 3,9 m de longitud y pueden pesar entre 150 y 650 kg (Carwardine 2002). Presentan una dieta variada, pero consumen sobre todo peces y calamares (Barros & Odell 1990; Barros & Wells 1998; Blanco *et al.* 2001; Santos *et al.* 2001).

Con amplia distribución, esta especie se encuentra en aguas tropicales y templadas, costeras y oceánicas de todo el mundo (Leatherwood & Reeves 1990; Wells & Scott 1999; Reynolds *et al.* 2000). Excepcionalmente se la encuentra en las Islas Faroe (Bloch & Mikkelsen 2000) y en los canales y fiordos de Tierra del Fuego, Argentina (Olavarría *et al.* 2010; Lodi *et al.* 2016). También existen registros en el Mar Báltico, y se la considera como transeúnte de las costas de Terranova y Noruega (Wells & Scott 1999).



Figura 1. Tonina o delfín nariz de botella *Tursiops truncatus* (Montagu 1821). Fotografía: Paula Laporta

Diversos estudios morfológicos, fisiológicos, genéticos, alimenticios y también parasitológicos, han evidenciado la existencia de al menos dos ecotipos, uno costero y otro oceánico (e.g. Walker 1981; Duffield *et al.* 1983; Hersh & Duffield 1990; Mead & Potter 1995; Hoelzel *et al.* 1998; Wang 1999; Wang *et al.* 1999). A pesar de que se estima una abundancia mínima mundial de 600.000 individuos, las tendencias poblacionales aún se desconocen (Hammond *et al.* 2012). Sin embargo, se ha informado que las poblaciones costeras y las que ocurren entorno a islas son especialmente vulnerables a la captura incidental, la degradación de hábitat, y en algunos lugares, hasta a la caza furtiva (Curry & Smith 1997). Es una especie importante para la conservación de los ecosistemas marinos en los que habita, puesto que además de ser reconocida como especie centinela¹ (Bossart 2006), es también considerada como especie bandera² y especie carismática³.

¹ Especie que se utiliza para estudiar el alcance de los efectos de ciertos estresores ambientales, tanto en la salud ecosistémica como en la humana (van der Schalie *et al.* 1999). Pueden servir como indicadores sensibles, debido a su capacidad de integrar todas las respuestas a una exposición en un ecosistema (Fossi & Panti 2017).

² Especie que se ha transformado en símbolo y elemento clave para impulsar campañas de conservación.

³ Ver revisión de Ducarme *et al.* (2013).

Esto implica que la determinación de áreas protegidas y la elaboración de planes de conservación y manejo pueden no solo ayudar a proteger efectivamente a ésta y otras especies de cetáceos, sino también a otras especies que ocurran en el ecosistema marino en el que se encuentre (Hoyt 2005).

En el Atlántico Sudoccidental (ASO) se ha registrado la ocurrencia de toninas desde el Estado de Pará (00°35'S, 47°34'W), nordeste de Brasil, hasta la provincia de Tierra del Fuego (54°55'S, 67°30'W), al sur de Argentina (Lodi *et al.* 2016). Las poblaciones se encuentran distribuidas mayormente entre el sur de Brasil y Argentina, asociadas tanto a estuarios y a lagunas como a ambientes costeros abiertos (Lodi *et al.* 2016; Laporta *et al.* 2016). Los animales que ocurren en Argentina, Uruguay y sur de Brasil se caracterizan por tener hábitos costeros, la aleta dorsal más triangular, el rostro más largo, y un patrón de coloración más claro que los que ocurren más al norte de la distribución (ver revisión de Ott *et al.* 2016). Recientemente, durante el *II Workshop sobre Investigación y Conservación de Tursiops sp. en el Atlántico Sudoccidental*, se presentaron dos estudios sobre caracteres morfométricos craneanos, que sostienen la existencia de diferenciación morfológica importante, pero plantean resolver la taxonomía de la región de modos diferentes. Uno propone la hipótesis de que estos morfotipos constituirían dos especies diferentes, *T. truncatus* y *T. gephyreus* (Wickert *et al.* 2016a), mientras que el otro sostiene que esta diferenciación no es aún suficiente como para considerarlas especies diferentes, y en su lugar propone considerarlas como dos subespecies, *T. t. truncatus* y *T. t. gephyreus*, asociadas a los ecotipos oceánico y costero, respectivamente (Costa *et al.* 2016). Adicionalmente, los estudios genéticos realizados por Costa *et al.* (2017) utilizando la región control del ADN mitocondrial, y Fruet *et al.* (2017), utilizando datos tanto de ADN nuclear como de ADN mitocondrial, evidencian la existencia de diferencias genéticas entre ambos morfotipos, a pesar de que sus resultados no son consistentes entre sí. Mientras

que Costa *et al.* (2017) demuestran la existencia de un haplotipo compartido entre ambos morfotipos (encontraron a un individuo con morfotipo *gephyreus* pero con haplotipo *truncatus*), Fruet *et al.* (2017) no encontraron ningún haplotipo compartido.

Respecto de los patrones de comunicación acústica de los animales en el ASO, una revisión de estudios recientes de los silbidos de animales de distintas localidades, sugiere que también existiría diferenciación acústica entre ambos morfotipos, ya que los silbidos registrados en áreas oceánicas parecerían tener mayores frecuencias que los registrados en áreas costeras (Andriolo *et al.* 2017). Finalmente, se acordó entre todos los participantes del *Workshop* denominar a la forma que ocurre en Argentina, Uruguay y sur de Brasil como morfotipo *gephyreus* (Lahille 1908) (Barreto 2000; Wickert 2010; Costa *et al.* 2015; Costa *et al.* 2016; Wickert *et al.* 2016), aunque la taxonomía de la especie en la región sigue aún sin resolverse.

En los últimos 60 años, se ha observado una disminución sustancial de la ocurrencia de esta especie en la costa estuarina uruguaya y argentina (Lázaro & Praderi 2000; Bastida *et al.* 2007; Vermeulen *et al.* 2017), pero se desconocen las causas de esta disminución. Actualmente, en Uruguay, estos delfines se observan en la costa Atlántica durante todo el año, y tienen preferencia por los primeros 500 m de la costa (Laporta 2009; Laporta *et al.* 2016). La Coronilla-Cerro Verde (33°58'S 53°31'O), Cabo Polonio (34°23'S, 53°46'O) y La Paloma (34°39'S 54°08'O), en el departamento de Rocha, son las áreas costeras con mayor ocurrencia de toninas (Laporta 2009; Laporta *et al.* 2016) (Figura 2). Alrededor del 60% de los animales son residentes permanentes (presentes en todas las estaciones del año), y la abundancia estimada para el año 2008 fue de 63 individuos (IC 95%: 54-74) (Laporta *et al.* 2016), de los cuales 41 han sido foto-identificados (Laporta *et al.* 2017). Por otro lado, se conoce que algunos individuos de la población de Uruguay amplían su

área de vida en invierno, llegando hasta el sur de Brasil (Laporta 2009), donde se ha registrado una alta tasa de mortalidad de toninas por captura incidental en redes de pesca artesanales (Fruet *et al.* 2012). Recientemente se reportó que las toninas en Uruguay parecen vocalizar más durante los meses del verano, y en particular, se observó una variabilidad estacional de los silbidos, asociada con la variación de la temperatura superficial del mar (Tellechea *et al.* 2014).



Figura 2. Áreas costeras de Uruguay con mayor ocurrencia de toninas.

En este contexto de conflicto respecto a la taxonomía del grupo a nivel regional, y, de la disminución poblacional local, investigar la estructura social y los patrones de comunicación acústica de los individuos que ocurren en Uruguay puede ser un aporte porque:

- Contribuye a comprender el rol que las señales acústicas juegan en el mantenimiento de los vínculos sociales. Como el mantenimiento de estos vínculos

es de suma importancia para la supervivencia de los individuos, esta nueva información contribuirá a la conservación de esta población.

- Como la variación geográfica de los silbidos podría reflejar la adaptación a las condiciones ecológicas locales, y posiblemente el aislamiento y la divergencia genética entre los grupos y las poblaciones (Lemon 1966; McGregor *et al.* 2000; Ford 2009; La Manna *et al.* 2017), estudios comparativos de los repertorios de la especie en el ASO podrían aportar información de peso para la definición de la taxonomía en la región. Para ello es necesario caracterizar acústicamente a todas las poblaciones, entre ellas, la población de Uruguay.

OBJETIVO GENERAL

Estudiar el comportamiento social de la tonina *Tursiops truncatus* en la costa atlántica uruguaya.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

1. Estudiar la estructura social y los patrones de asociación entre individuos adultos, que ocurren en las áreas costeras de La Coronilla-Cerro Verde y Cabo Polonio, Departamento de Rocha, Uruguay.
2. Caracterizar los silbidos y analizar la variación intrapoblacional de esta señal según de los distintos comportamientos del grupo.

CAPITULO I: ESTRUCTURA SOCIAL DE LA TONINA EN LA COSTA ATLÁNTICA URUGUAYA

INTRODUCCIÓN

El estudio de las sociedades animales se aborda a través de dos paradigmas. El enfoque etológico, o abordaje *bottom-up*, comienza por una descripción del comportamiento, para después investigar sus causas, desarrollo, función y evolución, e implica responder las 4 preguntas propuestas por Tinbergen (1963). En cambio, desde el paradigma de la ecología del comportamiento (Krebs & Davies 2008) se busca entender cómo un patrón de comportamiento afecta la supervivencia y el éxito reproductivo, haciendo énfasis en su valor adaptativo. Sin embargo, abordar cuestiones funcionales disponiendo únicamente de medidas sociales simples (e.g. tamaños grupales) puede ser desorientador (Connor *et al.* 1998). En tales situaciones, el abordaje etológico, que implica describir y modelar la estructura social, debe necesariamente preceder al de la ecología del comportamiento (Whitehead 1997).

A partir del marco conceptual desarrollado por Hinde (1976), el estudio de la estructura social se ha basado fundamentalmente, y en primer lugar, en identificar individuos y registrar sus interacciones. Esto implica, desde una perspectiva etológica con abordaje *bottom-up* (Whitehead 2008), definir a la *estructura social* de una población como el conjunto de las relaciones entre los individuos que la conforman, y que comprende la naturaleza, calidad y el patrón de estas relaciones (Hinde 1976). En este sentido, es condición necesaria para que una población se considere socialmente estructurada que los individuos se asocien de forma no aleatoria (Whitehead *et al.* 2005). La estructura social de una población cumple un rol clave en diversos aspectos de su ecología y

biología, influye en su acervo génico, en la dinámica de propagación de las enfermedades y en la forma en la que los animales utilizan el entorno (Lusseau *et al.* 2006).

Las sociedades con dinámica de fisión-fusión son típicas de algunas especies de mamíferos (e.g. Goodall 1986; Holekamp *et al.* 1997; Kerth & König 1999; Archie *et al.* 2006), incluyendo a los delfines del género *Tursiops* (Connor *et al.* 2000). Esta dinámica consiste en grupos inestables, de composición y tamaño variables, que se desintegran y se vuelven a componer durante intervalos frecuentes de tiempo (Conradt & Roper 2005). De todas maneras, también se han observado asociaciones entre delfines que pueden permanecer estables durante muchos años (Wells *et al.* 1987; Wells 1991; Smolker *et al.* 1992). La intensidad y el número de asociaciones entre los individuos han sido explicadas por la variabilidad de diversos factores, tales como la adaptación individual a cambios en las condiciones ecológicas locales (Wiszniewski *et al.* 2009), la disponibilidad de presas (Gowans *et al.* 2008), la predictibilidad de recursos (Wiszniewski *et al.* 2009), los patrones de residencia (Blasi & Boitani 2014), el solapamiento del área de actividad y el grado de parentesco de los individuos (Frère *et al.* 2010) y el estado reproductivo (Rogers *et al.* 2004). Sin embargo, analizar la interacción de estos factores para determinar de qué modo moldean la estructura social de una población es una tarea compleja. Un posible abordaje implicaría estudiar la estructura social de distintas poblaciones de la misma especie, ocurriendo en distintos ambientes (Moller 2012).

Comprender las relaciones sociales entre individuos contribuye en la definición de estrategias y en el diseño de planes de manejo para una población (Lusseau *et al.* 2006). Además, estudiar los patrones de asociación entre individuos que ocurren en aguas adyacentes es un elemento importante a considerar para la determinación de unidades poblacionales (Connor *et al.* 2000). Debido a que muchas de las amenazas a las que

están expuestos los delfines de hábitos costeros están geográficamente localizadas (e.g. captura incidental en pesquerías, degradación y modificación del hábitat), la definición de unidades de manejo permite relacionar amenazas específicas a unidades poblacionales concretas, haciendo posible el desarrollo de estudios de impacto ambiental que contribuyan a enfocar eficazmente los esfuerzos de mitigación de dichas amenazas (Connor *et al.* 2000). Es conveniente disponer de información acerca de las relaciones sociales entre los individuos para poder modelar la dinámica poblacional (Lusseau *et al.* 2006) y esta información debe ser considerada a la hora de evaluar su viabilidad o estudiar las fluctuaciones de la abundancia (Lusseau *et al.* 2006). En este sentido, el estudio de la estructura social podría revelar la existencia de distintas comunidades⁴ o subpoblaciones dentro de una misma población, y las mismas necesariamente deben manejarse como entidades separadas (e.g. Connor *et al.* 2000; Parsons *et al.* 2009; Genoves 2013). Además, se ha demostrado que disponer de información acerca de la estructura social parece ser de gran importancia para realizar modelos de riesgos de extinción (e.g. Vucetich *et al.* 1997). Inclusive, estudios recientes han enfatizado en la importancia de incorporar este tipo de información en el desarrollo de modelos epidemiológicos, destacando la importancia de las asociaciones no aleatorias de individuos para la transmisión de enfermedades infecciosas (Nunn *et al.* 2008).

En este contexto, determinar los patrones de asociación en la población de toninas que ocurre en la costa atlántica uruguaya es de especial interés porque: 1) se ha observado una disminución sustancial de la ocurrencia de la especie en la costa estuarina en los últimos 60 años (Lázaro & Praderi 2000; Bastida *et al.* 2007, Vermeulen *et al.* 2017)

⁴ Una comunidad de delfines se define como una sociedad de animales que comparten el espacio y los asociados sociales, pero que tienen intercambio genético con otras unidades similares, como si fueran subpoblaciones ocurriendo en aguas adyacentes. El término comunidad enfatiza las relaciones geográficas y sociales de los individuos (Wells & Scott 1990).

desconociéndose los motivos de esta disminución; 2) se ha sugerido que esta población pertenece a la misma unidad de manejo (UM) que la comunidad de toninas que ocurre al sur del estuario de la Lagoa dos Patos, en el sur de Brasil (Fruet *et al.* 2014), donde hay altos niveles de mortalidad por captura incidental en redes de pesca artesanales (Fruet *et al.* 2012); y 3) la especie fue incluida en la lista de especies prioritarias para la conservación del Sistema Nacional de Áreas Protegidas (SNAP) de Uruguay, por lo tanto, es necesario generar más información de línea de base, que contribuya a su conservación.

OBJETIVO ESPECÍFICO

Determinar los patrones de asociación entre individuos adultos identificados que ocurren en las áreas costeras de La Coronilla-Cerro Verde y Cabo Polonio, Departamento de Rocha, Uruguay.

HIPÓTESIS

Considerando los estudios previos en otras poblaciones costeras de toninas, que han planteado que estos animales se organizan en sociedades con dinámica de fisión-fusión, donde los individuos se asocian de manera fluida, pero presentan preferencias por asociarse con otros individuos, se espera que las asociaciones entre los individuos que ocurren en Uruguay sean en su mayoría no aleatorias y débiles.

MATERIALES Y MÉTODOS

Base de datos fotográfica

Se analizaron fotografías pertenecientes a la base de datos del Proyecto Toninas, Asociación Civil Yaqu Pacha Uruguay. Estas fotografías fueron obtenidas durante el período enero 2007 – mayo 2009, en las áreas costeras de Cabo Polonio (34°23'S, 53°46'W) y La Coronilla-Cerro Verde (33°38' S, 53°24'W), Departamento de Rocha. En

ese período, se realizaron sesiones de fotoidentificación desde puntas rocosas en tierra y a bordo de una embarcación. Durante los muestreos desde tierra, se hacían barridos con binoculares para buscar grupos de toninas. Una vez detectado un grupo, se comenzaba con las sesiones de fotoidentificación. Las sesiones desde embarcación se realizaron en dos tipos de botes semirrígidos de 3,7 m o 4,2 m de eslora, equipados con motores fuera de borda de 25hp y 40hp respectivamente, y siempre que las condiciones del mar fueran favorables (Escala Beaufort ≤ 3). En todos los casos, se seguían transectos predefinidos, tanto paralelos como perpendiculares a la costa. El área de estudio se extendió hasta 2,5 km de la costa, cubriendo aproximadamente 50 km² en cada una de las áreas. Se realizaron un total de 189 salidas de fotoidentificación, de las cuales 104 ocurrieron en La Coronilla-Cerro Verde y 85 en Cabo Polonio (Tabla 1).

Las fotografías se tomaron utilizando una cámara digital con lente 80-400mm, haciendo énfasis en fotografiar la aleta dorsal de todos los animales de cada grupo. Para ello, se permanecía con un grupo hasta obtener fotografías de todos los individuos o hasta que el grupo se perdía de vista. Se registraba además la posición geográfica del sitio de avistaje mediante GPS, la hora del avistaje, el tamaño y la composición del grupo, el comportamiento (traslado, nado errático, alimentación, sociabilización) (Anexo I) y se contabilizaban las crías en caso de estar presentes. Se definió como grupo a cualquier agregación de toninas en cohesión espacial cercana (dentro de un radio de 100 m), que estuvieran realizando la misma actividad o comportamiento (modificado de Shane 1999; Karczmarski 1999). Las crías se identificaron como individuos de tamaño menor a $\frac{3}{4}$ del tamaño adulto promedio, que se encontraran habitualmente en asociación cercana con un adulto (Chilvers & Corkeron 2002).

Tabla 1. Esfuerzo de muestreo de fotoidentificación de toninas (n= 189) en el período 2007- 2009, en La Coronilla – Cerro Verde (LC) y Cabo Polonio (CP), Departamento de Rocha.

Mes	Ene		Feb		Mar		Abr		May		Jun		Jul		Ago		Set		Oct		Nov		Dic		Total	
Año	LC	CP	LC	CP	LC	CP	LC	CP	LC	CP	LC	CP	LC	CP	LC	CP	LC	CP	LC	CP	LC	CP	LC	CP	LC	CP
2007	12	8	6	12	5	4	4	7	2	4	1	4	4	2	1	1	6	0	1	0	3	1	3	0	48	43
2008	3	13	5	0	11	0	5	9	6	0	4	0	6	1	0	3	3	1	2	0	0	0	8	2	53	29
2009	1	0	2	0	0	10	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	13
	104 85																									

Selección de fotografías e identificación individual

Las fotografías fueron seleccionadas según los criterios sugeridos por Hammond *et al.* (2009), que evalúan los siguientes aspectos: 1. Nitidez; 2. Ausencia de brillo y/o espuma; 3. Proporción de la aleta dorsal que está expuesta y 4. Ángulo con respecto al eje corporal central del animal. Las fotografías se clasificaron, con relación a su calidad, en tres categorías: excelente, buena y baja (Figura 3a). Se consideraron como excelentes aquellas fotografías en las que la aleta dorsal del animal estaba bien expuesta, ocupando una gran proporción del marco y orientada paralelamente a él, nítida, y sin salpicaduras o espuma. Las fotografías de calidad buena fueron aquellas en las que, si bien eran nítidas, el animal se encontraba a una distancia mayor, con una pequeña cantidad de brillo o espuma que no impidiera la identificación del animal. Todas las demás fotografías (baja calidad) fueron excluidas de los análisis.

La identificación individual se realizó mediante el reconocimiento de marcas naturales de larga duración en la aleta dorsal, como cortes, muescas o cicatrices (Würsig & Würsig 1977) y cambios en el patrón de coloración del animal. Posteriormente, se comparó cada fotografía con las presentes en el catálogo de individuos identificados del Proyecto Toninas (Laporta *et al.* 2016) (Figura 3b).

Para evaluar la variación del número de individuos fotoidentificados en relación con la plataforma de muestreo utilizada (punto fijo en tierra o embarcación), Laporta (2009) comparó las abundancias estimadas de individuos identificados a través de las fotografías

tomadas en ambas plataformas, por separado. Los resultados indicaron que el número estimado de individuos identificados fue similar para los tres años de estudio, independientemente de la plataforma utilizada para obtener las fotografías. Por tanto, en los análisis de asociación se incluyeron todas las fotografías, de calidad excelente y buena, sin importar si fueron tomadas desde tierra o a bordo de embarcación.

Estimación de los coeficientes de asociación

Las asociaciones se definieron según la pertenencia a un grupo, asumiendo entonces que los individuos presentes en un mismo grupo se encontraban asociados (Whitehead & Dufault 1999). Sin embargo, en algunos casos no fue posible identificar a todos los individuos del grupo. Por lo tanto, y para evitar la subestimación de los patrones de asociación, se consideraron para el análisis únicamente a los grupos con 50% o más de sus individuos identificados (Parra *et al.* 2011). Los coeficientes de asociación se estimaron utilizando el Índice de Peso Medio o HWI (*Half Weight Index*) (Cairns & Schwager 1987), que cuantifica las asociaciones en una escala de 0 (dos individuos nunca visto juntos) a 1 (dos individuos siempre visto juntos). Se escogió este índice por ser el estimador menos sesgado en casos donde los individuos de una díaada tienen menos probabilidades de ser observados juntos que por separado (Cairns & Schwager 1987), como podría ser la situación de algunos individuos en el área de estudio. También permite realizar comparaciones con otros estudios previos en la especie (e.g. Wells *et al.* 1987; Bejder *et al.* 1998; Hoffmann 2004; Frère *et al.* 2010; Genoves 2013).

Los coeficientes estimados se clasificaron posteriormente en tres categorías de asociación: baja ($< 0,30$), moderada ($0,30- 0,50$) y alta ($>0,50$), según lo sugerido por Blasi & Boitani (2014). Se calcularon también la media del HWI y el HWI máximo por individuo. Los datos se estratificaron entre comportamientos, y se estimaron los HWI para

cada día para cada comportamiento por separado, así como para todos los comportamientos juntos.

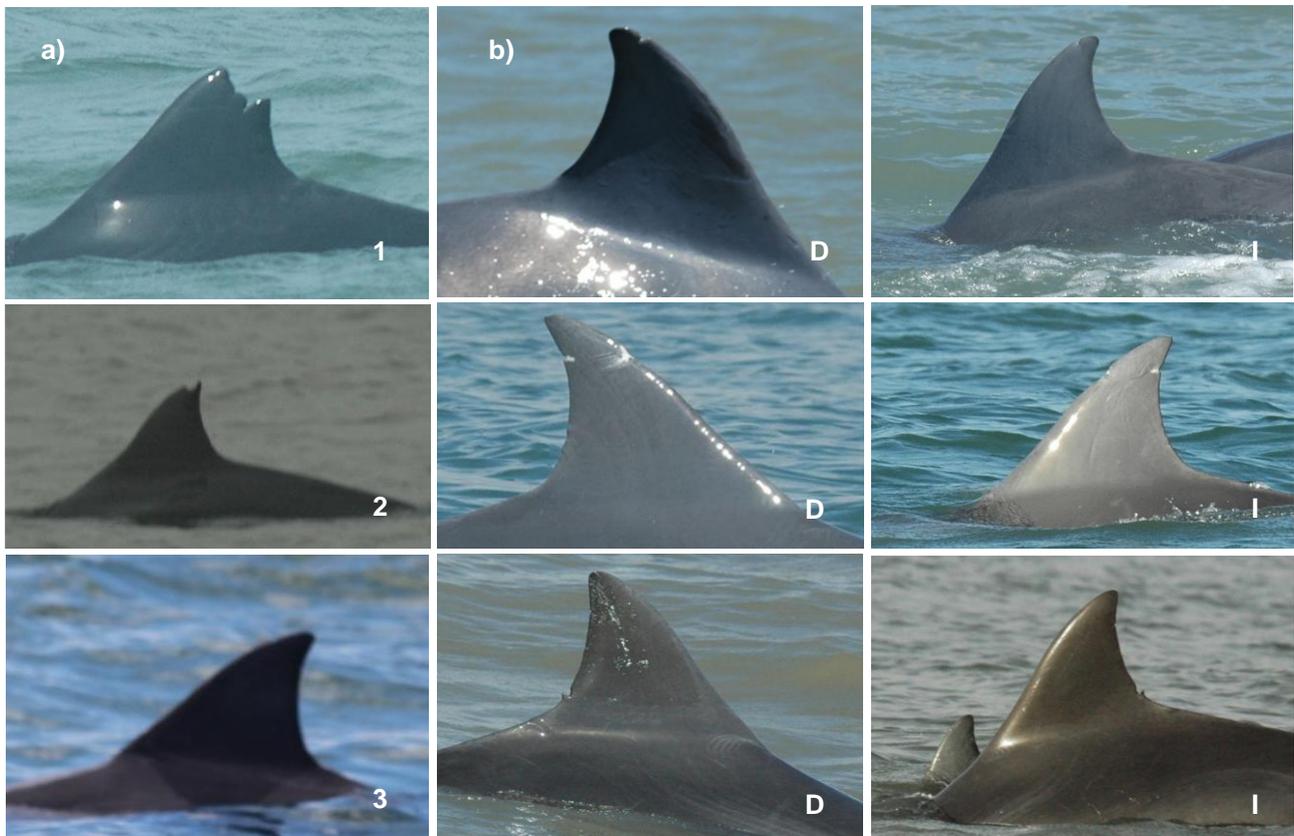


Figura 3. a) Ejemplos de las categorías de calidad de las fotografías (1 = excelente, 2 = buena; 3 =baja); b) Ejemplos de fotografías de catálogo de los individuos identificados #5, #7 y #9 (D = lado derecho, I = lado izquierdo). Fotografías: Paula Laporta.

Prueba de la hipótesis nula de asociaciones aleatorias

Para probar si los patrones de asociación observados resultaban diferentes de los esperados si los individuos se asociaran al azar, se realizó una prueba de permutaciones siguiendo la metodología propuesta por Bejder *et al.* (1998) con las modificaciones de Whitehead *et al.* (2005). El número de permutaciones (20.000) se determinó aumentando este número hasta que el p-valor se estabilizara (Bejder *et al.* 1998). Si bien para la mayoría de estos análisis se consideran intervalos diarios de tiempo, las asociaciones se permutaron dentro de intervalos semanales, porque durante la mayoría de los muestreos se avistó a un único grupo de toninas. Esto se debe a que, si el período de tiempo elegido

resultara muy corto, de modo de que ocurrieran pocas asociaciones o grupos, el número de permutaciones se restringiría y la prueba perdería poder (Whitehead 2014). La hipótesis nula de que no existen asociaciones preferenciales a largo plazo se rechaza si el desvío estándar (SD) o el coeficiente de variación (CV) de todos los coeficientes de asociación es significativamente alto (Whitehead *et al.* 2005). En este sentido, y dado que las asociaciones de corta duración tienden a bajar el SD de todos los coeficientes, así como su media, se escogió al CV para evaluar la ocurrencia de asociaciones de largo plazo. Los p-valores no se consideraron como umbral estadístico formal, sino como indicador de la robustez de la evidencia a favor de las asociaciones no aleatorias, por lo que no fue necesario realizar el ajuste de Bonferroni (Bejder *et al.* 1998). Para poner a prueba si una díada en particular tuvo coeficientes de asociación superiores a lo esperado por azar, se estimaron niveles de significancia de 2 vías utilizando $\alpha = 0.05$. De este modo se obtuvo un listado de las díadas cuyos coeficientes de asociación observados fueron más altos que el 97.5% o más bajos que el 2.5% de sus estimados por azar.

Análisis de los patrones temporales

Los cambios temporales del coeficiente de asociación, sin discriminar entre comportamientos, se estimaron utilizando la Tasa de Asociación Estandarizada con Retardo o SLAR (*Standardized Lagged Association Rate*) (Whitehead 1995). Se escogió esta tasa porque es posible que no todos los verdaderos asociados de un individuo dado hayan sido identificados en el período de muestreo donde fue avistado (Whitehead 2009). La SLAR es un estimado de la probabilidad de que si dos individuos cualesquiera están asociados en cualquier momento, el segundo sea un asociado elegido aleatoriamente por el primero, después de cierto intervalo de tiempo (Whitehead 1995). La SLAR se comparó con la tasa nula de asociación para determinar si se observaron patrones no aleatorios de asociación durante todo el período de estudio. Se ajustaron además modelos adicionales

de estabilidad temporal a los datos observados, con el objetivo de caracterizar a los componentes sociales. Se utilizó el criterio de información de Cuasi-Akaike (QAIC) para elegir el modelo que mejor representó a la dinámica temporal de los patrones de asociación (Whitehead 2007). Se seleccionó el modelo con el menor QAIC, y se calculó el Δ QAIC como la diferencia entre este valor y el QAIC del resto de los modelos. El Δ QAIC es indicador de la bondad de ajuste de los datos al resto de los modelos. Un Δ QAIC <2 indica un apoyo sustancial al modelo alternativo, mientras que cuando Δ QAIC está entre 4 y 7, el apoyo es menor, y esencialmente no hay apoyo cuando Δ QAIC >10 (Burnham & Anderson 2002). El QAIC utiliza la cuasi-verosimilitud y trata con datos que tengan sobredispersión, como los que pueden surgir de grupos de animales que estén realizando comportamientos similares (Whitehead 2008). Esta es la razón por la cual se eligió este criterio en vez del criterio de información de Akaike (AIC). Los errores estándar (SE) para el SLAR y los parámetros estimados se obtuvieron por *jackknife* (Efron & Stein 1981) (se muestran como ± 1 SE sobre la media de asociación en cada intervalo). Este procedimiento estima la precisión de los parámetros omitiendo secuencialmente períodos de 30 días en los cuales los datos de asociación fueron recolectados (Whitehead 1995). Todos los análisis se realizaron con el software SOCPROG versión 2.4 (Whitehead 2009).

RESULTADOS

Identificaciones individuales y estructura de los grupos

Se analizaron un total de 8204 fotografías, 40,5% de las cuales se clasificaron en las categorías excelente y buena. Los avistajes ocurrieron en un 39,7% de los muestreos ($n=75$), totalizando 255 grupos. Se identificaron 31 individuos a través de marcas en la aleta dorsal, 30 de los cuales fueron identificados tras 40 avistajes (muestreo nº 123, acumulado de identificaciones = 205, identificaciones totales = 392). El último animal se identificó después de los 30 avistajes, lo cual indica que la mayor parte de los animales

adultos del área de estudio ya habían sido identificados (Figura 4). La media de identificaciones por individuo fue de 12,64 (SD= 8,92, rango: 1-32). El tamaño medio de grupo fue de 5,22 individuos (n = 255, SD= 3,77, rango= 1-30, mediana= 4), y la proporción de grupos con crías fue del 29%. De los 255 grupos analizados, 254 tuvieron información de comportamiento. En éstos, el comportamiento más frecuente fue traslado (50%, n = 127), seguido de nado errático (28%, n= 70) y alimentación (20%, n= 50), mientras que el comportamiento de socialización fue el menos registrado (3%, n=7).

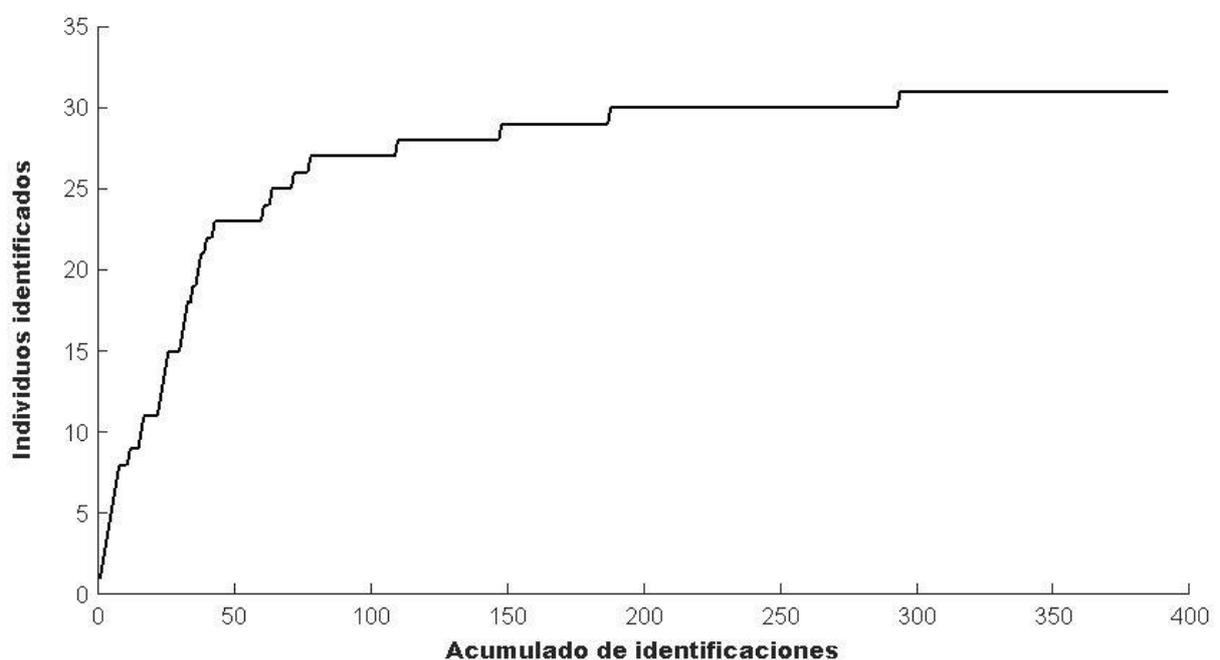


Figura 4. Curva de descubrimiento de individuos foto-identificados como función del acumulado de identificaciones (incluyendo re-identificaciones) durante el período 2007-2009.

Patrones de asociación

Para los análisis de asociación se incluyeron únicamente 77 grupos, que fueron aquellos grupos en los que tuvieron al menos el 50% de sus individuos identificados. Estos grupos se conformaron por 25 individuos que fueron re-identificados al menos 6 veces durante el período de estudio. De los 77 grupos, casi la mitad (35) fueron observados en traslado, 25 grupos en nado errático, 12 grupos en alimentación y solo 5 en socialización. Como el

número de grupos por comportamiento no estaba lo suficientemente balanceado como para hacer una comparación, se resolvió estimar los coeficientes de asociación estratificando los datos de la siguiente manera: todos los comportamientos juntos (los 77 grupos), grupos que estuvieran en traslado (35) y grupos que estuvieran en nado errático o alimentación (25+12), ya que estos últimos comportamientos están muy relacionados (Shane *et al.* 1986). En todos los casos, la mayoría de las asociaciones fueron bajas ($HWI < 0,30$). Al considerar los 77 grupos juntos, el 79,7% de las asociaciones fueron bajas, el 16,3% fueron moderadas (0,30-0,50) y el 4,0 % se estimaron como asociaciones altas ($> 0,50$). Estas proporciones son similares a las observadas cuando se separaron entre comportamientos de traslado, y nado errático y alimentación (Tabla 2).

Para todos los grupos juntos, el CV de los coeficientes de asociación observados fue significativamente mayor que los estimados a partir de los conjuntos de datos permutados ($p < 0,01$). Esto significa que la variación de los coeficientes reales de asociación fue significativamente mayor de la esperada si las asociaciones fueran aleatorias. Por lo tanto, para este caso, la hipótesis nula de que los individuos se asociaron al azar fue rechazada (Tabla 2). Adicionalmente, tres días tuvieron un HWI mayor que lo esperado por azar (individuos ID#44–ID#10, $index = 0,53$, ID#46–ID#19, $index = 0,67$ y ID#6–ID#27, $index = 0,36$). Sin embargo, cuando el conjunto de datos se restringió a los grupos que estuvieran realizando el comportamiento de traslado, o alimentación y nado errático, no se pudo descartar la hipótesis nula de asociaciones aleatorias. Pese a ello, tres días tuvieron un HWI mayor que lo esperado por azar cuando se analizaron los datos para el comportamiento de traslado, y otras tres días cuando se consideraron únicamente los comportamientos de nado errático y alimentación (Tabla 2). Al graficar los coeficientes de asociación según el comportamiento, comparándolos con lo esperable si el comportamiento no tuviera relación con la intensidad de la asociación (HWI de la día no

difiere entre comportamientos, relación 1:1) (Gero *et al.* 2005; Whitehead 1997), se observa también que algunas díadas difirieron en la intensidad de sus asociaciones según el comportamiento (Figura 5). Se observaron cuatro tipos generales de relaciones: 1. Compañeros casuales, con bajos índices de asociación para ambas categorías de comportamiento; 2. Asociados para actividades de alimentación/nado errático (HWI mayor para estas actividades que para traslado); 3. Asociados para el comportamiento de traslado (HWI mayor para este comportamiento que para las actividades alimentación/nado errático); y 4. Compañeros preferenciales para ambas actividades.

Tabla 2. Índices de asociación estimados (HWI) para 77 grupos conformados por individuos adultos foto-identificados en La Coronilla-Cerro Verde y Cabo Polonio, entre enero 2007 y mayo 2009.

Comportamiento	Todos	Traslado	Alimentación / Nado errático
Grupos	77	35	37
Individuos	25	24	25
% de asociaciones			
bajas (<0,30)	79,7%	77,8%	72,0%
moderadas (0,30 - 0,50)	16,3%	13,5%	20,2%
altas (>0,50)	4,0%	8,7%	7,8%
proporción de elementos no cero	78,7%	53,5%	64,2%
HWI medio (SD)	0,19 (0,06)	0,15 (0,06)	0,18 (0,08)
HWI máximo (SD)	0,54 (0,10)	0,59 (0,12)	0,54 (0,10)
HWI (CV)	<i>p < 0,01</i>	NS	NS
Díadas (*)	3	3	3
	#44 - #10 (HWI =0,53)	#44 - #10 (HWI =0,57)	#9 - #1 (HWI =0,15)
	#46 - #19 (HWI =0,67)	#11 - #1 (HWI =0,50)	#43 - #22 (HWI =0,63)
	#6 - #27 (HWI =0,36)	#44 - #12 (HWI =0,25)	#6 - #27 (HWI =0,62)

(*) $p < 0,05$

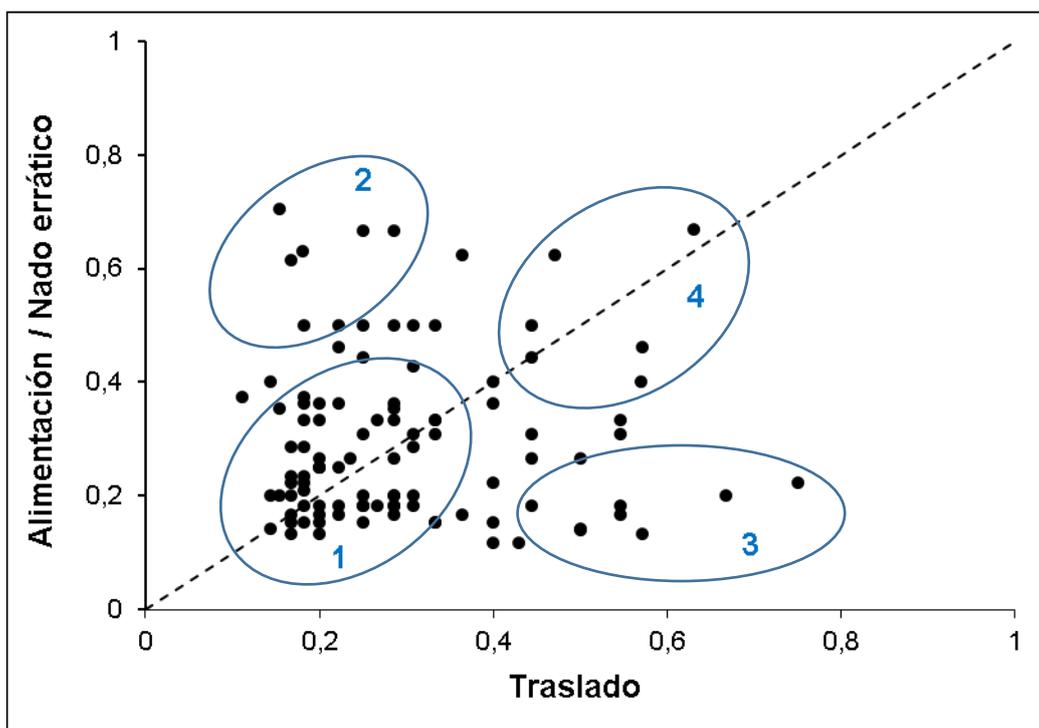


Figura 5. Intensidad de las asociaciones entre díadas de acuerdo al estado comportamental en el que fueron registradas (eje x = traslado, eje y = alimentación/nado errático). La línea punteada representa el radio en donde se esperaría que las asociaciones estuvieran si el comportamiento no tuviera relación ninguna con la intensidad de la asociación (HWI de la díada no difiere entre comportamientos, relación 1:1). Se observan cuatro tipos generales de relaciones: Compañeros casuales (1), asociados para actividades de alimentación/nado errático (2) o traslado (3), y compañeros preferenciales para ambas actividades (4).

El análisis SLAR se realizó considerando a todos los grupos juntos, e indicó que las asociaciones no aleatorias persistieron durante todo el período de estudio, ya que la tasa de asociación se mantuvo por encima de la tasa nula a lo largo del tiempo (Figura 6). Esto sugiere que los animales mantuvieron relaciones preferenciales pero casuales durante el período de estudio. El modelo exponencial que mejor explica los patrones observados sugiere la existencia de compañeros casuales y compañeros constantes (QAIC= 10162,11). Sin embargo, el Δ QAIC entre este modelo y aquellos que incluían solo compañeros constantes o solo compañeros casuales es menor a 4 (Tabla 3). En cualquier caso, el análisis SLAR sugiere que los individuos permanecieron asociados al menos por algunos días y después se desasociaron.

Tabla 3. Modelos exponenciales (g') ajustados a la Tasa de Asociación Estandarizada. El Δ QAIC indica el apoyo relativo para cada modelo.

Modelo	Mejor ajuste	QAIC	Δ QAIC
SLAR 3- Compañeros constantes y casuales	$g' = 0.053 + 0.069e^{-1.219t}$	10162,11	0
SLAR 2- Compañeros casuales	$g' = 0.058e^{-0.0018t}$	10163,69	1,58
SLAR 1- Compañeros constantes	$g' = 0.055$	10165,49	3,38
SLAR 4- Dos niveles de compañeros casuales	$g' = -0.057e^{-0.0018t} + 0.063e^{-0.001t}$	10167,69	5,6

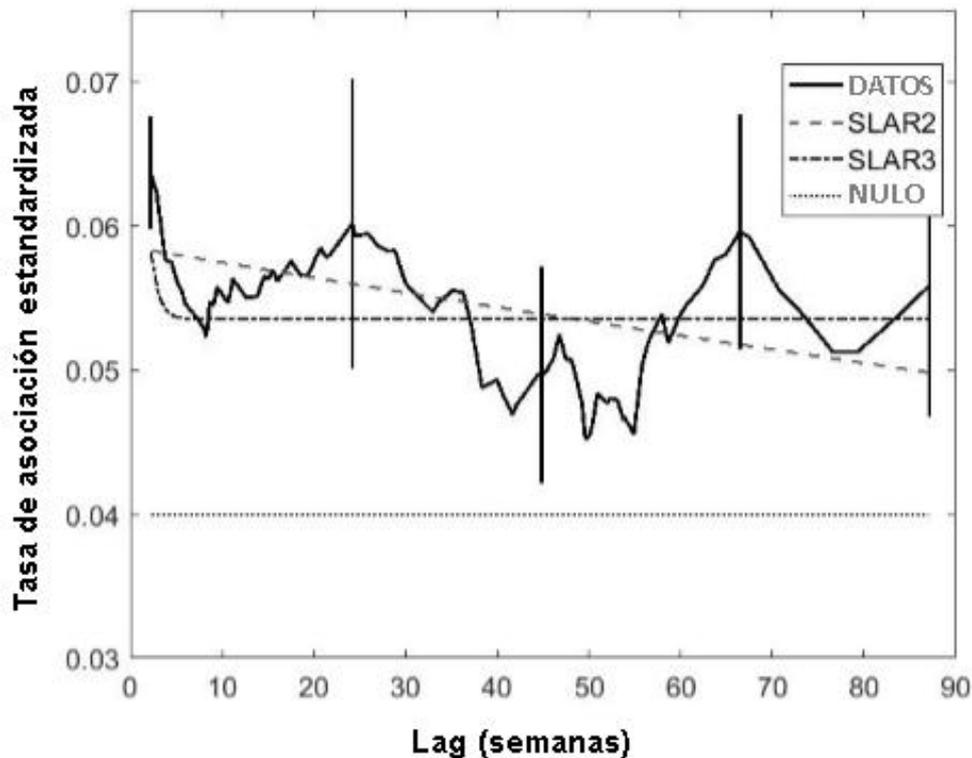


Figura 6. Tasa de asociación estandarizada (SLAR) de 25 individuos adultos observados en La Coronilla-Cerro Verde y Cabo Polonio. Se muestran las barras de error generadas a través de jackknife (± 1 error estándar). El modelo exponencial que mejor ajusta consiste en compañeros constantes y compañeros casuales (SLAR 3). Se muestra también el segundo modelo con mayor apoyo (SLAR 2 – compañeros casuales). La tasa nula de asociación representa la SLAR teórica si los individuos se asociaran aleatoriamente.

DISCUSIÓN

Este estudio brinda por primera vez información acerca de la estructura social de la población de toninas que ocurre en la costa atlántica uruguaya. Los resultados apoyan que la población de toninas tiene un sistema social con dinámica de fisión-fusión, como ha sido previamente demostrado para muchas otras poblaciones de toninas (Wells *et al.* 1987; Connor *et al.* 2000; Rogers *et al.* 2004; Gero *et al.* 2005; Hoffmann *et al.* 2008; Genoves 2013; Blasi & Boitani 2014; Louis *et al.* 2015). Adicionalmente, el tamaño grupal estimado en este estudio concuerda con aquellos reportados para otras poblaciones costeras de la especie (e.g. Rogers *et al.* 2004; Genoves 2013; Blasi & Boitani 2014). A diferencia de los animales que viven en grupos de composición constante, las relaciones sociales en estos sistemas dependen fuertemente del contexto, de qué individuos están y cuáles no (Connor *et al.* 2000). Diversos trabajos plantean además que existe una amplia variabilidad de estrategias sociales entre y dentro de las poblaciones, principalmente para los machos. Por ejemplo, en Shark Bay, Australia, los machos forman fuertes alianzas entre dos o tres individuos (Connor & Whitehead 2005), mientras que en Moray Firth, Escocia, las asociaciones suelen ser de corto plazo, y no hay evidencia de que formen alianzas (Lusseau *et al.* 2006). En Sarasota Bay (Florida, EEUU) se ha observado un patrón intermedio, donde los machos establecen alianzas como estrategia habitual, pero tienen estados transicionales donde estas asociaciones son más laxas (Wells *et al.* 1987; Owen *et al.* 2002), mientras que en Doubtful Sound (Nueva Zelanda), los individuos forman asociaciones fuertes y duraderas, tanto intra como intersexuales, quizás debido al aislamiento y a la alta variabilidad de la productividad del ambiente en donde habitan (Lusseau *et al.* 2003). En Uruguay, los datos indican que existen asociaciones preferenciales entre algunos individuos. Estas preferencias parecen variar según el comportamiento: a pesar de que la mayoría de los individuos fueron simplemente

compañeros casuales, con asociaciones no aleatorias pero muy fluidas, algunos individuos muestran preferencias por ciertos compañeros para realizar determinados comportamientos, mientras otros mantuvieron preferencias de más largo plazo, realizando diversas actividades en conjunto con sus asociados. La variabilidad observada en la asociaciones según el comportamiento puede explicarse en términos de los beneficios netos que los individuos podrían obtener por asociarse para realizar ciertas actividades (Gero *et al.* 2005; Moreno & Acevedo-Gutiérrez 2016). A pesar de que no se rechazó la hipótesis de las asociaciones aleatorias cuando se probó la misma separando entre comportamientos, la existencia de algunas díadas con HWI mayor a lo esperado por azar, y las tendencias observadas en el gráfico de HWI según el comportamiento (Figura 5), sugieren la existencia de un componente adaptativo en las asociaciones.

Varios estudios han planteado que algunas asociaciones pueden explicarse porque parecen maximizar la eficacia o la supervivencia, por ejemplo, cuando las asociaciones ocurren entre individuos de un determinado sexo (Smolker *et al.* 1992; Connor *et al.* 1992) o con determinado grado de parentesco (Wiszniewski *et al.* 2010; Frère *et al.* 2010). Debido a que no se dispone de información acerca del sexo de la mayoría de los individuos, o de los grados de parentesco, no fue posible poner a prueba estas hipótesis. En este sentido, es importante profundizar el estudio de los patrones de asociación abordando estas cuestiones funcionales, que son claves para entender la dinámica y la viabilidad poblacional (Vucetich *et al.* 1997; Nunn *et al.* 2008; Davidson *et al.* 2012). Como las hembras de tonina parecen jugar un importante rol en la formación y el mantenimiento del arreglo social de una población (Blasi & Boitani 2014), los futuros estudios en Uruguay deberían, una vez identificado el sexo de los individuos, enfatizar en reconstruir la historia de vida de cada una de las hembras, incluyendo el seguimiento de sus crías. De hecho, se ha observado en algunas poblaciones, que las hembras tienden a formar asociaciones

más estables con otras hembras en similar condición reproductiva (Smolker *et al.* 1992; Mann *et al.* 2000; Möller & Harcourt 2008), a pesar de que la intensidad de las asociaciones podría variar entre años como consecuencia de la variabilidad de los intervalos entre nacimientos (Mann *et al.* 2000). Por lo tanto, tener información acerca del contexto en el que se dan estas asociaciones, quienes son las hembras involucradas y cómo es su historia de vida, podría ayudar a comprender cuáles son los mecanismos que promueven el mantenimiento de estas asociaciones, los beneficios netos de tenerlas y cómo contribuyen a la supervivencia de las crías y, a la conservación de la estructura genética de la población. Además, permitiría estimar los valores de algunos parámetros demográficos de la población, para los cuales no se dispone de información (e.g. momento y duración de temporada reproductiva, tasa de natalidad anual, tasa de mortalidad anual, intervalo entre nacimientos, promedio de nacimientos por año).

Los análisis de dinámica temporal (SLAR) sugirieron que la mayoría de las asociaciones fueron breves, ya que los modelos más parsimoniosos incluyeron compañeros casuales. Modelos con compañeros casuales y/o constantes han sido previamente ajustados para varias poblaciones de la especie, bajo condiciones ecológicas diversas (Lusseau *et al.* 2003; Blasi & Boitani 2014; Moreno & Acevedo-Gutiérrez 2016; Baker *et al.* 2017). El hecho de que el modelo con mayor soporte incluya compañeros constantes refuerza la evidencia a favor de la presencia de algunas asociaciones a largo plazo. Los análisis también brindan soporte a la hipótesis de asociaciones no aleatorias, puesto que la tasa de asociación fue mayor que la tasa nula de asociación, durante todo el período de estudio.

Por otro lado, se conoce que algunos individuos de la población de Uruguay amplían su área de vida en invierno, llegando hasta el sur de Brasil (Laporta 2009), posiblemente

debido a la distribución fragmentada o a la escasez de las presas durante esta estación del año (Jaureguizar *et al.* 2004). Además, estos movimientos ocurren fuera de la temporada reproductiva estimada para las poblaciones de la región (Fruet *et al.* 2015), y no están restringidas a un único sexo o clase etaria (Laporta 2009). Por lo tanto, es posible que estos desplazamientos determinen cuales individuos permanecieron en Uruguay y consecuentemente hayan moldeado también sus relaciones sociales en el área de estudio, durante el período de muestreo.

La estructura social juega un rol central en la determinación de muchos aspectos de la biología y la ecología de una población, porque influye directamente sobre su composición genética, la dinámica de transmisión de patógenos, y el modo en el que los animales exploran su ambiente (Lusseau *et al.* 2006). Por tanto, realizar estudios sobre la estructura social poblacional aporta al manejo y conservación de una especie (Sutherland 1998). La tonina ha sido clasificada como LC (*least concern* o menor preocupación) en la Lista Roja de la IUCN (IUCN 2010), pero los datos son aún insuficientes para la región (Argentina, Chile, Brasil, Uruguay e Islas Malvinas). Si bien tanto Cerro Verde como Cabo Polonio fueron seleccionadas como las primeras áreas marinas protegidas por el gobierno de Uruguay (Decretos 285/2011 y 337/2009), la captura incidental en Lagoa dos Patos (Fruet *et al.* 2012) y otras potenciales amenazas, como la posible construcción de un puerto de aguas profundas en la costa atlántica del departamento de Rocha, amenazan la supervivencia de la población de toninas que ocurre en el país. Por lo tanto, disponer de información sobre la ecología y el comportamiento de la especie en estas áreas es esencial para el desarrollo de planes de manejo adecuados a esta población. Considerando que son necesarios nuevos estudios para evaluar el estatus actual de conservación de esta población, los resultados de esta tesis constituyen un aporte a considerar para el desarrollo de planes de manejo, así como también para futuros análisis

de patrones de residencia, flujo génico, dinámica de transmisión de enfermedades y uso de hábitat.

CONCLUSIONES

- La población de toninas que ocurre en la costa atlántica uruguaya tiene un sistema social con dinámica de fisión-fusión, donde la mayoría de las asociaciones son débiles y no aleatorias.
- El modelo exponencial que mejor se ajusta a los datos sugiere la existencia de un sistema social compuesto por compañeros casuales y compañeros constantes.
- Las toninas en Uruguay tienen compañeros preferenciales para realizar ciertas actividades. Algunos animales son preferidos para actividades de traslado, mientras que otros para actividades vinculadas al forrajeo. Otros animales mantienen vínculos más estables, asociándose ambos tipos de comportamientos.

CAPITULO II: LOS SILBIDOS DE LA TONINA EN LA COSTA ATLÁNTICA URUGUAYA

INTRODUCCIÓN

Los delfines se organizan en grupos que varían de pocos a cientos de animales, forrajean cooperativamente, desarrollan jerarquías, despliegan cuidado aloparental y establecen fuertes vínculos entre sí (Connor *et al.* 1998; Mann & Smuts 1998; Mann *et al.* 2000). Para establecer estas interacciones, los animales combinan una variedad de modalidades sensoriales (Herman & Tavolga 1980). Sin embargo, la visibilidad en el ambiente acuático es baja y además estos animales tienen reducido su sentido del olfato (Janik 2009). Estas limitaciones específicas han actuado como presiones de selección para la evolución de los sistemas de comunicación acústica (Janik 1999; Janik 2009), por lo que es a través de este canal donde se establece mayormente la comunicación entre los grupos e individuos (Herzing 2000). Por esta razón, la bioacústica es un abordaje ampliamente utilizado para estudios de la ecología y el comportamiento de los delfines en su entorno natural, y es además, una herramienta eficaz y no invasiva.

A diferencia de otros mamíferos y de las aves, que utilizan las cuerdas vocales, los delfines producen sonidos utilizando su sistema nasal (Au 1993), y las señales se proyectan a través del melón⁵ (Norris 1968). Por otro lado, se cree que las grasas que se encuentran dentro y alrededor de las mandíbulas inferiores son las que actúan como receptores de los sonidos, dirigiéndolos hacia el oído (Norris 1968) (Figura 7).

⁵ Órgano ubicado en la frente de los cetáceos odontocetos, que presenta una estructura lipídica heterogénea, constituida por ácidos grasos capaces de transmitir sonido a distintas velocidades (Gouw & Vlugter 1967; Hustad *et al.* 1971).

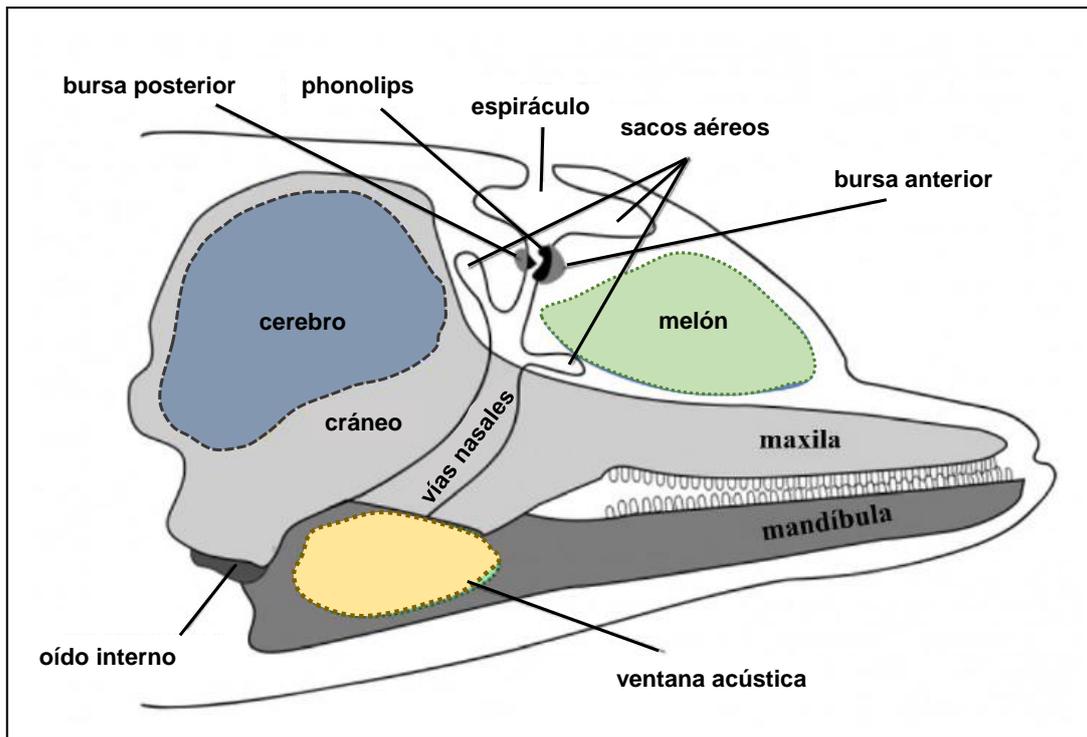


Figura 7. Anatomía acústica de un delfín. Modificado de Kasewitz *et al.* (2016).

El repertorio acústico de los delfines está compuesto principalmente por tres tipos de señales: clicks de ecolocalización⁶, sonidos pulsantes, y silbidos (Popper 1980). Los clicks de ecolocalización son pulsos cortos (50-150 μ s) con frecuencias centrales en un rango de 65 a 130 kHz, y de aproximadamente 40 kHz de ancho de banda (Au 1993), presentando frecuencias pico entre 120 y 130 kHz (Au & Lammers 2007). La capacidad para ecolocalizar es compartida por delfines y murciélagos, que la utilizan para la detección de presas y la orientación, y constituye un ejemplo excepcional de convergencia fenotípica (Liu *et al.* 2010). Los sonidos pulsantes son pulsos de banda ancha, similares a los trenes de click (del inglés *click trains*) que se utilizan para la ecolocalización, pero con

⁶ Proceso mediante el cual un organismo proyecta señales acústicas para estimar la ubicación, rango y dirección de un objeto, mediante los ecos que recibe del mismo (Zimmer 2011).

intervalos inter-click de sólo 2-10 ms (Lammers *et al.* 2004). Como en general se graban durante períodos en los que se observa una alta actividad social, se piensa que también funcionan como señales en contextos de comunicación (Au & Lammers 2007), pero su función aún es desconocida. Se cree que cumplen un importante rol en los encuentros agonísticos, porque fueron registrados frecuentemente durante interacciones cabeza-cabeza (Overstrom 1983).

Los silbidos son sonidos de frecuencia modulada y banda estrecha, cuyo rango de frecuencia fundamental varía entre 5 y 25 kHz (e.g. Caldwell *et al.* 1990; Richardson & Thomson 1995; Herzing 2000; Au & Lammers 2007), son utilizados por las toninas y la mayoría de los odontocetos para la comunicación social (Janik 2009; Au & Lammers 2007). Estudios previos al año 1965 sostenían que las toninas *Tursiops truncatus* compartían un repertorio de silbidos especie-específico, producido por cada animal según el contexto comportamental en el que se encontrara (Dreher & Evans 1964; Lilly 1963). En ese mismo año, Caldwell & Caldwell (1965) observaron en un grupo de animales en cautiverio, que cada individuo producía su propio silbido distintivo y estereotipado, usado por cada animal, en casi todos los contextos en los que se encontrara. A este tipo de silbido lo llamaron “silbido firma” (del inglés *signature whistle*), argumentando que permitía identificar al emisor (Caldwell & Caldwell 1968). Años más tarde, Janik & Slater (1998) grabaron los silbidos de un grupo de cuatro individuos en cautiverio, utilizando dos piscinas contiguas conectadas. Observaron que cuando cada individuo se desplazaba voluntariamente hacia una de las piscinas y permanecía solo, emitía un silbido firma, mientras que los otros tres, que permanecían juntos en la piscina contigua, también emitían, cada uno, un silbido firma diferente. Sin embargo, cuando los individuos se reunían nuevamente en una piscina, registraron diversos tipos de silbidos no estereotipados. De este modo, se aportó nueva evidencia a favor de la hipótesis de la

existencia de silbidos firma, sugiriendo que ayudarían a mantener la cohesión del grupo. También en estudios con animales en vida libre surgieron evidencias a favor de estos resultados. En un estudio de largo plazo, Sayigh *et al.* (1990) grabaron los silbidos que intercambiaban 12 díadas madre-cría en Sarasota Bay, Florida, encerrados temporalmente en un corral formado con redes, y posteriormente liberados, luego de obtener el registro de sus vocalizaciones y cuantificar otras variables de la historia de vida de los animales. Se registraron silbidos firma bastante definidos, en crías de 1-2 años de edad (por lo que suponen se desarrollan durante ese período de vida de la cría), y además descubrieron que permanecieron estables hasta por lo menos 12 años. Años más tarde, este mismo grupo de investigadores demostró que madres y crías son capaces de utilizar sus silbidos firma para el reconocimiento individual (Sayigh *et al.* 1999). Además, si bien se ha registrado que el rango de alcance de los silbidos es mayor que la distancia media de separación entre madres y crías (Quintana-Rizzo *et al.* 2006), su probabilidad de ocurrencia aumenta conforme aumenta la distancia entre ambos individuos (Smolker *et al.* 1993).

Las toninas pueden variar diversos parámetros espectrales y temporales del silbido y aun así ser capaces de mantener el mismo contorno de la frecuencia fundamental (Hoffmann 2004). Aparentemente, cada individuo tiene su propio patrón de silbidos, que constituye su repertorio individual, el que consistiría básicamente en variaciones de su silbido firma, además de incluir imitaciones de los silbidos de otros animales (Hoffmann 2004). En este sentido, se ha demostrado que cerca del 90% de los silbidos que emite un individuo en cautiverio sería su propio silbido firma (Caldwell *et al.* 1990; Janik & Slater 1998; Sayigh *et al.* 2007), mientras que en vida libre, esta proporción es menor (38-70%) (Buckstaff 2004; Cook *et al.* 2004; Watwood *et al.* 2005). En este sentido, obtener información de las

toninas en vida libre y dentro de su contexto social natural, podría contribuir a resolver las discrepancias existentes acerca de la existencia los silbidos firma (Au & Hastings 2008).

Varios estudios en toninas han planteado además que la tasa de emisión de silbidos (firma y no firma) puede variar según el tamaño grupal (Cook *et al.* 2004), la presencia de embarcaciones (Buckstaff 2004), y el comportamiento de los individuos (Jones & Sayigh 2002; Cook *et al.* 2004; Acevedo-Gutiérrez & Stienessen 2004). Como las toninas cambian frecuentemente de compañeros y grupos, es posible que utilicen los silbidos también para conocer la ubicación de otros coespecíficos.

La caracterización de la variabilidad intrapoblacional de los silbidos es un paso previo y necesario para la comparación entre repertorios de distintas poblaciones (Wang *et al.* 1995), por lo que en cualquier estudio de comunicación de una población es imprescindible reconocer los distintos tipos de silbidos presentes (Caldwell *et al.* 1990; Schultz *et al.* 1995).

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

1. Construir un catálogo de silbidos de la población de Uruguay
2. Analizar la variación intrapoblacional de esta señal en función de los distintos comportamientos del grupo.
3. Detectar la presencia de silbidos repetidos y estereotipados.

HIPÓTESIS

1. Considerando que los silbidos son utilizados por las toninas para la comunicación social y que ha sido reportado que las toninas pueden variar diversos parámetros espectrales y temporales del silbido según el contexto en el que se encuentren, se

espera que los silbidos en Uruguay tengan características propias y que varíen según los distintos comportamientos.

2. Ha sido planteado la tasa de emisión de silbidos puede variar según el comportamiento de los individuos (Jones & Sayigh 2002; Cook et al. 2004; Acevedo-Gutiérrez & Stienessen 2004). Como las toninas en Uruguay tienen una organización social del tipo fisión-fusión, con asociaciones preferenciales pero casuales, donde los individuos cambian frecuentemente de compañeros y grupos (capítulo I), es posible que utilicen los silbidos también para conocer la ubicación de otros coespecíficos. Por tanto, se espera que la tasa de emisión de silbidos aumente en actividades en la que los individuos tienden a dispersarse más, con el fin de promover la cohesión de los grupos y mantener el contacto acústico entre los individuos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Registro de vocalizaciones y procedimientos de campo

Se realizaron 4 salidas diurnas durante el período enero-julio 2017, a bordo de una embarcación semirrígida de 4,5m de eslora con motor fuera de borda de 50hp (Figura 8a), en el área costera comprendida entre La Paloma (34°39'S 54°10'W) y Cabo Polonio (34° 23' S, 53° 47' W), Departamento de Rocha, abarcando una distancia de aproximadamente 65 km de costa. Estas salidas ocurrieron bajo condiciones del mar favorables (estado del mar en escala Beaufort ≤ 2). El barco recorrió el área en búsqueda de grupos de toninas, desde La Paloma hacia Cabo Polonio, manteniéndose a una distancia de entre 500 y 1000m de la costa. Al encontrar un grupo de toninas, se interrumpió la navegación, y la embarcación se aproximó lentamente y en forma paralela al grupo. Una vez apagado el motor de la embarcación, se colocó un hidrófono modelo HTI-96- MIN (frecuencia de respuesta: 5 Hz to 30 kHz ± 1.0 dB, -165 dB re:1 V/ μ Pa) conectado a un grabador digital

TASCAM DR-680 (tasa de muestreo 192 kHz) (Figura 8b), a una profundidad de 3-5 m. Las grabaciones se hicieron en archivos de aproximadamente 2 minutos de duración, y el registro continuó mientras las condiciones se mantuvieron constantes. Esto significa que se inició una nueva grabación cada vez que cambió la composición, el tamaño del grupo o el comportamiento. El registro por grupo se realizó por un tiempo máximo de 11,67 minutos, y el mismo estuvo continuamente monitoreado con auriculares. No se realizó registro acústico en presencia de más de un grupo de toninas en el área, de modo que se empleó una definición inclusiva de grupo focal, que consideró a todos los individuos posibles de producir sonido.

El registro de comportamiento se realizó mediante técnica de grupo focal (Altmann 1974; Mann 2000). Se consideró como grupo al conjunto de animales que estuvieran presentes en el área, visibles permanentemente, y realizando la misma actividad (modificado de Shane 1999; Karczmarski 1999). Se registraron los comportamientos de socialización, alimentación, traslado y nado errático (Shane *et al.* 1986; Ballance 1992; Laporta 2004) (Anexo I). A la vez, se realizaron sesiones de fotoidentificación de los animales, según la metodología propuesta por Würsig & Würsig (1977), utilizando dos cámaras digitales, con lentes 80-400 mm y 70-300 mm.

Análisis de los silbidos

Para la construcción de los espectrogramas se utilizó una Transformación Rápida de Fourier (FFT) de 512 puntos, ventana de Hanning y 50% de nivel de superposición. Se analizaron aquellos silbidos cuyo contorno de la frecuencia fundamental era claro y medible. No se analizaron silbidos que estuvieran cortados en su frecuencia máxima. Los silbidos se clasificaron en categorías predefinidas del contorno de la frecuencia fundamental (Azevedo *et al.* 2007) (Figura 9): A) Ascendentes (ASC): silbidos con frecuencia ascendente y sin punto de inflexión; B) Descendentes (DESC): silbidos con



Figura 8. a) Gomón semirrígido de Asociación Civil Yaqu Pacha Uruguay; b) Hidrófono HTI-96-MIN y grabador digital TASCAM DR-680 utilizados para los registros acústicos.

frecuencia descendente y sin punto de inflexión; C) Ascendentes-Descendentes (ASC-DESC): ascendencia inicial de la frecuencia, un punto de inflexión, y descendencia final; D) Descendentes-Ascendentes (DESC-ASC): descendencia inicial, un punto de inflexión, y ascendencia final de la frecuencia; F) Multiloop (MULTI): con más de 1 punto de inflexión, y E) Constantes (CONST): silbidos con una variación máxima de la frecuencia de 1 kHz durante más del 90% de su duración. Se midieron además parámetros de frecuencia (máxima, mínima, rango, inicial, final, central, pico, primer y tercer cuartil, $\frac{1}{4}$, $\frac{1}{2}$ y $\frac{3}{4}$ de la duración) y tiempo (inicial, final, duración, central, pico, primer y tercer cuartil) de cada silbido (Figura 10) (Anexo II). Estos parámetros fueron elegidos por ser consistentes con estudios previos de silbidos de toninas y otras especies de delfines (Bazúa-Durán &

Au 2002; Azevedo & Van Sluys 2005; Morisaka *et al.* 2005; Díaz López 2010). Se calculó además la frecuencia media, como el promedio de las frecuencias mínima, máxima, inicial y final. Se contabilizaron la cantidad de puntos de inflexión si estaban presentes. Por otro lado, se estimó la tasa promedio de emisión de silbidos, definida como la cantidad de silbidos emitidos por minuto y por individuo. Para ello se contabilizó el número de silbidos en cada grabación, ponderándolos por la duración de la grabación y por el número de individuos presentes en el grupo. Esta tasa estandariza los datos para la comparación del número de silbidos emitidos, puesto que hubo diferencias en la duración de las grabaciones, el número de silbidos y el tamaño de los grupos, entre los distintos comportamientos y grupos que fueron registrados (Hawkins & Gartside 2010).

Los silbidos estereotipados se definieron como aquellos silbidos que se encontraron repetidos y en secuencia, con un intervalo máximo de 15 segundos entre cada uno de ellos (Janik *et al.* 2013). Para contabilizar el número de silbidos por secuencia, se omitieron aquellos de cualquier otro tipo de contorno diferente, en caso de que alguno ocurriera (Janik *et al.* 2013).

Todos los análisis se realizaron con el software Raven Pro 1. (Cornell Laboratory of Ornithology, New York).

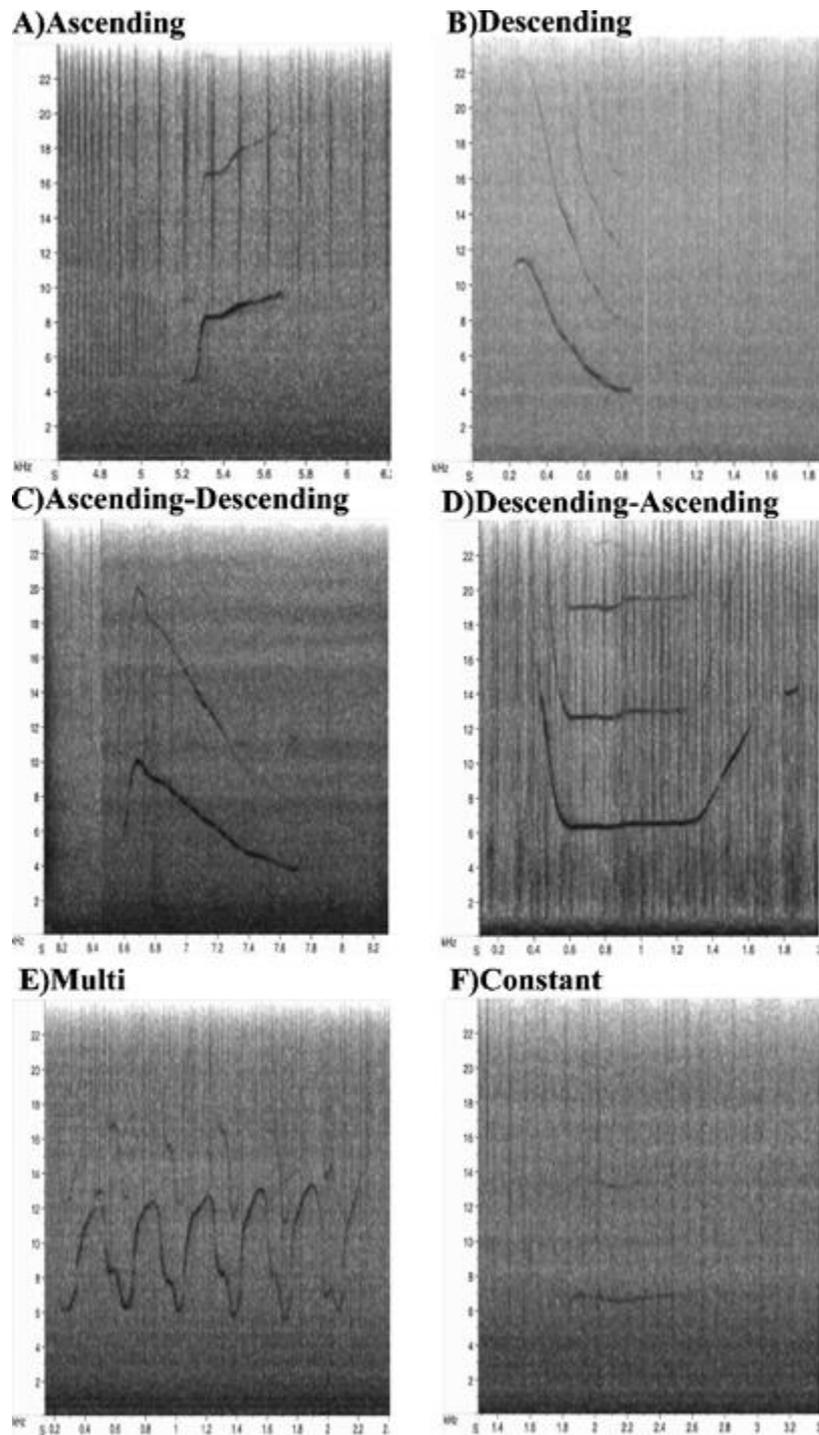


Figura 9. Espectrogramas mostrando las categorías de contorno de la frecuencia fundamental, definidos para toninas, según Azevedo *et al.* (2007). Eje X = tiempo (s) y Eje Y = frecuencia (kHz).

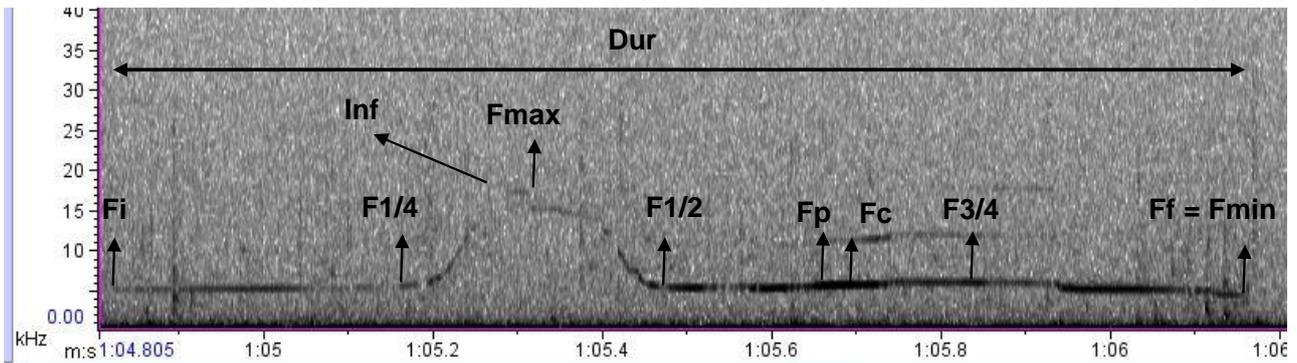


Figura 10. Silbido de tonina con parámetros acústicos: frecuencia inicial (Fi), frecuencia final (Ff), frecuencia máxima (Fmax), frecuencia mínima (Fmin), frecuencia a $\frac{1}{4}$ (F1/4) a $\frac{1}{2}$ (F1/2) y a $\frac{3}{4}$ (F3/4) de duración, frecuencia pico (Fp), frecuencia central (Fc), punto de inflexión (Inf) y duración (Dur). En el eje x se muestra la duración (ms) y en el eje y la frecuencia (kHz).

Análisis estadístico

Se realizaron los estadísticos descriptivos de cada parámetro tomando al conjunto entero de silbidos, separados por categorías de contorno y también por comportamiento. Para comparar los valores de la frecuencia final y la frecuencia inicial, se puso a prueba la normalidad de los datos utilizando la prueba de Shapiro-Wilk (SW) y se realizó exploración gráfica mediante qqplots y boxplots. Para evaluar la homogeneidad de varianzas se realizó una prueba de F. Según el test de Shapiro-Wilk, ambas variables no tienen distribución normal (SW, $p < 0,05$), a pesar de que los qqplots no mostraron evidencia suficiente de no-normalidad, y además, los boxplots mostraron distribuciones bastante simétricas. Por otro lado, sus varianzas no resultaron homogéneas ($F = 1,5227$, $p = 0,2809$). Pese a esto, igual se eligió la prueba de t para muestras pareadas (Zar 1999). La prueba de t es muy robusta ante una heterocedasticidad moderada y a desviaciones de la normalidad si los tamaños de las muestras son iguales (Glass *et al.* 1972; Posten 1984; *apud* Quinn & Keough 2002).

Para poner a prueba la normalidad y la homocedasticidad del resto de las variables, se utilizaron las pruebas de Shapiro-Wilk (SW) y de Levene (LV), respectivamente, y

también se realizó una exploración gráfica de los datos mediante qqplots y boxplots (Quinn & Keough 2002). Los parámetros frecuencia mínima, frecuencia pico y duración no tuvieron distribución normal (SW, $p < 0,05$), pero la hipótesis nula de la normalidad no pudo ser descartada para los demás parámetros según esta prueba. Sin embargo, la exploración gráfica mediante qqplots evidenció no-normalidad y los boxplots para estas variables resultaron bastante asimétricos. En todos los casos, con excepción del número de puntos de inflexión, la varianza fue homogénea (LV, $p > 0,05$). Por lo tanto, se eligió la prueba U de Mann-Whitney ($p < 0,01$) para la comparación de la variación de los parámetros acústicos de los silbidos según el comportamiento. Se eligió este α (y no un nivel de significancia $\alpha = 0,05$) debido a los bajos tamaños de las muestras cuando fueron separadas por tipo de comportamiento, de modo de aumentar el rigor de la prueba en cada caso.

Se estimaron media y desvío estándar de la tasa de emisión de silbidos general utilizando la media de las tasas calculadas por grupo para cada archivo de grabación. Para investigar si hay correlación entre la tasa de emisión de silbidos por grupo y el tamaño del grupo se realizó la prueba de correlación de Spearman ($p < 0,05$). Para la correlación, se utilizaron los valores medios de la tasa de emisión de cada grupo, con el fin de evitar la dependencia de datos al realizar la prueba. Para la comparación de la tasa de emisión de silbidos entre comportamientos, se utilizaron los valores medios de las tasas obtenidas por grupo para cada uno de los comportamientos, y se utilizó la prueba U de Mann-Whitney ($p < 0,01$).

Todos los análisis se hicieron con el software R (R Core Team 2016).

RESULTADOS

Grupos registrados e individuos identificados

Se encontraron toninas en tres de las cuatro salidas realizadas. Se registraron ocho grupos (45 individuos), de los cuales tres fueron mixtos (con crías presentes) y cinco estuvieron compuestos por adultos y juveniles. El tamaño medio de grupo fue de 5,38 individuos (SD = 2,87, rango 2-10). Todos los grupos se observaron realizando los comportamientos de nado errático o traslado, con excepción de un grupo, que alternó entre ambos comportamientos. De los 45 individuos avistados, siete (7) fueron foto-identificados mediante la comparación de las fotografías tomadas durante el registro con las del catálogo de la Asociación Civil Yaqu Pacha Uruguay (siguiendo la metodología descrita en el capítulo I de esta tesis) (Tabla 4). De estos, dos (2) fueron identificados dos veces (Ids #5 y #9). Además, cuatro individuos fueron identificados por primera vez en Uruguay, por lo que fueron incluidos en dicho catálogo. De éstos, dos (2), también fueron identificados dos veces (#55 y #56). Por tanto, se realizaron en total 15 identificaciones. El catálogo dispone actualmente de 45 individuos foto-identificados (Anexo III).

Tabla 4. Grupos registrados e individuos identificados en el área comprendida entre La Paloma y Cabo Polonio, Rocha, entre enero y mayo de 2017.

	Grupo	Tamaño	Composición	Comportamiento	ID
24/01/2017	1	2	AJ	NE	#56*
24/01/2017	2	4	AJ	NE	-
24/01/2017	3	4	AJ	T	#5, #9
16/02/2017	1	8	MX	T	-
16/02/2017	2	3	AJ	NE	-
16/02/2017	3	10	MX	NE/T	#1, #4, #5, #6, #9, #19, #49, #55*, #56*, #57*
16/02/2017	4	10	MX	NE	-
06/05/2017	1	4	AJ	T	#55*, #58*

*Individuos registrados por primera vez en Uruguay.

Silbidos: parámetros y caracterización.

Se analizaron 71 archivos de grabación que totalizaron 2,78 horas de registro (≈ 167 min), y se obtuvieron 104 silbidos de 7 grupos (de un grupo del día 16/02/2017 no se obtuvieron silbidos). 24 silbidos (23,1% de todos los silbidos registrados) no pudieron clasificarse en ninguna categoría de contorno, porque su contorno de frecuencia no estaba claramente definido (contorno de frecuencia no identificado, CNI). Esto se debió a que eran muy débiles, o presentaban interferencia por clicks de ecolocalización o cualquier otro sonido. Por lo tanto, 80 silbidos pudieron clasificarse según su categoría de contorno. De éstos, 27 correspondieron a la categoría *multiloop* (34%) (más de un punto de inflexión) y constituyeron la categoría más frecuente. Los silbidos constantes (19%), ascendentes (19%) y ascendentes-descendentes (14%) fueron también categorías de contorno frecuentemente emitidas. Los contornos descendente (9%) y descendente-ascendente (6%) fueron los menos emitidos (Figura 11). Se lograron identificar 35 silbidos únicos, que fueron nombrados y catalogados (Anexo VI). En total se lograron 54 identificaciones, con un rango de 1 – 6 identificaciones por silbido (Tabla 5). De los 13 silbidos con 2 identificaciones, sólo 1 (URU 27, 2 repeticiones) no se emitió en secuencia, puesto que pasaron más de 15 segundos entre ambas repeticiones (Figuras 12 y 13).

Respecto a los análisis de los parámetros acústicos, sólo 43 de 104 silbidos (41,3% de todos los silbidos grabados) tuvieron una buena relación señal/ruido como para ser analizados. De éstos, 12 estaban repetidos. Por lo tanto, y para evitar el sobremuestreo de los contornos repetidos, ya que éstos suelen tener parámetros acústicos muy similares, se analizaron únicamente 31 de los 43 silbidos. La duración media de los silbidos fue de 612,6 ms (DS=519,1; rango 60-2009) y el 58,1% duró menos de 600 ms. La frecuencia mínima media fue de 4,2 kHz (DS=1,5; rango 2,1-7,4) y el 83,9% de los silbidos tuvo una frecuencia mínima entre 2,1 y 5,1 kHz. La frecuencia máxima media fue

de 11 kHz (DS=3,5; rango 5,6-17), y un 58% de los silbidos tuvieron una frecuencia máxima <12 kHz. La frecuencia media fue de 7,2 kHz (DS=1,7; rango 4,5-11,5), y el 71% de todos los silbidos tuvieron frecuencias medias entre 6,2 y 9,2 kHz (Tabla 6). Por otro lado, no hubo diferencias significativas entre la frecuencia inicial ($7,1 \pm 2,9$ kHz) y la frecuencia final ($6,5 \pm 2,3$ kHz) ($t = 1,0354$, $gl = 30$, $p\text{-valor} = 0,3088$) (Figura 14). Los estadísticos descriptivos para todas las medidas obtenidas se muestran en la Tabla 6. En la Tablas 7 y 8, se muestran estas mismas medidas, separadas por tipo de contorno de la frecuencia fundamental y por tipo de comportamiento, respectivamente.

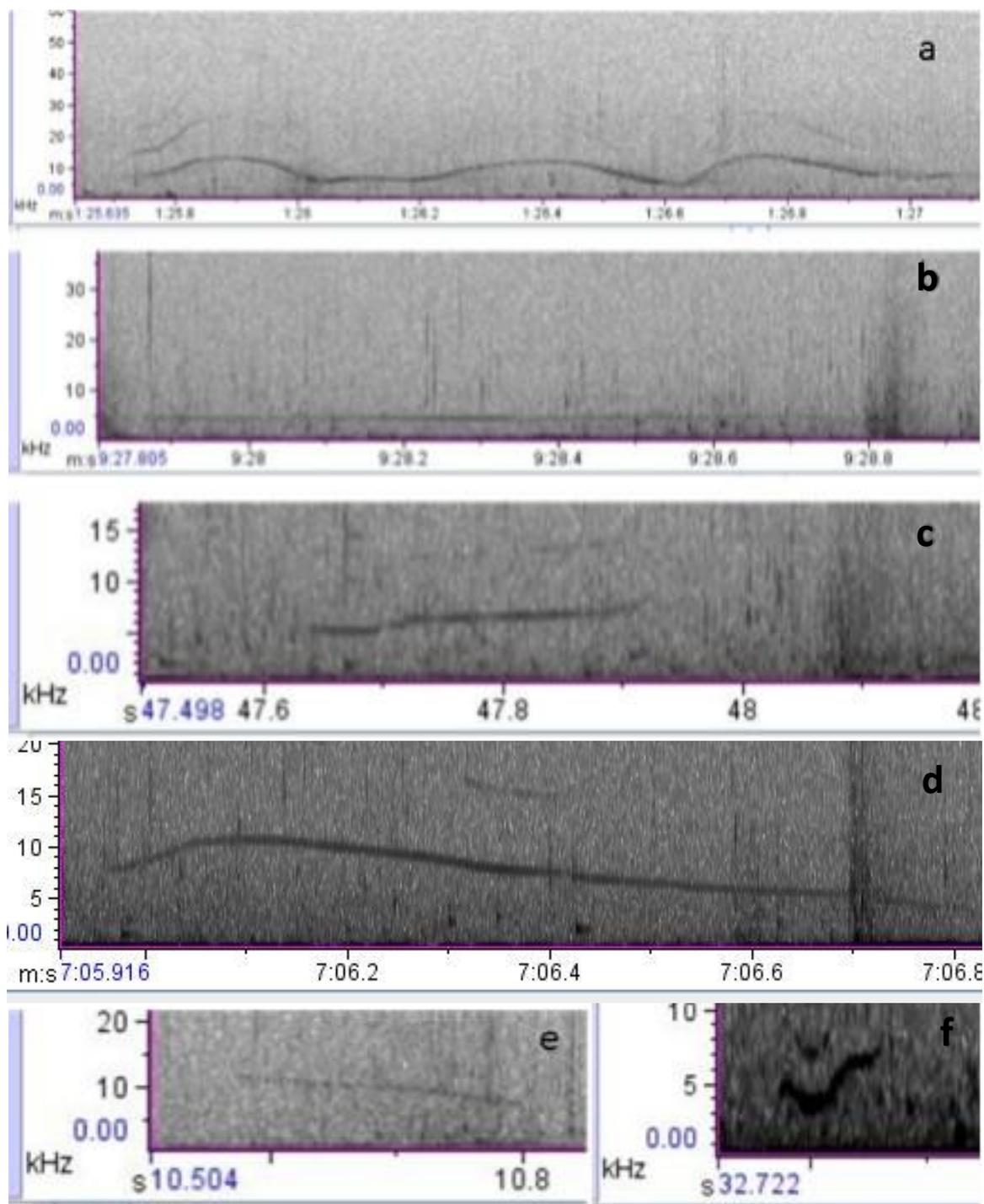
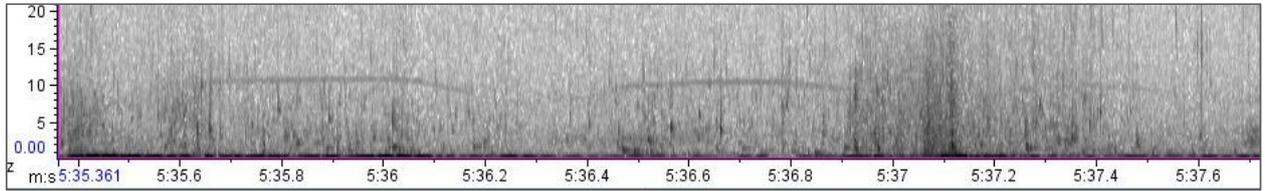


Figura 11. Contornos de frecuencia de silbidos de toninas en Uruguay: a) Multiloop; b) Constante; c) Ascendente; d) Ascendente-Descendente; e) Descendente y f) Descendente-ascendente.

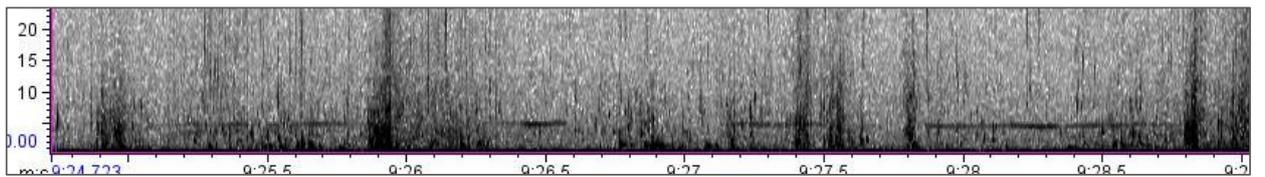
Tabla 5. Identificaciones de silbidos de toninas en Uruguay. (#ID = número de catálogo; NI= No Identificado).

#ID	Contorno frecuencia	Registros		
		24/01/2017	16/02/2017	06/05/2017
URU1	ASC-DESC	1	0	0
URU2	ASC-DESC	1	0	0
URU3	MULTI	3	0	0
URU4	DESC	2	0	0
URU5	DESC-ASC	1	0	0
URU6	ASC-DESC	1	0	0
URU7	DESC	1	0	0
URU8	CONST	2	0	0
URU9	CONST	2	0	0
URU10	CONST	1	0	0
URU11	DESC	1	0	0
URU12	ASC-DESC	1	0	0
URU13	CONST	5	0	0
URU14	CONST	1	0	0
URU15	MULTI	1	0	0
URU16	MULTI	2	0	0
URU17	ASC	1	0	0
URU18	MULTI	2	0	0
URU19	DESC-ASC	1	0	0
URU20	ASC	2	0	0
URU21	ASC	0	1	0
URU22	ASC	0	3	0
URU23	MULTI	0	1	0
URU24	ASC	0	1	0
URU25	MULTI	0	2	0
URU26	MULTI	0	1	0
URU27	MULTI	0	2	0
URU28	DESC	0	6	0
URU29	MULTI	1	0	0
URU30	MULTI	0	0	1
URU31	MULTI	0	1	0
URU32	CONST	0	2	0
URU33	ASC-DESC	0	1	0
URU34	ASC-DESC	0	1	0
URU35	DESC-ASC	0	1	0
Total de identificaciones		33	23	1
NI	varios (*)	25	20	2
Total de silbidos		58	43	3

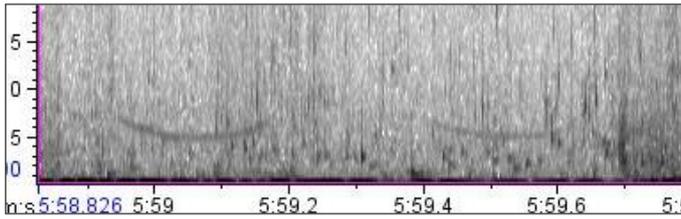
(*) 24/1/17: 4 ASC, 4 ASC-DESC, 2 CONST, 2 MULTI, 13 CNI; 16/2/2017: 4 ASC, 6 MULTI, 10 CDI; y 06/5/17: 1CONST y 1 CDI.



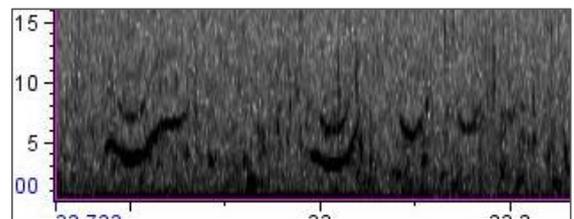
URU3



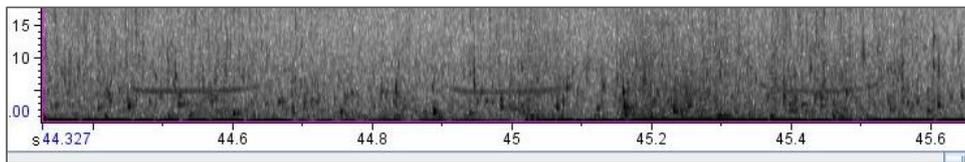
URU8 – URU9



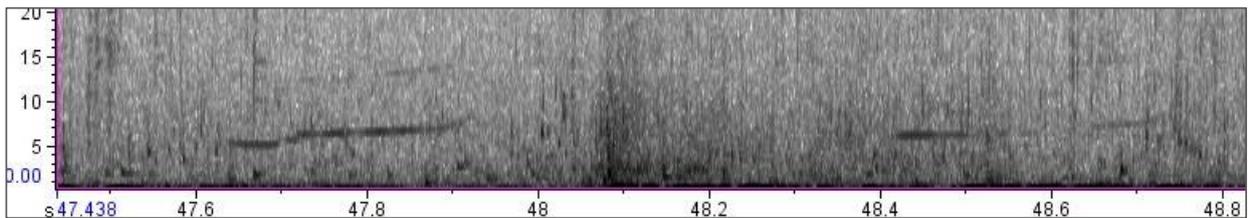
URU4



URU18

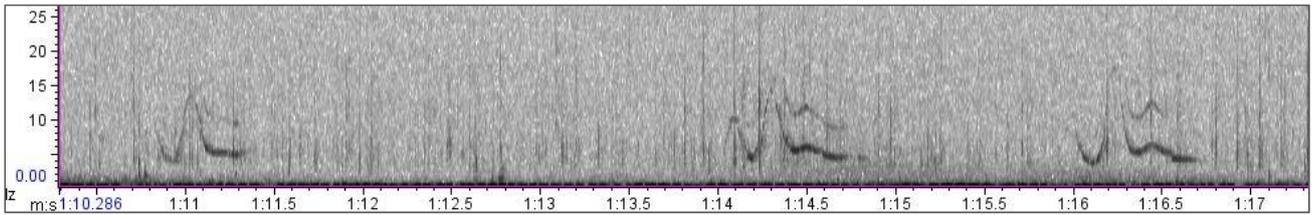


URU13

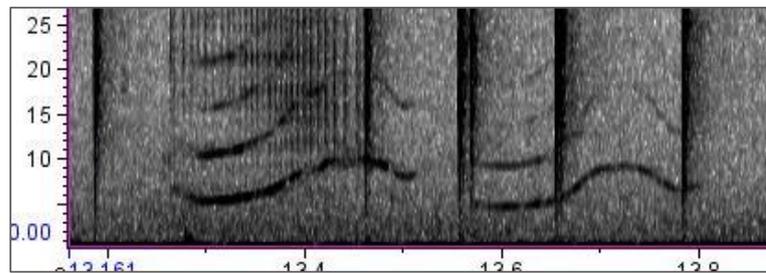


URU20

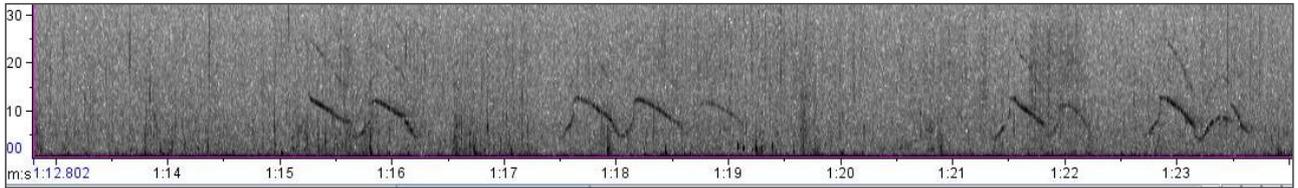
Figura 12. Silbidos repetidos y en secuencia de toninas en Uruguay (URU3, URU4, URU8, URU9, URU13, URU18 y URU20).



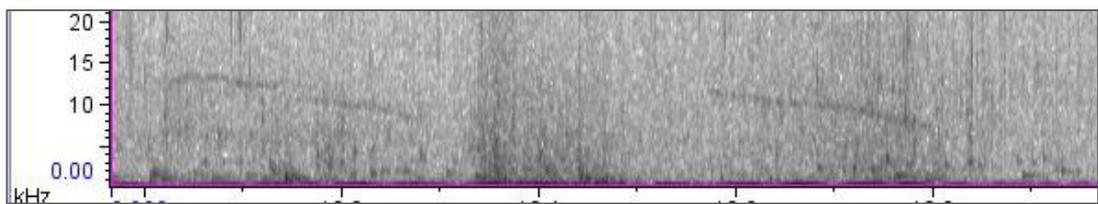
URU22



URU25



URU28



URU32

Figura 13. Silbidos repetidos y en secuencia de toninas en Uruguay (URU22, URU25, URU28 y URU32).

Tabla 6. Estadísticos descriptivos de los parámetros acústicos medidos en 31 silbidos de toninas en Uruguay.

Parámetro acústico	Media (\pm DS)	Rango
Duración (ms)	612,6 (\pm 519,1)	60- 2009
Frecuencia mínima (kHz)	4,2 (\pm 1,5)	2,1- 7,4
Frecuencia máxima (kHz)	11 (\pm 3,5)	5,6- 17
Frecuencia Inicial (kHz)	7,1 (\pm 2,9)	3,2- 11,7
Frecuencia final (kHz)	6,5 (\pm 2,3)	3,7- 13,6
Frecuencia media (kHz)	7,2 (\pm 1,7)	4,5- 11,5
Rango de frecuencias (kHz)	6,8 (\pm 3,8)	0,7- 13,7
Frecuencia del 1er cuartil (Q1) (kHz)	5,7 (\pm 1,7)	3,4- 9,4
Tiempo del 1er cuartil (Q1) (s)	0,2 (\pm 0,2)	0- 0,6
Frecuencia del 3er cuartil (Q3) (kHz)	7,8 (\pm 2,3)	4,1- 13,9
Tiempo del 3er cuartil (Q3) (s)	0,2 (\pm 0,2)	0- 0,6
Frecuencia central (kHz)	6,6 (\pm 2)	3,8- 11,6
Tiempo central (s)	0,2 (\pm 0,2)	0- 0,6
Frecuencia pico (kHz)	6,5 (\pm 2,4)	3,4- 14,3
Tiempo pico (s)	0,2 (\pm 0,2)	0- 0,6
Tiempo 1/4 (s)	0,2 (\pm 0,2)	0- 0,6
Frecuencia 1/4 (kHz)	7 (\pm 2,6)	3,3- 13,2
Tiempo 1/2 (s)	0,2 (\pm 0,2)	0- 0,6
Frecuencia 1/2 (kHz)	7,6 (\pm 3)	4,2- 16,8
Tiempo 3/4 (s)	0,2 (\pm 0,2)	0- 0,6
Frecuencia 3/4 (kHz)	7,7 (\pm 2,8)	4,1- 13,7
Número de inflexiones	1,7 (\pm 2,1)	0- 8

Tabla 7. Estadísticos descriptivos de los parámetros acústicos medidos en los silbidos (N=31), separados por tipo de contorno de la frecuencia fundamental.

Parámetro acústico	Tipo de contorno de frecuencia											
	ASC (N=3)		ASC-DESC (N=4)		CONST (N=6)		DESC (N=4)		DESC-ASC (N=3)		MULTI (N=11)	
	Media (\pm DS)	Rango	Media (\pm DS)	Rango	Media (\pm DS)	Rango	Media (\pm DS)	Rango	Media (\pm DS)	Rango	Media (\pm DS)	Rango
Duración (ms)	221,7 (\pm 140,9)	60- 318	698,5 (\pm 515)	119- 1340	427,7 (\pm 350,8)	132- 1015	751 (\pm 850,8)	228- 2009	143,7 (\pm 75,5)	90- 230	866,5 (\pm 480,8)	60- 1624
Frecuencia mínima (kHz)	3,9 (\pm 1,1)	2,8- 4,9	3,5 (\pm 1,1)	2,6- 4,8	4,5 (\pm 1,4)	3,3- 7	6,6 (\pm 1,4)	4,5- 7,4	3,7 (\pm 1,2)	2,5- 4,9	3,6 (\pm 1,3)	2,1- 7
Frecuencia máxima (kHz)	8,5 (\pm 1,1)	7,5- 9,6	14,5 (\pm 3,2)	10,1- 17	6,1 (\pm 1)	5,6- 8,1	11,3 (\pm 0,3)	11- 11,7	10,6 (\pm 2,6)	7,7- 12,5	13,4 (\pm 2,5)	6,4- 16,5
Frecuencia inicial (kHz)	4,7 (\pm 1,2)	3,3- 5,4	5,8 (\pm 1,1)	4,9- 7,3	5,1 (\pm 1,2)	4,3- 7,5	10,6 (\pm 0,8)	9,9- 11,7	6,4 (\pm 1,1)	5,1- 7,3	8,1 (\pm 3,6)	3,2- 11,7
Frecuencia final (kHz)	7,5 (\pm 0,5)	6,9- 7,8	4,1 (\pm 1,6)	3,7- 7,1	5,2 (\pm 1,3)	4,5- 7,9	7,6 (\pm 0,8)	6,5- 8,4	8 (\pm 2,3)	6,1- 10,6	6,7 (\pm 3)	4,5- 13,6
Frecuencia media (kHz)	6,2 (\pm 0,9)	5,1- 7	7 (\pm 0,5)	6,3- 7,5	5,2 (\pm 1,2)	4,5- 7,6	9 (\pm 0,3)	8,6- 9,3	7,2 (\pm 1,5)	5,7- 8,6	7,9 (\pm 1,7)	4,9- 11,5
Rango de frecuencias (kHz)	5,1 (\pm 0,9)	4,5- 6,1	11 (\pm 3,5)	5,3- 13,7	1,6 (\pm 0,8)	0,7- 2,5	4,9 (\pm 1,5)	3,9- 7,1	6,9 (\pm 1,8)	5,2- 8,7	9,9 (\pm 2,6)	3,9- 13,5
Frecuencia del 1er cuartil (Q1) (kHz)	5,1 (\pm 0,9)	4,1- 6	6 (\pm 2,2)	3,8- 9	5 (\pm 1,3)	3,8- 7,5	7,8 (\pm 0,7)	6,8- 8,3	4,8 (\pm 1,5)	3,4- 6,4	5,5 (\pm 1,6)	3,8- 9,4
Tiempo del 1er cuartil (Q1) (s)	0,1 (\pm 0)	0- 0,1	0,2 (\pm 0,2)	0,1- 0,4	0,3 (\pm 0,3)	0- 0,6	0,4 (\pm 0,3)	0- 0,6	0,1 (\pm 0,2)	0- 0,4	0,1 (\pm 0)	0- 0,1
Frecuencia del 3er cuartil (Q3) (kHz)	6,3 (\pm 0,2)	6- 6,4	9 (\pm 3,5)	5,6- 13,9	5,6 (\pm 1,2)	4,9- 7,9	9,8 (\pm 0,2)	9,8- 10,1	6,9 (\pm 2,5)	4,1- 9	8,5 (\pm 2)	5,3- 11,3
Tiempo del 3er cuartil (Q3) (s)	0,1 (\pm 0)	0- 0,1	0,2 (\pm 0,2)	0,1- 0,4	0,3 (\pm 0,3)	0- 0,6	0,4 (\pm 0,3)	0- 0,6	0,1 (\pm 0,2)	0- 0,4	0,1 (\pm 0)	0- 0,1
Frecuencia central (kHz)	5,9 (\pm 0,6)	5,3- 6,4	7,5 (\pm 2,9)	5,3- 11,6	5,3 (\pm 1,3)	4,5- 7,9	8,8 (\pm 0,5)	8,3- 9,4	5,5 (\pm 1,7)	3,8- 7,1	6,7 (\pm 1,8)	4,9- 9,8
Tiempo central (s)	0,1 (\pm 0)	0- 0,1	0,2 (\pm 0,2)	0,1- 0,4	0,3 (\pm 0,3)	0- 0,6	0,4 (\pm 0,3)	0- 0,6	0,1 (\pm 0,2)	0- 0,4	0,1 (\pm 0)	0- 0,1
Frecuencia pico (kHz)	6,3 (\pm 0,8)	5,6- 7,1	8,5 (\pm 4,1)	5,6- 14,3	5,3 (\pm 1,3)	4,1- 7,9	8,3 (\pm 1,1)	7,5- 9,8	4,9 (\pm 2)	3,4- 7,1	6,2 (\pm 2,4)	3,8- 10,9
Tiempo pico (s)	0,1 (\pm 0)	0- 0,1	0,2 (\pm 0,2)	0,1- 0,4	0,3 (\pm 0,3)	0- 0,6	0,4 (\pm 0,3)	0- 0,6	0,1 (\pm 0,2)	0- 0,4	0,1 (\pm 0)	0- 0,1
Tiempo 1/4 (s)	0,1 (\pm 0)	0- 0,1	0,2 (\pm 0,2)	0,1- 0,4	0,3 (\pm 0,3)	0- 0,6	0,4 (\pm 0,3)	0- 0,6	0,1 (\pm 0,2)	0- 0,4	0,1 (\pm 0)	0- 0,1
Frecuencia 1/4 (kHz)	5,2 (\pm 0,8)	4,3- 5,9	8,1 (\pm 2,2)	5- 9,9	5,2 (\pm 1,2)	4,5- 7,7	9,7 (\pm 0,5)	9,1- 10,1	4,8 (\pm 1)	3,6- 5,5	7,8 (\pm 3)	3,3- 13,2
Tiempo 1/2 (s)	0,1 (\pm 0)	0- 0,1	0,2 (\pm 0,2)	0,1- 0,4	0,3 (\pm 0,3)	0- 0,6	0,4 (\pm 0,3)	0- 0,6	0,1 (\pm 0,2)	0- 0,4	0,1 (\pm 0)	0- 0,1
Frecuencia 1/2 (kHz)	6 (\pm 0,3)	5,7- 6,1	8,8 (\pm 3,9)	5- 14,2	5,2 (\pm 1,2)	4,3- 7,5	9,3 (\pm 0,9)	8- 10,2	5,2 (\pm 1,1)	4,5- 6,5	9,1 (\pm 3,5)	4,2- 16,8
Tiempo 3/4 (s)	0,1 (\pm 0)	0- 0,1	0,2 (\pm 0,2)	0,1- 0,4	0,3 (\pm 0,3)	0- 0,6	0,4 (\pm 0,3)	0- 0,6	0,1 (\pm 0,2)	0- 0,4	0,1 (\pm 0)	0- 0,1
Frecuencia 3/4 (kHz)	6,1 (\pm 0,4)	5,7- 6,4	5,5 (\pm 1,8)	5,1- 9,1	5,1 (\pm 1,2)	4,1- 7,5	8,8 (\pm 0,8)	7,8- 9,7	6,5 (\pm 1,7)	4,9- 8,3	10,1 (\pm 2,9)	4,6- 13,7
Número de inflexiones	0 (\pm 0)	0- 0	1 (\pm 0)	1- 1	0 (\pm 0)	0- 0	1 (\pm 1)	1- 1	1 (\pm 0)	1- 1	3,9 (\pm 1,7)	2- 8

Tabla 8. Estadísticos descriptivos de los parámetros acústicos medidos en los silbidos separados por el comportamiento (T= traslado, NE= nado errático).

Parámetro acústico	T (N = 12)		NE (N = 16)	
	Media (\pm DS)	Rango	Media (\pm DS)	Rango
Duración (ms)	532,8 (\pm 503,1)	60- 1624	670,5 (\pm 559,3)	119- 2009
Frecuencia mínima (kHz)	3,8 (\pm 1,2)	2,1- 7	5 (\pm 1,8)	2,6- 7,4
Frecuencia máxima (kHz)	11,2 (\pm 3,2)	5,6- 14,8	10,4 (\pm 3,6)	5,8- 17
Frecuencia Inicial (kHz)	7,3 (\pm 3,3)	3,2- 11,7	6,9 (\pm 2,3)	4,3- 10,8
Frecuencia final (kHz)	7,2 (\pm 2,6)	4,5- 13,6	6 (\pm 1,8)	3,7- 8,4
Frecuencia media (kHz)	7,4 (\pm 1,8)	4,9- 11,5	7,1 (\pm 1,7)	4,5- 9,3
Rango de frecuencias (kHz)	7,5 (\pm 3,2)	0,9- 12,5	5,5 (\pm 4)	0,7- 13,7
Frecuencia del 1er cuartil (Q1) (kHz)	5,5 (\pm 1,4)	3,4- 9,4	6,2 (\pm 2)	3,8- 9
Tiempo del 1er cuartil (Q1) (s)	0,1 (\pm 0)	0- 0,1	0,4 (\pm 0,2)	0,1- 0,6
Frecuencia del 3er cuartil (Q3) (kHz)	7,8 (\pm 2,3)	4,1- 11,3	8 (\pm 2,6)	4,9- 13,9
Tiempo del 3er cuartil (Q3) (s)	0,1 (\pm 0)	0- 0,1	0,4 (\pm 0,2)	0,1- 0,6
Frecuencia central (kHz)	6,5 (\pm 1,8)	3,8- 9,8	7,1 (\pm 2,3)	4,5- 11,6
Tiempo central (s)	0,1 (\pm 0)	0- 0,1	0,4 (\pm 0,2)	0,1- 0,6
Frecuencia pico (kHz)	6,4 (\pm 2)	3,4- 10,9	7,2 (\pm 2,9)	4,1- 14,3
Tiempo pico (s)	0,1 (\pm 0)	0- 0,1	0,4 (\pm 0,2)	0,1- 0,6
Tiempo 1/4 (s)	0,1 (\pm 0)	0- 0,1	0,4 (\pm 0,2)	0,1- 0,6
Frecuencia 1/4 (kHz)	7 (\pm 3)	3,3- 13,2	7,3 (\pm 2,3)	4,5- 10,1
Tiempo 1/2 (s)	0,1 (\pm 0)	0- 0,1	0,4 (\pm 0,2)	0,1- 0,6
Frecuencia 1/2 (kHz)	7,4 (\pm 2,3)	4,2- 11,7	7,5 (\pm 3)	4,3- 14,2
Tiempo 3/4 (s)	0,1 (\pm 0)	0- 0,1	0,4 (\pm 0,2)	0,1- 0,6
Frecuencia 3/4 (kHz)	8,4 (\pm 2,8)	4,1- 13,7	6,6 (\pm 1,9)	4,5- 9,7
Número de inflexiones	2,5 (\pm 2,3)	0- 8	0,5 (\pm 0,5)	0- 1

Para todos los parámetros, con excepción del número de inflexiones, no se observaron diferencias entre comportamientos (MW, $p > 0,01$). En el caso del número de inflexiones, los silbidos utilizados durante el comportamiento de traslado tuvieron mayor número de puntos de inflexión que los utilizados durante nado errático (MW, $p < 0,01$) (Figura 15).

La media de tasa de emisión de silbidos por individuo por minuto fue de $0,27 \pm 0,30$ silbidos (rango: 0-0,99), y no hubo correlación entre la tasa de emisión de silbidos y el tamaño de grupo ($r = 0,24$, $p = 0,55$). Tampoco hubo diferencias significativas en la tasa de emisión según el comportamiento (MW, $p = 0,06$), aunque se observa que la misma tiende a ser mayor durante el comportamiento de traslado (Figura 16).

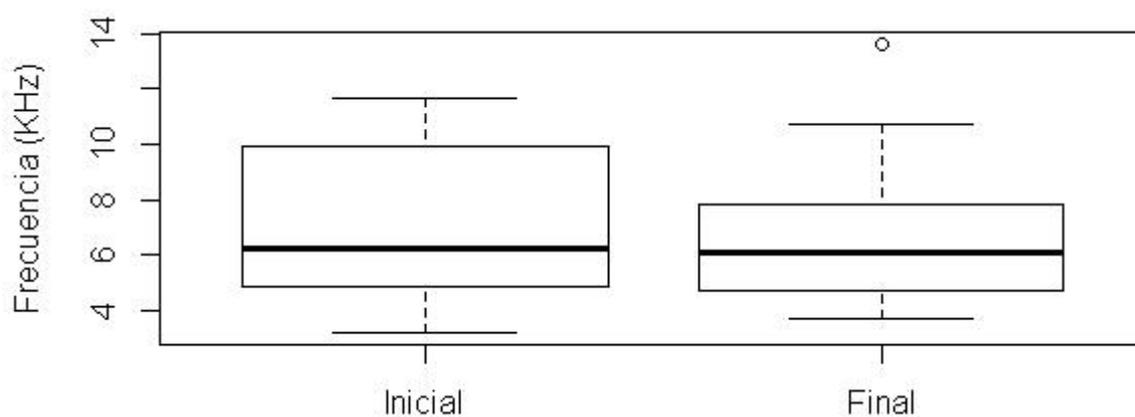


Figura 14. Distribución de los valores de la frecuencia inicial y la frecuencia final (KHz) de silbidos de toninas en Uruguay. Se muestran medianas, cuartiles de distribución y valores máximo y mínimo.

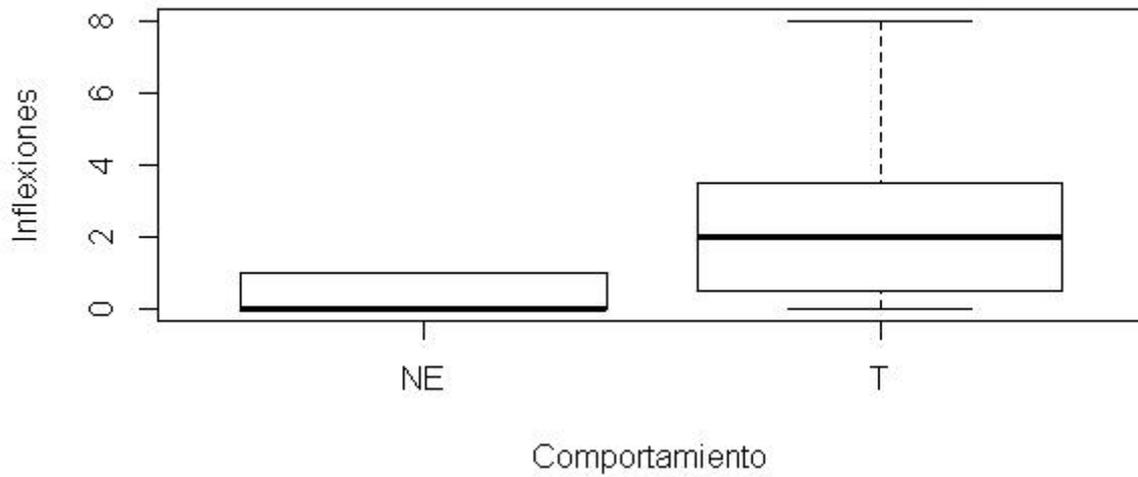


Figura 15. Distribución del número de inflexiones de los silbidos según el comportamiento de nado errático (NE) y traslado (T) de las toninas en Uruguay. Se muestran medianas, cuartiles de distribución y valores máximo y mínimo.

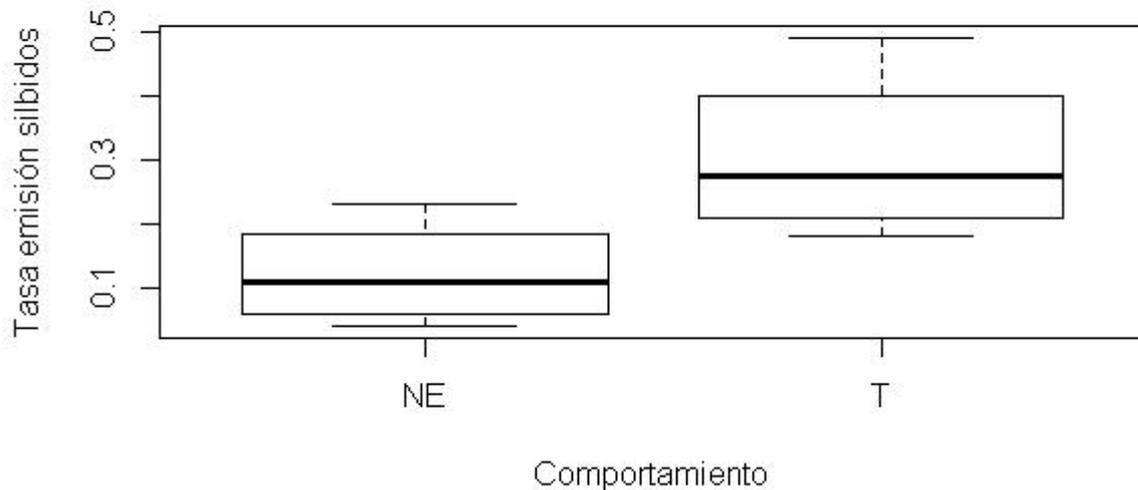


Figura 16. Tasa de emisión de los silbidos según el comportamiento de nado errático (NE) y traslado (T) de las toninas en Uruguay. Se muestran medianas, cuartiles de distribución y valores máximo y mínimo.

DISCUSIÓN

Existe muy poca información acerca de las características acústicas de las toninas en el Atlántico Sudoccidental (ASO), y Uruguay no es una excepción. La primera descripción de las características acústicas de los silbidos de la especie en nuestro país fue presentada en el año 2014, con el registro de silbidos de toninas en 5 localidades de la costa del departamento de Rocha, mediante boyas de Monitoreo Acústico Pasivo (PAM) (Tellechea *et al.* 2014), sin identificación de los individuos ni registro del comportamiento de los grupos al momento de ser grabados.

Esta tesis constituye el primer estudio para Uruguay del registro acústico de toninas, en conjunto con la observación del comportamiento de los grupos en el campo, y la identificación de los individuos mediante sesiones de fotoidentificación. En Uruguay, estos animales se observan frecuentemente realizando comportamiento de traslado (Laporta 2004), por lo que aplicar esta técnica requiere un esfuerzo muy importante. Sin embargo, fue posible obtener resultados que concuerdan con lo planteado para la especie en anteriores estudios en el ASO (Tabla 9). Se obtuvieron valores de parámetros acústicos similares a los obtenidos en las regiones más próximas a Uruguay, en especial a los registrados para Lagoa dos Patos (Azevedo *et al.* 2007) y Tramandaí (Hoffmann 2004), poblaciones donde se ha demostrado la ocurrencia del mismo morfotipo que en Uruguay.

Tabla 9. Parámetros acústicos de los silbidos de toninas (según su morfotipo) en el ASO (SR =tasa de muestreo, MiF = frecuencia mínima, MaF = frecuencia máxima, RF= rango de frecuencias, SF = frecuencia inicial, EF = frecuencia final, Dur =duración, Inf= número de puntos de inflexión).

Sitio	Morfotipo	Área	N	SR (kHz)	MiF (kHz)	MaF (kHz)	RF (kHz)	SF (kHz)	EF (kHz)	Dur (ms)	Inf
Cabo Frio, RJ, Brasil <i>Maciel et al. (2017)</i>	<i>truncatus</i>	costera	348	96	9,07	16,1	7,03	11,73	12,24	0,81	1,44
Rio de Janeiro, RJ, Brasil <i>Lima et al. (2016)</i>	<i>truncatus</i>	costera	91	96	9,9 (2,9)	17,3 (4,3)	7,4	12,3 (3,5)	13,2 (4,5)	802 (636)	1,4 (1,6)
Tramandai, RS, Brasil <i>Hoffmann (2004)</i>	<i>gephyreus</i>	costera	1768	48	4,73 (1,09)	10,38 (2,31)	5,65	5,64 (1,78)	8,59 (2,81)	390 (260)	1,28 (0,64)
Lagoa dos Patos, RS, Brasil <i>Azevedo et al. (2007)</i>	<i>gephyreus</i>	costera	788	48	5,96 (2,15)	12,21 3,20	6,25	8,28 (3,11)	8,37 3,70	550 (390)	1,42 (1,85)
Rocha, Uruguay <i>Tellechea et al. (2014)</i>	<i>gephyreus</i>	costera	4142	192	6,12 (2,29)	9,72 (4,22)	3,6	5,89 (1,78)	6,24 (3,44)	628 (209)	0,76 (1,10)
Rocha, Uruguay este estudio	<i>gephyreus</i>	costera	104	192	4,2 (1,5)	11 (3,5)	6,8	7,1 (2,9)	6,5 (2,3)	612 (519)	1,7 (2,1)
Golfo San José, Argentina <i>Wang et al. (1995)</i>	<i>gephyreus/truncatus</i>	costera	110	-	5,91 (1,50)	13,65 (1,54)	7,74	9,24 (2,74)	6,63 (2,29)	1140 (490)	1,58 (1,24)
Archipiélago San Pedro San Pablo, Brasil <i>Hoffmann et al. (2004)</i>	<i>truncatus</i>	oceánica	720	48	6,40 (2,076)	15,03 (3,43)	8,63 (3,01)	9,81 (5,13)	8,40 (3,93)	800 (400)	-
Talud Sudoccidental, RS, Brasil <i>Ribeiro (2017)</i>	<i>truncatus</i>	talud	284	96	10,19 (2,65)	15,71 (3,03)	5,53 (2,74)	12,34	13,26 (3,64)	406 (310)	1,88 (2,01)

Asimismo, los resultados de este estudio se asemejan con los registrados anteriormente para Uruguay. Sin embargo, el rango de frecuencias encontrada resultó casi el doble que el descrito por Tellechea *et al.* (2014). Esto significa que, aun disponiendo de un tamaño de muestra bastante menor, fue posible ampliar la banda de frecuencias de emisión de silbidos de la especie para Uruguay, demostrando que estas emisiones ocupan fundamentalmente un rango de entre 4 y 11 kHz. Por otro lado, no hubo diferencias entre la frecuencia inicial y la final, y esto también coincide con lo planteado previamente para Uruguay y para Lagoa dos Patos, Brasil (Azevedo *et al.* 2007).

En la Bahía San Antonio, al norte del Golfo San José, Provincia de Río Negro, Argentina, se ha observado la presencia, durante todo el año, de individuos con características morfológicas asociadas a ambos morfotipos *truncatus* y *gephyreus* (Vermeulen & Cammareri 2009). Los morfotipos tienen distintas longitudes corporales, siendo el oceánico (tipo *truncatus*) cerca de un metro más pequeño que el costero (tipo *gephyreus*) (Ott *et al.* 2016), y además se ha planteado que en delfínidos existe una relación inversa entre las longitudes corporales totales y la frecuencia de emisión de los silbidos (May-Collado *et al.* 2007). En este sentido, es posible que la MiF registrada en Argentina haya sido más alta que la reportada en esta tesis por el hecho de que estos investigadores hayan grabado individuos de ambos morfotipos a la vez.

El amplio rango de frecuencias que las toninas utilizan en Uruguay refleja la existencia de un pool de silbidos diverso, lo que podría estar relacionado con la dinámica social de fisión-fusión y la fluidez de las asociaciones (Reiss *et al.* 1997). Por otro lado, varios trabajos han planteado que las toninas desarrollan su propio repertorio individual mediante aprendizaje vocal, imitando los silbidos de sus compañeros (Janik 2000). Esto ha sido observado particularmente entre asociados muy cercanos, como díadas madre-

cría y dentro de alianzas de machos durante la separación (Watwood *et al.* 2004; King *et al.* 2013). Los silbidos copias son reconocibles fácilmente porque los copiadores modifican constantemente las propiedades acústicas de la señal cuando la copia (King *et al.* 2013). Si bien, en esta tesis, no se estudió la variabilidad de los silbidos según la composición del grupo, o la presencia de crías, se plantea que algunas toninas en Uruguay parecen tener compañeros de más largo plazo, con los que prefieren realizar ciertas actividades (Capítulo I). Por lo tanto, disponer de un pool de silbidos diverso, que estos animales puedan utilizar facilitaría estos procesos, puesto que permitiría ampliar los repertorios individuales, contribuyendo al reconocimiento de los compañeros y al mantenimiento de los vínculos sociales. Por otro lado, disponer de este pool de silbidos diverso, podría ser una ventaja para adaptarse a la heterogeneidad ambiental que ocurre a lo largo del año en la costa atlántica uruguaya. En la playa de La Coronilla, uno de los sitios con mayor ocurrencia de toninas, se encuentra la desembocadura del Canal Andreoni, que descarga grandes volúmenes de agua dulce al mar. Esta descarga puede generar, sobre todo en invierno, cuando la descarga es mayor, una disminución de la salinidad de hasta cinco veces en comparación con la Barra del Chuy, 22 km al norte de la desembocadura (Lercari & Defeo 2006). Esta descarga aporta a su vez sedimentos orgánicos, lo que además provoca un aumento en la turbidez del agua del mar (Lercari & Defeo 2006). Se ha planteado además, que tanto la salinidad como la turbidez parecen influir en la densidad de toninas cerca del Canal Andreoni, ya que la misma aumenta cuando aumentan la turbidez y la salinidad del agua del fondo (Laporta 2009). Adicionalmente, se conoce que, en el estuario del Río de la Plata, la salinidad del fondo influye directamente sobre la distribución espacial de los ensamblajes de peces (Jaureguizar *et al.* 2004), potenciales presas de las toninas. En este sentido, se ha sugerido que la variabilidad de los silbidos y los clicks, entre varias especies de pequeños odontocetos, podría estar

vinculada a las características fisicoquímicas de los ambientes en donde estas señales se propagan (Monteiro-Filho & Monteiro 2001; Berta *et al.* 2006; Oswald *et al.* 2008), y que, en aguas costeras de baja profundidad, cambios en la temperatura y la salinidad del agua aumentan el coeficiente de atenuación acústica (Richards 1998). Por lo tanto, si los cambios de salinidad afectan el modo en el que viajan las señales acústicas, es posible que afecten la comunicación entre los grupos y los individuos. En este sentido, disponer de un repertorio de silbidos con un amplio rango de frecuencias podría ser una ventaja para los individuos que ocurren en la costa atlántica uruguaya.

Varios estudios han demostrado que, en ambientes ruidosos, las toninas pueden variar los parámetros de frecuencia, aumentar la tasa de emisión, o modificar la duración de los silbidos, para evitar el enmascaramiento de las señales y facilitar su transmisión (e.g., May-Collado & Wartzok 2008; Luís *et al.* 2014; van Ginkel *et al.* 2017). En particular, se ha planteado que las toninas que ocurren en ambientes donde el ruido de fondo ocupa bandas de alta frecuencia, tienden a emitir silbidos de bajas frecuencias y con poca modulación como estrategia para evitar el enmascaramiento y la atenuación provocada por señales de alta frecuencia (Morisaka *et al.* 2005; Gospić & Picciulin 2016). Adicionalmente, otros estudios han sugerido que, ante la presencia de embarcaciones, los cambios en los parámetros acústicos de los silbidos también dependen del comportamiento de los animales, en particular cuando éstos se encuentran realizando actividades de forrajeo (Díaz López 2010; Hawkins & Gartside 2010; May-Collado & Quiñones-Lebrón 2014). Teniendo en cuenta que las toninas se observan muy frecuentemente cerca del puerto de La Paloma, que tiene mucha actividad como puerto deportivo y de pesca artesanal, es posible que la ocurrencia de silbidos de baja frecuencia y la alta proporción de silbidos constantes reportados en esta tesis sugieran que las toninas en Uruguay adoptan una estrategia similar. Sin embargo, para poder poner a

prueba esta hipótesis, es necesario realizar estudios que cuantifiquen el ruido de fondo en esta área y evalúen sus efectos sobre el comportamiento acústico de estos animales.

El hecho de que no se hayan observado diferencias significativas entre los comportamientos y la mayoría de los parámetros puede deberse a los bajos tamaños muestrales dentro de cada categoría, y no a que efectivamente no haya diferencias. Las diferencias observadas en el número de puntos de inflexión entre los comportamientos de traslado y nado errático evidencian que las toninas cambian los patrones de modulación según el comportamiento. A diferencia de varios estudios, que plantean una tasa de emisión de silbidos mayor en comportamientos de socialización y eventos vinculados al forrajeo (e.g. Jones & Sayigh 2002; Cook *et al.* 2004; Quick & Janik 2008; Luís *et al.* 2016), donde los individuos suelen estar más dispersos (Quick & Janik 2008), las toninas en Uruguay parecen emitir más silbidos durante el traslado. Aumentar la tasa de emisión puede ser una estrategia para mantener la cohesión de los grupos mientras realizan esta actividad. Si bien los datos sobre cohesión no son suficientes para poner a prueba esta hipótesis, es cierto que en el campo fue habitual observar que los grados de cohesión cambiaban con mucha frecuencia, y en el caso de los grupos más numerosos, cuando adoptaban el comportamiento de traslado, fue usual observar que se dividían en subgrupos. Por tanto, es posible que esta estrategia combinada, de silbidos con mucha modulación en conjunto a un aumento de la tasa de emisión, mantenga a estos subgrupos aún en comunicación, a pesar de estar alejados en el espacio, promoviendo y manteniendo la cohesión del grupo original. La ausencia de correlación entre la tasa de emisión y el tamaño del grupo, ha sido previamente planteada para otras poblaciones costeras de la especie (e.g. dos Santos *et al.* 2005; Luís *et al.* 2016), lo que sugiere la presencia de algunos mecanismos sociales o ambientales que posiblemente restrinjan la producción vocal, cuando el tamaño del grupo aumenta. Este tipo de estrategia

aumentaría la eficiencia de la comunicación, evitando el enmascaramiento de las señales (Quick & Janik 2008; Luís *et al.* 2016).

El silbido firma es un tipo específico de silbido, que forma parte del repertorio acústico de cada individuo y que trasmite información acerca de la identidad del emisor (Kriesell *et al.* 2014). En este sentido, los silbidos repetidos y en secuencia encontrados en este estudio, podrían constituir los silbidos firma de al menos 15 animales, casi 25% del total de individuos estimados para Uruguay. La presencia de silbidos firma altamente individualizados puede ser útil en una sociedad con dinámica fusión-fisión, donde los individuos cambian de grupos fluidamente pero aun así mantienen asociaciones de largo plazo con ciertos individuos (Smolker *et al.* 1993) como es el caso de los animales que ocurren en Uruguay (Capítulo I). Adicionalmente, se ha demostrado también que machos adultos en vida libre podrían modificar sus silbidos firma como consecuencia de cambios en sus relaciones sociales (Watwood *et al.* 2004). Son además fundamentales para el reconocimiento social a largo plazo y la memoria social, lo que facilita la cooperación y los patrones de asociación diferencial basados en las interacciones pasadas (Luís *et al.* 2016). Sin embargo, como no es posible distinguir cuáles son los individuos que emiten los silbidos, tampoco fue posible asignar cada silbido a un individuo en particular. En este sentido, sería de importancia comparar los grupos y silbidos encontrados en Uruguay, con grupos de la Lagoa dos Patos, en Brasil, para los que ya se dispone de información de fotoidentificación y silbidos por grupo.

CONCLUSIONES

- Las toninas utilizan una diversidad de contornos de silbidos. En Uruguay emiten mayoritariamente silbidos multiloop, contantes y ascendentes.
- El rango de frecuencia de emisión de silbidos se encuentra entre 4 y 11 KHz.

- Los valores de los parámetros espectrales son similares a los presentados para otras poblaciones del ASO donde ocurre el morfotipo *gephyreus*.
- La amplitud del rango de frecuencias sugiere la existencia de un pool de silbidos diverso, que los animales podrían estar utilizando para responder a los cambios frecuentes de salinidad que ocurren a lo largo del año, en la costa uruguaya.
- El uso de silbidos de baja modulación y baja frecuencia, podría ser una estrategia para evitar el enmascaramiento de las señales acústicas, debido al ruido generado por embarcaciones de pequeño y mediano porte asociadas al puerto de La Paloma.
- Aumentar la tasa de emisión de silbidos, y utilizar silbidos de alta modulación, podría ser una estrategia que utilizan los grupos, para mantener la cohesión durante el comportamiento de traslado.

CONCLUSIONES GENERALES

Los resultados de esta tesis sugieren que la población de toninas que ocurre en la costa atlántica uruguaya tiene un sistema social con dinámica de fisión-fusión, compuesto por compañeros casuales y compañeros estables, donde la mayoría de las asociaciones son débiles y no aleatorias. Algunos animales muestran preferencias por ciertos compañeros para realizar actividades de traslado o actividades vinculadas al forrajeo, mientras que otros animales mantienen vínculos más estables, asociándose para ambos tipos de comportamientos. Para establecer y mantener estos vínculos, las toninas en Uruguay utilizan una diversidad de contornos de silbidos, emitiendo mayoritariamente silbidos multiloop, contantes y ascendentes. El rango de frecuencia de emisión se ubicó entre 4 y 11 kHz, y la mayoría de los silbidos tuvo una frecuencia mínima entre 2,1 y 5,1 kHz, una frecuencia máxima menor a 12 kHz, y una duración menor a 600 ms. Los valores de los parámetros espectrales son similares a los descritos para otras poblaciones del ASO donde ocurre el morfotipo *gephyreus*. Asimismo, los resultados de este estudio se asemejan con los reportados anteriormente para Uruguay. Sin embargo, el rango de frecuencias encontrada resultó casi el doble. Esto significa que, aun disponiendo de un tamaño de muestra bastante menor, fue posible ampliar la banda de frecuencias de emisión de silbidos de la especie para Uruguay. La amplitud del rango de frecuencias sugiere la existencia de un pool de silbidos diverso, que los animales podrían estar utilizando para responder a los cambios frecuentes de salinidad que ocurren a lo largo del año, en la costa atlántica uruguaya. A su vez, el uso de silbidos de baja modulación y baja frecuencia, podría ser una estrategia para evitar el enmascaramiento de las señales acústicas, debido al ruido generado por embarcaciones de pequeño y mediano porte asociadas al puerto de La Paloma. Aumentar la tasa de emisión de silbidos, y utilizar

silbidos de alta modulación, podría ser una estrategia que utilizan los grupos, para mantener la cohesión durante el comportamiento de traslado.

En Uruguay era muy común observar toninas en las playas de Montevideo, Canelones, Maldonado y Rocha. Sin embargo, su ocurrencia en la costa estuarina ha disminuído sustancialmente en las últimas décadas. Actualmente, estos animales se observan principalmente en las áreas costeras de La Paloma, Cabo Polonio, y La Coronilla - Cerro Verde-. Cabo Polonio y La Coronilla- Cerro Verde- son áreas costero marinas protegidas por el SNAP, y la tonina fue declarada como especie de interés para la conservación por este mismo organismo. En este sentido, los planes de manejo de dichas áreas preven acciones de conservación que consideran a esta especie en particular. La población de toninas que ocurre en Uruguay es reducida, y se desconoce su estatus actual. Esto la hace especialmente vulnerable a ciertas amenazas, como la captura incidental que podrían sufrir los individuos que se desplazan hacia la Lagoa dos Patos en invierno (Laporta 2009; Fruet *et al.* 2012) o la posible construcción de un puerto de aguas profundas en las costas del departamento de Rocha, cuyo potencial impacto se desconoce. Como para las toninas, el mantenimiento de los vínculos sociales es de suma importancia para la supervivencia de los individuos, comprender y tener en consideración el rol que juegan las señales acústicas en el mantenimiento de estos vínculos es relevante. En este sentido, los resultados de esta tesis constituyen un aporte a tener en cuenta en el desarrollo de planes de manejo y conservación, y para futuros análisis de patrones de residencia, flujo génico, dinámica de transmisión de enfermedades y uso de hábitat.

RECOMENDACIONES

- Realizar estudios de redes sociales que involucren a los individuos de Uruguay y el sur de Brasil. Esto brindaría soporte adicional a la propuesta de una Unidad de Manejo integrada a ambas regiones, porque conjugaría información genética que ya se encuentra disponible, con nueva información acerca del comportamiento social de la especie en esta región del Atlántico Sudoccidental.
- Comparar los grupos y el catálogo de silbidos de Uruguay, con los datos de fotoidentificación y silbidos por grupo disponibles para el sur de Brasil. Como ocurren desplazamientos de individuos entre ambas áreas de estudio, de encontrarse grupos en Uruguay y en Lagoa dos Patos, que compartan individuos y estuvieran presentes los mismos silbidos, repetidos y en secuencia, podría ser posible aportar nueva evidencia a favor de la hipótesis de existencia del silbido firma, además de comenzar a identificar distintos silbidos firma y, potencialmente, identificar a sus emisores.
- Ampliar el número de muestreos en Uruguay con el fin de aumentar el tamaño muestral de las categorías de contorno, para determinar si existe un uso diferencial de ciertos contornos durante los distintos comportamientos. Se sugiere además poner a prueba las siguientes hipótesis: 1) si los silbidos firma son silbidos estereotipados, únicos en cada individuo, entonces el número máximo de contornos identificados como silbidos firma distintos no puede superar al tamaño poblacional estimado, lo que significa que en Uruguay, el número de silbidos firma estimados sería de aproximadamente 70 silbidos; y 2) si se estiman coeficientes de asociación entre individuos, incluyendo a los silbidos como individuos, se

observarían coeficientes de asociación muy altos entre algunos individuos y algunos silbidos.

- Realizar una comparación entre los silbidos caracterizados en esta tesis y los registrados previamente por Tellechea *et al.* (2014), haciendo énfasis en la búsqueda de contornos similares y silbidos que hayan sido registrados repetidos y en secuencia.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Acevedo-Gutiérrez, A. & Stienessen, S.C., 2004. Bottlenose Dolphins (*Tursiops truncatus*) Increase Number of Whistles When Feeding. *Aquatic Mammals*, 30(3), pp.357–362.
- Altmann, J., 1974. Observational Study of Behavior: Sampling Methods. *Behaviour*, 49(3), pp.227–267.
- Andriolo, A. *et al.*, 2017. Bioacoustics aspects of *Tursiops* registered in costal and oceanic areas in Southwest Atlantic Ocean (SWAO). In *II Encontro Internacional sobre Pesquisa e Conservação de Tursiops spp. no Atlântico Sul Ocidental*.
- Appeltans, W. *et al.*, 2011. *World Register of Marine Species*, Available at: <http://www.marinespecies.org>.
- Archie, E.A. *et al.*, 2006. Dominance rank relationships among wild female African elephants, *Loxodonta africana*. *Animal Behaviour*, 71(1), pp.117–127.
- Au, W.W.L., 1993. *The sonar of dolphins*, New York: Springer-Verlag.
- Au, W.W.L. & Hastings, M.C., 2008. *Principles of marine bioacoustics*, New York: Springer Science+Business Media.
- Au, W.W.L. & Lammers, M.O., 2007. Cetacean Acoustics. In T. D. Rossing, ed. *Handbook of Acoustics*. Springer, pp. 805–831.
- Azevedo, A.F. *et al.*, 2007. Characteristics of whistles from resident bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in southern Brazil. *Journal of the Acoustical Society of America*, 121(5 Pt1), pp.2978–2983.
- Azevedo, A.F. & Van Sluys, M., 2005. Whistles of tucuxi dolphins (*Sotalia fluviatilis*) in Brazil: Comparisons among populations. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 117(3), p.1456.
- Baker, I., Brien, J.M.O. & Berrow, S., 2017. Bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) social structure in the Shannon Estuary, Ireland, is distinguished by age- and area-related associations. *Marine Mammal Science*, 34(8), pp. 458-487.
- Ballance, L.T., 1992. Habitat use patterns and ranges of the bottlenose dolphin in the Gulf of California, Mexico. *Marine Mammal Science*, 8(3), pp.262–274.
- Baron, S.C. *et al.*, 2008. Differences in acoustic signals from delphinids in the western North Atlantic and northern Gulf of Mexico. *Marine Mammal Science*, 24, pp.42–56.
- Barreto, A.S., 2000. Variacao craniana e genetica de *Tursiops truncatus* (Delphinidae, Cetacea) (Montagu, 1821) na costa Atlantica da America do Sul. Universidade do Rio Grande, Rio Grande, Brasil.
- Barros, N.B. & Odell, D.K., 1990. Food habits of bottlenose dolphins in the southeastern United States. In S. Leatherwood & R. R. Reeves, eds. *The bottlenose dolphin*. Academic Press, Inc., pp. 309–328.
- Barros, N.B. & Wells, R.S., 1998. Prey and feeding patterns of resident bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in Sarasota Bay, Florida. *Journal of Mammalogy*, 79(3),

pp.1045–1059.

- Bastida, R. *et al.*, 2007. *Mamíferos acuáticos de Sudamerica y Antartida*. Vazquez Mazzini Editores, ed., Buenos Aires.
- Bazúa-Durán, C. & Au, W.W.L., 2002. The whistles of Hawaiian spinner dolphins. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 112(6), pp.3064–3072.
- Bejder, L., Fletcher, D. & Brager, S., 1998. A method for testing association patterns of social animals. *Animal Behaviour*, 56(3), pp.719–725.
- Berta, A., Sumich, L.S. & Kovacs, K.M., 2006. *Marine Mammals: Evolutionary Biology* 2nd ed., New York: Academic Press, Inc.
- Blanco, C., Salomon, O. & Raga, J., 2001. Diet of the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) in the western Mediterranean Sea. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, (81), pp.1053–1058.
- Blasi, M.F. & Boitani, L., 2014. Complex social structure of an endangered population of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in the Aeolian Archipelago (Italy). *PLoS ONE*, 9(12), pp.1–26.
- Bloch, D. & Mikkelsen, B., 2000. Preliminary estimates of seasonal abundance and food consumption of marine mammals in Faroese waters. In *Report of the Working Group on Marine Mammal and fisheries interactions*. Copenhagen, Denmark: NAMMCO.
- Bossart, G.D., 2006. Marine mammals as sentinel species for oceans and human health. *Oceanography*, 192(3), pp.134–137.
- Buckstaff, K.C., 2004. Effects of watercraft noise on the acoustic behavior of bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*, in Sarasota Bay, Florida. *Marine Mammal Science*, 20(4), pp.709–725.
- Burnham, K.P. & Anderson, D.R., 2002. *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*, New York: Springer-Verlag.
- Cairns, S.J. & Schwager, S.J., 1987. A comparison of association indices. *Animal Behaviour*, 35(5), pp.1454–1469.
- Caldwell, M.C. & Caldwell, D.K., 1965. Individualized Whistle Contours in Bottle-nosed Dolphins (*Tursiops truncatus*). *Nature*, 207(4995), pp.434–435.
- Caldwell, M.C. & Caldwell, D.K., 1968. Vocalization of naive captive dolphins in small groups. *Science*, (159), pp.1121–1123.
- Caldwell, M.C., Caldwell, D.K. & Tyack, P.L., 1990. Review of the signature-whistle hypothesis for the Atlantic bottlenose dolphin. In S. Leatherwood & R. R. Reeves, eds. *The bottlenose dolphin*. San Diego, California: Academic Press, Inc., pp. 199–234.
- Carwardine, M., 2002. *Whales, dolphins and porpoises*. 2nd ed., Dorling Kindersley Limited.
- Catchpole, C.K. & Slater, P.J.B., 1995. *Bird Song: Biological Themes and Variations*, Cambridge, UK: Cambridge University Press.

- Charlton-Robb, K. *et al.*, 2011. A new dolphin species, the burrunan dolphin *Tursiops australis* sp. nov., endemic to Southern Australian coastal waters. *PLoS ONE*, 6(9), pp.1–17.
- Chilvers, B.L. & Corkeron, P.J., 2002. Association patterns of bottlenose dolphins (*Tursiops aduncus*) off Point Lookout, Queensland. *Canadian Journal of Zoology*, 80, pp.973–979.
- Connor, R. & Whitehead, H., 2005. Alliances II. Rates of encounter during resource utilization: a general model of intrasexual alliance formation in fission–fusion societies. *Animal Behaviour*, 69(1), pp.127–132.
- Connor, R.C. *et al.*, 1998. Social evolution in toothed whales. *Trends in Ecology and Evolution*, 13(6), pp.228–232.
- Connor, R.C. *et al.*, 2000. The bottlenose dolphin: Social Relationships in a Fission-Fusion Society. In J. Mann *et al.*, eds. *Cetacean Societies: Field Studies of Dolphins and Whales*. The University of Chicago Press, pp. 91–126.
- Connor, R.C., Smolker, R.A. & Richards, A.F., 1992. Two levels of alliance formation among male bottlenose dolphins (*Tursiops sp.*). *Proc Natl Acad Sci U S A*, 89, pp.987–990.
- Conradt, L. & Roper, T.J., 2005. Consensus decision making in animals. *Trends in Ecology and Evolution*, 20(8), pp.449–456.
- Cook, M.L.H. *et al.*, 2004. Signature-whistle production in undisturbed free-ranging bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, 271(1543), pp.1043–9.
- Costa, A. *et al.*, 2015. Bottlenose dolphin communities from the southern Brazilian coast: Do they exchange genes or are they just neighbours? *Marine and Freshwater Research*, 66(12), pp.1201–1210.
- Costa, A. *et al.*, 2016. Offshore and coastal common bottlenose dolphins of the western South Atlantic face-to-face: What the skull and the spine can tell us. *Marine Mammal Science*, 32(4), pp.1433–1457.
- Costa, A. *et al.*, 2017. Common bottlenose dolphin ecotypes of the western South Atlantic: evidence for speciation? In *Encontro Internacional sobre Pesquisa e Conservação de Tursiops spp. no Atlântico Sul Ocidental*. Cassino, RS, Brasil.
- Curry, B.E. & Smith, J., 1997. Phylogeographic structure of the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*): stock identification and implications for management. In A. E. Dizon, S. J. Chivers, & W. F. Perrin, eds. *Molecular genetics of marine mammals*. The Society of Marine Mammalogy, Allen Press, Lawrence, pp. 227–247.
- Davidson, A.D. *et al.*, 2012. Drivers and hotspots of extinction risk in marine mammals. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(9), pp.3395–3400.
- Díaz López, B., 2010. Whistle characteristics in free-ranging bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in the Mediterranean Sea: Influence of behaviour. *Mammalian Biology - Zeitschrift für Säugetierkunde*.

- Dreher, J. & Evans, W.E., 1964. Cetacean communication. In W. N. Tavolga, ed. *Marine bioacoustics*. Oxford: Pergamon Press, pp. 373–393.
- Ducarme, F., Luque, G.M. & Courchamp, F., 2013. What are “charismatic species” for conservation biologists? *BioSciences Master Reviews*, 1(July), pp.1–8.
- Duffield, D., Ridgway, S.H. & Cornell, L.H., 1983. Hematology distinguishes coastal and offshore forms of dolphins (*Tursiops*). *Canadian Journal of Zoology*, 61, pp.930–933.
- Duque, B.R., 2017. Grupo misto de *Globicephala melas* e *Tursiops truncatus*: classificação e caracterização dos assobios registrados no oceano atlântico sul, Brasil. MSc Thesis. Universidade Federal de Juiz de Fora.
- Efron, B. & Stein, C., 1981. The jackknife estimate of variance. *The Annals of Statistics*, 9(3), pp.589–596.
- Ford, J., 2009. Dialects. In W. F. Perrin, B. Würsig, & J. G. M. Thewissen, eds. *Encyclopedia of Marine Mammals*. San Diego, California: Academic Press, Inc., pp. 310–311.
- Fossi, M. & Panti, C., 2017. Sentinel Species of Marine Ecosystems. *Oxford Research Encyclopedia of Environmental Science*.
- Frère, C.H. *et al.*, 2010. Home range overlap, matrilineal and biparental kinship drive female associations in bottlenose dolphins. *Animal Behaviour*, 80(3), pp.481–486.
- Fruet, P. *et al.*, 2012. Temporal trends in mortality and effects of by-catch on common bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*, in southern Brazil. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 92(8), pp.1–12.
- Fruet, P. *et al.*, 2014. Remarkably low genetic diversity and strong population structure in common bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) from coastal waters of the Southwestern Atlantic Ocean. *Conservation Genetics*, 15(4), pp.879–895.
- Fruet, P. *et al.*, 2015. Using mark-recapture and stranding data to estimate reproductive traits in female bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) of the Southwestern Atlantic Ocean. *Marine Biology*, 162(3), pp.661–673.
- Fruet, P. *et al.*, 2017. High genetic and ecological distinctiveness between ecotypes of bottlenose dolphins in the Southwest Atlantic Ocean. In *II Encontro Internacional sobre Pesquisa e Conservação de Tursiops spp. no Atlântico Sul Ocidental*. Cassino, RS, Brazil.
- Genoves, R.C., 2013. Estrutura social do boto, *Tursiops truncatus* (Cetacea: Delphinidae) no estuário da Lagoa dos Patos e águas costeiras adjacentes, sul do Brasil. MSc. Thesis. Universidade Federal do Rio Grande, Rio Grande.
- Gero, S. *et al.*, 2005. Behaviourally specific preferred associations in bottlenose dolphins, *Tursiops* spp. *Canadian Journal of Zoology*, 83, pp.1566–1573.
- Goodall, J., 1986. *The Chimpanzees of Gombe: Patterns of Behavior*, Cambridge, MA: Belknap Press of Harvard University Press.
- Gospic, N.R. & Picciulin, M., 2016. Changes in whistle structure of resident bottlenose

- dolphins in relation to underwater noise and boat traffic. *Marine Pollution Bulletin*, 105(1), pp.193–198.
- Gouw, T.H. & Vlugter, J.G., 1967. Physical properties of triglycerides III: ultrasonic sound velocity. *Fette Seifen Anstrichm*, 69, pp.159–164.
- Gowans, S., Würsig, B. & Karczmarski, L., 2008. The social structure and strategies of delphinids: predictions based on an ecological framework. *Advances in Marine Biology*, 53, pp.195–294.
- Hammond, P.S. *et al.*, 2009. Cetacean Offshore Distribution and Abundance in the European Atlantic (CODA). , pp.1–43.
- Hammond, P.S. *et al.*, 2012. *Tursiops truncatus*. *The IUCN red list of threatened species*, IUCN Global Species Programme Red List Unit. Available at: <http://www.iucnredlist.org/details/22563/0>
- Hawkins, E.R. & Gartside, D.F., 2010. Whistle emissions of Indo-Pacific bottlenose dolphins (*Tursiops aduncus*) differ with group composition and surface behaviors. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 127(4), pp.2652–2663.
- Herman, L.M. & Tavolga, W.N., 1980. The communication systems of cetaceans. In L. M. Herman, ed. *Cetacean Behavior: Mechanisms and Function*. New York, NY: Wiley-Interscience, pp. 149–209.
- Hersh, S.L. & Duffield, D.A., 1990. Distinction between northwest Atlantic offshore and coastal bottlenose dolphins based on hemoglobin profile and morphometry. In S. Leatherwood & R. R. Reeves, eds. *The bottlenose dolphin*. San Diego: Academic Press, Inc., pp. 129–139.
- Herzing, D.L., 2000. Acoustics and Social Behavior of Wild Dolphins: Implications for Sound Society. In R. Whitlow W. L.; Popper, A.N.; Far, ed. *Hearing by Whales and Dolphins*. New York, NY: Springer, pp. 225–272.
- Hinde, R.A., 1976. Interactions, relationships and social structure. *Man*, (11), pp.1–17.
- Hoelzel, A.R., Potter, C.W. & Best, P.B., 1998. Genetic differentiation between parapatric “nearshore” and “offshore” populations of the bottlenose dolphins. *Proceeding of the Royal Society of London*, 265, pp.1177–1183.
- Hoffmann, L.S., 2004. Um estudo de longa duração de um grupo costeiro de golfinhos *Tursiops truncatus* (Montagu, 1821) (Cetacea, Delphinidae) no sul do Brasil: Aspectos de sua biologia e bioacústica. PhD Thesis. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Brasil.
- Hoffmann, L.S., Toledo, F.L. & Freitas, T.R.O., 2008. Contribution to a behavioral data bank: association patterns and habitat use of a small group of coastal bottlenose dolphins *Tursiops truncatus*. In *Oceanografia e mudanças globais*. Sao Paulo, Brazil, pp. 88–102.
- Holekamp, K.E. *et al.*, 1997. Patterns of Association among Female Spotted Hyenas (*Crocuta crocuta*). *Journal of Mammalogy*, 78(1), pp.55–64.

- Hoyt, E., 2005. Marine Protected Areas For Whales , Dolphins and Porpoises. A World Handbook for Cetacean Habitat Conservation Earthscan, ed., Cromwell Press Ltd.
- Hustad, G.O. *et al.*, 1971. Acoustic properties of some lipids. *Chem Phys Lipids*, 7, pp.61–74.
- Janik, V.M., 1999. Pitfalls in the categorization of behaviour: a comparison of dolphin whistle classification methods. *Animal behaviour*, 57(1), pp.133–143.
- Janik, V.M., 2000. Whistle matching in wild bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). *Science*, 289, pp.1355–1357.
- Janik, V.M., 2009. Acoustic Communication in Delphinids. In M. Naguib *et al.*, eds. *Advances in the Study of Behavior: Vocal Communication in Birds and Mammals*. Academic Press, Inc., pp. 123–157.
- Janik, V.M. & Slater, P.J.B., 1997. Vocal learning in mammals. *Advances in the Study of Behavior*, 26, pp.56–99.
- Janik, V.M. & Slater, P.J.B., 1998. Context-specific use suggests that bottlenose dolphin signature whistles are cohesion calls. *Animal Behaviour*, 56(4), pp.829–838.
- Janik, V.M. *et al.*, 2013. Identifying Signature Whistles from Recordings of Groups of Unrestrained Bottlenose Dolphins (*Tursiops truncatus*). *Marine Mammal Science*, 29(1), pp.109–122.
- Jaureguizar, A.J. *et al.*, 2004. Environmental factors structuring fish communities of the Río de la Plata estuary. *Fisheries Research*, 66(2–3), pp.195–211.
- Jones, G.J. & Sayigh, L.S., 2002. Geographic Variation in Rates of Vocal Production of Free-Ranging Bottlenose Dolphins. *Marine Mammal Science*, 18(2), pp.374–393.
- Karczmarski, L., 1999. Group dynamics of humpback dolphins (*Sousa chinensis*) in the Algoa Bay region, South Africa. *Journal of Zoology*, 249(3), pp.283–293.
- Kassewitz, J. *et al.*, 2016. A Phenomenon Discovered While Imaging Dolphin Echolocation Sounds. *Journal of Marine Science: Research & Development*, 6(4).
- Kerth, G. & König, B., 1999. Fission, fusion and nonrandom associations in female Bechstein's bats (*Myotis bechsteinii*). *Behaviour*, 136(9), pp.1187–1202.
- King, S.L. *et al.*, 2013. Vocal copying of individually distinctive signature whistles in bottlenose dolphins. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, (February).
- Krebs, J.R. & Davies, N.B., 2008. Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach, p.467.
- Kriesell, H.J. *et al.*, 2014. Identification and characteristics of signature whistles in wild bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) From Namibia. *PLoS ONE*, 9(9).
- Lahille, F., 1908. Nota sobre un delfín (*Tursiops geophyreus*). *Anales del Museo de Historia Natural de Buenos Aires*, 16, pp.347–365.
- Lammers, M.O., Au, W.W.L. & Aubauer, R., 2004. A comparative analysis of echolocation

- and burst-pulse click trains in *Stenella longirostris*. In C. M. Thomas & M. Vater, eds. *Echolocation in Bats and Dolphins*. University of Chicago Press, pp. 414–419.
- Laporta, P., 2004. ¿Cómo estudiar el comportamiento en pequeños cetáceos?: La tonina *Tursiops truncatus* en La Coronilla–Cerro Verde (Rocha, Uruguay). Tesis de grado. Universidad de la República, Facultad de Ciencias, Montevideo, Uruguay.
- Laporta, P., 2009. Abundancia, distribuição e uso de habitat do boto (*Tursiops truncatus*) em Cabo Polonio e La Coronilla (Rocha, Uruguai). MSc. thesis. Universidade Federal do Rio Grande, Rio Grande.
- Laporta, P., *et al.*, 2016. Report of the Working Group on Habitat Use of *Tursiops truncatus* in the Southwest Atlantic Ocean. *LAJAM*, 11(1–2), pp.47–61.
- Laporta, P., Fruet, P.F. & Secchi, E.R., 2016. First estimate of common bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) (Cetacea, Delphinidae) abundance off Uruguayan Atlantic coast. *Latin American Journal of Aquatic Mammals*, 11(1–2), pp.144–154.
- Laporta, P. *et al.*, 2017. Movements of bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) between southern Brazil and Uruguay: an update. In *II Encontro Internacional sobre Pesquisa e Conservação de Tursiops spp. no Atlântico Sul Ocidental*. Cassino, RS, Brasil.
- Lawrence, E.A., 1991. Animals in War: History and Implications for the Future. *Anthrozoös*, 4(3), pp.145–153.
- Lázaro, M. & Praderi, R., 2000. Problems and status of species in Uruguay. In R. Huckle-Gaete, ed. *Review of the conservation status of small cetaceans in southern South America*. Bonn, Germany: UNEP/CMS Secretariat, p. 24.
- Leatherwood, S. & Reeves, R.R., 1983. *The Sierra Club handbook of whales and dolphins*, San Francisco, CA: Sierra Club Books.
- Leatherwood, S. & Reeves, R.R., 1990. *The Bottlenose Dolphin*, Academic Press, Inc.
- Leduc, R.G., Perrin, W.F. & Dizon, A.E., 1999. Phylogenetic Relationships Among the Delphinid Cetaceans Based on Full Cytochrome B Sequences. *Marine Mammal Science*, 15(3), pp.619–648.
- Lemon, R.E., 1966. Geographic variation in the song of cardinals. *Canadian Journal of Zoology*, 44(3), pp.413–428.
- Lercari, D. & Defeo, O., 2006. Efectos del Canal Andreoni en playas de Rocha: deterioro ambiental y su efecto en la biodiversidad. In R. Menafra *et al.*, eds. *Bases para la conservación y manejo de la costa uruguaya*. Montevideo: Vida Silvestre Uruguay, pp. 631–636.
- Lilly, J.C., 1963. Distress call of the bottlenose dolphin: stimuli and evoked behavioral responses. *Science*, (139), pp.116–118.
- Lima, I.M.S. *et al.*, 2016. Whistle comparison of four delphinid species in Southeastern Brazil. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 139.
- Lodi, L. *et al.*, 2016. Report of the Working Group on the Distribution of *Tursiops truncatus* in the Southwest Atlantic Ocean. *Latin American Journal of Aquatic Mammals*, 11(1–

2), pp.29–46.

- Louis, M. *et al.*, 2015. Social structure and abundance of coastal bottlenose dolphins , *Tursiops truncatus*, in the Normano-Breton Gulf , English Channel. *Journal of Mammalogy*, 96(3), pp.1–13.
- Luís, A.R., Couchinho, M.N. & dos Santos, M.E., 2014. Changes in the acoustic behavior of resident bottlenose dolphins near operating vessels. *Marine Mammal Science*, 30(4), pp.1417–1426.
- Luís, A.R., Couchinho, M.N. & dos Santos, M.E., 2016. Signature whistles in wild bottlenose dolphins: long-term stability and emission rates. *Acta Ethologica*, 19(2), pp.113–122.
- Lusseau, D. *et al.*, 2003. The bottlenose dolphin community of Doubtful Sound features a large proportion of long-lasting associations. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 54(4), pp.396–405.
- Lusseau, D. *et al.*, 2006. Quantifying the influence of sociality on population structure in bottlenose dolphins. *Journal of Animal Ecology*, 75(1), pp.14–24.
- Maciel, I.S. *et al.*, 2017. Whistles of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) off Rio de Janeiro coast, Southern Brazil. In *II Encontro Internacional sobre Pesquisa e Conservação de Tursiops spp. no Atlântico Sul Ocidental*. Cassino, RS, Brasil.
- Mann, J., 2000. Unraveling the dynamics of social life: Long term studies and observational methods. In J. Mann *et al.*, eds. *Cetacean Societies: Field Studies of Dolphins and Whales*. Chicago: University of Chicago Press, pp. 45–64.
- Mann, J. & Smuts, B., 1998. Natal attraction: allomaternal care and mother-infant separations in wild bottlenose dolphins. *Animal behaviour*, 55(5), pp.1097–1113.
- Mann, J. *et al.*, 2000. Female reproductive success in bottlenose dolphins (*Tursiops sp.*): life history, habitat, provisioning, and group-size effects. *Behavioral Ecology*, 11(2), pp.210–219.
- La Manna, G. *et al.*, 2017. Assessing geographical variation on whistle acoustic structure of three Mediterranean populations of common bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*). *Behaviour*, 154(5), pp.583–607.
- May-Collado, L.J., 2007. Phylogenetic and Ecological Significance in the Evolution of Cetacean Tonal Sounds. PhD Thesis. Florida International University, USA. pp 275.
- May-Collado, L.J. & Wartzok, D., 2007. The freshwater dolphin *Inia geoffrensis geoffrensis* produces high frequency whistles. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 121(February), pp.1203–1212.
- 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(5), pp.1229–1240.
- May-Collado, L.J. & Quiñones-Lebrón, S.G., 2014. Dolphin changes in whistle structure with watercraft activity depends on their behavioral state. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 135(4).

- May-Collado, L.J., *et al.*, 2007. Reexamining the relationship between body size and tonal signals frequency in whales: A comparative approach using a novel phylogeny. *Marine Mammal Science*, 23(3), pp.524–552.
- McGregor, P., Peake, T. & Gilbert, G., 2000. Communication, behaviour, and conservation. In L. Gosling & W. Sutherland, eds. *Behaviour and conservation*. Cambridge, UK, pp. 261–285.
- Mead, J.G. & Potter, C.W., 1995. Recognizing two populations of the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) off the Atlantic coast of North America- morphologic and ecologic considerations. *IBI Reports*, (5), pp.31–44.
- Moller, L.M., 2012. Sociogenetic structure, kin associations and bonding in delphinids. *Molecular Ecology*, 21, pp.745–764.
- Möller, L.M. *et al.*, 2008. Multi-gene evidence for a new bottlenose dolphin species in southern Australia. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 49(2), pp.674–681.
- Möller, L.M. & Harcourt, R.G., 2008. Shared Reproductive State Enhances Female Associations in Dolphins. *Research Letters in Ecology*, 2008, pp.1–5.
- Montagu, G., 1821. Description of a species of *Delphinus* which appears to be new. *Mem. Wern. Soc. Nat. Hist.*, 3, pp.75–82.
- Monteiro-Filho, E.L.A. & Monteiro, K.D., 2001. Low frequency sounds emitted by *Sotalia fluviatilis guianensis* (Cetacea: Delphinidae) in an estuarine region in southeastern Brazil. *Canadian Journal of Zoology*, 79, pp.59–66.
- Moreno, K. & Acevedo-Gutiérrez, A., 2016. The social structure of Golfo Dulce bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) and the influence of behavioural state. *Royal Society Open Science*, 3(8), p.160010.
- Morisaka, T. *et al.*, 2005. Effects of Ambient Noise on the Whistles of Indo-Pacific Bottlenose Dolphin Populations. *Journal of Mammalogy*, 86(3), pp.541–546.
- Morisaka, T. *et al.*, 2005. Geographic variations in the whistles among three Indo-Pacific bottlenose dolphin *Tursiops aduncus* populations in Japan. *Fisheries Science*, 71(3), pp.568–576.
- Norris, K.S., 1968. The evolution of acoustic mechanisms in Odontocete cetaceans. In E. T. Drake, ed. *Evolution and environment*. New Heaven: Yale University Press, pp. 297–324.
- Nunn, C.L. *et al.*, 2008. Emerging infectious diseases and animal social systems. *Evolutionary Ecology*, 22, pp.519–543.
- Olavarría, C. *et al.*, 2010. Southernmost distribution of common bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in the eastern South Pacific. *Aquatic Mammals*, 36(3), pp.288–293.
- Oswald, J.N., Rankin, S. & Barlow, J., 2008. To whistle or not to whistle? Geographic variation in the whistling behavior of small odontocetes. *Aquatic Mammals*, 34, pp.288–302.

- Ott, P.H. *et al.*, 2016. Report of the Working Group on Taxonomy and Stock Identity of bottlenose dolphins in the Southwest Atlantic Ocean. *LAJAM*, 11(1–2), pp.16–28.
- Overstrom, N.A., 1983. Association between burst-pulse sounds and aggressive behavior in captive Atlantic bottlenosed dolphins (*Tursiops truncatus*). *Zoo Biology*, 2, pp.93–103.
- Owen, E.C.G., Wells, R.S. & Hofmann, S., 2002. Ranging and association patterns of paired and unpaired adult male Atlantic bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*, in Sarasota, Florida, provide no evidence for alternative male strategies. *Canadian Journal of Zoology*, 80, pp.2072–2089.
- 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), pp.1423–1433.
- Parsons, K.M. *et al.*, 2009. The social dynamics of southern resident killer whales and conservation implications for this endangered population. *Animal Behaviour*, 77(4), pp.963–971. Available at: <http://dx.doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.01.018>.
- Poole, J.H. & Thomsen, J., 1989. Elephants are not beetles: implications of the ivory trade for the survival of the African elephant. *Oryx*, 23, pp.188–198.
- Popper, A.N., 1980. Sound emission and detection by delphinids. In John Wiley and Sons, ed. *Cetacean behavior: Mechanisms and functions*. New York, pp. 1–53.
- Quick, N.J. & Janik, V.M., 2008. Whistle Rates of Wild Bottlenose Dolphins (*Tursiops truncatus*): Influences of Group Size and Behavior. , 122(3), pp.305–311.
- Quinn, G.P. & Keough, M.J., 2002. *Experimental design and data analysis for biologists* 1st ed., Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Quintana-Rizzo, E., *et al.*, 2006. Estimated communication range of social sounds used by bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). *J. Acoust. Soc. Am.*, 120(3), pp.1671–1683.
- Reiss, D., McCowan, B. & Marino, L., 1997. Communicate and other cognitive characteristics of bottlenose dolphins. *Trends in Cognitive Sciences*, 1(4), pp.140–145.
- Rendell, L.E. *et al.*, 1999. Quantitative analysis of tonal calls from five odontocete species, examining interspecific and intraspecific variation. *Journal of Zoology*, 249(April), pp.403–410.
- Reynolds, J.E., Wells, R.S. & Eide, S.D., 2000. *The bottlenose dolphin: biology and conservation*, University Press of Florida.
- Richards, S.D., 1998. The effect of temperature, pressure, and salinity on sound attenuation in turbid seawater. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 103(1), p.205.
- Richardson, W.J. & Thomson, D., 1995. Marine mammal sounds. In W. J. Richardson *et al.*, eds. *Marine Mammals and Noise*. Academic Press, Inc., pp. 159–204.
- Rogers, C. *et al.*, 2004. The social structure of bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*, in

the Bahamas. *Marine Mammal Science*, 20(4), pp.688–708.

- R Core Team .2016. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Santos, M.B. *et al.*, 2001. Stomach contents of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in Scottish waters. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, (81), pp.873–878.
- Santos, M.E. *et al.*, 2005. Whistles of Bottlenose Dolphins (*Tursiops truncatus*) in the Sado Estuary, Portugal: Characteristics, Production Rates, and Long-Term Contour Stability. *Aquatic Mammals*, 31(4), pp.452–461.
- Sayigh, L.S. *et al.*, 1990. Signature whistles of free-ranging bottlenose dolphins *Tursiops truncatus*: stability and mother-offspring comparisons. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 26, pp.247–260.
- Sayigh, L.S. *et al.*, 1999. Individual recognition in wild bottlenose dolphins: a field test using playback experiments. *Animal behaviour*, 57(1), pp.41–50.
- Sayigh, L.S. *et al.*, 2007. Facts about signature whistles of bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*. *Animal Behaviour*, 74(6), pp.1631–1642.
- Schultz, K.W. *et al.*, 1995. Low frequency narrow-band sounds produced by bottlenose dolphins. *Marine Mammal Science*, 11(4), pp.503–509.
- Shane, S.H., 1999. Behavior and ecology of the bottlenose dolphin at Sanibel Island, Florida. In S. Leatherwood & R. Reeves, eds. *The bottlenose dolphin*. San Diego: Academic Press, Inc., pp. 245–265.
- Shane, S.H., Wells, R.S. & Würsig, B., 1986. Ecology, behavior and social organization of the bottlenose dolphin: A review. *Marine Mammal Science*, 2(1), pp.34–63.
- Sirovic, A. *et al.*, 2004. Seasonality of blue and fin whales calls and the influence of sea ice in the Western Antarctic Peninsula. *Deep-Sea Research*, 51, pp.2327–2344
- Smith, J.N. *et al.*, 2008. Songs of male humpback whales, *Megaptera novaeangliae*, are involved in intersexual interactions. *Animal Behaviour*, 76(2), pp.467–477.
- Smolker, R.A. *et al.*, 1992. Sex Differences in Patterns of Association among Indian Ocean Bottlenose Dolphins. *Behaviour*, 123(1), pp.38–69.
- 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(6), pp.393–402.
- Stafford, K.M. *et al.*, 2008. Bowhead whale springtime song off West Greenland. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 124(5), pp.3315–3323
- Steiner, W.W., 1981. Species-specific differences in pure tonal whistle vocalizations of five western North Atlantic dolphin species. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 9(4), pp.241–246
- Sutherland, W., 1998. The importance of behavioural studies in conservation biology.

Animal Behaviour, 56, pp.801–809.

- Tellechea, J.S. *et al.*, 2014. Passive acoustic monitoring of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) on the uruguayan coast: Vocal characteristics and seasonal cycles. *Aquatic Mammals*, 40(2), pp.173–184.
- Tinbergen, N., 1963. On aims and methods of ethology. *Z. Tierpsychol*, (20), pp.410–433.
- Thomsen, F., Franck, D. & Ford, J., 2002. On the communicative significance of whistles in wild killer whales (*Orcinus orca*). *Naturwissenschaften*, 89(9), pp.404–407.
- van der Schalie, W. H. *et al.*, 1999. Animals as sentinels of human health hazards of environmental chemicals. *Environmental Health Perspectives*, (107), pp.309–315.
- van Ginkel, C. *et al.*, 2017. Whistling in a noisy ocean: bottlenose dolphins adjust whistle frequencies in response to real-time ambient noise levels. *Bioacoustics*, pp.1–15.
- Vermeulen, E. & Cammareri, A., 2009. Residency patterns, abundance, and social composition of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in Bahía San Antonio, Patagonia, Argentina. *Aquatic Mammals*, 35(3), pp.378–385.
- Vermeulen, E. *et al.*, 2017. A review on the distribution, abundance, residency, survival and population structure of coastal bottlenose dolphins in Argentina. *Latin American Journal of Aquatic Mammals*, 12, pp.1–2.
- Vucetich, J.A., Peterson, R.O. & Waite, T.A., 1997. Effects of Social Structure and Prey Dynamics on Extinction Risk in Gray Wolves. *Conservation Biology*, 11(4), pp.957–965.
- Walker, W.A., 1981. Geographical variation in morphology and biology of bottlenose dolphins (*Tursiops*) in the eastern north Pacific,
- Wang, D.B., Würsig, B. & Evans, W., 1995. Comparisons of whistles among seven odontocete species. In R. A. Kastelein, A. Thomas, & P. E. Nachtigall, eds. *Sensory Systems of Aquatic Mammals*. Woerden, Netherlands: DeSpil Publishers, pp. 299–325.
- Wang, J.Y., 1999. The classification of sympatric forms of bottlenose dolphins (genus *Tursiops*) in Chinese waters. McMaster University, Hamilton, Ontario.
- Wang, J.Y., Chou, L.S. & White, N., 1999. Mitochondrial DNA analysis of sympatric morphotypes of bottlenose dolphins (genus: *Tursiops*) in Chinese waters. *Molecular Ecology*, 8, pp.1603–1612.
- Wartzok, D. & Ketten, D., 1999. *Marine Mammal Sensory Systems*. In *Biology of Marine Mammals* R. J. E. & S. A. Rommel, eds., Washington DC: Smithsonian Institution Press.
- Watwood, S.L., Tyack, P.L. & Wells, R.S., 2004. Whistle sharing in paired male bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 55(6), pp.531–543.
- Watwood, S. *et al.*, 2005. Signature whistle use by temporarily restrained and free-swimming bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*. *Animal Behaviour*, 69(6), pp.1373–

1386.

- Wells, R.S., 1991. The role of long-term study in understanding the social structure of a bottlenose dolphin community. In K. Pryor & K. S. Norris, eds. *Dolphin Societies: Discoveries and Puzzles*. Berkeley, CA: University of California Press, pp. 199–225.
- Wells, R.S. & Scott, M.D., 1999. Bottlenose dolphin *Tursiops truncatus* (Montagu, 1821). In S. H. Ridgway & R. Harrison, eds. *Handbook of marine mammals, Vol. 6: The second book of dolphins and the porpoises*. San Diego, California: Academic Press, Inc., pp. 137–182.
- Wells, R.S., Scott, M.D. & Irvine, A.B., 1987. The social structure of free-ranging bottlenose dolphins. In H. H. Genoways, ed. *Current Mammalogy*. Plenum Press: New York and London, pp. 247–305.
- Whitehead, H., 1995. Investigating structure and temporal scale in social organizations using identified individuals. *Behavioral Ecology*, 6(2), pp.199–208.
- Whitehead, H., 1997. Analysing animal social structure. *Animal Behaviour*, 53(5), pp.1053–1067.
- Whitehead, H., 2007. Selection of models of lagged identification rates and lagged association rates using AIC and QAIC. *Communications in Statistics - Simulation and Computation*, 36(6), pp.1233–1246.
- Whitehead, H., 2008. Analyzing animal societies: quantitative methods for vertebrate social analysis, University of Chicago Press.
- Whitehead, H., 2009. SOCPROG programs: Analysing animal social structures. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63(5), pp.765–778.
- Whitehead, H., 2014. SOCPROG: programs for analyzing social structure,
- Whitehead, H. & Dufault, S., 1999. Techniques for Analyzing Vertebrate Social Structure Using Identified Individuals: Review and Recommendations. In *Advances in the Study of Behavior*. Academic Press, Inc., pp. 33–74.
- Whitehead, H., Bejder, L. & Ottensmeyer, C., 2005. Testing association patterns: issues arising and extensions. *Animal Behaviour*, 69(5), pp.e1–e6.
- Wickert, J.C., 2010. Morfometria craniana do golfinho-nariz-de-garrafa, *Tursiops spp.* (Mammalia: Cetacea) do litoral norte do Rio Grande do Sul, Brasil [Cranial morphology of the bottlenose dolphin, *Tursiops spp.* (Mammalia: Cetacea) of the northern coast of Rio Grande do Sul,. Universidade do Vale do Rio dos Sinos, Sao Leopoldo, Brazil.
- Wickert, J.C. *et al.*, 2016a. Revalidation of *Tursiops gephyreus* Lahille, 1908 (Cetartiodactyla: Delphinidae) from the Southwestern Atlantic Ocean. *Report SC/66b/SM/07 to the Scientific Committee of the International Whaling Commission*.
- Wickert, J.C. *et al.*, 2016b. Revalidation of *Tursiops gephyreus* Lahille, 1908 (Cetartiodactyla: Delphinidae) from the Southwestern Atlantic Ocean. *Journal of Mammalogy*, 97(September 2016), pp.1–10.

- Wiszniewski, J., Allen, S.J. & Möller, L.M., 2009. Social cohesion in a hierarchically structured embayment population of Indo-Pacific bottlenose dolphins. *Animal Behaviour*, 77(6), pp.1449–1457.
- Wiszniewski, J., Lusseau, D. & Möller, L.M., 2010. Female bisexual kinship ties maintain social cohesion in a dolphin network. *Animal Behaviour*, 80(5), pp.895–904.
- Würsig, B. & Würsig, M., 1977. The Photographic Determination of Group Size , Composition , and Stability of Coastal Porpoises (*Tursiops truncatus*). *Science*, 198(4318), pp.755–756.
- Zar, J.H., 1999. *Biostatistical Analysis*, Englewood Cliffs, NJ.: Prentice Hall.
- Zimmer, W.M.X., 2011. *Passive acoustic monitoring of cetaceans*, Cambridge University Press.

ANEXO I: Comportamientos registrados en grupos de toninas en Uruguay. Modificado de Laporta (2004).

Alimentación Búsqueda de presa, captura de presa u otros comportamientos de forrajeo.

Nado errático Movimiento no direccional, uso del área, *milling*

Socialización Interacciones entre conoespecíficos entre las que se incluye contacto corporal, seguimiento, y comportamientos sexuales

Traslado Movimiento regular y con dirección fija, que puede ocurrir a distintas velocidades.

ANEXO II: Parámetros de frecuencia y tiempo medidos en todos los silbidos analizados.

Tiempo Inicial (<i>Begin Time</i>)	Instante de tiempo en donde comienza el silbido.
Tiempo Final (<i>End Time</i>)	Instante de tiempo en donde finaliza el silbido.
Duración (<i>Delta Time</i>)	Diferencia entre el Tiempo Final y el Tiempo Inicial.
Frecuencia Máxima (<i>High Frequency</i>)	Máxima frecuencia que puede alcanzar el silbido.
Frecuencia Mínima (<i>Low Frequency</i>)	Mínima frecuencia que puede alcanzar el silbido.
Rango de Frecuencias (<i>Delta Frequency</i>)	Diferencia entre la Frecuencia Máxima y la Frecuencia Mínima.
Frecuencia Inicial (<i>Start Frequency</i>)	Frecuencia inicial del silbido.
Frecuencia Final (<i>End Frequency</i>)	Frecuencia final del silbido.
Frecuencia Central (<i>Center Frequency</i>)	Frecuencia que divide al silbido en dos intervalos de frecuencia de igual energía.
Tiempo Central (<i>Center Time</i>)	Instante de tiempo en donde el silbido se divide en 2 intervalos de tiempo de igual energía.
Frecuencia Pico (<i>Peak Frequency</i>)	Frecuencia en la cual ocurre el pico de energía del silbido.
Tiempo Pico (<i>Peak time</i>)	Instante del silbido en donde ocurre por primera vez una muestra que alcanza la Amplitud Pico.
Frecuencia del primer cuartil (<i>1st Quartile Frequency</i>)	Frecuencia que corresponde al 25% del total de energía del silbido.
Tiempo del primer cuartil (<i>1st Quartile Time</i>)	Instante de tiempo que corresponde al momento en donde ya se acumuló 25% del total de energía del silbido.
Frecuencia del tercer cuartil (<i>3rd Quartile Frequency</i>)	Frecuencia que corresponde al 75% del total de energía del silbido.
Tiempo del tercer cuartil (<i>3rd Quartile Time</i>)	Instante de tiempo que corresponde al momento en donde ya se acumuló 75% del total de energía del silbido.
Frecuencia 1/4	Frecuencia a $\frac{1}{4}$ de la duración del silbido.
Frecuencia 1/2	Frecuencia a $\frac{1}{2}$ de la duración del silbido.
Frecuencia 3/4	Frecuencia a $\frac{3}{4}$ de la duración del silbido.

ANEXO III: Individuos fotoidentificados por primera vez en Uruguay en 2017. Se indica número y nombre de catálogo asignado. Fotografías: Paula Laporta.



#55 “Punta”



#56 “Cortado”

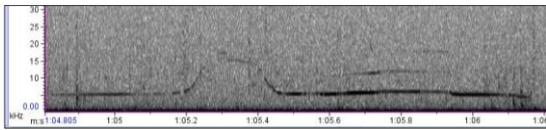


#57 “Marca recta”



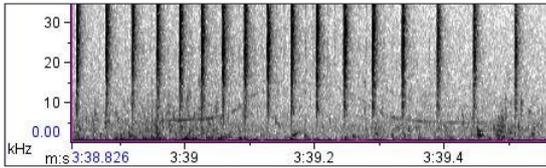
#58 “Dos pequeñas muescas arriba”

ANEXO IV: Catálogo de silbidos identificados, categorizados según contorno de frecuencia fundamental.



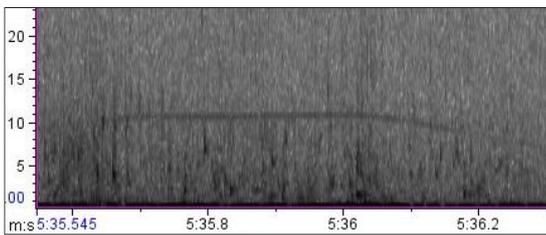
ASC-DESC

#URU1



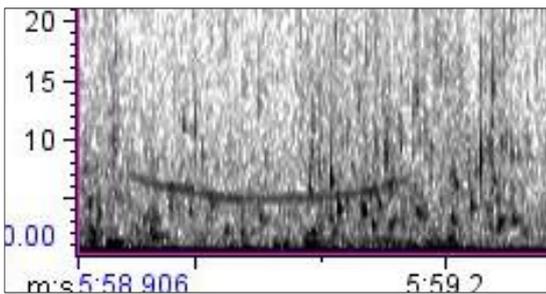
ASC-DESC

#URU2



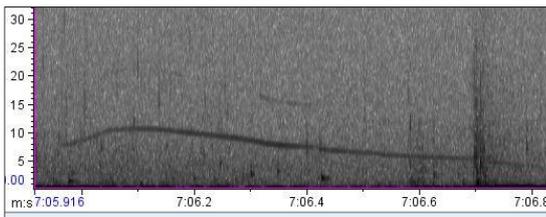
DESC

#URU3



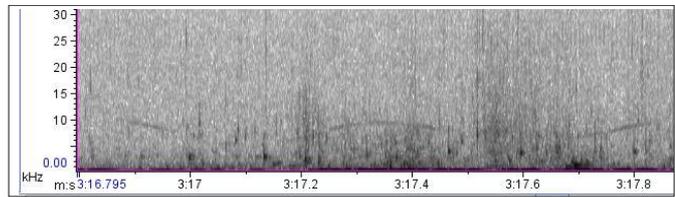
DESC-ASC

#URU4



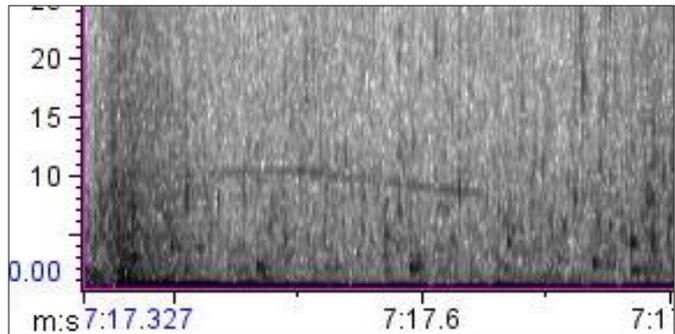
ASC-DESC

#URU5



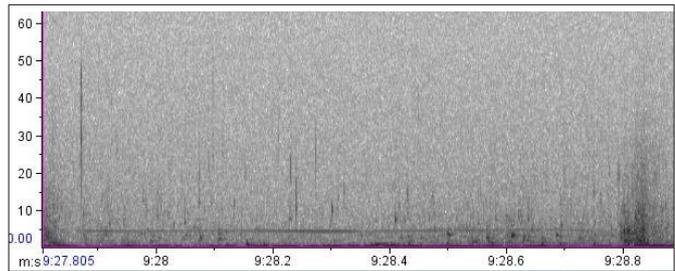
MULTI

#URU6



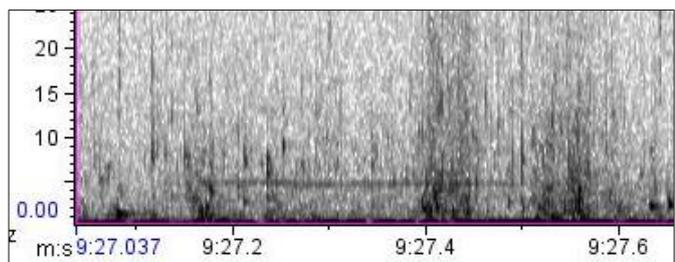
DESC

#URU7



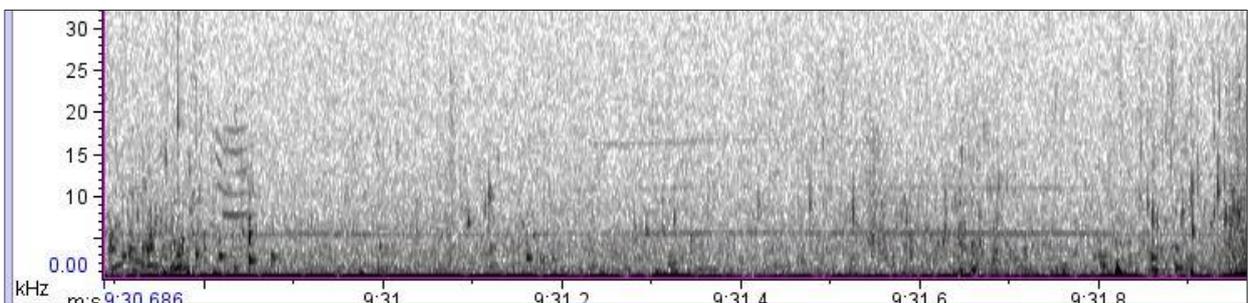
CONST

#URU8



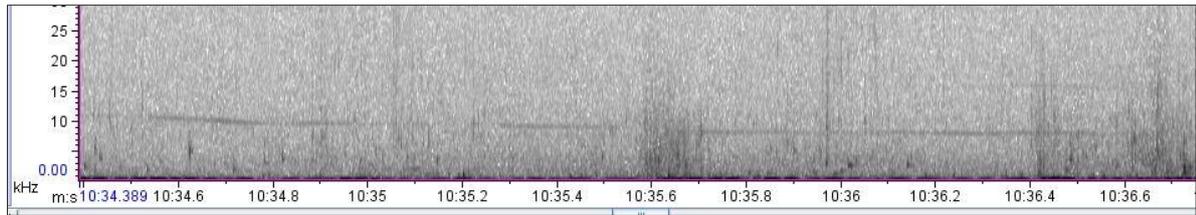
CONST

#URU9



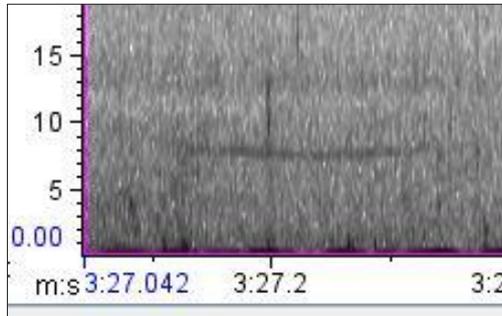
CONST

#URU10

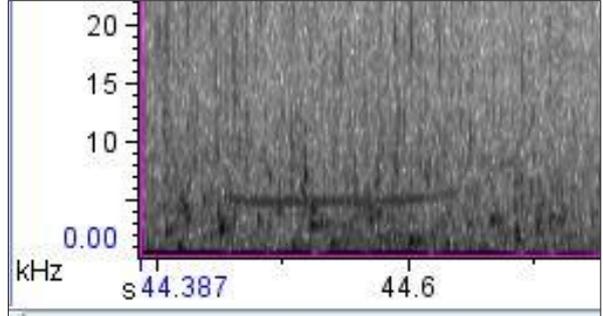


DESC

#URU11

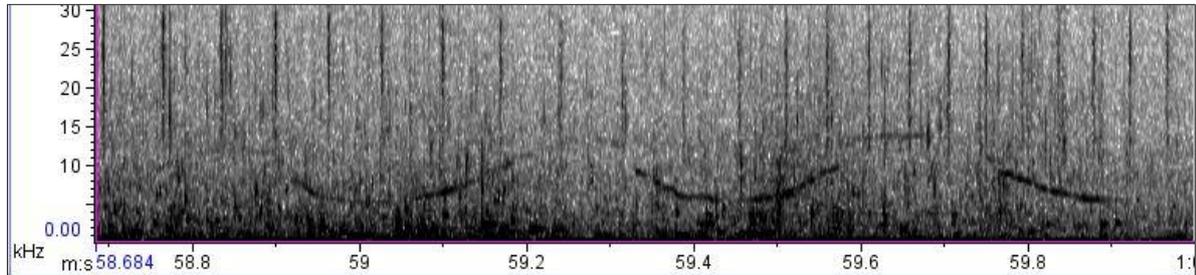


#URU12



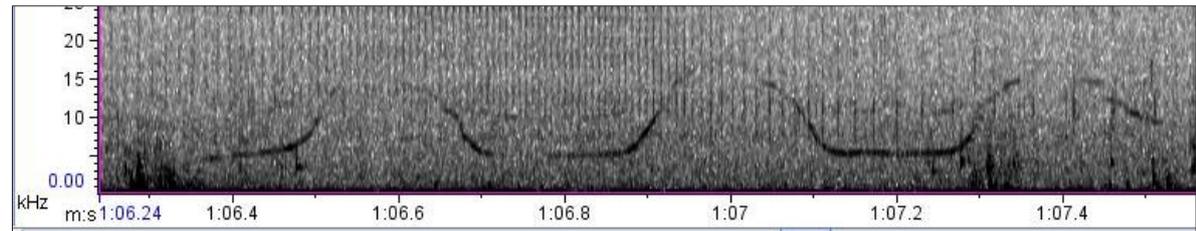
CONST

#URU13



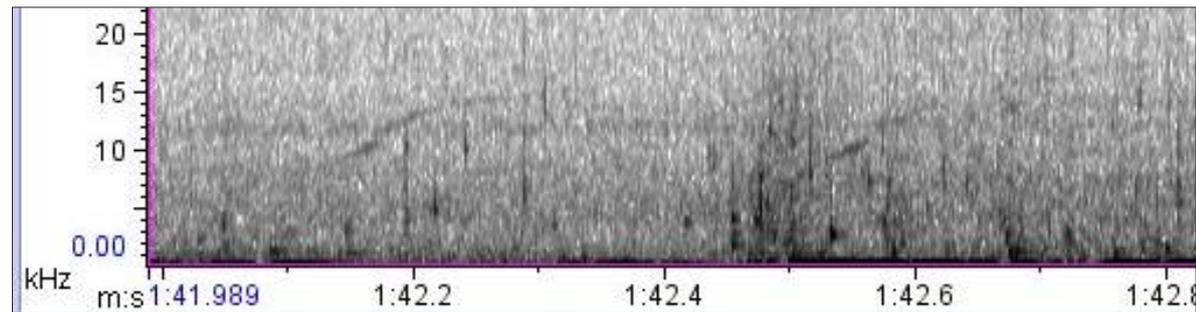
MULTI

#URU14



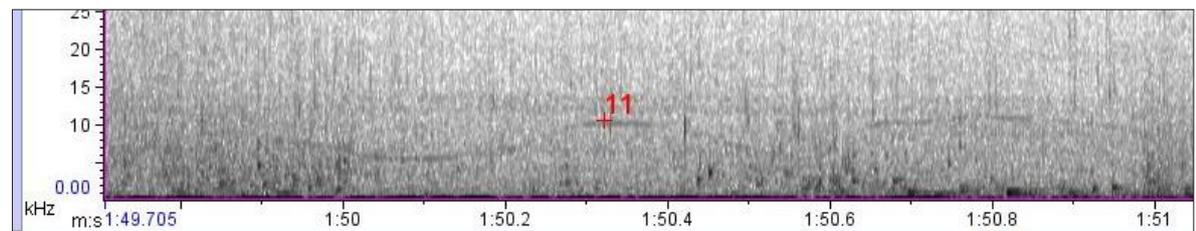
MULTI

#URU15



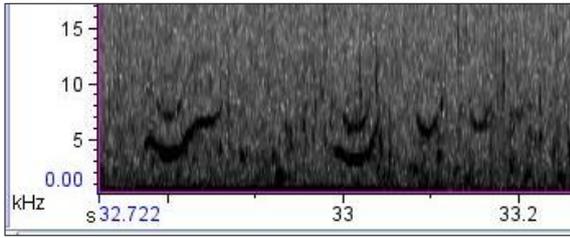
ASC (sec)

#URU16



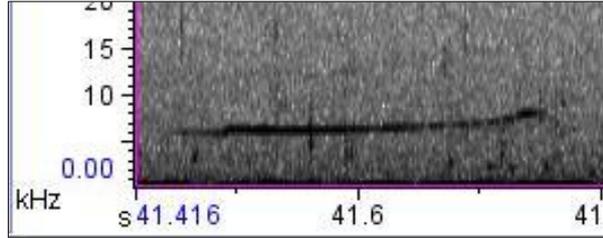
MULTI

#URU17



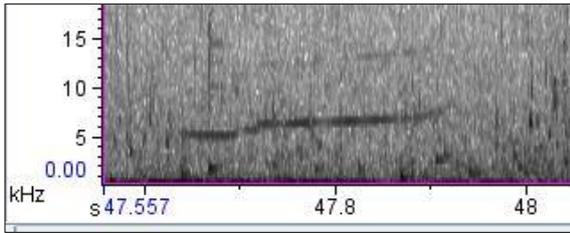
DESC-ASC (sec)

#URU18



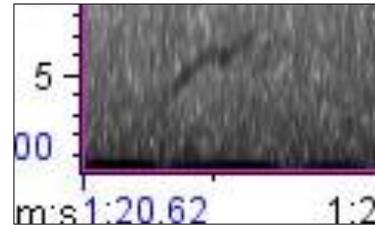
ASC

#URU19



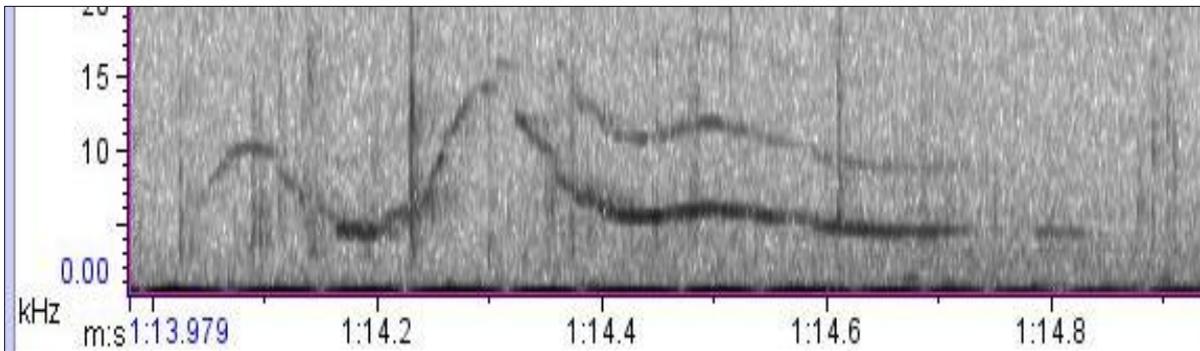
ASC

#URU20



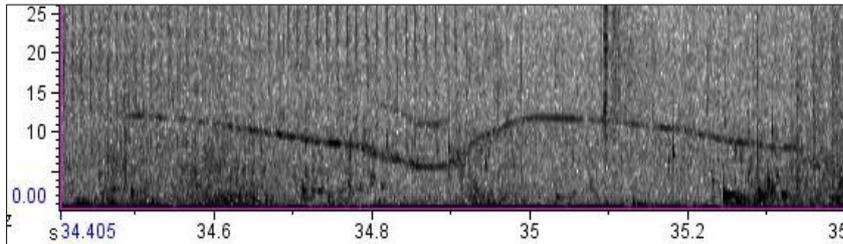
ASC

#URU21



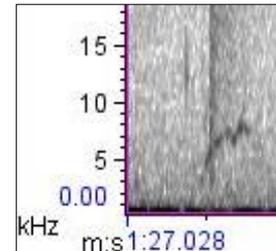
MULTI

#URU22



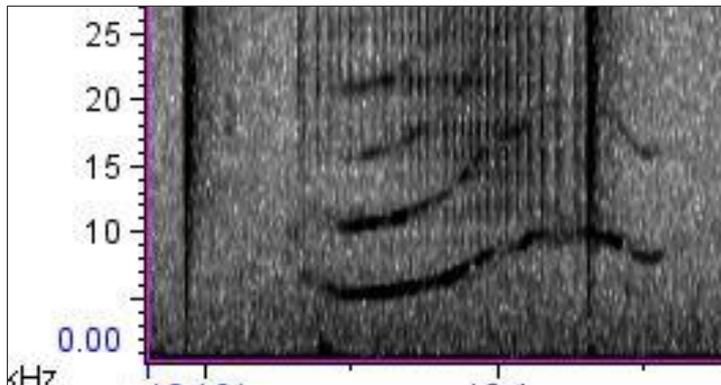
MULTI

#URU23



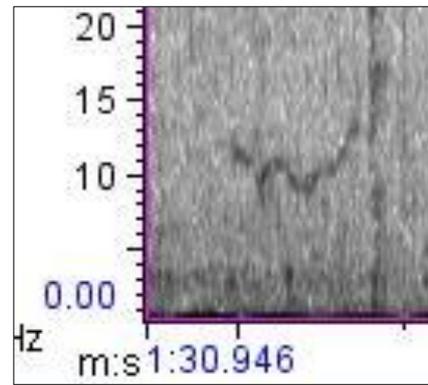
MULTI

#URU24



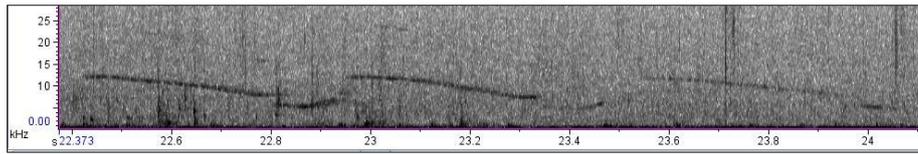
ASC-DESC

#URU25



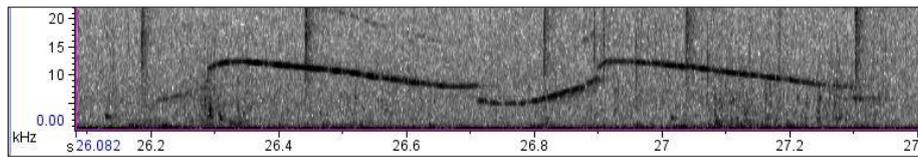
MULTI

#URU26



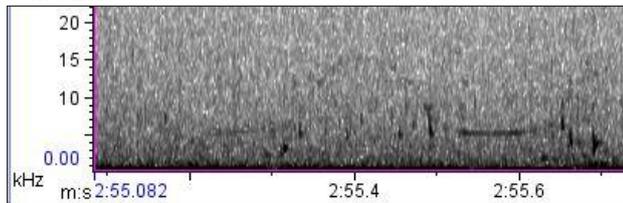
MULTI

#URU27



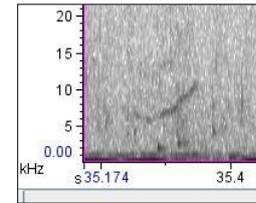
MULTI

#URU28

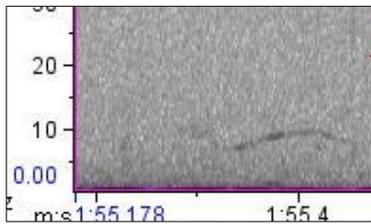


ASC-DESC

#URU29

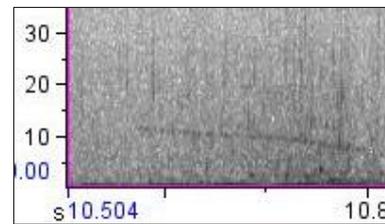


DESC-ASC #URU30



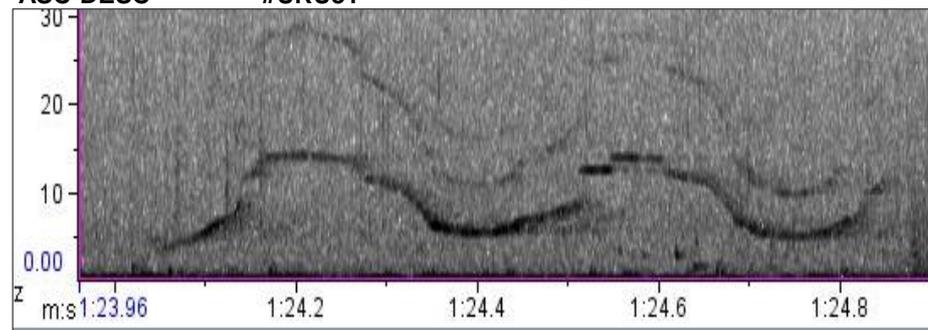
ASC-DESC

#URU31



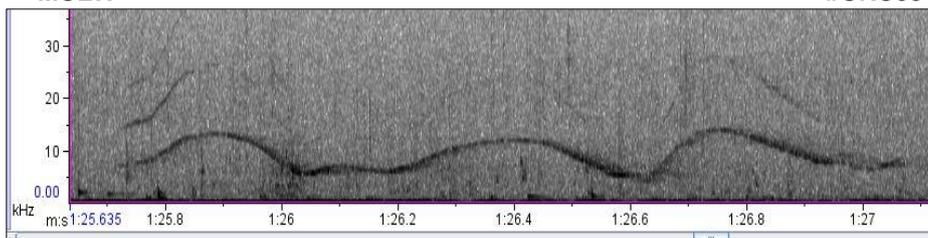
DESC

#URU32



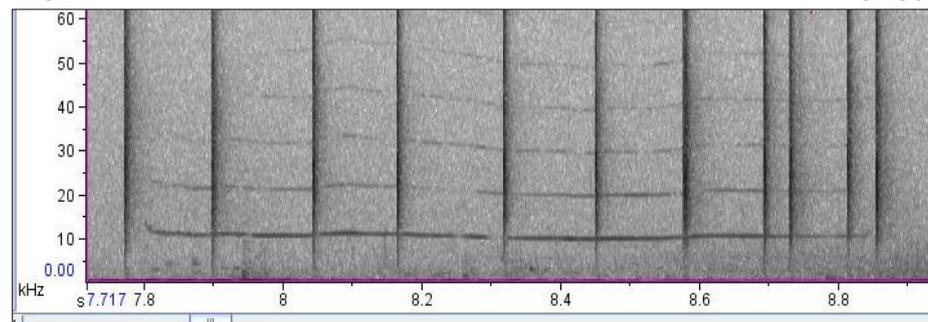
MULTI

#URU33



MULTI

#URU34



CONST

#URU35

ANEXO V: Contribuciones

Menchaca, C.; Laporta, P. & Tassino, B. En revisión. Social structure of the bottlenose dolphin *Tursiops truncatus* (Cetacea: Delphinidae) off the uruguayan atlantic ocean coast. (Mastozoología Neotropical).

Menchaca, C.; Laporta, P. & Tassino, B.; Azevedo, A.F. 2017. Los silbidos de la tonina (*Tursiops truncatus*) en la costa atlántica uruguaya. En: I Reunión de Biología del Comportamiento del Cono Sur, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, UBA, Buenos Aires, Argentina. Presentación oral.

Menchaca, C.; Laporta, P. & Tassino, B. 2017. Social structure of the bottlenose dolphin *Tursiops truncatus* (Cetacea: Delphinidae) population of the Uruguayan Atlantic Ocean. En: II Encontro Internacional sobre Pesquisa e Conservação de *Tursiops spp.* no Atlântico Sul Ocidental, Cassino, RS, Brazil. Presentación oral.

Menchaca, C.; Laporta, P. & Tassino, B.; Azevedo, A.F. 2017. Bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) whistles in the Atlantic Coast of Uruguay: preliminary results. En: II Encontro Internacional sobre Pesquisa e Conservação de *Tursiops spp.* no Atlântico Sul Ocidental, Cassino, RS, Brazil. Presentación oral.

Menchaca, C.; Laporta, P. & Tassino, B. 2015. Estructura social de la tonina *Tursiops truncatus* en la costa atlántica uruguaya. En: V Jornadas Uruguayas de Comportamiento Animal. Montevideo, Uruguay. Póster.