

**PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DEL ECUADOR
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES
ESCUELA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS**

Estructura social y propuesta metodológica para evaluar el éxito reproductivo, parentesco y endogamia en delfín nariz de botella *Tursiops truncatus*, Montagu 1821 (Cetacea: Delphinidae).

**Disertación previa a la obtención del título de Licenciado
en Ciencias Biológicas**

GONZALO FRANCISCO DOMÍNGUEZ ROMÁN

Quito, 2019

PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DEL ECUADOR

FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

ESCUELA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

Estructura social y propuesta metodológica para evaluar el éxito reproductivo, parentesco y endogamia en delfín nariz de botella *Tursiops truncatus*, Montagu 1821 (Cetacea: Delphinidae).

**Disertación previa a la obtención del título de Licenciado
en Ciencias Biológicas**

GONZALO FRANCISCO DOMÍNGUEZ ROMÁN

Quito, 2019

Certifico que la Disertación en Licenciatura en Ciencias Biológicas del señor Gonzalo Francisco Domínguez Román ha sido concluida de conformidad con las normas establecidas; por lo tanto, puede ser presentada para la calificación correspondiente.

Santiago Fernando Burneo Nuñez, M Sc.

Director de la disertación

Quito, 18 de febrero del 2018

Dedicatoria

Este trabajo es dedicado para mi padre, quién me ha apoyado, inculcado valores y la búsqueda de la verdad por medio de la ciencia. A mi hermana, quién me ha enseñado a siempre buscar soluciones y nunca dejarse vencer. Y para mi madre, a quién aún extraño.

Agradecimientos

Agradezco a la Pontificia Universidad Católica del Ecuador, por la oportunidad de desarrollar el trabajo; a Fernando Félix, Santiago Burneo, Melinda Hofmann y Rommel Montufar por la dirección y la apertura de poder desarrollar esta disertación. A la colección de mastozoología del Museo de Zoología de la PUCE que me ha formado y educado como un profesional e investigador. Al laboratorio de Biología Molecular de la universidad, por abrirme las puertas para desarrollar la fase molecular de esta disertación. Doy las gracias a Sharom Males, Juan David Robledo, José Tinajero, Nicolás Tinoco, Alejandra Camacho, Katherin Hinojosa, David Espinel, Erika Caicedo y Anaid Paladines por darme su infinto apoyo durante este periodo. Agradezco a mi familia, mis amigos y todos lo que me han tenido paciencia durante este proceso.

Tabla de contenidos

| | |
|---|----|
| RESUMEN | 1 |
| ABSTRACT | 2 |
| INTRODUCCIÓN | 3 |
| MATERIALES Y MÉTODOS | 10 |
| • Área de estudio | 10 |
| • Recorridos y fotoidentificación | 11 |
| • Base de datos de avistamientos | 11 |
| • Colección de muestras | 11 |
| • Determinación de la estructura poblacional | 12 |
| • Determinación molecular del sexo | 14 |
| RESULTADOS | 15 |
| • Recorridos y fotoidentificación | 15 |
| • Base de datos de avistamientos | 15 |
| • Determinación de la estructura poblacional | 15 |
| • Determinación molecular del sexo | 18 |
| DISCUSIÓN | 19 |
| CONCLUSIONES | 26 |
| RECOMENDACIONES | 27 |
| REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS | 30 |
| FIGURAS | 42 |
| TABLAS | 55 |
| ANEXOS | 59 |

Lista de Figuras

| | |
|--|----|
| Figura 1. Área de estudio el lado occidental del estuario interior del golfo de Guayaquil. En el recuadro amarillo se indica su ubicación en el país. | 42 |
| Figura 2. Índice de asociación de medio peso realizado por el algoritmo que se encuentra dentro del programa SOCPROG en la comunidad de los delfines de la zona de Posorja en el año 2016 índices de asociación (I) y curvas de modularidad (II)..... | 43 |
| Figura 3. Índice de asociación de medio peso realizado por el algoritmo que se encuentra dentro del programa SOCPROG en la comunidad de los delfines de la zona de Posorja en el año 2017 índices de asociación (I) y curvas de modularidad (II)..... | 44 |
| Figura 4. Índice de asociación de medio peso realizado por el algoritmo que se encuentra dentro del programa SOCPROG en la comunidad de los delfines de la zona de Posorja en el año 2018 índices de asociación (I) y curvas de modularidad (II)..... | 45 |
| Figura 5. Curva de acumulación de individuos nuevos con respecto al número de avistamientos en Posorja en los años 2016-2018. El eje X es el número acumulado de avistamientos en los tres años y Y es el número de individuos identificados. | 46 |
| Figura 6. Índices de asociación asociación de medio peso realizado por el algoritmo que se encuentra dentro del programa SOCPROG en la comunidad de los delfines de la zona El Morro en el año 2016 índices de asociación (I) y curvas de modularidad (II). | 47 |
| Figura 7. Índices de asociación asociación de medio peso realizado por el algoritmo que se encuentra dentro del programa SOCPROG en la comunidad de los delfines de la zona El Morro en el año 2017 índices de asociación (I) y curvas de modularidad (II). | 48 |
| Figura 8. Índices de asociación asociación de medio peso realizado por el algoritmo que se encuentra dentro del programa SOCPROG en la comunidad de los delfines de la zona El Morro en el año 2017 índices de asociación (I) y curvas de modularidad (II). | 49 |
| Figura 9. Curva de acumulación de individuos nuevos con respecto al número de avistamientos en El Morro en los años 2016-2018. Donde el eje X es el número acumulado de avistamientos en los tres años y Y es el número de individuos identificados. | 50 |
| Figura 10. Índice de asociación asociación de medio peso realizado por el algoritmo que se encuentra dentro del programa SOCPROG en la comunidad de los delfines de la zona Posorja-El Morro en el año 2016 índices de asociación (I) y curvas de modularidad (II)..... | 51 |
| Figura 11. Índice de asociación asociación de medio peso realizado por el algoritmo que se encuentra dentro del programa SOCPROG en la comunidad de los delfines de la zona Posorja-El Morro en el año 201 índices de asociación (I) y curvas de modularidad (II)..... | 52 |

Figura 12. Índice de asociación asociación de medio peso realizado por el algoritmo que se encuentra dentro del programa SOCPROG en la comunidad4 de los delfines de la zona Posorja-El Morro en el año 2018 índices de asociación (I) y curvas de modularidad (II)..... 53

Figura 13. Curva de acumulación de individuos nuevos con respecto al número de avistamientos en la zona Posorja-El Morro en los años 2016-2018. Donde el eje X es el número acumulado de avistamientos en los tres años y Y es el número de individuos identificados..... 54

Lista de Tablas

| | |
|--|----|
| Tabla 1. Detalle del esfuerzo invertido y los resultados de los análisis de la cantidad de tiempo invertido con las comunidades de delfines..... | 55 |
| Tabla 2. Descripción del tipo de animal dentro de ambas comunidades por el tamaño relativo. MA (Machos Adultos), FA (Hembras Adultas), S (Subadulto), C (Cría) y NI (No identificado) corresponden respectivamente a macho adulto, hembra adulta, subadulto, cría y no identificado. | 56 |
| Tabla 3. Detalle de los individuos de los cuales se tienen muestras, el tipo de animal y la identificación del sexo por medios moleculares. MA, FA, S, C y NI corresponden respectivamente a macho adulto, hembra adulta, subadulto, cría y no identificado. | 57 |
| Tabla 4. Resumen de valores de modularidad máxima y valores de coeficiente de correlación cofenético (CCC) resultantes de los índices de asociación de Posorja y El Morro entre 2016-2018..... | 58 |

Lista de Anexos

| | |
|--|----|
| Anexo 1. Matriz resumida para realizar los índices de asociación en el programa SOCPROG (matriz parcial atada a derechos de autor, solicitar datos completos a Fernando Félix). | 59 |
| Anexo 2. Valores máximos del análisis de bootstrap de los índices de asociación de Posorja y El Morro entre 2016-2018, lanzado por el programa SOCPROG.... | 60 |
| Anexo 3. Detalle de microsátélites a usar con su respectivo motivo de repetición y primers. | 61 |

RESUMEN

Los delfines nariz de botella (*Tursiops truncatus* Montagu) del área de Posorja y El Morro (provincia del Guayas), han sido estudiados desde hace más de dos décadas. Se recopilaron y analizaron los datos poblacionales de las asociaciones obtenidos entre 2016 y 2018 para explorar las asociaciones e interacciones al interior de cada comunidad y entre comunidades de delfines; adicionalmente, se realizó una revisión bibliográfica con el objetivo de proponer una metodología que evalúe el éxito reproductivo, parentesco y endogamia. Las asociaciones de los delfines que se estudiaron en esta disertación se analizaron con índices de asociación de medio peso y un *bootstrap* calculado por el programa SOCPROG 2.8; la fotoidentificación y determinación molecular del sexo de los individuos ayudó en la interpretación de los índices de asociación. En total se identificaron 38 individuos diferentes entre ambas comunidades. Los índices de asociación mostraron la variedad de las interacciones que existen entre machos, hembras, subadultos y crías al igual que los cambios de jerarquía y la determinación del grupo matrilineal (hembras reproductivas). El análisis *bootstrap* determinó que tanto las hembras adultas como las crías presentaron mayor influencia en la constitución de los grupos, lo que se ha reportado en otros grupos de cetáceos. Los machos, asociados en pares, mostraron los mayores valores de afinidad y coeficiente de agrupamiento. Los índices de asociación también proporcionaron sustento para proponer candidatos para la paternidad de las crías que han nacido en el tiempo de estudio en ambas comunidades de delfines de Posorja y el Morro. Con el objetivo de explorar las relaciones de consanguinidad entre individuos, se propone un análisis de parentesco basado en un modelo probabilístico implementado por CERVUS y FSTAT. Este modelo constituye una herramienta óptima basada en marcadores codominantes para la evaluación de las relaciones genéticas dentro de las comunidades. Adicionalmente se sugiere el cálculo de índices clásicos de la genética de poblaciones como F_{is} (endogamia), diferenciación y diversidad (H_e y H_o). Basado en estos resultados, hemos determinado la estructura social de las comunidades de delfines ubicadas en Posorja y El Morro.

Palabras clave: SOCPROG, *Tursiops truncatus*, estructura social, éxito reproductivo.

ABSTRACT

Bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus* Montagu) inhabiting the area of Posorja and El Morro (Guayas province) have been studied for more than two decades. Populational information on associations was collected and analyzed between 2016 and 2018y to explore the social structure between and among those two dolphin communities, additionally bibliographic research was done to propose a methodology to assess their reproductive success, kinship, and endogamy. Pairwise association patterns were estimated with the half weight association index and a *bootstrap* implemented in the software SOCPROG 2.8; photo identification and molecular sex determination of individuals helped to interpret individuals' association degree. A total of 38 unique dolphins were identified in these communities. The association index showed the variability of interactions among males, females, subadults and calves, as well as how dominant male hierarchies changed and also the determination of the matrilineal group (reproductive females). The *bootstrap* analysis determined that adult females and calves had the highest influence in the group constitution, which has been reported in other cetaceans. Males pairs showed high association values and clustering coefficient. This index also provided enough information to propose alleged fathers of the calves born during the study period at Posorja and El Morro communities. One of the goals of this project is to explore the consanguinity relation among individuals, as it's proposed an analysis of kinship based in a probabilistic model implemented by CERVUS and FSTAT. This model uses codominant markers as the optimum tool for genetic evaluation for communities. Additionally, I suggest the usage of classic population genetic indexes like F_{is} (endogamy), differentiation y diversity (H_e y H_o). Based upon these results, we determined the social structure of the bottlenose dolphin communities in Posorja and El Morro.

Keywords: SOCPROG, *Tursiops truncatus*, social structure, reproductive success.

INTRODUCCIÓN

En la naturaleza solamente sobreviven aquellos que tienen las mejores capacidades para desenvolverse en el ambiente, y es aquí donde actúa la selección natural y sexual (Krützen, Barré, Connor, Mann, y Sherwin, 2004). Para diferentes organismos, el rol de los individuos de la estructura social es primordial para la supervivencia y reproducción de cada uno de ellos (Harvey, Dudzinski, y Kuczaj, 2017) y se presenta en varios taxa, pasando por artrópodos, peces, algunos reptiles y mamíferos (Leu, Farine, Wey, Sih, y Bull, 2016; Lusseau y Newman, 2004). Ser parte de un grupo social tiene beneficios para los individuos que lo conforman, ya sea en una mayor eficiencia en la búsqueda de alimento (Lang y Farine, 2017; Zanardo, Parra, Diaz-Aguirre, Pratt, y Möller, 2018), transmisión de información relevante entre individuos del mismo grupo (Esteban et al., 2016; Reisinger, Beukes, Hoelzel, y de Bruyn, 2017), reducción de la depredación sobre las crías (Louis et al., 2018), cooperación en construcción de refugio (Esteban et al., 2016; Leu et al., 2016) y defensa de territorios o recursos (Louis et al., 2018; Reisinger et al., 2017). Cuando se habla de agrupaciones de individuos es importante diferenciar lo que es una comunidad de una población. Mientras que comunidad en términos ecológicos se define como un grupo de individuos de distintas especies que conviven en un área específica, el segundo es definido como un grupo de individuos de la misma especie que habitan en un área específica (Molles, 2013). Estudios en otros grupos sociales con agrupaciones no primates, han propuesto algo diferente con respecto a lo que se refiere a comunidad; en 1983, Jane Goodall llamó comunidad a un grupo de individuos de la misma especie que se encuentran en un tiempo determinado y en un área bien definida. En 1987 Wells y colaboradores utilizan el mismo concepto para diferenciar el grupo de delfines en su área de estudio, en el mismo menciona que entre comunidades son capaces de intercambiar genes. El intercambio de la información genética promueve a la diversidad intra e interpoblacional (Allendorf y Luikart, 2007); si se sigue el concepto de Dobzhanky 1970, se refiere a una unidad reproductiva dentro de la cual los individuos comparten ciertos genes (Kartavtsev y Johnson, 2016). A esta agrupación también se

la llama deme, también es definido como un grupo de individuos subdivididos o separados en una estructura en donde se reproducen de manera aleatoria (Allendorf y Luikart, 2007; Charlesworth, 2009; Wade, 2016). Al encontrarse separados en diferentes agrupaciones es primordial entender primero como es que los individuos se comportan y forman una estructura social.

Las interacciones sociales entre miembros del mismo grupo son importantes para la sobrevivencia individual, estabilidad grupal y la consecución de una pareja reproductiva (Brown, 2016; Galezo, Krzyszczyk, y Mann, 2017; Johnston, 2017). El comportamiento de un individuo es afectado por la presencia o comportamiento de otros dentro del grupo (Hinde, 1976), por lo que se ha identificado que dentro de una organización social existen tres tipos de asociación entre individuos: afiliativa (importante para fortalecer lazos entre los miembros del grupo y familiares), antagonista (con actitudes generalmente agresivas o de sumisión, por lo general se presenta este comportamiento entre machos solamente) y socio-sexual (interacciones donde uno de los individuos, generalmente un juvenil o inexperto, adquiere experiencia para la reproducción) (Harvey et al., 2017).

Tursiops es uno de los géneros de cetáceos más estudiados aunque su taxonomía sigue en controversia (Braulik et al., 2014; Wang, Chou, y White, 1999). Hasta el año 2000, la única especie conocida era *Tursiops truncatus*, pero gracias a estudios genéticos, morfológicos y osteológicos se ha logrado determinar que este género contiene al menos a dos especies: *T. truncatus* (en aguas tropicales y templadas entre los 45° N y los 47° S) y *T. aduncus* (en aguas tropicales y templadas desde el suroeste de África, hasta las costas del norte de Australia incluyendo el mar Rojo y el golfo Persa) (Bayas, Félix, y Montúfar, 2018; Braulik et al., 2014; Hammond et al., 2012; Wang et al., 1999; Wang, Chou, y White, 2000) y varios ecotipos que incluso pueden vivir en simpatría.

El delfín nariz de botella (*Tursiops truncatus*), conocido localmente como bufeo, es una especie altamente social, su distribución en el Ecuador se extiende por toda la costa, aguas abiertas y en las islas Galápagos (Boada y Tinoco, 2018; Braulik et al., 2014; Jenkins, 2009). Duffield y colaboradores (1983), describen que ésta especie tiene dos ecotipos: (i) ecotipo oceánico con poblaciones nómadas que se encuentran cercanas o

alejadas de la costa, y (ii) ecotipo costero que vive en zonas estuarinas. Estos ecotipos o poblaciones están genéticamente y ecológicamente diferenciadas (Molles, 2013). En Ecuador, se han identificado poblaciones de *T. truncatus* de los dos ecotipos (Duffield, Ridgway, y Cornell, 1983; Félix, Calderón, Vintimilla, y Bayas, 2017; Jenkins, 2009). El ecotipo oceánico al tener poblaciones tan grandes no sufre de problemas poblacionales. Por otro lado, las poblaciones costeras son mucho más vulnerables a ser afectados por actividades humanas al presentar tamaño pequeño de población y variabilidad genética baja (Braulik et al., 2014; Jenkins, 2009). Usualmente los del ecotipo costero forma grupos de una docena o menos y ocasionalmente más grande, mientras que los oceánicos forman grupos de hasta cientos de animales (Boada y Tinoco, 2018; Braulik et al., 2014; Jenkins, 2009). Aunque Braulik y colaboradores (2014), han indicado que existen reportes de poblaciones de delfines de más de 1000 individuos.

La organización social de los delfines costeros consiste en un núcleo de hembras (también llamado grupo matrilineal), emparentadas entre si (Brown, 2016; Orbach, 2016; Wells, Scott, y Irvine, 1987; Zanardo et al., 2018), que son acompañados por sus crías, algunos juveniles y un grupo de machos menos numerosos (Reisinger et al., 2017). Los machos han adoptado estrategias para monopolizar a las hembras y así asegurar el éxito de reproducción (Nishita, Shirakihara, Iwasa, y Amano, 2017), a través de alianzas o coaliciones, que pueden ser formadas por un par o tríos de machos (Connor et al., 2017; Connor y Whitehead, 2005; Wells et al., 1987).

En animales sociales la selección sexual juega un papel primordial en el éxito reproductivo de los machos. Estas interacciones pueden ser de tres tipos: competencia intrasexual (batallas entre machos por la hembra), elección de la pareja (la hembra elije con que macho copula) y copulas forzadas por parte del macho(s) (Francesco y Loy, 2016; Harvey et al., 2017; Orbach, 2016; Pearson, 2011). En delfines, las coaliciones o alianzas entre dos machos del mismo grupo mejoran las posibilidades de cópula de ambos individuos (Diaz-Aguirre, Parra, Passadore, y Möller, 2018; Wiszniewski, Brown, y Möller, 2012; Wiszniewski, Corrigan, Beheregaray, y Möller, 2011; Zanardo et al., 2018), lo que lleva a preguntarse: si es que ambos son capaces de engendrar crías por igual o si algunos de ellos tienen un mayor

éxito reproductivo. En los últimos años se han publicado estudios que intentan elucidar este tema y entender la dinámica social de los delfines (Brown, 2016; Kellar et al., 2017; Krützen et al., 2004; Miller, 2007; Oliveira et al., 2017; Orbach, 2016; Wiszniewski et al., 2012).

Para contestar la pregunta descrita anteriormente es necesario entender la estructura social y genética del grupo de estudio (Whitehead, 2009). La estructura social se analiza con observaciones directas que permitan conocer las interacciones entre los individuos (Garroway, Bowman, y Wilson, 2013; Reisinger et al., 2017). Estas interacciones son interpretadas por medio de los índices de asociación (Huang, Zhang, y Chen, 2018; Reisinger et al., 2017). A través de los años se han creado y optimizado los programas y metodologías para el análisis de las asociaciones entre individuos desde Altmann en 1974 con las guías para registrar las interacciones entre los diferentes sexos dentro de los grupos. Bateson y Martin (2007) desarrollaron una metodología y algoritmos para analizar estos índices, con los cuales se propone estudiar las comunidades del área de estudio. Programas como JWatcher que dieron las pautas para desarrollar el programa SOCPROG, con el cual se puede realizar el índice de medio peso uno de los análisis de estructura social más usados (Augusto, Rachinas-Lopes, y Dos Santos, 2012; Baker, O'Brien, McHugh, Ingram, y Berrow, 2017; Chilvers y Corkeron, 2001; Félix et al., 2017; Papale, Ceraulo, Giardino, y Buffa, 2016; Qi et al., 2017; Whitehead, 2009). La dinámica dentro de una población puede ser tan compleja que puede afectar varios niveles incluyendo la transmisión de enfermedades, las tasas de mortalidad, la capacidad de dispersión, el flujo génico y el éxito reproductivo (Kellar et al., 2017; Krebs y Davies, 1991; Whitehead, 2008).

La estructura genética de las poblaciones biológicas se realiza con múltiples técnicas moleculares, entre ellas los microsatélites. También llamados secuencias simples repetidas (simple sequences repeats. SSRs) ya que sus secuencias repetitivas (motivos) van de dos a seis nucleótidos y el número de repeticiones puede llegar a aproximadamente 100 (Allendorf y Luikart, 2007; Morrison y Mathewson, 2015). La tasa de mutación es altamente variable, de uno de cada 1000 o 10 000 nucleótidos por ciclo meiótico, se encuentran en una gran variedad de organismos vivos (Allendorf

y Luikart, 2007; McCouch et al., 1997). Al ser estos loci tan variables y polimórficos permiten estudiar en aspectos como el flujo genético entre poblaciones (Kaldre, 2018; Kartavtsev y Johnson, 2016), determinación de relaciones de parentesco (Mcfarlane et al., 2018) y éxito reproductivo (Krützen et al., 2004). También existe la ventaja de transferir loci SSRs entre especies filogenéticamente próximas; Maudet et al., (2001) lo han demostrado en su estudio entre especies de bovinos. Los marcadores microsatélites son de expresión genética neutra, esto significa que los cambios genéticos o mutaciones en estas regiones no tienen expresión fenotípica (positiva o negativa) al estar ubicados en regiones no codantes. Aun cuando se presente algún cambio en la secuencia genética no afectará en la funcionalidad del mismo y por lo tanto no tendrá una consecuencia evolutiva (positiva o negativa) (Aglieri, 2015; Kartavtsev y Johnson, 2016; Maudet, Liukart, y Taberlet, 2001; Rico et al., 2016; Sexton, Hangartner, y Hoffmann, 2014). La alta tasa de mutación permite la aparición de una alta tasa de polimorfismo para cada loci, por lo que dentro de una población puede presentarse una gran diversidad de estos (Fusté, 2012). Habitualmente se recomienda la utilización de varios de estos loci microsatélites; sin embargo, Arthofer y colaboradores (2018) menciona que la alta tasa de polimorfismo de estos marcadores permite obtener resultados consistentes con apenas un bajo número de loci microsatélites (3-5). Debido a la naturaleza codominante de los marcadores, permite realizar estudios fiables aplicando indicadores clásicos de la genética de poblaciones para explorarla, el equilibrio teórico (Hardy-Weinberg), la estructura, diversidad, endogamia, diferenciación migración, cuellos de botella entre otros elementos estructurales de las poblaciones biológicas (Arthofer, Heussler, Krapf, Schlick-steiner, y Steiner, 2018). Para realizar pruebas de Hardy-Weinberg se necesita una gran cantidad de información con el fin de obtener todos los alelos de los loci (lo que reduce el número de alelos esperados) (Allendorf y Luikart, 2007). Cuando se trata de estudios como los que son de éxito reproductivo, es necesario utilizar una mayor cantidad de alelos para aumentar la sigficancia estadística. Krutzen en su estudio del 2004 utiliza ocho microsatélites para completar este objetivo, pero recomienda aumentar el número para aumentar la certeza de los resultados. Cuando se contrastan

los artículos de Krützen (2004) y Arthofer (2018), difieren principalmente en el número de loci que son necesarios para poder realizar un estudio poblacional; Arthofer (2018), comenta que hay un margen de error del 5 % cuando se usan menos de ocho loci (la misma cantidad que en Krützen). Lo que el aumentar la cantidad de loci pueda llevarnos a un menor margen de error, aún cuando haya la contraparte de tiempo y presupuesto.

Una técnica para estudiar el éxito reproductivo de los individuos es las pruebas de paternidad (Amos et al., 2001; Frankham, Ballou, y Briscoe, 2010; Krützen et al., 2004; Leatherwood y Reeves, 1990). Los delfines son animales acuáticos y promiscuos; las hembras adoptan una estrategia de copular con varios machos de tal manera que eso disminuya la posibilidad de infanticidio dentro de la agrupación (Francesco y Loy, 2016; Miller, 2007). Varios autores han usado esta prueba para determinar la posibilidad de un macho candidato a ser el padre de las crías dentro de una agrupación de individuos (Islas, 2009; Krützen et al., 2004; Krützen, Valsecchi, Connor, y Sherwin, 2001; Martien et al., 2012; Nykänen et al., 2018; Parsons, Noble, Reid, y Thompson, 2002; Vollmer y Rosel, 2017; Wiszniewski et al., 2012; Zanardo et al., 2018).

El análisis de la estructura social en conjunto con el estudio de microsatélites, facilita el entendimiento de la organización social de grupos de cetáceos (principalmente por su comportamiento evasivo y avistamiento difícil). Los índices de asociación, que analizan la estructura social, permiten determinar las coaliciones dominantes y el grupo matrilineal (hembras reproductivas), para identificar padres candidatos para las crías que se agregan a las poblaciones. Los microsatélites descartan o confirman a los machos candidatos que se presentan dentro de la agrupación, como padres de las crías.

Esta investigación tiene como objetivo aportar al conocimiento de la estructura social de los delfines costeros que habitan en Posorja y El Morro, a través de una investigación bibliográfica sobre el tema. Adicionalmente, se propondrá técnicas y métodos efectivos para el muestreo, análisis y evaluación del éxito reproductivo, parentesco y la endogamia de las poblaciones de delfines en el estuario interior del golfo de Guayaquil,

Ecuador. De tal manera, esta investigación será un documento de referencia para la conservación de esta especie en el país, por cuanto la población de delfines en el golfo de Guayaquil ha experimentado decrecimiento considerable. Si bien no está en peligro de extinción, no se sabe las consecuencias que su desaparición puede acarrear en el ecosistema.

OBJETIVOS

OBJETIVO GENERAL

Evaluar la estructura social de las comunidades del delfín nariz de botella, *Tursiops truncatus*, de Posorja y el Morro, en el estuario interior del Golfo de Guayaquil, Ecuador, y definir una metodología que permita evaluar las estrategias reproductivas de los machos.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Analizar los patrones de asociación entre los individuos de las comunidades de delfines de Posorja y el Morro.
- Categorizar por estructura etaria y género la comunidad de delfines de Posorja y el Morro.
- Diseñar los métodos para determinar el éxito reproductivo de los machos, el parentesco y el coeficiente de endogamia intra e intercomunidades.

MATERIALES Y MÉTODOS

- **Área de estudio**

El área de estudio comprende alrededor de 100 km² alrededor de Posorja y el estero de El Morro, provincia del Guayas, cantón Guayaquil (Figura 1) (S 2° 37,612'; W 80° 15,144'). Este estudio es parte de un esfuerzo a largo plazo que se ha realizado por casi tres décadas en el estuario interior del golfo de Guayaquil para conocer aspectos poblacionales del bufeo costero y sus tendencias (Félix, 1994, 1997; Félix et al., 2017). La zona se caracteriza como de tipo estuarina, con una gran extensión de manglares y esteros. Parte de esta zona está contenida dentro del Refugio de Vida Silvestre El Morro, con una extensión de 10 230 ha (MAE, 2010). Los habitantes de la zona se dedican principalmente a la pesca artesanal de peces, cangrejos, camarones y conchas. También se encuentran grandes industrias de procesamiento de productos pesqueros, al igual que empresas marítimas y turísticas. Ciudades como Posorja, Playas y, principalmente, Guayaquil, así

como granjas camaroneras, influyen a gran medida en esta zona, debido a las descargas que provienen de ellos (Félix et al., 2017). Al igual que toda la costa de Ecuador, hay dos estaciones marcadas en el área de estudio, una estación seca donde la temperatura del agua se mantiene a los 21°C con una precipitación de 5.52 mm y una estación húmeda donde la temperatura del agua llega a 25°C y se presenta una precipitación de 141.91 mm (Félix, 1994, 1997; Weather World Online, 2019).

- **Recorridos y fotoidentificación**

Los avistamientos fueron realizados desde enero del 2016 a diciembre del 2018, de los cuales los datos del 2016 y 2017 fueron colectados por Fernando Félix, Ben Haase (Director del Museo de ballenas en Salinas); y los del 2018 fueron añadidos por mi persona. Durante los avistamientos se fotografiaron las aletas dorsales de los delfines para identificación individual (fotoidentificación) con cámaras Canon de 12-24 megapíxeles con dos tipos de lentes (70-300 y 100-400), pues en el borde posterior de la aleta dorsal hay cortes o cicatrices que son diferentes en cada animal. Solamente se usaron las fotos con mayor definición de las aletas para lograr identificar al animal mediante sus marcas, cada animal fue asignado un código alfanumérico (Félix et al., 2017).

- **Base de datos de avistamientos**

Los datos de avistamientos del período 2016-2018 fueron organizados en bases de datos con campos como la fecha, código de grupo y la lista de los individuos observados. Los análisis realizados en este estudio corresponden a bases de datos, lo incluido en este documento (Anexo 1) son parciales, debido a que su totalidad está sujeta a derechos de autor de F. Félix y colegas para publicaciones en desarrollo. de las cuales se extrajo la información relevante para calcular los índices de asociación (ver más abajo).

- **Colección de muestras.**

Se tomaron muestras de 25 individuos con el método utilizado en Bayas et al., (2018) mediante el cual se obtuvieron muestras de tejido epidérmico por medio de una vara extensible con lija en la punta para muestrear a los delfines que vienen a nadar en la proa del bote. Para muestrear los delfines más alejados, se utilizó una ballesta de 30 lb de presión que dispara flechas cuya punta ha sido cambiada por un disco de caucho recubierto con una tira de lija N° 30 de 10 cm de largo y 2.5 cm de ancho. De esta manera, se puede obtener material genético sin comprometer la integridad del individuo (Bayas et al., 2018; Harlin, Würsig, Scott, y Markowitz, 1999). Los tejidos se preservaron en alcohol al 96 % (Félix et al., 2017).

- **Determinación de la estructura poblacional**

Para realizar un análisis de estructura poblacional se calcularon índices de asociación entre pares de individuos con el índice de medio peso (con sus siglas en inglés HWI, *half weigh association index*) (Cairns y Schwager, 1987). Este índice, es uno de los métodos más utilizados en análisis de estructura poblacional en cetáceos, toma como base para las asociaciones los registros de pares de individuos que han sido observados en un mismo grupo. Este análisis se lo realizó con el programa SOCPROG versión 2,8 (Whitehead, 2009). Los valores de asociaciones están en una escala del cero al uno (donde cero es nunca se han visto juntos y uno que los animales fueron encontrados siempre juntos). Cada valor entre los pares de individuos responde a la siguiente ecuación:

$$HWI = X / (X + Yab + 0.5(Ya + Yb))$$

Donde X es la cantidad de veces que los individuos a y b se han observado asociados, Yab es la cantidad de veces que los individuos a y b no se han visto asociados, mientras que Ya y Yb son las ocasiones en las que los individuos han sido identificados (Cairns y Schwager, 1987).

Cada entrada correspondiente a un avistamiento tenía como mínimo una par de individuos, ya que el programa no acepta registros únicos porque analiza asociaciones entre pares de individuos. Se utilizó solo aquellos individuos que fueron registrados al menos de tres veces, descartando así animales en tránsito de otras comunidades. Cuando varios pares de machos se asocian

con el grupo de hembras núcleo, significa que están compitiendo por la dominancia. Si solamente se encuentra un par o trío de machos asociados a hembras (y otros machos alejados con un índice de asociación mayor a 0,4), se lo interpreta como la jerarquía dominante. En el caso de las hembras, aquellas que muestran un alto índice de asociación, se lo interpreta como el grupo matrilineal. El programa SOCPROG también genera la curva de acumulación de individuos diferentes identificados al igual que una curva de modularidad tipo 1 que indica que hay diferencia entre la proporción observada de asociación acumulada y la proporción esperada de asociación acumulada por cada individuo. Si este valor es mayor a 0,3 indica que el análisis es lo suficientemente robusto para diferenciar a grupos definidos (Whitehead, 2009). Esto se replicó por cada año (2016, 2017 y 2018), cada comunidad de delfines individualmente y del área completa (Posorja, El Morro y Porsorja-El Morro).

Para la significancia estadística de cada uno de los índices de asociación se obtuvieron los valores del coeficiente de correlación cofenético (CCC) y un *bootstrap* calculado por el mismo programa, los cuales toma los datos a partir de la tabla presente en los anexos de este documento (Anexo 1). El valor del CCC indica si los datos están bien representados en el dendrograma y responde a la ecuación:

$$CCC = \frac{\sum_{i < j} (x(i, j) - \bar{x}) * (t(i, j) - \bar{t})}{\sqrt{\left[\sum_{i < j} (x(i, j) - \bar{x})^2 \right] * \left[\sum_{i < j} (t(i, j) - \bar{t})^2 \right]}}$$

Donde i y j son los dos individuos que se comparan, $x(i, j)$ es la distancia entre las observaciones i y j ; $t(i, j)$ es la distancia dentro del dendrograma de los puntos T_i (individuo i) y T_j (individuo j), es medida por la distancia donde los dos individuos se juntan dentro del dendrograma. \bar{x} y \bar{t} representan a los promedios de $x(i, j)$ y $t(i, j)$ respectivamente (Carr, Young, Aster, y Zhang, 1999; Rohlf y Fisher, 1968; Sokal y Rohlf, 1962). Tiene un rango de cero a uno, donde uno indica una representación a la perfección a los datos de asociación (Anexo 1) y cero indica que no existe relación alguna entre los datos con el dendrograma resultante (se considera una buena representación de los datos si este valor supera el 0,8). El *bootstrap*

realizado por SOCPROG está dividido en cinco criterios: Fuerza (*strength*, es simplemente la suma de todos los valores de índices de asociación que tiene un individuo en relación con otros), centralidad del eigen vector (*eigen vector centrality*, indica que tan bien asociado está el individuo con los otros dentro de su agrupación), alcance (*reach*, hace referencia a la influencia que puede tener un individuo sobre los demás, como es el caso de transmisión de información o de un tipo de comportamiento), coeficiente de agrupamiento (*clustering coefficient*, da una representación acerca de que tan relacionados están los vecinos de ese individuo entre ellos) y afinidad (*affinity*, es la medida de la fuerza de los asociados de ese individuo, por lo que un mayor valor significaría que se está asociando con individuos de mayor fuerza) (Whitehead, 2008, 2009).

- **Determinación molecular del sexo**

La determinación del sexo de los animales se realizó con los genes SRY y ZFX, que ha sido probado en una variedad de especies de odontocetos (Berubé y Palsbøll, 1996; Rosel, 2003). Son dos fragmentos que se encuentran en el cromosoma Y y X, con un tamaño de 339 y 382 respectivamente. La cantidad de bandas dependerá de que tipo de cromosomas tenga el individuo analizado, dos para machos una para hembras (Rosel, 2003). La PCR utiliza los primers forward y reverse de ambos genes (SRY y ZFX), ya que se quiere identificar la presencia de estos loci en los individuos. El protocolo de consta de: 6 µl que contenía 0,36 µl (50 mM) de cloruro de magnesio, 0,6 µl de Taq buffer, 0,12 µl de cada uno de los forward y reverse de cada primer y 0,06 unidades de Taq. El programa de temperaturas fue 92 °C por 30 s, seguido de 35 ciclos de 94 °C por 30 s, 51 °C por 45 s y 72 °C por 45 s. Los resultados de la PCR fueron migrados en un gel de agarosa al 2% teñido con 1 µl de SYBR Safe DNA gel Stain (ThermoFisher SCIENTIFIC), y se observará bajo luz UV (Berubé y Palsbøll, 1996; Richard, McCarrey, y Wright, 1994; Rosel, 2003).

RESULTADOS

- **Recorridos y fotoidentificación**

Se lograron identificar un total de 38 individuos diferentes entre ambas comunidades de delfines que habitan dentro del área de estudio. En algunos casos se logró también determinar el sexo de los individuos gracias a fotografías de la zona genital y, en el caso de hembras adultas, por la presencia de crías, como se describe en la Tabla 1. En la comunidad de Posorja se encontraron 12 machos y cinco hembras adultas (con tipo de animal MA y FA respectivamente), tres subadultos (tipo de animal: S), una cría (tipo de animal: C) (un total de 21 individuos). Mientras que en la comunidad de El Morro se registraron 17 individuos incluyendo seis machos y cuatro hembras adultas, dos subadultos, tres crías y dos individuos que no se logró identificar la clase (con el tipo de animal S, C y NI respectivamente).

- **Base de datos de avistamientos**

La información analizada correspondió a la colectada en 141 viajes en los tres años (2016-2018), en siete de los cuales que estuve presente. En este periodo se navegó un total de 6268 km fueron en los que se invirtieron 636 horas de trabajo de campo, divididas en 436 horas de tiempo de búsqueda y 200 horas de tiempo de avistamiento. Se hicieron un total de 1273 registros de los 38 animales identificados (promedio de avistamientos fue de 6.34 individuos y una desviación estándar de 3.2) 258 grupos.

- **Determinación de la estructura poblacional**

Los índices de asociación en los delfines de Posorja se los presentan en la Figura 2. Para el año 2016, un grupo de cinco machos se disputaban por la dominancia (P89M, P69M, P5M, P25M y P12M). Fueron encontrados un tercio de las veces con el un grupo de hembras núcleo (o hembras matrilineales P4F, P48F, P7F, P67F y P33F), sin embargo, no se observa claramente una dominancia de algún par de machos en particular (Figura 2AI). La curva de modularidad para ese año muestra que llegó a su valor máximo (con el valor de 0,21) cuando el índice de asociación fue mayor a 0,4, que ocurre en el grupo de machos que se disputaban por la dominancia

de la comunidad en ese entonces (Figura 2). Para el año 2017, P69M logró mejorar su estatus con el grupo de hembras (aún con P5M, P25M y P12M), con P7F, P67F y P33F se lo veía frecuentemente y en un 70 % de las veces se lo observaba con P48F y P102C (Figura 3). La curva de modularidad para ese año (con un valor de 0,17) se presenta en un valor mayor a 0,2 en el índice de asociación, el grupo donde ocurre este evento está conformado por las hembras núcleo y los cinco machos que en el 2016 luchaban por el liderazgo (Figura 2BII). En el año 2018, P69M y P12M forman una coalición dominante con el mayor nivel de asociación con el grupo matrilineal (P48F, P7F y P67F), posiblemente porque alguna de ellas entró en su periodo reproductivo. Para ese entonces los individuos P33F y P72M no se los encuentra de nuevo en el grupo, esto se debe a que ambos fallecieron a inicios del 2018, evidencia digital (fotografías) la posee Fernando Félix. La coalición P60M-P58M se ha encontrado un tercio de las veces con P104S (subadulto). El individuo P102C es la cría de P48F, esto se determina ya que el individuo tiene un alto índice de asociación con esa hembra (Figura 4). La curva de modularidad indica su valor máximo (que es de 0,2) cuando el índice de asociación es cercano a 0,3, este evento ocurre sobre los individuos de la coalición P58M-P60M y P104S (Figura 4). La curva de acumulación para la identificación de individuos durante el periodo completo, mostró un total de 21 (Figura 5).

Por otro lado, en la comunidad del Morro, en el año 2016 el grupo matrilineal estaba conformado por P76F, P91F y P78F y la coalición P81M-P82M parece ser la dominante. Aunque el individuo P77F paso cerca del 70 por ciento de sus avistamientos con P72M, un macho no dominante y sin coalición de la comunidad de Posorja. Los demás machos se los observa cerca del 20 % de las ocasiones con el grupo matrilineal (Figura 6). La curva de modularidad para ese año (con 0,2) se coloca su valor máximo cuando el índice de asociación es mayor al 0,2 (Figura 4AII). En el año 2017, la coalición ES117M-ES118M desplaza a P81M-P82M y pasa a ser la dominante sobre el grupo matrilineal (la cual incluye a P77F), y a P72M como un macho satélite de la comunidad (Figura 7). El valor máximo de modularidad (0,11) para ese año se encuentra en el índice de asociación de

0,3, en el grupo que contiene hembras, crías, subadultos al igual que a la coalición dominante y al grupo matrilineal (Figura 4BII). Para el año 2018, P78F aparece con su cría ES151C, la coalición dominante se ha mantenido en una relación cercana con el núcleo matrilineal desde el año 2017 (ES117M-ES118M). Los individuos de las coaliciones P81M-P82M son ahora de menor rango (satélites) en esta comunidad, esto debido a su bajo índice de asociación (Figura 8). La curva de modularidad indica que su valor máximo (que es de 0,12) ocurre en el grupo que contiene a los machos de la coalición dominante y a P77F (Figura 8). Aunque la curva de acumulación para identificación de individuos muestra que hay 18, son en realidad 17, esto debido a que el individuo P72M no pertenece a esta comunidad y por lo tanto no se lo toma en cuenta (Figura 9).

En 67 ocasiones (alrededor del 26 % de los avistamientos) se encontraron grupos mixtos, esto es, que en el grupo había individuos de ambas comunidades de delfines. La Figura 10 muestran los índices de asociación entre grupos mixtos. Esto se realizó para comprobar que P72M no era el único individuo de la comunidad de Posorja que visitaba o emigró a otra comunidad, de tal manera que pueda aumentar las oportunidades de apareamiento (y por lo tanto su éxito reproductivo). En el año 2016, se observa que ambas comunidades están claramente separadas con sus respectivos núcleos matrilineales y machos dominantes (Posorja-Grupo matrilineal: P4F, P7F, P48F, P67F y P33F; Posorja-Coalición dominante: No definida; El Morro-Grupo matrilineal: P78F, P91F y P76F; El Morro-Coalición dominante: P81M-P82M) (Figura 10). El máximo valor de la curva de modularidad para ese para ese año es 0,4 y señala a varios individuos que para ambas comunidades eran machos satélites (o de bajo rango) y a una hembra de la comunidad de El Morro (Figura 10). Para el año 2017, el índice de asociación entre individuos de ambas comunidades mostró una mayor estructura con cambios que se describieron en los índices de asociación individuales (Posorja-Grupo matrilineal: P7F, P48F, P67F y P33F; Posorja-Coalición dominante: P69M-P12M; El Morro-Grupo matrilineal: P78F, P91F, P77F y P76F; El Morro-Coalición dominante: ES117M-ES118M) (Figura 11). En ese año, el valor máximo de la curva de modularidad (0,37) ocurre sobre los individuos de la comunidad de El Morro y una coalición de bajo rango de

Posorja (P52M-P54M) (Figura 11). En el año 2018, la situación es similar que en 2017 y al individuo P72M ya no se lo observa (esto por razones explicadas anteriormente). El valor máximo de la curva de modularidad para ese año es 0,31 y ocurre en los individuos de la comunidad de El Morro y la coalición que era dominante para Posorja en el año 2016 (Figura 12).

En el Anexo 2 se colocaron los valores máximos del análisis de *bootstrap*, siguiendo el área, el año, las columnas de ID (identificación dentro del dendrograma), seguido de los cinco parámetros que tiene este análisis.

En la Tabla 4 muestra los valores máximos de las curvas de modularidad por año y por zonas, siendo los de Posorja-El Morro (grupos mixtos), los que superan el umbral de 0,3.

- **Determinación molecular del sexo**

Dentro de la comunidad de Posorja se encontraron 12 machos y cinco hembras (en una proporción 2,4:1), mientras que en El Morro seis machos y cuatro hembras (en una proporción 1,5:1). Veinte y cuatro muestras de epidermis fueron colectadas de ambas comunidades de delfines, se pudo determinar el sexo en 20, y en las cuatro restantes no fue posible realizar este proceso. Para la identificación en cada uno de los sexos se corrió el resultado de la PCR en un gel de poliacrilamida, al ser una PCR multiplex y analizar dos marcadores el resultado para los machos fueron dos bandas mientras que para las hembras fue una única banda. Al comparar los resultados moleculares del sexo con lo determinado en el campo por medio de comportamiento (tipo de animal) y fotos de la zona urogenital se obtuvo una coincidencia del 60 %. En la Tabla 3 se detalla la información de cada individuo de la siguiente forma: ID del individuo, la comunidad, el tipo de animal y el resultado molecular (M para machos y F para hembras). Este procedimiento fue útil para confirmar el sexo en individuos para los cuales su identificación es dificultosa, como es el caso de crías y subadultos (ya que son individuos que no han desarrollado completamente sus características). Como son: ES134C (F), ES136S (F), ES151C (M), ES152C (M), P101S (M), P102C (F) y P104S (F). Y de cinco muestras que no se logró identificar los individuos en el campo (X1-5), los cuales son: X1 (M), X2 (F), X3 (M), X4 (M) y X5 (M).

DISCUSIÓN

La estructura social de una comunidad de los delfines nariz de botella se define por un grupo de hembras y un grupo de machos dominantes (pueden ser pares o tríos) (Connor y Whitehead, 2005). También es común encontrar machos satélites o de menor rango social dentro del mismo grupo o en la periferia (Connor y Whitehead, 2005; Orbach, 2016). Por ello es clave la formación de alianzas (o también llamados coaliciones), ya que permiten mejorar el rango social y competir con machos dominantes por el acceso a las hembras reproductivas (Islas, 2009). Al formar coaliciones, los machos reducen las posibilidades de ser desplazado (atacado) por un macho más grande, esto significa que los machos con mayor tamaño (y por lo tanto más fuertes), son capaces de mantener alianzas y permanecer junto con el grupo matrilineal (hembras reproductivas) de la comunidad (Lang y Farine, 2017; Qi et al., 2017). Para alianzas con mayor fortaleza los machos cambian de compañeros hasta que encuentren uno ideal con el que desarrollan vínculos más fuertes (A. Foley, Mcgrath, Berrow, y Gerritsen, 2010).

Para poder analizar completamente los cambios ocurridos en las dos comunidades de Posorja y El Morro, se deben analizar los resultados obtenidos de Félix et al. (2017), quienes evaluaron de manera similar el periodo de 2011-2015 (datos anteriores a los resultados aquí presentes). En el dendrograma resultante, se mostró que la jerarquía de Posorja fue de la coalición P89M-P69M y del Morro P81M-P82M. Las hembras núcleo o grupo matrilineal en Posorja fueron P33F, P67F, P48 y P7F; y en El Morro P78F, P76F, P77F. Cuando se compara el estudio de Félix y colaboradores con los resultados de este proyecto (la Figura 3 y las Figuras 4-6, 6-8 y 10-12), permite observar los cambios dentro de las comunidades estudiadas con mayor detalle. Los dendrogramas obtenidos tuvieron un coeficiente de correlación cofenético mayor al 0,8, lo que quiere decir que en todos los casos el dendrograma representó correctamente a los datos analizados (Augusto et al., 2012; Johnston, 2017; Nykänen et al., 2018; Papale et al., 2016). La competencia en Posorja es más fuerte porque hay 11 machos (ya que P72 murió a inicios del 2018) y apenas tres hembras reproductivas (tomando en cuenta que P33F murió en el 2017 y P4F no se la ha visto desde

ese mismo año). Las hembras son los individuos que lideran la organización de los grupos, esto se lo ha reportado en una variedad de taxa (cetáceos, primates y paquidermos) (Ball, Shreves, y Moura, 2017; Galezo et al., 2017; Orbach, 2016; Smuts, 1993; Wrangham, 1980).

Se ha demostrado que los adultos (tanto machos como hembras) tienen mayor cantidad de relaciones directas e indirectas con respecto a crías y subadultos (Baker et al., 2017). Esto se demuestra para el año 2016 en la comunidad de Posorja, en donde P67F (hembra adulta), tiene el mayor valor de fuerza, centralidad de eigen vector y alcance (strength y reach), lo que indica que está relacionándose con los demás individuos de la comunidad directa e indirectamente. Además, sugiere que este individuo también se asocia fuertemente con individuos que tienen un alto nivel de asociación y esto se refleja en el valor de centralidad del vector eigen (0,37) que le corresponde a ese individuo. El individuo P4F muestra los mayores valores de coeficiente de agrupación y de afinidad, estos valores muestran que tan asociados están los individuos dentro de ese grupo y la fuerza de las conexiones con los que se asocia respectivamente. Como se observa en la Figura 2, P4F se asoció principalmente con hembras (las que de manera general tienen un mayor valor de fuerza, por lo tanto, con mayores valores de índice de asociación) y se encuentra en el mismo grupo que P67F, que es el individuo con mayor fuerza para ese año. Otras investigaciones han demostrado que las hembras tienen cierto nivel de exclusividad al relacionarse solamente con las hembras del grupo matrilineal (Dungan, Hung, Wang, y White, 2012; Titcomb et al., 2017). Los machos según el valor máximo de la curva de modularidad (0,21355) se encuentran ligeramente separados de la agrupación de hembras; esto puede ocurrir por la constante competencia que existe entre machos por el acceso a las hembras (Connor y Whitehead, 2005; Karle, 2016; Nishita et al., 2017) o en la necesidad de alejarse del grupo núcleo para cortejar a alguna hembra en celo fuera de la comunidad.

Para el año 2017, P67 el mayor índice de relación indirecta (alcance) dentro del grupo. P33F obtiene un mayor valor de centralidad del vector eigen, por lo que puede indicar que este individuo con un mayor número de relaciones directas (al relacionarse con las hembras núcleo). P101S obtiene

el mayor valor de coeficiente de agrupamiento y afinidad, esto puede deberse a que es un subadulto todavía mantiene una relación con el grupo de hembras núcleo de la comunidad. Para cuando se analiza el valor máximo de la curva de modularidad de ese año, se ve que ocurre en un grupo de machos al igual que las hembras del grupo matrilineal. P69M y P12M son los machos que mayor cercanía tienen a las hembras núcleo, es por ello que se los establece como la coalición dominante a este par.

En el año 2018, P69M y P12M se mantienen como la coalición dominante y se asocian en mayor medida con los individuos P48F, P102C (cría que en el resultado molecular del sexo fue una hembra), P7F y P67F. P102C obtiene un valor mayor de fuerza y de vector eigen, es posible que al ser una hembra joven tenga mayor contacto con los demás individuos dentro de la comunidad al igual que se mantiene dentro de un grupo permanentemente; pero no ha alcanzado su madurez sexual (a los cinco años de edad) (Braulik et al., 2014; Jenkins, 2009). Se ha reportado en cachalotes que este valor alto en las crías no se debe a su movimiento o a su sexo, esto ocurre por el cuidado de otras hembras dentro del grupo que actuaron como niñeras de esta cría (Gero, Gordon, y Whitehead, 2013). Por lo tanto, el alto nivel de fuerza que obtuvo esta cría no sería por la relación que tienen con otros, sino por el intenso cuidado que recibe por parte de otras hembras. Generalmente las crías permanecen una gran cantidad de tiempo con sus madres (Bräger, 1999; Gero et al., 2013; Johnston, 2017; Zanardo et al., 2018), es por ello que también el índice de asociación de P102C es tan alto con P48F. En otros trabajos se ha indicado la influencia de las hembras adultas en el cuidado de las crías (Baker et al., 2017; Gero et al., 2013; Orbach, 2016; Yamagiwa y Karczmarski, 2014), esto se lo observa cuando P7F obtiene el mayor alcance en este año (cuidando a P102C). P25 se relacionó frecuentemente con sus asociados (afinidad y coef. de agrupamiento). En este caso los individuos con los que más se relaciona son las hembras reproductivas, la nueva jerarquía de machos (P12M-P69M) y la cría P102C (al observarse cerca del 60 % de las ocasiones juntos). Los jóvenes machos son expulsados una vez que alcanzan una cierta edad, a partir de allí es cuando buscan a otros machos con los cuales formar coaliciones (Baker et al., 2017; Harvey et al., 2017;

Lusseau et al., 2003; Orbach, 2016; Yamagiwa y Karczmarski, 2014); la identificación molecular ha permitido determinar el sexo del subadulto P101S, y es un macho, lo que explicaría su comportamiento a estar fuera del grupo de hembras.

Para la comunidad de El Morro, el mayor valor de modularidad máximo en 2016 (0.2) ocurre en la agrupación que engloba a las hembras núcleo, a la jerarquía de machos (P81M-P82M) y a una coalición de machos de menor rango (P87M-P86M) con un valor de índice de asociación mayor al 0,2. Lo que puede indicar la fuerte presión de los machos al tratar de monopolizar a las hembras reproductivas. En agrupaciones sociales, se ha visto que individuos con valores altos en fuerza, cent. del vector eigen y alcance tienen una alta influencia directa e indirecta (Lang y Farine, 2017); como es el caso del individuo P76F. Los machos dominantes sobre las hembras reproductivas presentan altos valores de afinidad y coeficiente de agrupamiento (Karle, 2016); como es el caso de P81M con su compañero P82M.

Para 2017, ocurre un cambio de jerarquía dominante de los machos P81M-P82M por ES117M-ES118M. El valor de modularidad máximo no supera al 0,3 (0,1), lo que indica que aun cuando la nueva jerarquía se mantiene cerca de las hembras reproductivas no logra tener un control sobre ellas como la anterior coalición (en el que el valor de modularidad era 0,2). Se ha reportado que hembras adultas influyen profundamente sobre el grupo (Baker et al., 2017; Johnston, 2017; Yamagiwa y Karczmarski, 2014); como es el caso de P77F en este año (mayor valor de fuerza). P72M un individuo de la comunidad de Posorja, que al parecer emigró hacia El Morro en este año, se ha asociado con frecuencia esta comunidad (coeficiente de agrupamiento y afinidad). Es común en machos de bajo rango buscar oportunidades de reproducción con otras hembras fuera de su comunidad de origen cuando se presenta una fuerte competencia, (Balmer, Zinner, Gorrell, y Coltman, 2018; Connor y Whitehead, 2005; Orbach, 2016); lo que se observó que P72M, aun cuando la coalición de machos dominantes, tiene una fuerte presencia sobre las hembras (50 % de las avistamientos juntos).

En 2018, se presenta una situación parecida a la que sucedió en la comunidad de Posorja, donde la cría P102C tenía mayores valores de fuerza

esto debido a la protección que las hembras proveen a la misma. El individuo P76F tiene una estrecha relación con esta cría, lo que podría indicar que es su progenitora. Las crías y la madre se mantienen durante una gran cantidad de tiempo juntas, y esta última se enfoca en mantenerla bajo sus cuidados (Orbach, 2016; Yamagiwa y Karczmarski, 2014); como es el caso de ES141C.

Cuando se analiza el panorama completo de las dos comunidades se observa tanto por los índices de asociación al igual que por el valor máximo de modularidad, que ambas comunidades tienen machos que no permiten el acceso de otros machos a las hembras reproductivas de la comunidad. A través del tiempo, este valor disminuye (0,39514 en el 2016 a 0,31298 en el 2018), esto puede ocurrir debido a que los machos de bajo rango o satélites emigran a otras poblaciones en busca de hembras disponibles (como es el caso de P72M), que hay más competencia y otros machos de menor rango logran tener acceso a las hembras o porque las pocas hembras disponibles no están en etapa de concepción. Como se ha mencionado antes, las hembras en cetáceos son las que mayor influencia tienen sobre las comunidades (Baker et al., 2017; Moreno y Acevedo-gutiérrez, 2016; Whitehead, 2009; Zanardo et al., 2018). En el periodo de 2016-2018, P76F, P91F y ES141C en el Morro y P4F, P48F, P67F y P89M en Posorja han mostrado valores que indican liderazgo en sus comunidades. Así mismo, los machos P5M, P69M, P4F, P101S y P104S en Posorja, mostraron los valores más altos con los mayores coeficientes de agrupamiento. Por la cantidad de tiempo que los machos dominantes pasan con las hembras es posible determinar la paternidad de las crías (Gero et al., 2013; Johnston, 2017; Yamagiwa y Karczmarski, 2014); en la comunidad de Posorja la cría P102C tiene como padres candidatos a P12M, P69M, P25M, P5M y P89M. En la comunidad de El Morro quedan las crías ES141C, ES151C y ES134C y los padres candidatos serían machos de las coaliciones P81M-P82M y ES117M-ES118M. Al ser la competencia tan fuerte dentro de ambas comunidades debido a la desproporción hembras:machos, se esperaría que los individuos de bajo rango o satélites busquen la forma de aumentar su éxito reproductivo por medio de ajustes en las asociaciones dentro e incluso fuera de las comunidades.

Aunque estas dos comunidades han sido estudiadas por más de dos décadas, falta mucho por conocer acerca de los aspectos genéticos. En cetáceos usar técnicas moleculares es complicado debido a lo difícil que resulta la identificación de animales muestreados por el poco tiempo que están en la superficie y la ausencia de dimorfismo sexual (Félix et al., 2017). Bayas et al., 2018, realizó un avance importante sobre el conocimiento del flujo genético en la población de buefos del golfo de Guayaquil, pero el estudio no incluyó microsatélites. Es por ello que se desea analizar el éxito reproductivo de los machos de esta comunidad. Pero es difícil de evaluar, ya que en poblaciones donde los animales son polígamos, la paternidad de una cría depende de las variadas estrategias empleadas por los machos para acceder a las hembras receptivas (Balmer et al., 2018; Kellar et al., 2017; Krebs y Davies, 1991; Whitehead, 2008). Ambos sexos invierten una gran cantidad de energía en el proceso de reproducción, pero eso no asegura, en el caso de los machos, que todas las hembras con las que se apareen sean fecundadas (Amos et al., 2001; Balmer et al., 2018; A. M. Foley et al., 2018). El avance científico de pruebas de paternidad ha permitido (y como objetivo final la determinación del éxito reproductivo), por medio del estudio de microsatélites, determinar quién de los candidatos es el verdadero progenitor (Balmer et al., 2018; Coltman et al., 1999). En este caso la forma apropiada para determinar paternidad es por medio de este tipo de marcadores moleculares. Los valores específicos para ello serán dados por el programa CERVUS, Krützen et al., (2004) mencionan que con ocho loci es posible identificar la paternidad entre 500 000 candidatos con un 95 % de confianza y recomienda el uso de más loci para aumentar la significancia estadística; y así determinar su éxito reproductivo.

Los microsatélites son una herramienta extremadamente útil en la determinación de éxito reproductivo, flujo génico y otros estudios poblacionales. Por su alta tasa de mutación son capaces de dar una gran cantidad de información acerca de una agrupación de individuos de una especie. Lamentablemente los microsatélites son un método de estudio delicado y costoso, ya que no son fáciles de amplificar y dependen mucho de la calidad de la muestra. Lo que se recomienda es utilizar material genético fresco de la población a estudiar, el uso de primers y índices de los

cuales haya información para realizar una exhaustiva comparación.

Este estudio nos mostró la importancia que tiene la estructura social sobre los delfines y como sus relaciones pueden cambiar a través del tiempo (como ejemplo el cambio del liderazgo en la comunidad de El Morro). Sin embargo, sin la ayuda de los microsátélites no es posible determinar la paternidad de los machos dominantes de las comunidades. De tal manera, que se ha colocado un protocolo y los primers que se encuentra en las recomendaciones; lo que permitirá completar el trabajo propuesto.

CONCLUSIONES

Se destaca en este estudio la importancia de la investigación a largo plazo en especies de larga vida como los bufeos costeros. Gracias a los registros históricos de Félix et al., (2017) y que continúan hasta la fecha, se ha logrado profundizar aún más en el conocimiento de la estructura social de las comunidades de bufeos en esta zona del golfo de Guayaquil. Entre otras cosas, el análisis de los datos está permitiendo conocer la dinámica social reflejada en cambios de jerarquía de machos y las hembras matrilineales

Con los datos obtenidos en esta disertación se puede observar el impacto en las comunidades a nivel de tamaño de población cuando se compara con Félix 1994 el tamaño estimado para el área de estudio era de 91 individuos; en 2017 con colaboradores, el tamaño cambió a 108 individuos. En esta disertación el tamaño de ambas comunidades es de 38 individuos, lo que representa una disminución como promedio del 39 % de la población en los últimos 20 años desde que Félix empezó sus estudios sobre estas comunidades.

Se concluye que es posible con el método de índices de asociación determinar e identificar al núcleo matrilineal y la jerarquía de machos de (P7F, P48F, P67F, P69M-P12M) y para El Morro (P78F, P91F, P77F, P76F, ES117M-ES118M).

El uso de microsatélites con el método PaulAn y el análisis bioinformático con los programas CERVUS y FSTAT son las herramientas a utilizar en la próxima etapa de este estudio para determinar el éxito reproductivo de los machos, el parentesco de los individuos dentro y entre poblaciones al igual que el coeficiente de endogamia de toda la población.

RECOMENDACIONES

Recomendamos el uso de 12 loci de microsatélites, un número que según Krützen et al., (2004) puede determinar la paternidad de las crías anteriormente mencionadas. Al ser una comunidad tan pequeña es probable que los individuos estén cercanamente emparentados, allí es donde FSTAT determinará la endogamia por medio de índices como F_{is} (que analizará los alelos comunes en la agrupación). Para lo cual se recomiendan los siguientes pasos:

1. Selección de marcadores SSRS apropiados. - Se han seleccionado los siguientes loci para la realización del análisis de paternidad: D08, EV1, EV37, MK5, MK6, MK8, MK9, TexVet5, TexVet7, Ttr11, Ttr34, Ttr48 (Anexo 3) (Islas, 2009; Krützen et al., 2004, 2001; Martien et al., 2012; Nykänen et al., 2018; Parsons et al., 2002; Vollmer y Rosel, 2017; Wiszniewski et al., 2012; Zanardo et al., 2018). Todos los microsatélites nombrados anteriormente han sido útiles para la determinación de la paternidad de machos en varias especies de cetáceos, y por lo tanto, son efectivos para determinar el éxito reproductivo de los mismos (Islas, 2009; Krützen et al., 2004, 2001; Martien et al., 2012; Nykänen et al., 2018; Parra et al., 2018; Parsons et al., 2002; Shinohara, Domingo-Roura, y Takenaka, 1997; Vollmer y Rosel, 2017; Wells, 2014; Wiszniewski et al., 2012; Zanardo et al., 2018).
2. Amplificación PCR (Polymerase Chain Replication) en multiplex para SSRS. - Para el efecto se realizará una PCR tipo Multiplex. Esto se hará en dos fases, primero se usarán *primers* con fluoroforos (5' Reporter Dye) en una secuencia única (PaulAn 5'-TGACGACCCCATGCTACG-3') con los cuatro colores (azul=6-FAM, verde=VIC, amarillo/negro=NED, y rojo=PET), incluyendo a esta secuencia en el extremo 5' de los F-*primers* de cada loci. En la segunda fase, se hará una PCR inicial para cada loci e individuo con los *primers* estándar que tienen cola que corresponde a la secuencia única de los fluoroforos y una segunda usando uno de los cuatro colores de primers PaulAn con fluoroforos combinado

con el respectivo primer R estándar. Además, los primers R llevarán un cola “*pigtail* GTTTCTT” en el extremo 5’ para evitar rebote y doble pico (Brownstein, Carpten, y Smith, 1996). Para confirmar el éxito de la PCR se correrá 2,5 ul de producto en un gel de agarosa. Según la intensidad de la banda se diluirá el producto PCR entre 1-50 y 1-100 antes de secuenciar.

3. Genotipaje por medio de fluoroforos. - El genotipaje será realizado por medio de capilares donde los fluoroforos indicaran las muestras corridas. Para secuenciar se combinarán cuatro productos de PCR en multiplex evitando el solape de tamaños de fragmentos (Amaike, Murakami, y Masuda, 2018; Cordero, Ortego, y Nogueras, 2017; Domínguez et al., 2017). Para optimizar el uso de reactivos, se hará cada PCR en un volumen reducido total de 6 µl que contenía: 0,9 µl (50mM) de cloruro de magnesio, 0,6 µl de Buffer, 0,6 unidades de Platinum Taq DNA Polymarese (ThermoFisher SCIENTIFIC), 0,12 µl de DNTP's, 0,15 µl de cada primer forward y reverse (Tavares, Samarra, Pascoal, Graves, y Miller, 2018). Mientras más microsatélites se usen, aumenta la exactitud estadística del análisis y se sabrá con mayor certeza quién de los candidatos es el verdadero padre (Domínguez et al., 2017; Oliveira et al., 2017; Reisinger et al., 2017; Zanardo et al., 2018).

Análisis de paternidad y endogamia. - El programa CERVUS 3,0,7 se utilizará para determinar el éxito reproductivo y la relación de parentesco entre los candidatos con las crías y los otros individuos dentro de la comunidad. La paternidad múltiple o el éxito reproductivo se verá por medio del programa CERVUS, determinando el porcentaje de parentesco de la muestra con los posibles candidatos. El uso de frecuencias alélicas dentro de la comunidad permite asignar a los candidatos a cada cría. Es primordial usar tanto las frecuencias de la crías como de los padres candidatos y de la madre; aunque CERVUS sea capaz de determinar un candidato con solamente la información de la cría,

es necesario ser certeros (Kalberer, Meise, Trillmich, y Krüger, 2018; Krützen et al., 2004; Marshall, Slate, Krukk, y Pemberton, 1998; Spitzweg, Praschag, Diruzzo, y Fritz, 2018; Tavares et al., 2018; Wakabayashi, Noda, y Saitoh, 2017). Con estos datos el programa calcula una probabilidad logística (LOD por sus siglas de log-likelihood ratio), donde el macho con un valor positivo tiene mayor posibilidad de ser el padre que otro macho elegido al azar; un valor negativo significaría que ese macho comparte cierta cantidad de genes con la cría a prueba (de tal manera que puede tener cierto parentesco). Para descartar los machos con mayor valor de LOD, el programa realiza una diferencia entre ellos (Δ), establece un valor crítico (que depende de cada caso) con un 95 % de confianza; en caso de que el programa no logre encontrar este valor en los datos (esto puede deberse por insuficiente cantidad de información genética), establece un valor arbitrario de 99,9 (Kalinowski, Taper, y Marshall, 2007; Marshall et al., 1998). Por un lado, determina a los padres candidatos a una cría, caso contrario determina el nivel de parentesco entre los individuos comparados. De tal manera que determinará la posibilidad de que un macho no solamente sea padre, también tenga un grado de parentesco.

Índices poblacionales. - A través de FSTAT se determinará el nivel de endogamia, por medio de su coeficiente (F_{is}), el cual determina la deficiencia de heterocigocidad dentro del grupo de estudio. Esto con el fin de determinar si dentro de la misma población existen individuos muy emparentados (Hartmann, Schaefer, y Segelbacher, 2014; Krützen et al., 2004; Mihnovets, Schultz, Wulsch, Litnan, y Amato, 2016; Nykänen et al., 2018; Rico et al., 2016). Se estimará el valor de F_{is} , para cada loci y para cada comunidad, si es diferente a cero significará que los alelos ya no se distribuyen independientemente, caso contrario mostrará que se presentan diferentes formas de ese loci (con un índice de confianza del 95 %) (Nykänen et al., 2018).

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aglieri, G. (2015). Can someone define polymorphic neutral markers and what is the importance to population genetics studies? *Research Gate*. Recuperado de:
www.researchgate.net/post/Can_someone_define_polymorphic_neutral_markers_and_what_is_the_importance_to_population_genetics_studies/amp
- Allendorf, F. W., y Luikart, G. H. (2007). *Conservation and the Genetics Population*.
- Amaike, Y., Murakami, T., y Masuda, R. (2018). Low genetic diversity in an isolated red fox (*Vulpes vulpes*) population on Mt . Hakodate, Japan, revealed by microsatellite analyses of fecal samples. *Mammal Society of Japan*, 43(3), 141-152. doi:10.3106/ms2017-0055
- Amos, W., Wilmer, J. W., Fullard, K., Burg, T. M., Croxall, J. P., Bloch, D., y Coulson, T. (2001). The influence of parental relatedness on reproductive success. *Proceedings of the Royal Society of London*, 268, 2021-2027. doi:10.1098/rspb.2001.1751
- Arthofer, W., Heussler, C., Krapf, P., Schlick-steiner, B. C., y Steiner, F. M. (2018). Identifying the minimum number of microsatellite loci needed to assess population genetic structure : A case study in fly culturing. *Fly*, 12(1), 13-22. doi:10.1080/19336934.2017.1396400
- Augusto, J., Rachinas-Lopes, P., y Dos Santos, M. (2012). Social structure of the declining resident community of common bottlenose dolphins in the Sado Estuary, Portugal. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 92(8), 1773-1782. doi:10.1017/S0025315411000889
- Baker, I., O'Brien, J., McHugh, K., Ingram, S. N., y Berrow, S. (2017). Bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) social structure in the Shannon Estuary, Ireland, is distinguished by age- and area-related associations. *Mammal Martine Science*, 34(2), 458-487. doi:10.1111/mms.12462
- Ball, L., Shreves, K., y Moura, A. E. (2017). Temporal and geographic patterns of kinship structure in common dolphins (*Delphinus delphis*) suggest site fidelity and female-biased long-distance dispersal. *Behavioral Ecology and*

Sociobiology, 71, 1-12. doi:10.1007/s00265-017-2351-z

- Balmer, A., Zinner, B., Gorrell, J. C., y Coltman, D. W. (2018). Alternative reproductive tactics and lifetime reproductive success in a polygynandrous mammal. *Behavioral Ecology*. doi:10.1093/beheco/ary187
- Bayas, R., Félix, F., y Montúfar, R. (2018). Genetic divergence and fine scale population structure of the common bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*, Montagu) found in the Gulf of Guayaquil, Ecuador. *PeerJ*, 6, e4589. doi:10.7717/peerj.4589
- Berubé, M., y Palsbøll, P. (1996). Identification of sex in Cetaceans by multiplexing with three ZFX and ZFY specific primers. *Molecular Ecology*, 5, 283-2287.
- Boada, C., y Tinoco, N. (2018). *Tursiops truncatus*. En J. Brito, M. A. Camacho, V. Romero, & A. F. Vallejo (Eds.), *Mamíferos del Ecuador* (2018.^a ed., p. 3). Museo de Zoología, Pontificia Universidad Católica del Ecuador. Recuperado de: <https://bioweb.bio/faunaweb/mammaliaweb/FichaEspecie/Tursiops truncatus>
- Bräger, S. (1999). Association patterns in three populations of Hector's dolphin, *Cephalorhynchus hectori*. *Canadian Journal of Zoology*, 77(1), 13-18.
- Braulik, G., Brownell, R., Castel-Blanco, N., Curry, B., Deméré, T., Dungan, S., ... Webber, M. (2014). *Handbook of the Mammals of the World-Volume 4*. (D. Wilson & R. Mittermeier, Eds.) (First edit.). Lynx edicions.
- Brown, A. M. (2016). *The conservation biology of tropical inshore dolphins in north-western Australian waters*.
- Brownstein, M. J., Carpten, J. D., y Smith, J. R. (1996). Modulation of Non-Templated Nucleotide Addition by Taq DNA Polymerase: Primer Modifications that Facilitate Genotyping. *BioTechniques*, 20, 1004-1010.
- Cairns, S., y Schwager, S. (1987). A comparison of association indices. *Animal Behaviour*, 35, 1454-1469.
- Carr, D. B., Young, C. J., Aster, R. C., y Zhang, X. (1999). *Cluster analysis for CTBT seismic event monitoring*.
- Charlesworth, B. (2009). Fundamental concepts in genetics: Effective population

- size and patterns of molecular evolution and variation. *Nature Reviews Genetics*, 10(3), 195-205. doi:10.1038/nrg2526
- Chilvers, B. L., y Corkeron, P. J. (2001). Trawling and bottlenose dolphins' social structure. *Proc. R. Soc. B.*, 268, 1901-1905. doi:10.1098/rspb.2001.1732
- Coltman, D. W., Bancroft, D. R., Robertson, A., Smith, J. A., Clutton-Brock, T. H., y Pemberton, J. M. (1999). Male reproductive success in a promiscuous mammal: behavioral estimates compared with genetic paternity. *Molecular Ecology*, 8, 1199-1209.
- Connor, R. C., Cioffi, W. R., Randić, S., Allen, S. J., Watson-capps, J., y Krützen, M. (2017). Male alliance behaviour and mating access varies with habitat in a dolphin social network. *Nature Publishing Group*, 1-9. doi:10.1038/srep46354
- Connor, R. C., y 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, 127-132. doi:10.1016/j.anbehav.2004.02.022
- Cordero, P. J., Ortego, J., y Nogueras, V. (2017). Geographical and Ecological Drivers of Mitonuclear Genetic Divergence in a Mediterranean Grasshopper. *Evolutionary Biology*, 0(0), 0. doi:10.1007/s11692-017-9423-x
- Diaz-Aguirre, F., Parra, G., Passadore, C., y Möller, L. M. (2018). Kinship influences social bonds among male southern Australian bottlenose dolphins (*Tursiops cf . australis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 72(190), 1-13.
- Domínguez, M., Tiedemann, R., Reboreda, J. C., Segura, L., Tittarelli, F., y Mahler, B. (2017). Genetic structure reveals management units for the yellow cardinal (*Gubernatrix cristata*), endangered by habitat loss and illegal trapping. *Conservation Genetics*, 18(5), 1131-1140. doi:10.1007/s10592-017-0964-4
- Duffield, D. A., Ridgway, S. H., y Cornell, L. H. (1983). Hematology distinguishes coastal and offshore forms of dolphins (*Tursiops*). *Canadian Journal of Zoology*, 61, 930e933.
- Dungan, S., Hung, S. K., Wang, J. Y., y White, B. N. (2012). Two social communities in the Pearl River Estuary population of Indo-Pacific humpback

- dolphins (*Sousa chinensis*), 1043, 1031-1043. doi:10.1139/Z2012-071
- Esteban, R., Verborgh, P., Gauffier, P., Giménez, J., Foote, A. D., y de Stephanis, R. (2016). Maternal kinship and fisheries interaction influence killer whale social structure. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 70(1), 111-122. doi:10.1007/s00265-015-2029-3
- Félix, F. (1994). Ecology of the Coastal Bottlenose Dolphin *Tursiops truncatus* in the Gulf of Guayaquil, Ecuador. *Investigations on Cetacea*, 25, 235-256. Recuperado de: https://www.researchgate.net/publication/281286274_Ecology_of_the_coastal_bottlenose_dolphin_Tursiops_truncatus_in_the_Gulf_of_Guayaquil_Ecuador
- Félix, F. (1997). Organization and social structure of the coastal bottlenose dolphin *Tursiops truncatus* in the Gulf de Guayaquil, Ecuador. *Aquatic Mammals*, 23(1), 1-16. Recuperado de: http://www.aquaticmammalsjournal.org/share/AquaticMammalsIssueArchives/1997/AquaticMammals_23-01/23-01_Felix.pdf
- Félix, F., Calderón, A., Vintimilla, M., y Bayas, R. (2017). Decreasing population trend in coastal bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) from the Gulf of Guayaquil, Ecuador. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 27(4), 856-866. doi:10.1002/aqc.2763
- Foley, A. M., Hewitt, D., DeYoung, R., Schnupp, M., Hellickson, M., y Lockwood, M. (2018). Reproductive effort and success of males in scramble/competition polygyny: Evidence for trade-offs foraging and mate-search. *Journal of Animal Ecology*, 87(6), 1600-1614. doi:10.1111/1365-2656.12893
- Foley, A., Mcgrath, D., Berrow, S., y Gerritsen, H. (2010). Social Structure Within the Bottlenose Dolphin (*Tursiops truncatus*) Population in the Shannon Estuary, Ireland. *Aquatic Mammals*, 36(4), 372-381. doi:10.1578/AM.36.4.2010.372
- Francesco, M. C., y Loy, A. (2016). Intra- and Interspecific Interactions as Proximate Determinants of Sexual Dimorphism and Allometric Trajectories in the Bottlenose Dolphin *Tursiops truncatus*, 1-19. doi:10.1371/journal.pone.0164287

- Frankham, R., Ballou, J. D., y Briscoe, D. A. (2010). *Introduction to Conservation Genetics*.
- Fusté, M. C. (2012). *Studies in Population Genetics*.
- Galezo, A. A., Krzyszczyk, E., y Mann, J. (2017). Sexual segregation in Indo-Pacific bottlenose dolphins is driven by female avoidance of males. *Behavioral Ecology*, 29(2), 377-386. doi:10.1093/beheco/arx177
- Garroway, C. J., Bowman, J., y Wilson, P. J. (2013). Complex social structure of southern flying squirrels is related to spatial proximity but not kinship. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 67, 113-122. doi:10.1007/s00265-012-1431-3
- Gero, S., Gordon, J., y Whitehead, H. (2013). Calves as social hubs: dynamics of the social network within sperm whale units. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280(1763), 20131113.
- Hammond, P., Bearzi, G., Bjørge, A., Forney, K., Karkzmarski, L., Kasuya, T., ... Wilson, B. (2012). *Tursiops truncatus*. *IUCN Red list*. doi:http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2012.RLTS.T22563A17347397.en
- Harlin, A., Würsig, B., Scott, C., y Markowitz, M. (1999). Skin Swabbing for Genetic Analysis : *Marine Mammal Science*, 15(April), 409-425.
- Hartmann, S. A., Schaefer, H. M., y Segelbacher, G. (2014). Genetic depletion at adaptive but not neutral loci in an endangered bird species. *Molecular Ecology*, 23(23), 5712-5725. doi:10.1111/mec.12975
- Harvey, B., Dudzinski, M., y Kuczaj, S. (2017). Associations and the role of affiliative, agonistic , and socio-sexual behaviors among common bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). *Behavioural Processes*, 135, 145-156. doi:10.1016/j.beproc.2016.12.013
- Hinde, R. (1976). Interactions, Relationships and Social Structure. *Royal Anthropological Institute of Great Britain and Ireland*, 11(1), 1-17.
- Huang, P., Zhang, E., y Chen, M. (2018). The influence of a demographic change on social relationships among male golden snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus roxellana*). *Primates*, 1-9. doi:10.1007/s10329-018-0666-7

- Islas, V. (2009). Genetic characterisation and social structure of the East Scotland population of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). *Biology*, 162.
- Jenkins, J. (2009). *Tursiops truncatus* bottlenosed dolphin. *Animal Diversity Web*. Recuperado de: https://animaldiversity.org/accounts/Tursiops_truncatus/
- Johnston, D. (2017). *Social aspects of demographic stochasticity in an endangered population of bottlenose dolphins (Tursiops truncatus)*.
- Kalberer, S., Meise, K., Trillmich, F., y Krüger, O. (2018). Reproductive performance of a tropical apex predator in an unpredictable habitat. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 72(7), 108.
- Kaldre, K. (2018). *Invasive non-indigenous crayfish species as a threat to the noble crayfish (Astacus astacus L.) populations in Estonia*.
- Kalinowski, S., Taper, M., y Marshall, T. (2007). Revising how the computer program CERVUS accommodates genotyping error increases success in paternity assignment. *Molecular Ecology*, 16, 1099-1106. doi:10.1111/j.1365-294X.2007.03089.x
- Karle, K. A. (2016). *Structure and Function of Male Bottlenose Dolphin Alliances in Northeast Florida*.
- Kartavtsev, Yuri, y Johnson, M. S. (2016). *Molecular Evolution and Population Genetics for Marine Biologists*.
- Kellar, N. M., Speakman, T. R., Smith, C. R., Lane, S. M., Balmer, B. C., Trego, M. L., ... Schwacke, L. H. (2017). Low reproductive success rates of common bottlenose dolphins *Tursiops truncatus* in the northern Gulf of Mexico following the Deepwater Horizon disaster (2010–2015). *Endangered Species Research*, 33, 143-158. doi:10.3354/esr00775
- Krebs, J. R., y Davies, N. B. (1991). *An introduction to behavioral ecology*.
- Krützen, M., Barré, L. M., Connor, R. C., Mann, J., y Sherwin, W. B. (2004). 'O father: where art thou?'—Paternity assessment in an open fission–fusion society of wild bottlenose dolphins (*Tursiops* sp.) in Shark Bay, Western Australia. *Molecular Ecology*, 13(7), 1975-1990. doi:10.1111/j.1365-294X.2004.02192.x

- Krützen, M., Valsecchi, E., Connor, R. C., y Sherwin, W. B. (2001). Characterization of microsatellite loci in *Tursiops aduncus*. *Molecular Ecology*, 1, 170-172.
- Lang, S. D. J., y Farine, D. R. (2017). A multidimensional framework for studying social predation strategies. *Nature Ecology and Evolution*, 1(9), 1230-1239. doi:10.1038/s41559-017-0245-0
- Leatherwood, S., y Reeves, R. R. (1990). *The Bottlenose Dolphin*.
- Leu, S. T., Farine, D. R., Wey, T. W., Sih, A., y Bull, C. M. (2016). Environment modulates population social structure: Experimental evidence from replicated social networks of wild lizards. *Animal Behaviour*, 111, 23-31. doi:10.1016/j.anbehav.2015.10.001
- Louis, M., Simon-Bouhet, B., Viricel, A., Lucas, T., Gally, F., Cherel, Y., y Guinet, C. (2018). Evaluating the influence of ecology, sex and kinship on the social structure of resident coastal bottlenose dolphins. *Marine Biology*, 165(5). doi:10.1007/s00227-018-3341-z
- Lusseau, D., y Newman, M. E. J. (2004). Identifying the role that animals play in their social networks. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 271(SUPPL. 6), 477-481. doi:10.1098/rsbl.2004.0225
- Lusseau, D., Schneider, K., Boisseau, O. J., Haase, P., Sloaten, E., y Dawson, S. M. (2003). The bottlenose dolphin community of Doubtful Sound features a large proportion of long-lasting associations Can geographic isolation explain this unique trait? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 23, 396-405. doi:10.1007/s00265-003-0651-y
- MAE. (2010). *Plan de Manejo del Refugio de Vida Silvestre Manglares El Morro. General Villamil, Ecuador: Fundación Ecuatoriana para el Estudio de Mamíferos Marinos (FEMM)*.
- Marshall, T., Slate, J., Krukk, L., y Pemberton, J. M. (1998). Statistical confidence for likelihood-based paternity inference in natural populations. *Molecular Ecology*, 7, 639-655.
- Martien, K. K., Baird, R. W., Hedrick, N. M., Gorgone, A. M., Thieleking, J. L., Mcsweeney, D. J., ... Webster, D. L. (2012). Population structure of island-

- associated dolphins: Evidence from mitochondrial and microsatellite markers for common bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) around the main Hawaiian Islands. *Marine Mammal Science*, 28(3), 1-25. doi:10.1111/j.1748-7692.2011.00506.x
- Maudet, C., Liukart, G., y Taberlet, P. (2001). Development of microsatellite multiplexes for wild goats using primers designed from domestic Bovidae. *Genetics Selection Evolution*, 33, 193-203.
- McCouch, S., Chen, X., Panaud, O., Temnykh, S., Xu, Y., Gu Cho, Y., ... Blair, M. (1997). Microsatellite marker development, mapping and applications in rice genetics and breeding. *Plant Molecular Biology*, 35, 89-99.
- Mcfarlane, S., Manseau, M., Flasko, A., Horn, R. L., Arnason, N., Neufeld, L., ... Wilson, P. (2018). Genetic influences on male and female variance in reproductive success and implications for the recovery of severely endangered mountain caribou. *Global Ecology and Conservation*, 16, e00451. doi:10.1016/j.gecco.2018.e00451
- Mihnovets, A. N., Schultz, J. K., Wultsch, C., Littnan, C., y Amato, G. (2016). A novel microsatellite multiplex assay for the endangered Hawaiian monk seal (*Neomonachus schauinslandi*). *Conservation Genetics Resources*, 8(2), 91-95. doi:10.1007/s12686-016-0517-z
- Miller, D. (2007). *Reproductive Biology and Phylogeny of Cetacea* (First edit.). Tifton: University of Georgia.
- Molles, M. (2013). *Ecology: Concepts and Applications* (Seventh ed.). McGraw-Hill.
- Moreno, K., y Acevedo-gutiérrez, A. (2016). The social structure of Golfo Dulce bottlenose dolphins and the influence of behavioural state Author for correspondence:
- Morrison, M. L., y Mathewson, H. A. (2015). *Wildlife Habitat Conservation*.
- Nishita, M., Shirakihara, M., Iwasa, N., y Amano, M. (2017). Alliance formation of Indo-Pacific bottlenose dolphins (*Tursiops aduncus*) off Amakusa, western Kyushu, Japan. *Mammal Society of Japan*, 42(3), 125-130.

- Nykänen, M., Dillane, E., Englund, A., Foote, A. D., Ingram, S. N., Louis, M., ... Rogan, E. (2018). Quantifying dispersal between marine protected areas by a highly mobile species, the bottlenose dolphin, *Tursiops truncatus*. *Ecology and Evolution*, 8(18), 9241-9258. doi:10.1002/ece3.4343
- Oliveira, L., Ott, P., Moreno, I., Tavares, M., Salvatore, S., y Bonatto, S. (2017). Effective population size of an offshore population of bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*, from São Pedro and São Paula Archipelago, Brazil. *Latin American Journal of Aquatic Mammals*, 115-121. doi:10.5597/00225
- Orbach, D. N. (2016). *Mating Strategies of Female cetaceans*.
- Papale, E., Ceraulo, M., Giardino, G., y Buffa, G. (2016). Association patterns and population dynamics of bottlenose dolphins in the Strait of Sicily (Central Mediterranean Sea): implication for management. *Population Ecology*. doi:10.1007/s10144-016-0566-x
- Parra, G. J., Cagnazzi, D., Jedensjö, M., Ackermann, C., Frere, C., Seddon, J., ... Krützen, M. (2018). Low genetic diversity, limited gene flow and widespread genetic bottleneck effects in a threatened dolphin species, the Australian humpback dolphin. *Biological Conservation*, 220(December 2017), 192-200. doi:10.1016/j.biocon.2017.12.028
- Parsons, K. M., Noble, L. R., Reid, R. J., y Thompson, P. M. (2002). Mitochondrial genetic diversity and population structuring of UK bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*): Is the NE Scotland population demographically and geographically isolated? *Biological Conservation*, 108(2), 175-182. doi:10.1016/S0006-3207(02)00103-9
- Pearson, H. C. (2011). Sociability of Female Bottlenose Dolphins (*Tursiops* spp.) and Chimpanzees (*Pan troglodytes*): Understanding Evolutionary Pathways Toward Social Convergence. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 20(3), 85-95. doi:10.1002/evan.20296
- Qi, X., Huang, K., Fang, G., Grueter, C. C., Dunn, D. W., Li, Y., ... Li, B. (2017). Male cooperation for breeding opportunities contributes to the evolution of multilevel societies. *Proc. R. Soc. B.*, 284(1863), 20171480.
- Reisinger, R., Beukes, C., Hoelzel, R., y de Bruyn, N. (2017). Kinship and

- association in a highly social apex predator population, killer whales at Marion Island. *Behavioral Ecology*, 00(00), 1-10. doi:10.1093/beheco/arx034
- Richard, W., McCarrey, S., y Wright, J. (1994). DNA sequences from SRY gene of the sperm whale (*Physeter macrocephalus*) of use in molecular sexing. *Canadian Journal of Zoology*, 72, 873-877.
- Rico, Y., Ethier, D. M., Davy, C. M., Sayers, J., Weir, R. D., Swanson, B. J., ... Kyle, C. J. (2016). Spatial patterns of immunogenetic and neutral variation underscore the conservation value of small, isolated American badger populations. *Evolutionary Applications*, 9(10), 1271-1284. doi:10.1111/eva.12410
- Rohlf, F. J., y Fisher, D. R. (1968). Test for Hierarchical Structure in Random Data Sets. *Systematic Biology*, 17(4), 407-412.
- Rosel, Patricia E. (2003). PCR-based sex determination in Odontocete cetaceans. *Conservation Genetics*, 4, 647-649.
- Sexton, J. P., Hangartner, S. B., y Hoffmann, A. A. (2014). Genetic isolation by environment or distance: Which pattern of gene flow is most common? *Evolution*, 68(1), 1-15. doi:10.1111/evo.12258
- Shinohara, M., Domingo-Roura, X., y Takenaka, O. (1997). Microsatellites in the bottlenose dolphin *Tursiops truncatus*. *Molecular Ecology*, 6, 695-696.
- Smuts, B. (1993). Male Aggression and Sexual Coercion of Females in Nonhuman Primates and Other Mammals: Evidence and Theoretical Implications. *Advances in the Study of Behavior*, 22, 1-63.
- Sokal, R., y Rohlf, F. J. (1962). The Comparison of Dendrograms by Objective Methods. *Taxon*, 11(2), 33-40.
- Spitzweg, C., Praschag, P., Diruzzo, S., y Fritz, U. (2018). Conservation genetics of the northern river terrapin (*Batagur baska*) breeding project using a microsatellite marker system. *Salamandra*, 54(1), 63-70.
- Tavares, S. B., Samarra, F. I. P., Pascoal, S., Graves, J. A., y Miller, P. J. O. (2018). Killer whales (*Orcinus orca*) in Iceland show weak genetic structure among diverse isotopic signatures and observed movement patterns. *Ecology*

- and Evolution*, (August), 11900-11913. doi:10.1002/ece3.4646
- Titcomb, E. M., Reif, J. S., Fair, P. A., Stavros, H. W., Mazzoil, M., Bossart, G. D., y Schaefer, A. M. (2017). Blood mercury concentrations in common bottlenose dolphins from the Indian River Lagoon, Florida: Patterns of social distribution. *Marine Mammal Science*, 1-14. doi:10.1111/mms.12390
- Vollmer, N. L., y Rosel, P. E. (2017). Fine-scale population structure of common bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in offshore and coastal waters of the US Gulf of Mexico. *Marine Biology*, 164(8). doi:10.1007/s00227-017-3186-x
- Wade, M. J. (2016). *Adaptation in Metapopulations: How Interaction Changes Evolution*.
- Wakabayashi, H., Noda, S., y Saitoh, T. (2017). Intraspecific Variation in the Frequency of Multiple Paternity in the Japanese Intraspecific variation in the frequency of multiple paternity in the Japanese wood mouse (*Apodemus speciosus*). *Mammal Study*, 42(2), 81-88.
- Wang, J. Y., Chou, L. S., y White, B. N. (1999). Mitochondrial DNA analysis of sympatric morphotypes of bottlenose dolphins (genus: *Tursiops*) in Chinese waters. *Molecular Ecology*, 8(10), 1603-1612. doi:10.1046/j.1365-294X.1999.00741.x
- Wang, J. Y., Chou, L. S., y White, B. N. (2000). Differences in the external morphology of two sympatric species of bottlenose dolphins (genus *Tursiops*) in the waters of China. *Journal of Mammalogy*, 81(4), 1157-1165.
- Weather World Online. (2019). Posorja Monthly Climate Averages. *Weather World Online*. Recuperado de: <https://www.worldweatheronline.com/lang/ar/posorja-weather-averages/guayas/ec.aspx>
- Wells, R. (2014). Social Structure and Life History of Bottlenose Dolphins Near Sarasota Bay, Florida: Insights from Four Decades and Five Generations. En *Primates and Cetaceans: Field Research and Conservation of Complex Mammalian Societies* (pp. 149-172). doi:10.1007/978-4-431-54523-1
- Wells, R., Scott, M., y Irvine, A. B. (1987). *The Social Structure of Free-Ranging Bottlenose Dolphins THE SOCIAL STRUCTURE OF FREE- RANGING BOTTLENOSE DOLPHINS*. doi:10.1007/978-1-4757-9909-5

- Whitehead, H. (2008). *Analyzing animal societies: quantitative methods for vertebrate social analysis*. University of Chicago.
- Whitehead, H. (2009). SOCPROG programs: analysing animal social structures. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63, 765-778. doi:10.1007/s00265-008-0697-y
- Wiszniewski, J., Brown, C., y Möller, L. M. (2012). Complex patterns of male alliance formation in a dolphin social network. *Journal of Mammalogy*, 93(1), 239-250. doi:10.1644/10-MAMM-A-366.1
- Wiszniewski, J., Corrigan, S., Beheregaray, L. B., y Möller, L. M. (2011). Male reproductive success increases with alliance size in Indo-Pacific bottlenose dolphins (*Tursiops aduncus*). *Journal of Animal Ecology*, 81, 423-431.
- Wrangham, R. (1980). Female Choice of Least Costly Males ; a Possible Factor in the Evolution of Leks. *King's College Research Centre*, 54, 357-367.
- Yamagiwa, J., y Karczmarski, L. (2014). *Primates and Cetaceans: Field Research and Conservation of Complex Mammalian Societies*.
- Zanardo, N., Parra, G. J., Diaz-Aguirre, F., Pratt, E. A. L., y Möller, L. M. (2018). Social cohesion and intra-population community structure in southern Australian bottlenose dolphins (*Tursiops* sp.). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 72(9), 156. doi:10.1007/s00265-018-2557-8

FIGURAS

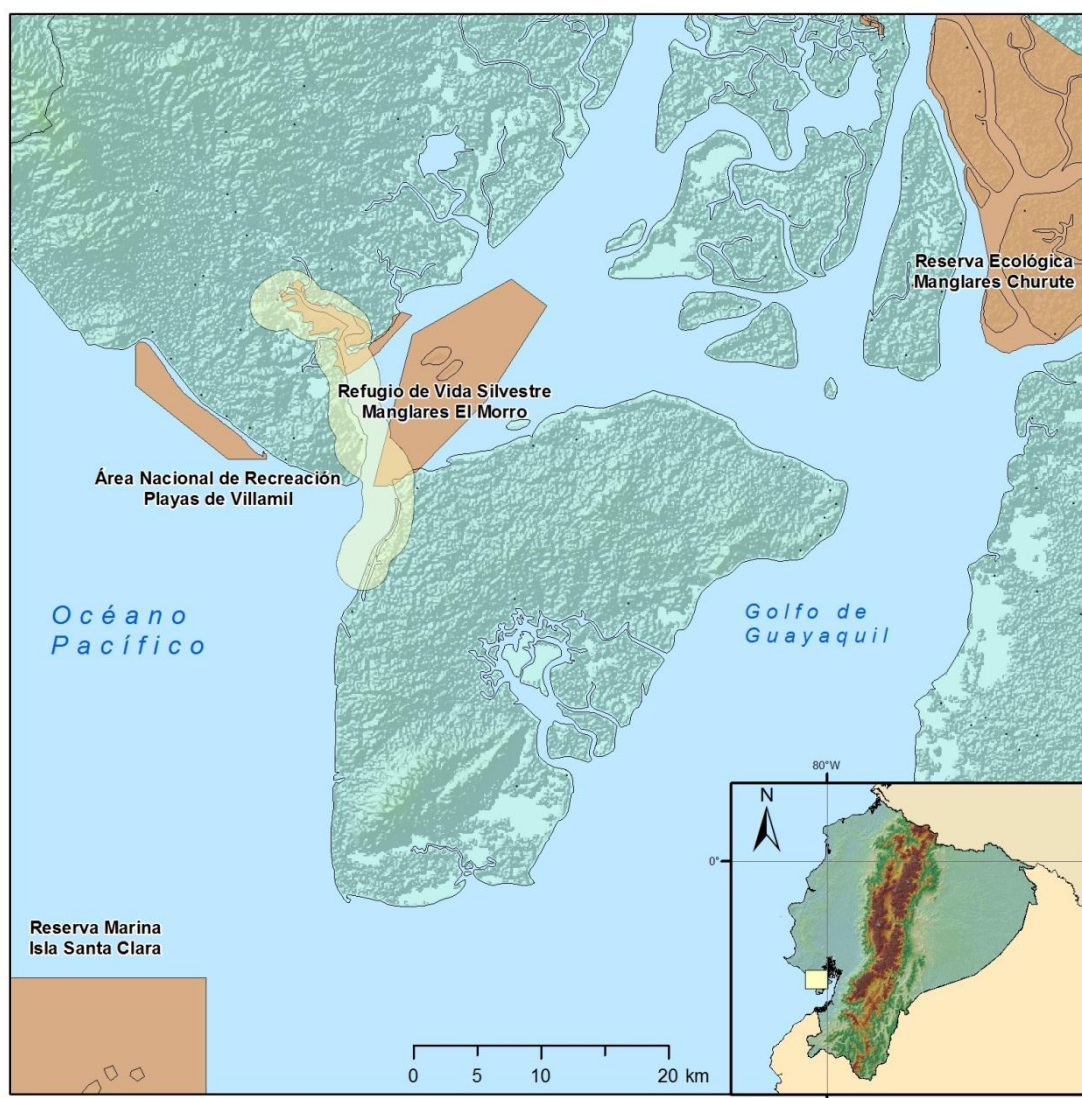


Figura 1. Área de estudio el lado occidental del estuario interior del golfo de Guayaquil. En el recuadro amarillo se indica su ubicación en el país.

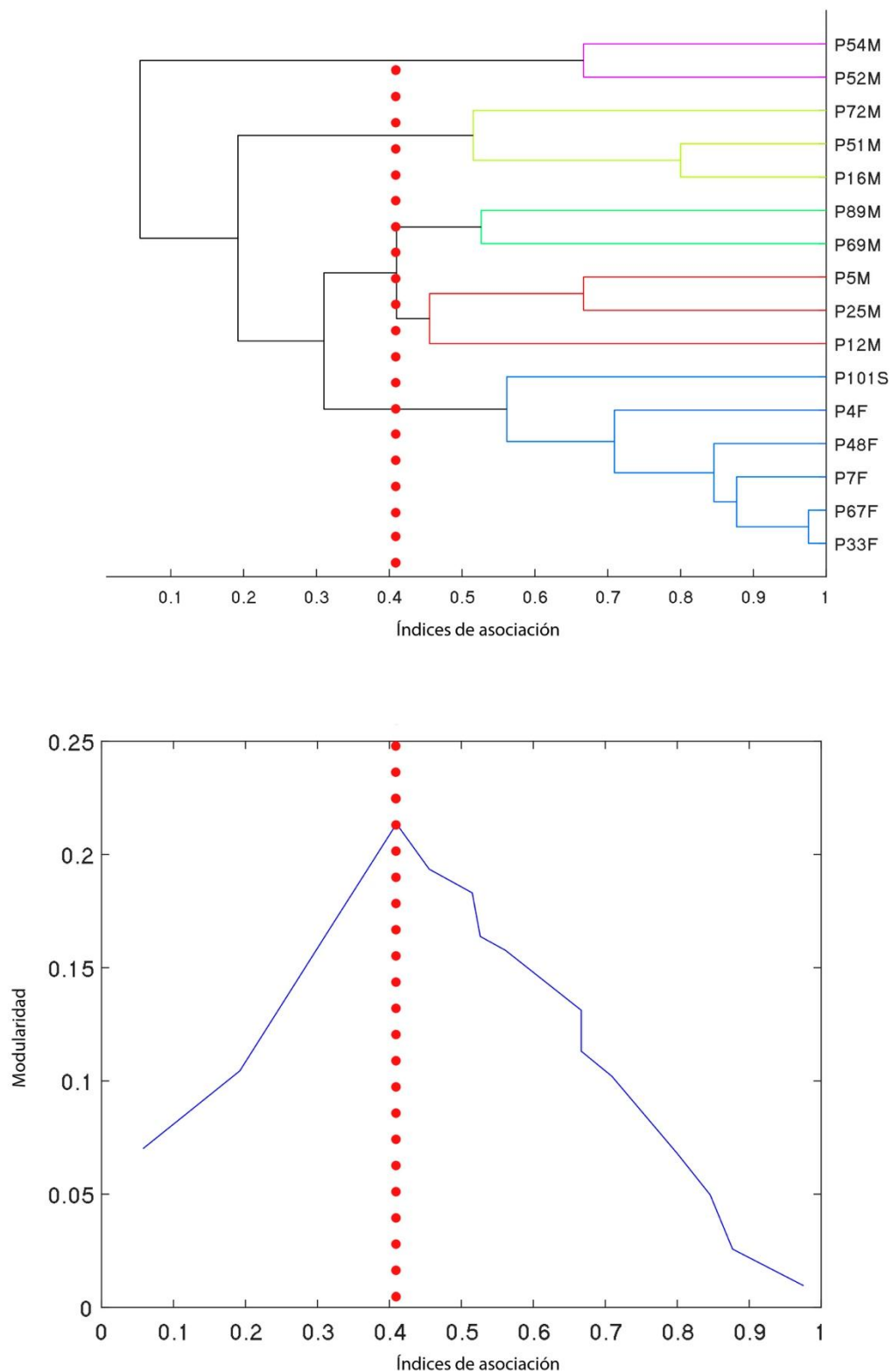


Figura 2. Índice de asociación de medio peso realizado por el algoritmo que se encuentra dentro del programa SOCPROG en la comunidad de los delfines de la zona de Posorja en el año 2016 índices de asociación (I) y curvas de modularidad (II).

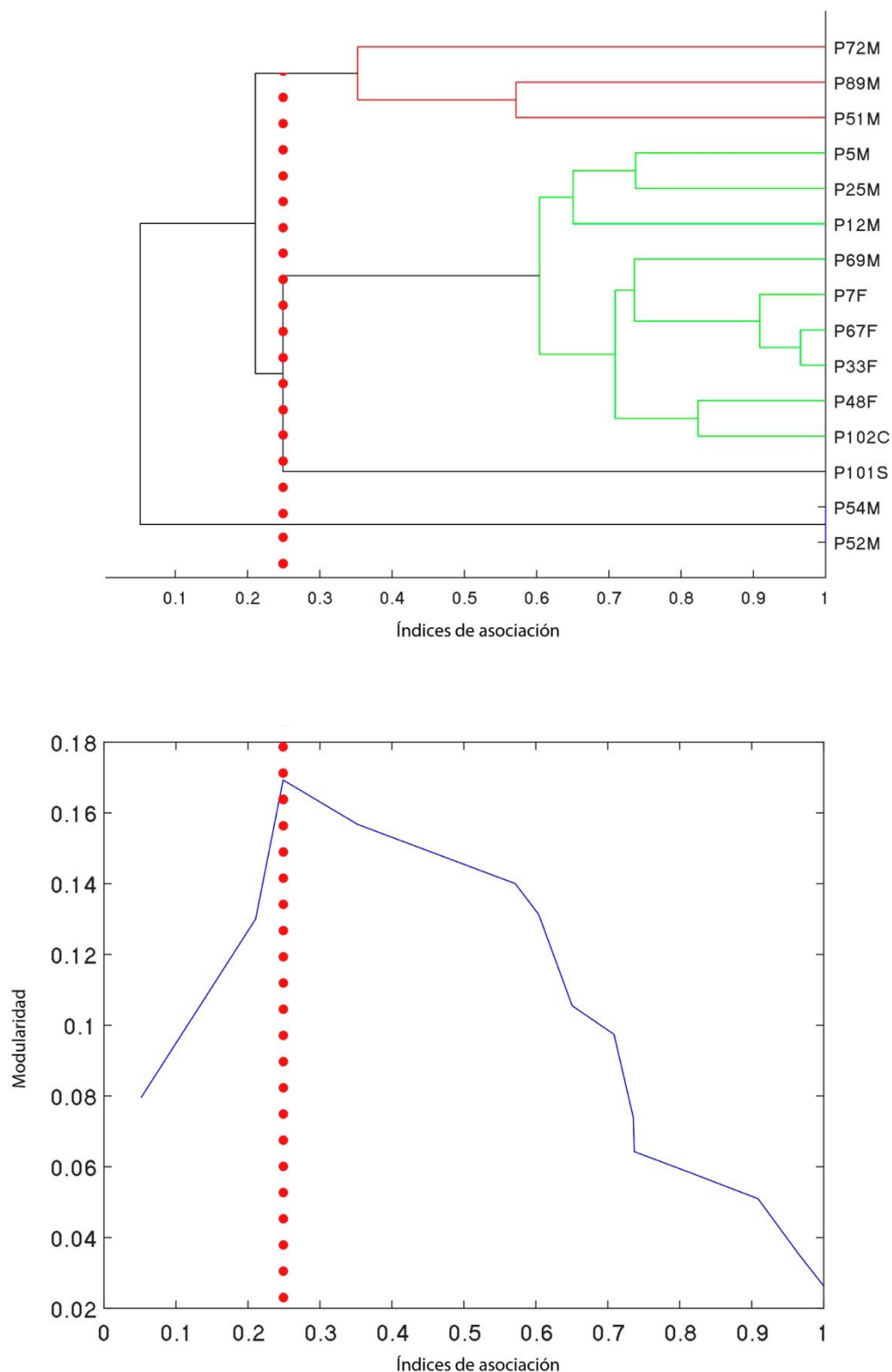


Figura 3. Índice de asociación de medio peso realizado por el algoritmo que se encuentra dentro del programa SOCPROG en la comunidad de los delfines de la zona de Posorja en el año 2017 índices de asociación (I) y curvas de modularidad (II).

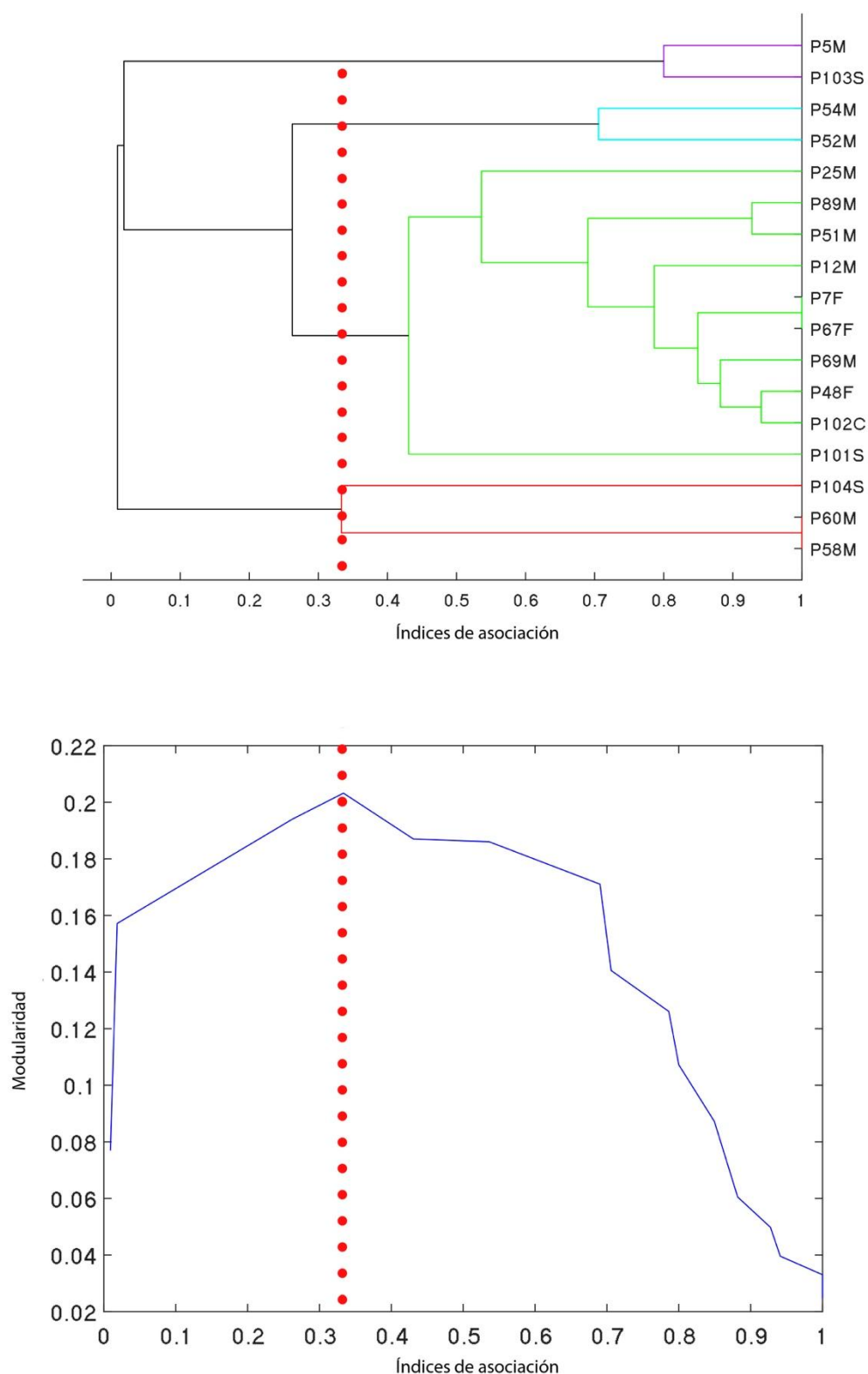


Figura 4. Índice de asociación de medio peso realizado por el algoritmo que se encuentra dentro del programa SOCPROG en la comunidad de los delfines de la zona de Posorja en el año 2018 índices de asociación (I) y curvas de modularidad (II).

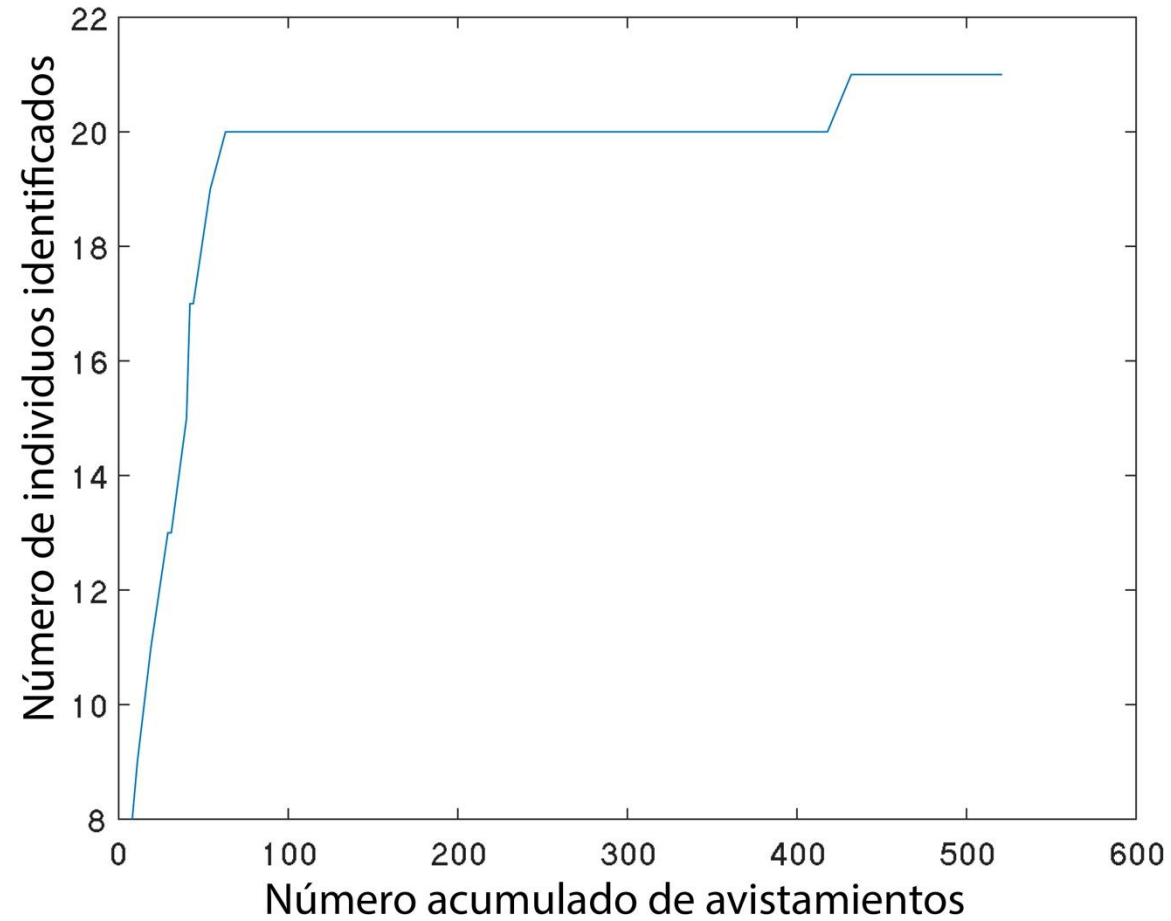


Figura 5. Curva de acumulación de individuos nuevos con respecto al número de avistamientos en Posorja en los años 2016-2018. El eje X es el número acumulado de avistamientos en los tres años y Y es el número de individuos identificados.

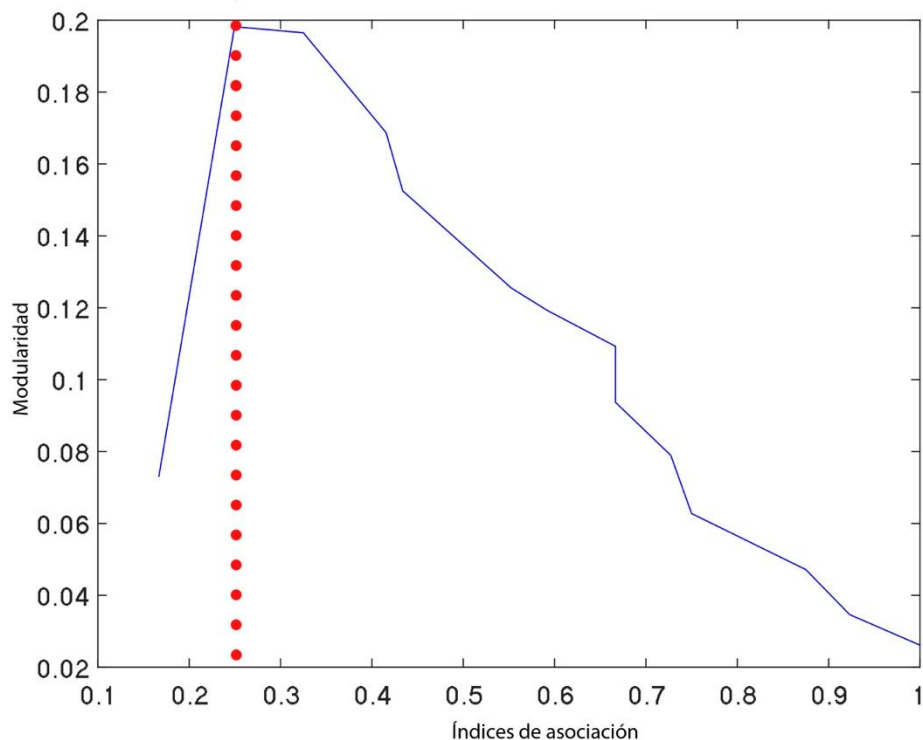
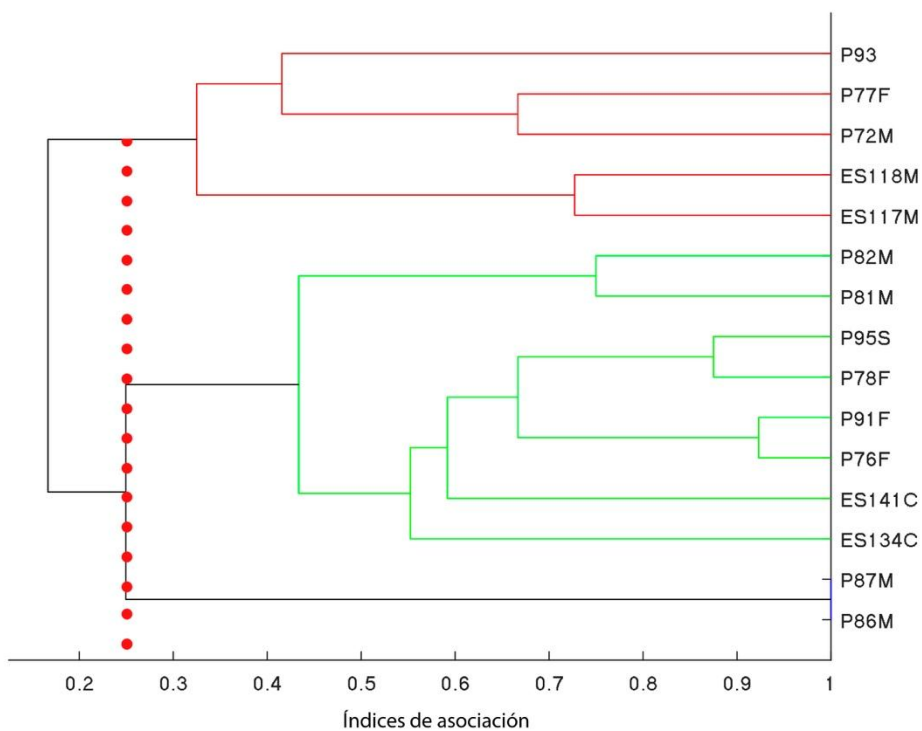


Figura 6. Índices de asociación asociación de medio peso realizado por el algoritmo que se encuentra dentro del programa SOCPROG en la comunidad de los delfines de la zona El Morro en el año 2016 índices de asociación (I) y curvas de modularidad (II).

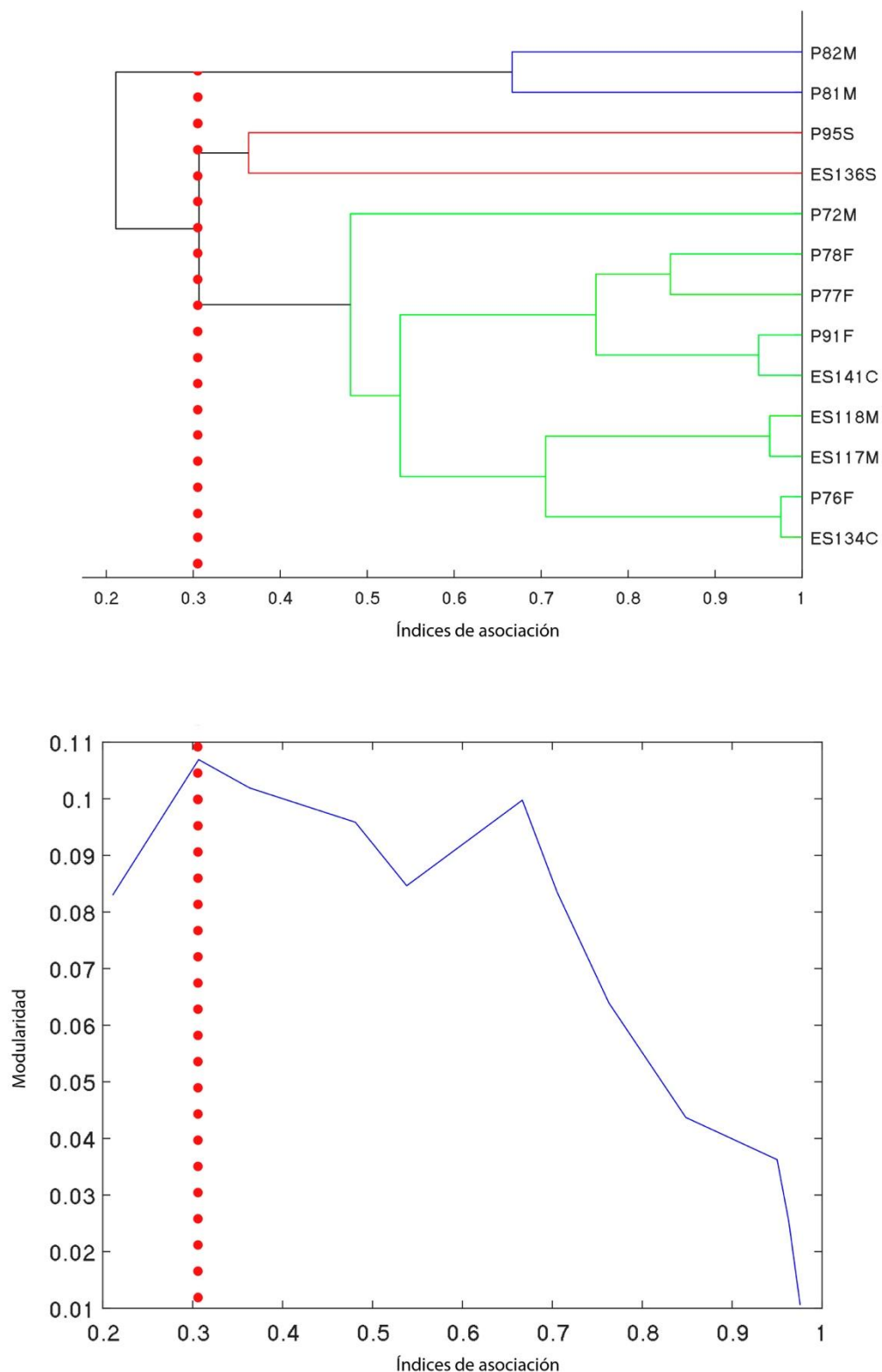


Figura 7. Índices de asociación asociación de medio peso realizado por el algoritmo que se encuentra dentro del programa SOCPROG en la comunidad de los delfines de la zona El Morro en el año 2017 índices de asociación (I) y curvas de modularidad (II).

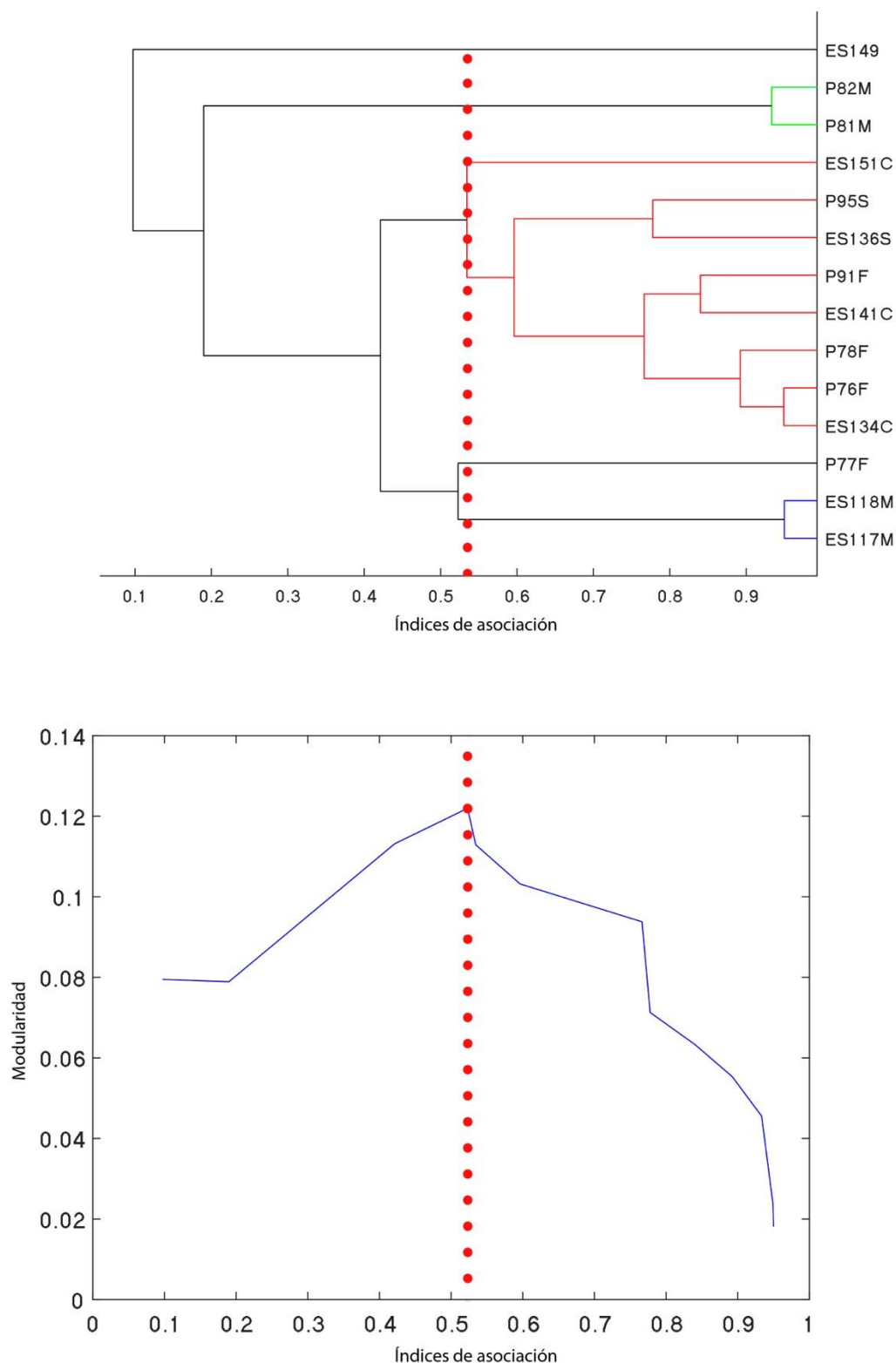


Figura 8. Índices de asociación asociación de medio peso realizado por el algoritmo que se encuentra dentro del programa SOCPROG en la comunidad de los delfines de la zona El Morro en el año 2017 índices de asociación (I) y curvas de modularidad (II).

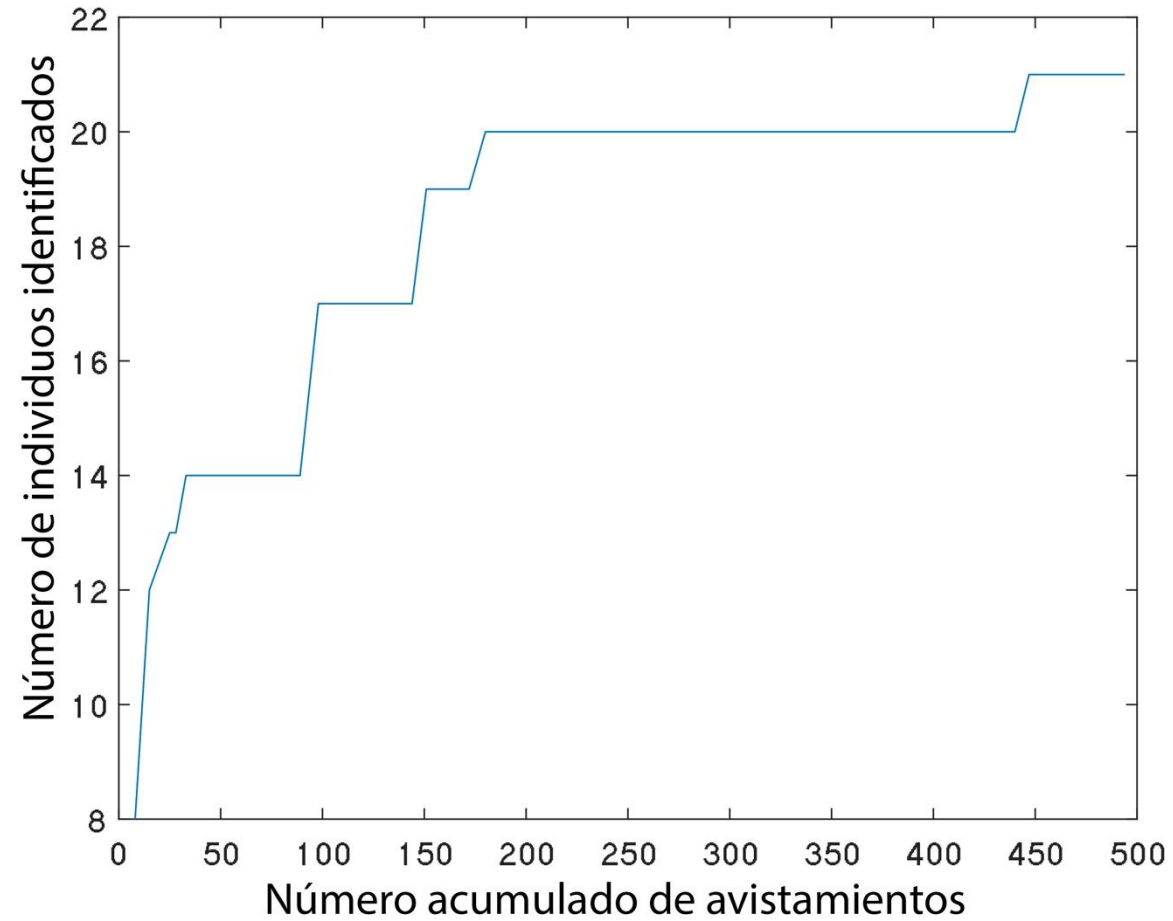


Figura 9. Curva de acumulación de individuos nuevos con respecto al número de avistamientos en El Morro en los años 2016-2018. Donde el eje X es el número acumulado de avistamientos en los tres años y Y es el número de individuos identificados.

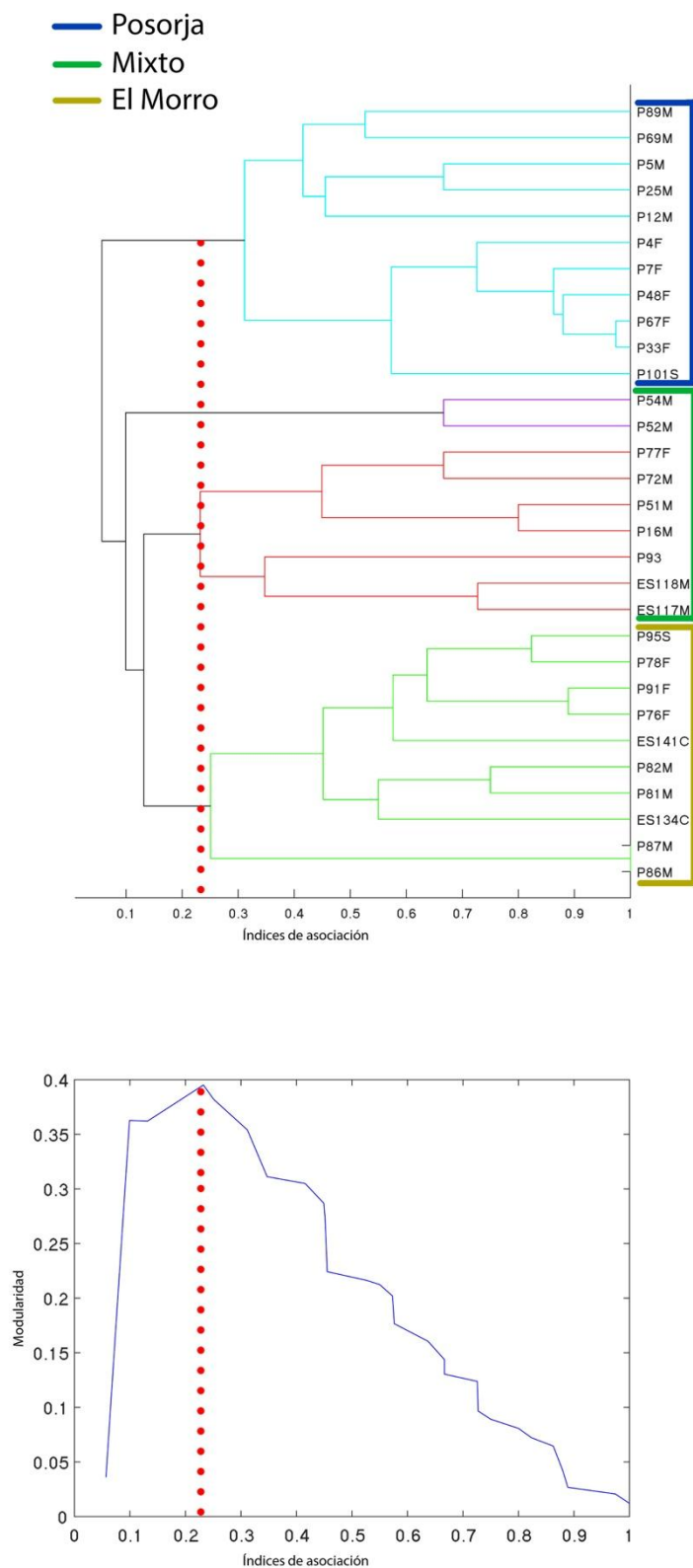


Figura 10. Índice de asociación asociación de medio peso realizado por el algoritmo que se encuentra dentro del programa SOCPROG en la comunidad4 de los delfines de la zona Posorja-El Morro en el año 2016 índices de asociación (I) y curvas de modularidad (II).

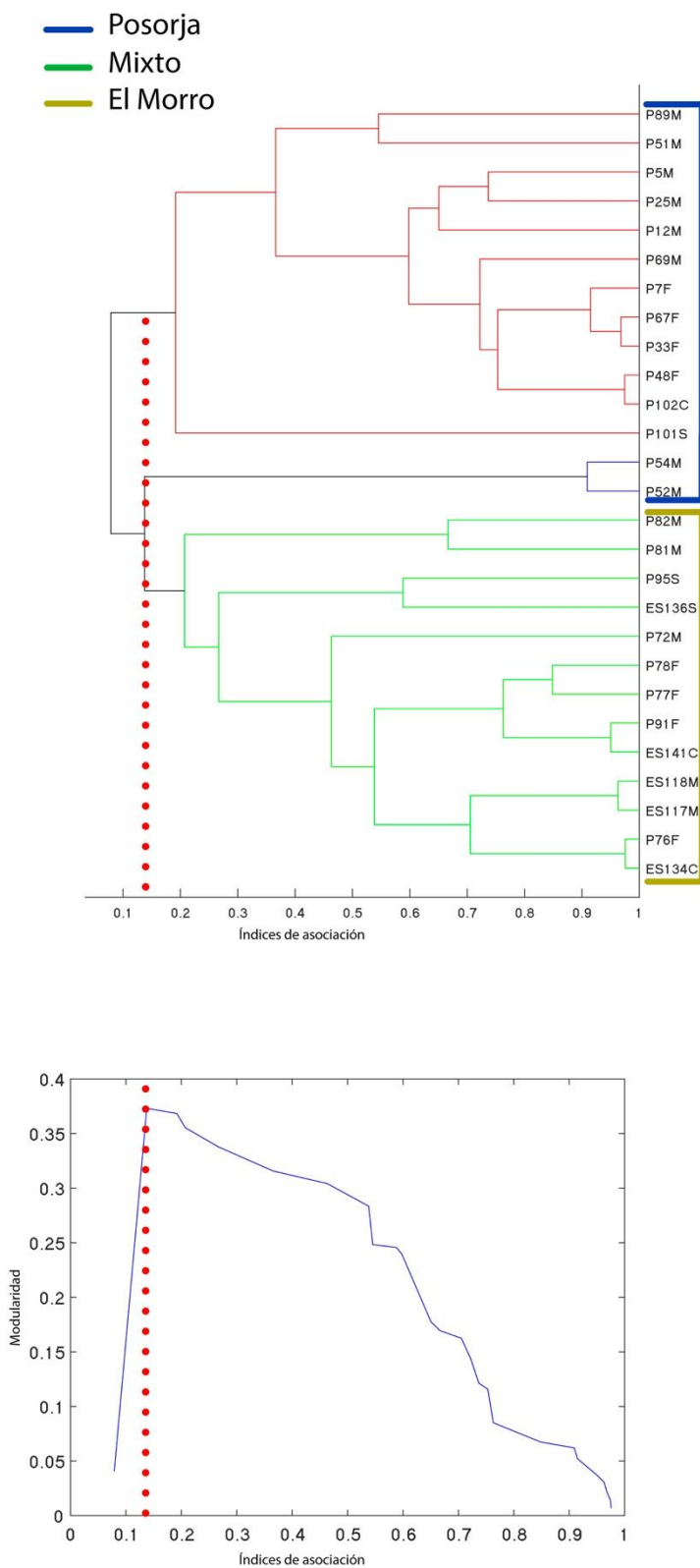


Figura 11. Índice de asociación asociación de medio peso realizado por el algoritmo que se encuentra dentro del programa SOCPROG en la comunidad4 de los delfines de la zona Posorja-El Morro en el año 201 índices de asociación (I) y curvas de modularidad (II).

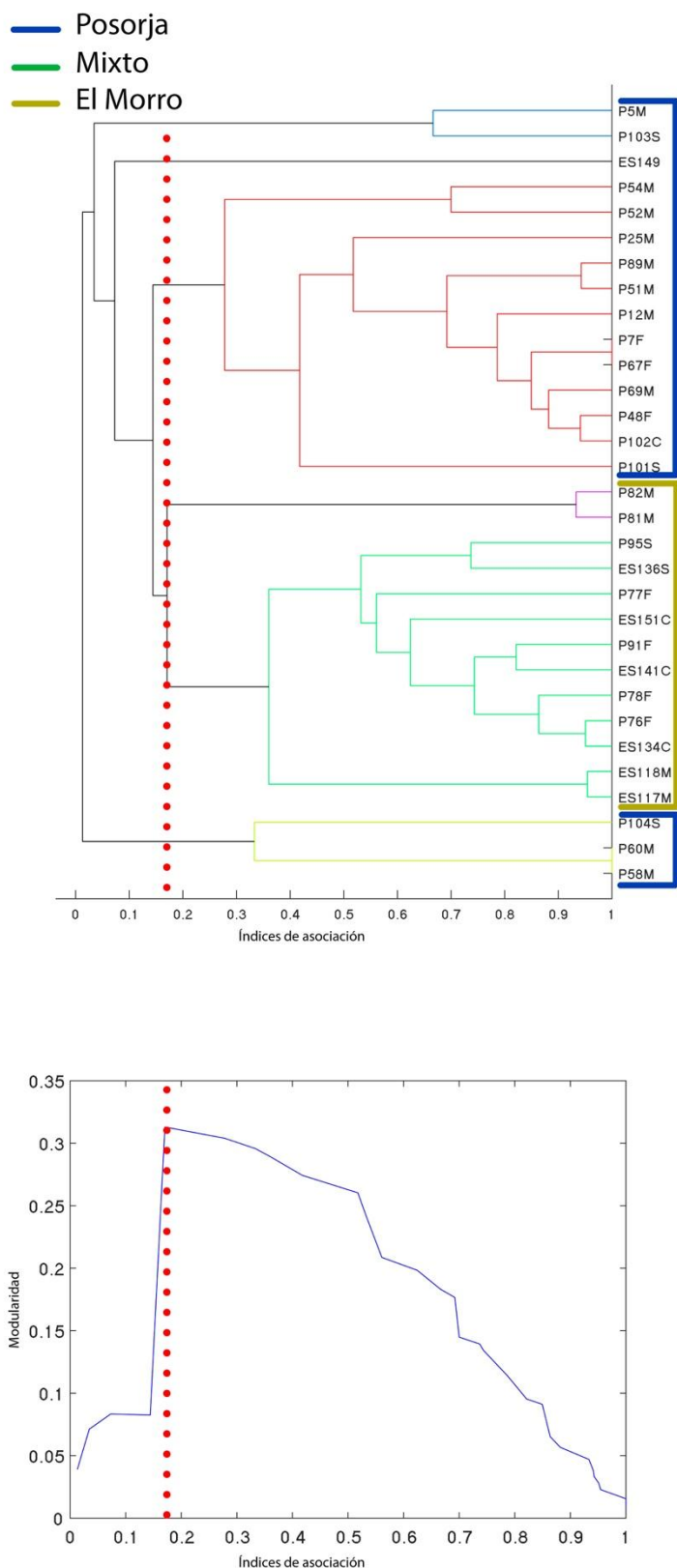


Figura 12. Índice de asociación asociación de medio peso realizado por el algoritmo que se encuentra dentro del programa SOCPROG en la comunidad4 de los delfines de la zona Posorja-El Morro en el año 2018 índices de asociación (I) y curvas de modularidad (II).

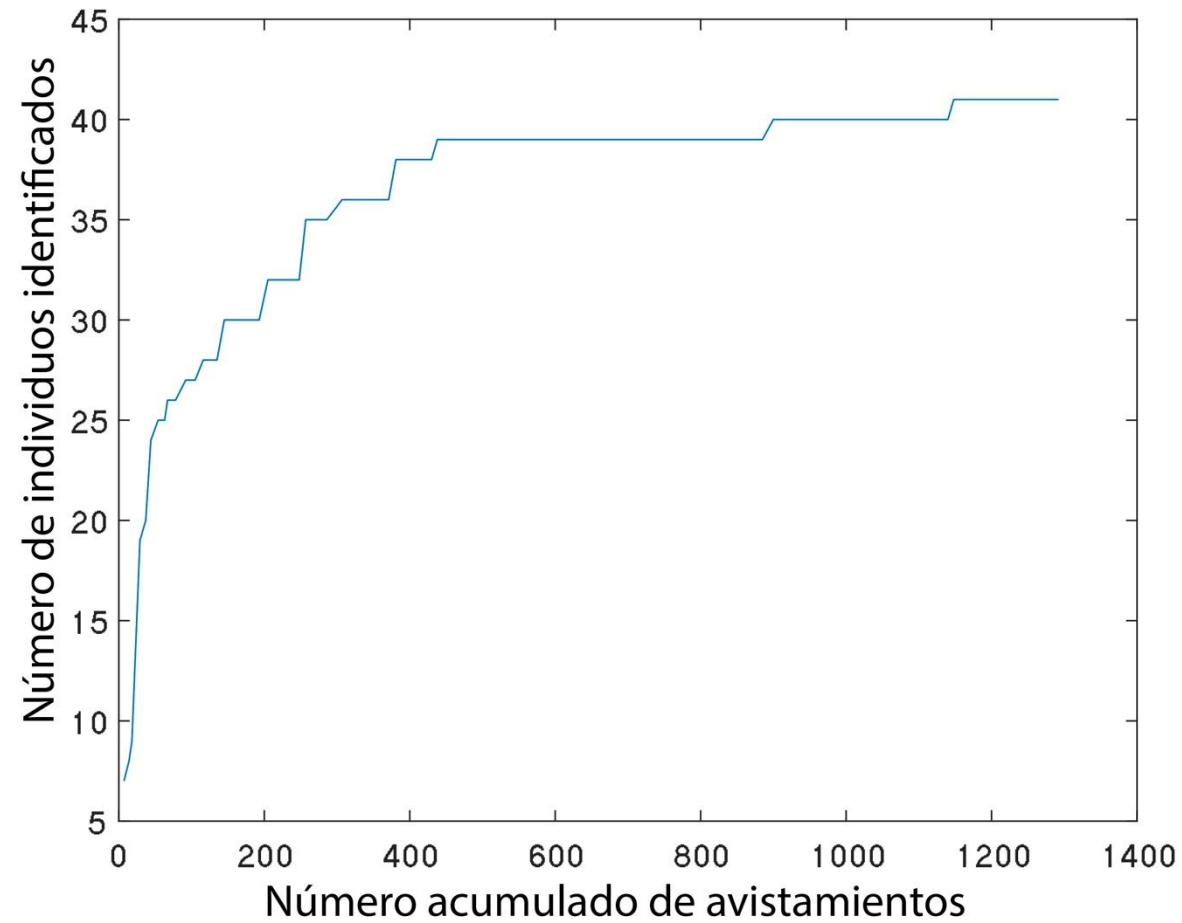


Figura 13. Curva de acumulación de individuos nuevos con respecto al número de avistamientos en la zona Posorja-El Morro en los años 2016-2018. Donde el eje X es el número acumulado de avistamientos en los tres años y Y es el número de individuos identificados.

TABLAS

Tabla 1. Detalle del esfuerzo invertido y los resultados de los análisis de la cantidad de tiempo invertido con las comunidades de delfines.

| Item | Cantidad |
|--|-----------------|
| Número de viajes | 141 |
| Número de grupos de delfines observados | 258 |
| Número total de delfines registrado | 1273 |
| Número roral de delfines diferentes | 38 |
| Tiempo total de recorrido (h) | 636 |
| Tiempo con los delfines (h) | 200 |
| Distancia recorrida (km) | 6268 |

Tabla 2. Descripción del tipo de animal dentro de ambas comunidades por el tamaño relativo. MA (Machos Adultos), FA (Hembras Adultas), S (Subadulto), C (Cría) y NI (No identificado) corresponden respectivamente a macho adulto, hembra adulta, subadulto, cría y no identificado.

| Comunidad | Tipo de animal | | | | | Subtotal |
|--------------|----------------|----------|----------|----------|----------|-----------|
| | MA | FA | S | C | NI | |
| Posorja | 12 | 5 | 3 | 1 | | 21 |
| El Morro | 6 | 4 | 2 | 3 | 2 | 17 |
| Total | 18 | 9 | 5 | 4 | 2 | 38 |

Tabla 3. Detalle de los individuos de los cuales se tienen muestras, el tipo de animal y la identificación del sexo por medios moleculares. MA, FA, S, C y NI corresponden respectivamente a macho adulto, hembra adulta, subadulto, cría y no identificado.

| ID | Comunidad | Tipo de animal | Resultado molecular |
|-----------|------------------|-----------------------|----------------------------|
| P85 | EM | MA | M |
| ES117 | EM | MA | M |
| ES134 | EM | C | F |
| ES136 | EM | S | F |
| ES151 | EM | C | M |
| ES152 | EM | NI | M |
| P101 | PO | S | M |
| P102 | PO | C | F |
| P104 | PO | S | F |
| P12 | PO | MA | M |
| P25 | PO | MA | |
| P33 | PO | FA | F |
| P51 | PO | MA | M |
| P67 | PO | FA | F |
| P69 | PO | MA | F |
| P72 | PO | MA | |
| P78 | EM | FA | F |
| P7 | PO | FA | |
| P82 | EM | MA | M |
| P85 | ?? | NI | M |
| X1 | ?? | ?? | M |
| X2 | ?? | ?? | F |
| X3 | ?? | ?? | M |
| X4 | ?? | ?? | M |
| X5 | ?? | ?? | M |

Tabla 4. Resumen de valores de modularidad máxima y valores de coeficiente de correlación cofenético (CCC) resultantes de los índices de asociación de Posorja y El Morro entre 2016-2018.

| | | Max. Mod. | CCC |
|-------------------------|-------------|------------------|------------|
| Posorja | 2016 | 0.21355 | 0.90927* |
| | 2017 | 0.16929 | 0.92078* |
| | 2018 | 0.20322 | 0.98806* |
| El Morro | 2016 | 0.19819 | 0.83353* |
| | 2017 | 0.10692 | 0.91048* |
| | 2018 | 0.12196 | 0.92886* |
| Posorja-El Morro | 2016 | 0.39514* | 0.86716* |
| | 2017 | 0.37307* | 0.92663* |
| | 2018 | 0.31298* | 0.95547* |

ANEXOS

Anexo 1. Matriz resumida para realizar los índices de asociación en el programa SOCPROG (matriz parcial atada a derechos de autor, solicitar datos completos a Fernando Félix).

| Date | Interaction | Ids |
|------------|-------------|--|
| 9/1/2016 | C | P76F P77F P78F P91F P93 P95S ES117M ES118M ES134C ES141C |
| 4/6/2016 | B | P77F P93 ES118M |
| 20/8/2016 | B | P78F P82M P86M P87M P95S P91F P76F |
| 20/8/2016 | C | P76F P78F P82M P86M P87M P95S P91F ES141C ES134C |
| 27/8/2016 | A | P78F P82M P95S |
| 10/12/2016 | A | P72M P77F P91F P76F ES134C |
| 18/12/2016 | C | P72M P77F P91F P76F ES141C |
| 7/1/2017 | E | ES117M ES118M P76F |
| 28/1/2017 | A | P82M P91F P95S P76F ES134C ES141C |
| 13/5/2017 | A | P76F ES117M ES118M ES134C |
| 26/5/2017 | A | P76F P95S ES117M ES118M ES134C |
| 1/7/2017 | C | P72M P76F ES117M ES118M ES134C |
| 15/7/2017 | C | P76F ES117M ES118M ES134C |
| 5/8/2017 | B | P77F P91F ES141C |
| 23/12/2017 | A | P76F P77F P78F P91F ES134C ES141C |
| 6/1/2018 | C | P76F P77F P78F P91F ES134C ES141C |
| 6/3/2018 | D | P77F P78F |
| 10/6/2018 | C | P76F P78F P95S ES134C ES136S |
| 23/6/2018 | A | P77F ES117M ES118M |
| 31/7/2018 | A | ES117M ES118M |
| 1/8/2018 | B | P76F P77F P78F P81M P82M P91F ES134C ES141C |
| 8/12/2018 | A | P76F P77F P78F ES151C P81M P82M P91F P95S ES134C |

Anexo 2. Valores máximos del análisis de bootstrap de los índices de asociación de Posorja y El Morro entre 2016-2018, lanzado por el programa SOCPROG.

| | | ID | Fuerza | Centralidad vector eigen | Alcance | Coef. de agrupamiento | Afinidad |
|-------------------------|------|--------|--------|--------------------------|---------|-----------------------|----------|
| Posorja | 2016 | P67F | 6.76 | 0.37 | 34.54 | 0.57 | 5.68 |
| | | P4F | | | | | |
| | 2017 | P48F | 6.85 | 0.34 | 41.42 | 0.71 | 6.55 |
| | | P67F | | | | | |
| | | P33F | | | | | |
| | 2018 | P101S | 7.4 | 0.35 | 47.5 | 0.64 | 6.55 |
| P102C | | | | | | | |
| | | P7F | | | | | |
| | | P25M | | | | | |
| El Morro | 2016 | P76F | 6.65 | 0.37 | 31.5 | 0.49 | 5.6 |
| | | P81M | | | | | |
| | 2017 | P77F | 6.64 | 0.34 | 36.31 | 0.54 | 5.64 |
| | | P72M | | | | | |
| | 2018 | ES134C | 7.45 | 0.35 | 43.73 | 0.6 | 6.2 |
| ES141C | | | | | | | |
| Posorja-El Morro | 2016 | P76F | 8.11 | 0.26 | 43.89 | 0.54 | 6.09 |
| | | P67F | | | | | |
| | | P91F | | | | | |
| | 2017 | P4F | 8.33 | 0.25 | 57.46 | 0.74 | 7.29 |
| | | ES141C | | | | | |
| | | P48F | | | | | |
| | 2018 | P101S | 9.56 | 0.25 | 79.19 | 0.58 | 8.45 |
| | | P5M | | | | | |
| | | P89M | | | | | |
| | | P104S | | | | | |
| | | P69M | | | | | |

Anexo 3. Detalle de microsatélites a usar con su respectivo motivo de repetición y primers.

| Loci | Repetición | Primer Forward 5'-3' | Primer Reverse 5'-3' |
|-------------|---|-----------------------------|---------------------------------|
| D08 | (TG) ₁₈ | F-GATCCATCATATTGTCAAGTT | R-TCCTGGGTGATGAGTCTTC |
| EV1 | (AC) ₁₃ (TC) ₈ | F-CCCTGCTCCCCATTCTC | R-ATAAACTCTAATACACTTCCTCCAAC |
| EV37 | (AC) ₂₄ | F-AGCTTGATTTGGAAGTCATGA | R-TAGTAGAGCCGTGATAAAGTGC |
| MK5 | (TG) ₁₃ CT (TG) ₂ CA (TG) ₂ | F-CTCAGAGGGAAATGAGGCTG | R-TGTCTAGAGGTCAAAGCCTTCC |
| MK6 | (GT) ₁₇ | F-GTCCTCTTTCCAGGTGTAGCC | R-GCCCACTAAGTATGTTGCAGC |
| MK8 | (CA) ₂₃ | F-TCCTGGAGCATCTTATAGTGGC | R-CTCTTTGACATGCCCTCACC |
| MK9 | (CA) ₁₇ | F-CATAACAAAGTGGGATGACTCC | R-TTATCCTGTTGGCTGCAGTG |
| TexVet7 | (CA) ₁₂ | F-GCACTGTAGGGTGTTTCAGCAG | R-CTTAATTGGGGGCGATTTTCCAC |
| TextVet5 | (CA) ₂₄ | F-GATTGTGCAAATGGAGACA | R-TTGAGATGACTCCTGTGGG |
| Ttr11 | (CA) ₂₁ | 5'-CTTTCAACCTGGCCTTTCTG-3' | 5'-GTTTGGCCACTACAAGGGAGTGAA-3' |
| Ttr34 | (CA) ₁₉ | 5'-GCACATGAGTATGTGGACAGG-3' | 5'-GTTTCCTCCTTGGGAGTGTCTCT-3' |
| Ttr48 | (CA) ₁₈ | 5'-AAGAGGATGCAAATGGCAAG-3' | 5'-GTTTGGTAAGAAAATACCAAAGTCC-3' |