

Estratégia de maximização de sucesso de perseguição e fuga nos contextos de caça entre golfinhos *Sotalia guianensis* (Van Bénedén, 1864) e peixes no povoado de Pipa, RN.

Strategy to maximize the success of pursue and escape during hunting among *Sotalia guianensis* dolphins (Van Bénedén, 1864) and fishes in Pipa, RN.

ANDERSON LUIS DO VALLE<sup>1</sup>

ALEXANDRE MARLETTA<sup>2</sup>

FRANCIELLI CRISTINE CUNHA MELO<sup>3</sup>

Quando um mamífero marinho persegue uma presa, conservar energia é especialmente benéfico, pois o oxigênio que ele estoca em seus pulmões é um fator que pode limitar seu sucesso (CASTELLINI *et al.*, 1985; HOCHACHKA, 1986).

Cálculos baseados na velocidade desenvolvida pelos golfinhos nariz-de-garrafa (*Tursiops truncatus*) durante o mergulho e nas taxas metabólicas quando nadam próximo à superfície da água indicam que estes animais deveriam ser incapazes de mergulhar a profundidades superiores a 200 metros usando apenas o metabolismo aeróbico, porém, após mergulhos prolongados estes animais apresentam apenas pequenas alterações nas concentrações de lactato plasmático, o que indica que os mecanismos anaeróbicos de respiração não haviam sido usados (WILLIAMS *et al.*, 1999).

Discrepância similar entre a capacidade aeróbica teoricamente prevista e o desempenho do mergulho tem sido reportada para uma variedade de aves e mamíferos marinhos (BUTLER & JONES, 1997; KOOYMAN & PONGANIS, 1998). Sugere-se, portanto, que os animais que mergulham profundamente resolvam tais conflitos através da diminuição do metabolismo (HOCHACHKA, 1992) e da heterotermia local, ou seja, parte do animal sofre regulação térmica associada a alterações cardiovasculares durante o mergulho (HANDRICH *et al.*, 1997).

O golfinho *Sotalia guianensis* habita águas costeiras. É uma espécie não migratória (BOROBIA *et al.*, 1991) que frequentemente deprecia seu estoque aeróbico durante as perseguições (VALLE, 2004).

<sup>1</sup>IBAMA - SCEN Trecho 2 — Ed. Sede — Cx. Postal nº 09870 — CEP 70818-900 — Brasília-DF. CGFIS/DIFAU. E-mail: andersonluis@yahoo.com. <sup>2</sup>Instituto de Física, Universidade Federal de Uberlândia, CEP 593, 38400-902, Uberlândia-MG.

<sup>3</sup>ANVISA - SEPN 515, bloco B, 2º andar sala 13, Asa Norte, CEP 70.770-502.

Na enseada dos golfinhos, povoado de Pipa, RN, onde foram feitas as observações, já foram observados nesta espécie comportamentos de brincadeira (SPINELLI *et al.*, 2002), ensinamentos de caça por adultos a juvenis (SPINELLI *et al.*, 2005), descanso, cuidados parentais, mas o forrageio é o mais comum (NASCIMENTO, 2002).

Desse modo, a hipótese aqui discutida é que a direção dos ataques de *S. guianensis* durante a caça deva ser aquela que conserve mais energia como forma de otimizar a relação custo-benefício. Discute-se também o motivo do porquê existam locais mais utilizados para as capturas.

## MATERIAL E MÉTODOS

Os registros foram feitos nos horários de claridade de setembro de 2003 a janeiro de 2004 na Enseada dos Golfinhos, no povoado de Pipa, no Estado do Rio Grande do Norte, Brasil ( $6^{\circ}13'S$  e  $35^{\circ}3'W$ ), a partir de um mirante localizado no alto de uma falésia indicado por um polígono na Figura 1. A enseada possui profundidade de dois a cinco metros e é muito turva, com visibilidade de aproximadamente 70 cm. Nela não existem formações rochosas ou grandes declividades em seu interior. As ondas na linha de quebra-mar chegam até 1 metro e a profundidade central da região observada é de aproximadamente dois metros na maré mais seca, chegando a cinco na mais cheia. Toda a área de praia é cercada por uma falésia sedimentar de cerca de vinte cinco metros, a partir de onde foram feitas as observações.

Foram registrados três dados: o tamanho do animal, a direção do corpo do golfinho no momento do ataque, bem como a sua localização na enseada.

Assim, a estimativa da classe de idade foi feita a partir da comparação do tamanho do golfinho com uma boia em forma de canudo de 1,55 metros previamente ancorada na enseada em frente ao mirante, representado na figura 1 por um quadrado delimitado de branco. Esta bóia foi posicionada a 50 metros a partir da praia na maré media e paralelamente à linha do horizonte. Os animais foram nomeados como juvenis quando eram menores que a boia e adultos quando maiores que esta. Animais menores que dois terços da bóia raramente perseguem peixes e, portanto, não foram amostrados.



Fig. 1. Divisão da enseada por faixas imaginárias. Explicação no texto.

O registro de onde na enseada, o golfinho arremessou-se sobre o peixe (e possivelmente o tenha capturado) foi feito usando-se um sistema de linhas imaginárias. A boia (representada por um x na figura 1), uma vez que estava ancorada permanentemente, foi usada como referência para as linhas horizontais. Chamou-se de “A”, a faixa atrás da linha da bóia, “B” a faixa entre a bóia e a linha de quebra das ondas e “C” a faixa entre esta linha de quebra e a praia. Elas por sua vez foram subdivididas em  $A_1$ ,  $A_2$  e  $A_3$ ;  $B_1$ ,  $B_2$  e  $B_3$ ;  $C_1$  e  $C_2$ . (Fig. 1). Uma vez que de acordo com a maré temos variações na largura dessas faixas, foram excluídas as marés extremas.

Por último, a medição do direcionamento do corpo do golfinho no momento do ataque foi feita do mesmo modo que a indicação das horas pelo ponteiro de um relógio. Portanto, o golfinho poderia subir à superfície com o focinho direcionado em 12 posições diferentes, sendo 6 a indicação da praia e 0 a do mar aberto.

A análise quantitativa do gasto energético do golfinho durante o bote na perseguição do peixe foi realizada do ponto de vista da mecânica clássica no escopo do movimento relativo Galileano. Neste modelo, que é válido no limite de baixas velocidades (ou seja, aqueles muito menores do que a velocidade da luz 300.000km/s) e para sistemas referenciais inerciais (ou seja, não acelerados), foi possível estimar a posição, o vetor velocidade e a aceleração relativa do golfinho em função da direção de sua trajetória até o ponto de ataque, ou seja, desde a direção oceano-praia até a direção praia-oceano.

## RESULTADOS

Os golfinhos subiram 4.544 vezes à superfície em contextos gerais que não o ataque e 80 vezes no momento do ataque. A principal direção do corpo dos golfinhos no momento do ataque foi a 6, tanto para adultos como para juvenis (Fig. 2).

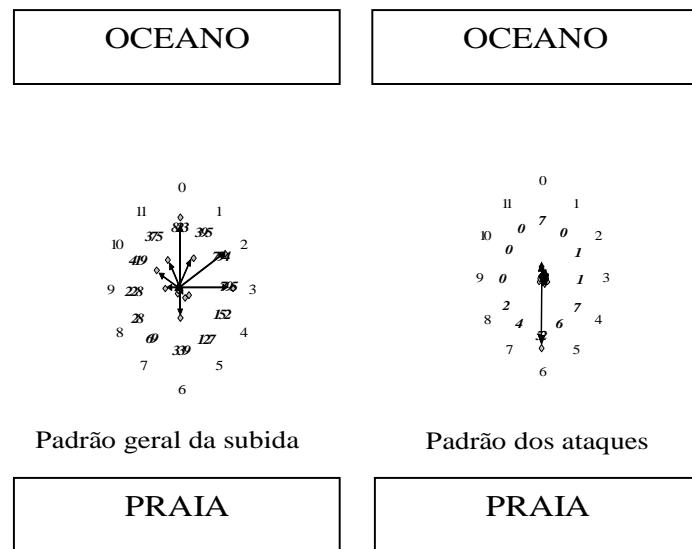


Fig. 2. *Sotalia guianensis* (Van Bénéden). Direção do corpo do golfinho em relação às ondas. O padrão geral representa todas as posições observadas durante o estudo, e padrão dos botes a direção no momento da captura. Os números externos representam as direções do corpo e os internos, em itálico, o número de amostras. As setas indicam a direção do corpo no momento que o animal submerge.

A distribuição estatística dos ataques é apresentada no histograma da Figura 3. Neste caso verifica-se que a faixa mais freqüente das capturas é a B<sub>3</sub> (Fig. 3). O comportamento de captura segue uma distribuição aleatória, ou seja, uma distribuição Gaussiana indicando que os dados não são correlacionados. Deste modo utiliza-se uma estatística de primeira ordem e considerase o seu valor médio (ou máximo) como sendo o mais freqüente. Na análise da Figura 3 consideramos as seguintes equivalências para a confecção do gráfico: A1 = 1, A2 = 2, A3 = 3, B1 = 4, B2 = 5, B3 = 6, C1 = 7, C2 = 8, C3 = 9.

A tabela abaixo representa os parâmetros utilizados nos ajustes das distribuições de probabilidade de bote em função da faixa de ataque para a figura 3. De modo geral podemos afirmar que, a partir dos ajustes, as duas distribuições são praticamente as mesmas. Os dados mostram que ambas as distribuições estão centradas próximo de 6, ou seja, na faixa B3. Outro parâmetro importante, a largura a meia-altura da distribuição, mostra que para os golfinhos juvenis a posição de ataque é um pouco mais extensa que as dos golfinhos adultos. Entretanto, a frequência máxima de ocorrência da região de ataque segue aparentemente a mesma porcentagem, aproximadamente 40 %. Neste caso podemos afirmar que os golfinhos juvenis seguem o padrão de ataque dos adultos.

Tabela 1. Parâmetros de ajuste da distribuição Gaussiana\* dos dados da figura 2.

Golfinho	Centro da Gaussiana	Largura da Gaussiana	Altura máxima da Gaussiana	$\chi^2$
Adulto	5,97	1,63	0,45	$5,5 \cdot 10^{-4}$
Juvenil	6,09	2,11	0,39	$2,3 \cdot 10^{-3}*$

## DISCUSSÃO

Para reduzir o custo do deslocamento, os mamíferos marinhos têm desenvolvido uma ampla variedade de comportamentos natatórios como: controlar a velocidade do deslocamento (THOMPSON, *et al.*, 1993; WILLIAMS *et al.*, 1993), aproveitar o deslocamento da onda (WILLIAMS *et al.*, 1992), deslocar-se em saltos, como “porpoising”, descrito por AU & WEIHS (1980) como saltos sob as ondas, aproveitar o deslocamento de embarcações, nadar em agrupamentos e deslocamentos para grandes profundidades no qual o golfinho se impulsiona para baixo e desliza sem movimento à medida que afunda (“sliding”, comportamento descrito por WILLIAMS *et al.* (2000) e SKROVAN *et al.* (1999)). O deslocamento na água é energeticamente custoso para mamíferos (SCHMIDT-NIELSEN, 1972), especificamente para cetáceos, o custo energético do transporte estaria em torno de 2,1 a 2,9 vezes os níveis previstos para peixes do mesmo tamanho (WILLIAMS, 1999). Considerando esses dados, pode-se compreender o porquê da necessidade de otimizar a energia durante a caça. Desse modo, os resultados apresentados nesse estudo sugerem que os *S. guianensis* também estejam usando mecanismo de conservação de energia para maximizar sua eficiência durante a caça. Outro padrão observado foi: quando o golfinho persegue os peixes, a sua posição corporal de ataque é a direção no sentido oceano-praia (posição 6 na figura 2). Desse modo, de acordo com o modelo de movimento relativo

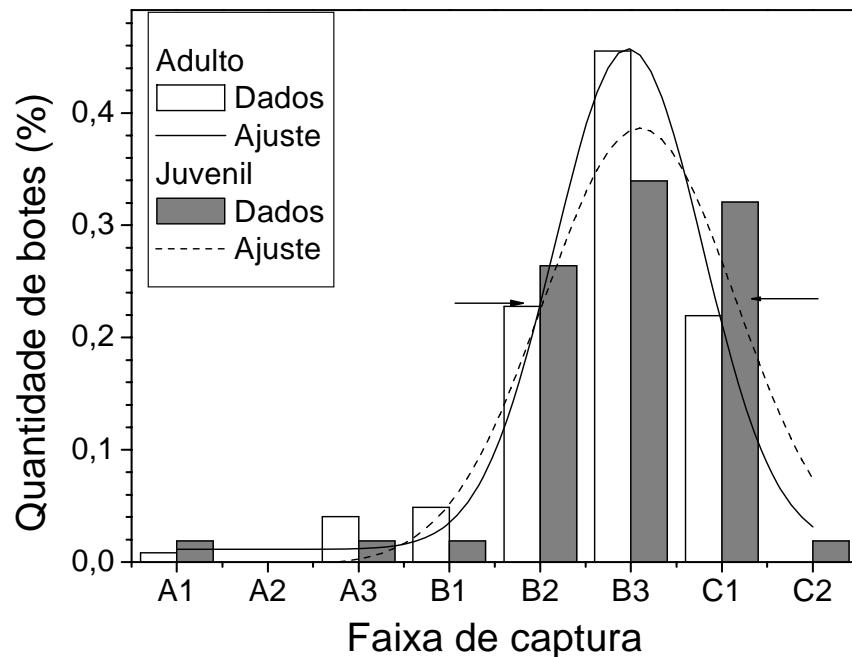


Fig. 3. *Sotalia guianensis* (Van Bénedén). Distribuição de probabilidade de botes normalizada em função da faixa de captura. As curvas representam ajustes utilizando uma função Gaussiana. Adultos ( $n = 118$ ) e juvenis ( $n = 51$ ).

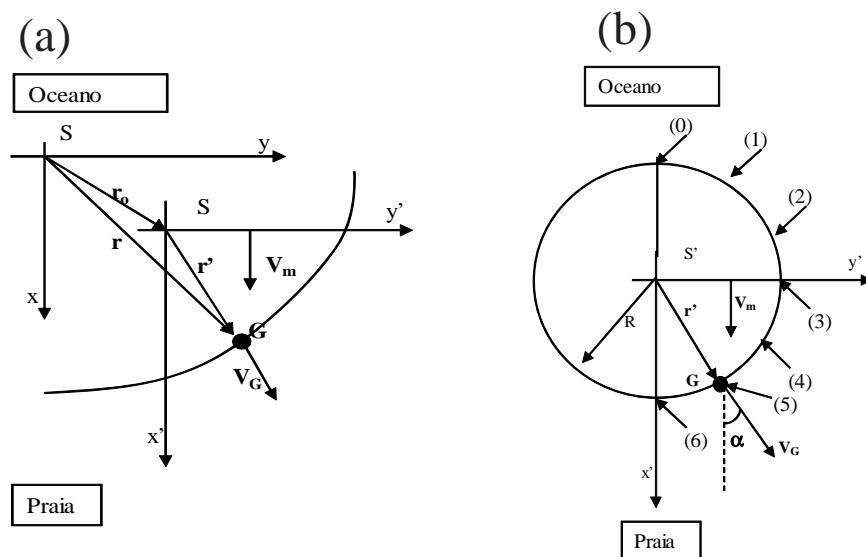


Fig. 4. *Sotalia guianensis* (Van Bénedén). (a) Sistema de referencial adotado para descrever o movimento relativo do golfinho (G) em relação ao movimento do mar ( $S'$ ) e da Terra ( $S$ ). (b) Representação esquemática da posição do bote do golfinho em relação ao referencial  $S'$  a uma distância radial  $R$  do ponto de partida  $r'=(0,0)$ .



Fig. 5. Comportamento das forças de deslocamento da água em uma onda.

Galileano da mecânica classica, é necessário considerar o sistema referencial inercial abaixo (Figura 4a), onde S é a Terra (ou fundo do mar) e S' é o mar em movimento (R. Resnick *et al.*, 1989). Neste sistema defini-se: a)  $r_0$  é o vetor posição inicial do golfinho em  $t=0s$  em relação ao referencial S; b)  $r$  é o vetor posição do golfinho (G) em  $t>0s$  em relação ao referencial S, c)  $r'$  é o vetor posição do golfinho em  $t>0s$  em relação ao referencial S', d)  $V_m$  é o vetor velocidade do referencial S' (onda) em relação ao referencial S (Terra), e)  $V_G$  é o vetor velocidade do golfinho em relação ao referencial S' e f) G é o ponto de ataque do golfinho a uma distância R da origem no sistema S',  $|r'| = R$ .

Calculando a aceleração do golfinho em função da posição de bote, considere a representação da Figura 4b. Neste caso o golfinho estará em  $t=0s$  na posição  $r'=(0,0)$ , ou seja, na origem do sistema de referência S'. Considerando que o golfinho desenvolverá uma aceleração constante  $a_G$  durante a perseguição (movimento uniformemente variado, MUV), para uma certa direção de bote a uma distância R da origem (circulo no sistema referencial acima) tem-se, em relação ao referencial S:

### 1) Velocidade inicial

$$V_0 = V_m = V_m \vec{i} \quad (1).$$

### 2) Velocidade final

$$V = V_m + V_G = [V_m + V_G \cos(\alpha)] + V_G \sin(\alpha). \quad (2).$$

Pelas equações do MUV, o módulo da aceleração do golfinho será dada por:

$$a_G = [(V_G + 2Vm)^2 + 4 V_G Vm (\cos(\alpha) - 1)]^{1/2} V_G / (2 R). \quad (3).$$

É importante notar que a quantidade  $\cos(\alpha) - 1 \leq 0$ . Sendo igual a zero se  $\alpha=0^\circ$  (direção 6 – Fig. 2) e possui mínimo (-2) se  $\alpha=180^\circ$  (direção 0 – Fig. 2). Portanto, a maior aceleração do golfinho  $a_G$  (equação 3) será na direção e sentido das ondas (sentido oceano-praia) e mínima no sentido contrário (sentido praia-oceano).

Finalmente, quanto maior a aceleração do golfinho, menor o tempo gasto para percorrer uma distância R (circulo no sistema referencial acima - Fig. 4b). Assim, considerando  $V_g$  constante, podemos afirmar que o tempo para atingir o ponto 6 ( $\Delta t_6$ ) é menor do que o tempo para atingir o ponto 5 ( $\Delta t_5$ ), e assim por diante como mostra a desigualdade abaixo.

$$\Delta t_6 < \Delta t_5 < \Delta t_4 < \Delta t_3 < \Delta t_2 < \Delta t_1 < \Delta t_0 \quad (4).$$

Se considerarmos que o golfinho irá empregar uma conversão de energia média constante durante o percurso de partida até o ataque, a potência média ( $P_{med}$ ) será dada por:

$$P_{max} = DE/Dt \quad P \quad DE = P_{max} \cdot Dt \quad (5),$$

onde DE é a energia gasta e o tempo decorrido Dt:

Finalmente, verificamos que pelas equações 4 e 5 a seguinte desigualdade:

$$DE_6 < DE_5 < DE_4 < DE_3 < DE_2 < DE_1 < DE_0 \quad (6).$$

Este resultado nos permite avaliar as duas situações consideradas inicialmente: 1) o movimento do golfinho durante a perseguição e 2) o momento do bote. No primeiro caso o golfinho em seu percurso do oceano para a praia gastará menos energia cinética aproveitando o impulso das onda. Neste caso é importante lembrar que o golfinho possui massa muito maior que a do peixe, ou seja, uma inércia maior, e deve gastar mais energia para se movimentar. Assim, a perseguição do peixe no sentido do oceano-praia consome menos energia. Entretanto, os peixes por possuírem massa menor desenvolverão maior velocidade de fuga neste sentido. Em outras palavras, apesar do golfinho economizar energia o peixe desenvolve maior velocidade na fuga. Este fato nos parece contraditório, onde a vantagem deve ser dada à presa. Consideremos o momento do bote (segundo ponto). É possível que os golfinhos utilizem, além do aumento de velocidade e economia de energia na direção oceano-praia, o fato de as águas abaixo da superfície na região de arrebentação se deslocarem no sentido contrário. Assim suas presas são aprisionadas numa região onde sua aceleração é mínima, ou seja, na equação 3 e, então, a velocidade do peixe diminui. Em seu movimento o golfinho se arremessa sobre o peixe preso na região abaixo da arrebentação, onde o mar se movimenta contrário (sentido praia – oceano) ao sentido de fuga do peixe, assim como mostra a figura 5. Esta hipótese está de pleno acordo com o observado, ou seja, maior incidência de captura de peixes na faixa B3 (Fig. 1).

Restaria ainda saber se é o peixe que foge para a praia, ou o golfinho que o encurrala nesta direção. Poderia ser testada a premissa de que os peixes fugiriam para a margem em busca de abrigo nos dias em que a beira mar está coberta por sargazo, porém o padrão comportamental parece não se alterar nos dias sem sargazo, apesar de não termos quantificado este dado. Os peixes também poderiam estar se deslocando nesta direção para fugir para a margem buscando atravessar a linha máxima de capacidade de ataque do golfinho, porém, não seria uma estratégia eficiente uma vez que os golfinhos às vezes chegam a expor toda a metade superior do corpo na beira-mar e conseguem retornar. Por último, os peixes poderiam fugir para a margem uma vez que a sua velocidade de fuga (menor inércia) é maior nesta direção. Desse modo, apesar de os peixes terem certo benefício ao se deslocarem para a praia, independente de estarem fugindo ou sendo propositalmente encurralados, quem se beneficia do contexto gerado são os golfinhos.

Há um último argumento que contribuiria para acreditarmos que toda a perseguição, desde o momento que o golfinho inicia a perseguição até o momento do ataque, faça parte da estratégia de caça do golfinho. Os golfinhos desta região usam freqüentemente a faixa A<sub>3</sub>, localizada atrás dos cardumes como área de tocaia, iniciando a partir daí as perseguições (VALLE, 2006). Desse modo, o padrão geral das perseguições é de A<sub>3</sub> para B<sub>3</sub>, um percurso de aproximadamente 50 m. Neste percurso, raramente o golfinho persegue em uma linha retilínea até a praia. Do contrário, durante a perseguição ocorrem giros, perseguições horizontais, mas de modo geral, as perseguições iniciam-se em alguns pontos na faixa A<sub>3</sub> e terminam na faixa B<sub>3</sub>.

Indivíduos bem menos complexos já realizam estratégias de perseguição. Por exemplo, moscas (LAND & COLLETT, 1974) e besouros (GILBERT, 1997) quando perseguem, direcionam suas investidas na direção da presa. Já libélulas direcionam o ataque a um ponto em frente à presa, predizendo a trajetória desta (OLBERG, *et al.*, 2000). Porém, estimar distâncias e velocidades enquanto se persegue requer um sistema mais complexo, até mesmo a aprendizagem. Nesse sentido, talvez esta seja a resposta do porquê de golfinhos juvenis terem utilizado uma faixa de captura mais ampla que os adultos, afinal, é esperado que a eficiência aumente com a idade (ENOKSSON, 1988; SULLIVAN, 1988; WHEELWRIGHT & TEMPLETON, 2003), e melhore as estratégias de ataque (WARE, 1971; CROY & HUGHES, 1991a, CROY & HUGHES, 1991b; HUGHES *et al.*, 1992).

Estes resultados criam perspectivas sobre o intrigante comportamento dos golfinhos durante a caça para solucionar o conflito entre a demanda energética da perseguição e a necessidade de conservação de energia. Além disso, os peixes poderiam estar tentando fugir, mas na verdade estariam apenas sendo conduzido ao local aonde o ataque será mais efetivo, ou seja, seriam levados a uma, literalmente falando, armadilha. Nesse sentido, encurralar traria a maior relação custo-benefício na maximização de energia durante a caça.

## SUMMARY

Some behavioral patterns done by dolphins during foraging make possible an energy economy and an increase in the catch success. On the other hand, it is expected that the prey run away efficiently. Here we discuss if is the fish that flees to the beach or if is the dolphin that corners it to that direction. While performing the catch, the dolphins used to swim toward the beach, favored by the increase of the wave velocity. Besides, the area used to catch, which was behind the waves break line, was where the bottom water moved toward the dolphin. It also occurred that the dolphin, before the pursuit begins, used to place itself beyond the area used by shoals, in a way that fleeing to the beach is the only thing that fish can do. These arguments fortify the hypothesis of that the fish, in an attempt of running away, is being directed for a trap and that the dolphin is using this strategy to maximize the energy conservation.

KEY WORDS: hunting-strategy; forage; cost-benefit.

## RESUMO

Alguns padrões comportamentais realizados por golfinhos durante a caça favorecem a economia de energia e aumentam o sucesso de captura. Por outro lado, também é esperado que as presas fujam de forma eficiente. Por isso, neste texto é discutido se é o peixe que foge para a praia ou é o golfinho que o encurrala nesta direção utilizando uma estratégia de caça e

economia de energia. Os ataques feitos pelos golfinhos foram observados, geralmente, no sentido vertical e no sentido das ondas, favorecidos pela redução relativa de velocidade dos peixes na região de retorno das ondas, ou seja, logo abaixo da arrebentação. Também ocorre de os golfinhos se posicionarem, antes das perseguições, além da área ocupada pelos cardumes de modo que reste ao peixe fugir para a praia. Estes argumentos fortalecem a hipótese de que os peixes, na tentativa de fugir, estejam sendo direcionados para uma armadilha e que os golfinhos usam esta estratégia para maximizar a conservação de energia.

PALAVRAS-CHAVE: estratégia-de-caça; forrageio; custo-benefício.

## RESUMÉ

Quelques normes comportementales réalisées par des dauphins pendant la chasse favorisent l'économie d'énergie et augmentent le succès de capture. D'autre part, il est attendu aussi que les proies fuent de forme efficace. Donc, dans ce texte il est discuté si il est le poisson qui fuit vers la plage ou si est le dauphin qui l'enferme dans cette direction. Les attaques faits par les dauphins ont été généralement verticales et dans le sens des vagues, favorisés par l'énergie cinétique d'elles. En outre, la bande utilisée pour l'attaque, ensuite derrière la ligne de faillite des vagues, est où l'eau du fond vient de rencontre au dauphin. Aussi il se produit des dauphins se placer, avant les persécutions, outre le secteur occupé par les bancs de poissons de manière que reste le poisson à fuir vers la plage. Ces arguments fortifient l'hypothèse dont les poissons, dans la tentative de défuir, soient dirigés pour un piège et que les dauphins utilisent cette stratégie pour maximiser la conservation d'énergie.

MOTS CLÉS: stratégie-de-la-chasse; fourragez; coûts-et-rendements.

AGRADECIMENTOS — Ao Sr. David, dono do Santuário Ecológico de Pipa e aos Membros do Projeto Pequenos Cetáceos pela luta na preservação da área.

## BIBLIOGRAFIA

- AU, D. & WEIHS, D. 1980. At high speeds dolphins save energy by leaping. *Nature* 284: 548-550.
- BOROBIA, M.; SICILIANO, S.; LODI, L. & HOEK, W. 1991. Distribution of the South American dolphin *Sotalia fluviatilis*. *Canadian Journal of Zoology*, 69: 1025-1039.
- BUTLER, P. J. & JONES, D. R. 1997. Physiology of Diving of Birds and Mammals. [Electronic version]. *Physiological Reviews* 77 (3): 837-899.
- CASTELLINI, M. A.; MURPHY, B. J.; FEDAK, M.; RONALD, K.; GOFTON, N. & HOCHACHKA, P. W. 1985. Potentially conflicting metabolic demands of diving and exercise in seals. *Journal of Applied Physiology* 58 (2): 392-399.
- CROY, M. I. & HUGHES, R. N. 1991a. The influence of hunger on feeding behaviour and on the acquisition of learned foraging skills by the fifteen-spined stickleback, *Spinachia spinachia* L. *Animal Behaviour* 41: 161-170.
- CROY, M. I. & HUGHES, R. N. 1991b. The role of learning and memory in the feeding behaviour of the fifteen-spined stickleback (*Spinachia spinachia* L.). *Animal Behaviour* 41: 149-160.
- ENOKSSON, B. 1988. Age and sex related differences in dominance and foraging behavior of Nuthatches *Sitta europaea*. *Animal Behaviour* 36:231-238.
- GILBERT, C. 1997. Visual control of cursorial prey pursuit by tiger beetles (Cicindelidae). *Journal of Comparative Physiology A* 181: 217—230

- HANDRICH, Y., BEVAN, R. M., CHARRASSIN, J. B., BUTLER, P. J., PTZ, K., WOAKES, A. J., LAGE, J. & LE MAHO, Y. 1997. Hypothermia in foraging king penguins. *Nature* 388: 64 – 67.
- HOCHACHKA, P. W. 1986. Balancing conflicting metabolic demands of exercise and diving. *Federation Proc.* 45 (13): 2948–2952.
- HOCHACHKA, P. W. 1992. Metabolic biochemistry and the making of a mesopelagic mammal. *Experientia* 48 (6): 570-575.
- HOEL, P. G. 1981. *Estatística elementar*, Editora Atlas S.A., São Paulo, SP.
- HUGHES, R. N., KAISER, M. J., MACKNEY, P. A. & WARBURTON, K. 1992. Optimizing foraging behaviour through learning. *Journal of Fish Biology* 41: 77-91.
- KOOYMAN, G. L., & PONGANIS, E. P. 1998. The physiological basis of diving to depth: birds and mammals. *Annual Review of Physiology* 60: 19–32.
- LAND M. F. & COLLETT, T. S. 1974. Chasing behaviour of houseflies (*Fannia canicularis*): a description and analysis. *Journal of Comparative Physiology* 89: 331-357.
- NASCIMENTO, L. F. 2002. Descrição comportamental do boto cinza (*Sotalia fluviatilis*, Gervais, 1853) (Delphinidae, Cetaceae) no litoral sul do Rio Grande do Norte. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal do Rio Grande do Norte. 80 pp.
- OLBERG, R. M., WORTHINGTON, A. H & VENATOR, K. R. 2000. Prey pursuit and interception in dragonflies. *Journal of Comparative Physiology A* 186: 155-162.
- RESNICK R., HALLIDAY, D. & KRANE, K. S. 1989. *Física I* (4<sup>a</sup>ed.) - Livros Técnicos e Científicos (LTC) editora LTda, Rio de Janeiro, RJ, Brasil. pp. 69-70.
- SCHMIDT-NIELSEN, K. 1972. Locomotion: energy cost of swimming, flying, and running. *Science* 177: 222 -228.
- SKROVAN, R. C., WILLIAMS, T. M., BERRY, P. S., MOORE, P. W. & DAVIS, R. W. 1999. The diving physiology of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) II Biomechanics and changes in buoyancy at depth. *The Journal of Experimental Biology* 202, 2749–2761.
- SPINELLI, L. H. P., NASCIMENTO, L. F & YAMAMOTO, M. E. 2002. Identificação e descrição da brincadeira em uma espécie pouco estudada, o boto cinza (*Sotalia fluviatilis*), em seu ambiente natural. *Estudos de Psicologia*, 7 (1): 165-171.
- SPINELLI, L. H. P., JESUS, A. H., NASCIMENTO, L. F & YAMAMOTO, M. E. 2005. Prey-transfer in the marine tucuxi dolphin, *Sotalia fluviatilis*, on the Brazilian coast. *JMBA2 - Biodiversity Records Published online*: 1-3.
- SULLIVAN, K. 1988. Ontogeny of time budgets in yellow-eyed juncos: adaptation to ecological constraints. *Ecology* 69: 118-124.
- THOMPSON, D., HIBY, A. R. & FEDAK, M. A. 1993. How fast should I swim? Behavioural implications of diving physiology. *Zoological Society of London Symposia* 66: 349–368.
- VALLE, A. L. 2004. Comparações etárias quanto ao tempo de apneia e uso de estratégias de forrageio, e alterações comportamentais em golfinhos *Sotalia fluviatilis* (Gervais, 1853) provocadas por embarcações de turismo. Dissertação de mestrado. Universidade Federal do Rio Grande do Norte. 88 pp.
- VALLE, A. L. 2006. Eficiência e uso de área para captura de presas por golfinhos *Sotalia fluviatilis*: comparação entre adultos e juvenis. *Acta Biologica Leopondensis* 28 (1): 55-60.
- WARE, D. M. 1971. Predation by rainbow trout: the effect of experience. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 28: 1847–1852.
- WHEELWRIGHT, N. T. & TEMPLETON, J. J. 2003. Development of foraging skills and the transition to independence in juvenile *Savannah Sparrows*. *Condor* 105: 279-288.

- WILLIAMS, T. M. 1999. The evolution of cost efficient swimming in marine mammals: limits to energetic optimization *Philos. Trans. R. Soc. London Ser. B* 354, 193-201.
- WILLIAMS, T. M., DAVIS, R. W., FUIMAN, L. A., FRANCIS, J., LE BOEUF, B. J., HORNING, M., CALAMBOKIDIS, J. AND CROLL, D. A. 2000. Sink or Swim: strategies for cost-efficient diving by marine mammals. *Science* 288: 133-136.
- WILLIAMS, T. M., FRIEDL, W. A., FONG, M. L., YAMADA, R. M., SEDIVY, P. AND HAUN, J. E. 1992. Travel at low energetic cost by swimming and wave-riding bottlenose dolphins. *Nature* 355: 821-823.
- WILLIAMS, T. M., FRIEDL, W. A., HAUN, J. E., CHUN, N. K. 1993. Balancing power and speed in bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). In *Marine Mammals: Advances in Behavioural and Population Biology*, vol. 66 (ed. I. L. Boyd). Oxford: Clarendon Press. pp. 383-394.
- WILLIAMS, T. M., HAUN, J. E. & FRIEDL, W. A. 1999. The diving physiology of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) I. Balancing the demands of exercise for energy conservation at depth. *The Journal of Experimental Biology* 202: 2739-2748.

---

Recebido em 25 de maio de 2011.