

David Lusseau · Karsten Schneider · Oliver J. Boisseau · Patti Haase ·
Elisabeth Slooten · Steve M. Dawson

La comunità dei delfini tursiopi di Doubtful Sound presenta un gran numero di associazioni di lunga durata

L'isolamento geografico può spiegare questa caratteristica unica?

Ricevuto: 28 novembre 2002 / Revisionato: 3 maggio 2003 / Accettato: 4 giugno 2003 / Pubblicato online: 27 giugno 2003
Springer-Verlag 2003

Abstract Più di 12 studi su diverse popolazioni di delfini tursiopi, che vanno dalle acque tropicali a quelle temperate, hanno dimostrato che la specie vive tipicamente in società in cui le relazioni tra gli individui sono prevalentemente fluide. In tutti i casi i delfini vivevano in piccoli gruppi caratterizzati da interazioni fluide e dinamiche e da un certo grado di dispersione dal gruppo natale da parte di entrambi i sessi. Descriviamo una piccola popolazione chiusa di delfini tursiopi che vive all'estremità meridionale dell'areale della specie. Gli individui vivono in grandi gruppi misti nei quali non è stata osservata alcuna emigrazione/immigrazione permanente negli ultimi 7 anni. Tutti i membri della comunità sono relativamente strettamente associati (indice medio di metà peso > 0,4). Sono presenti reti di associati preferiti sia maschio-maschio che femmina-femmina, così come lo sono le associazioni durature tra i sessi. La struttura della comunità è temporalmente stabile, rispetto ad altre popolazioni di delfini tursiopi, e la compagnia costante sembra essere prevalente nel modello di associazione temporale. Livelli così elevati di stabilità non hanno precedenti negli studi sui delfini tursiopi e potrebbero essere correlati ai vincoli ecologici di Doubtful Sound. I fiordi sono sistemi a bassa produttività in cui la sopravvivenza può facilmente richiedere un maggiore livello di cooperazione e quindi stabilità di gruppo. Questi

condizioni sono presenti anche in altre popolazioni di cetacei che formano gruppi stabili. Ipotizziamo quindi che i vincoli ecologici siano fattori importanti che modellano le interazioni sociali all'interno delle società dei cetacei.

Parole chiave Organizzazione sociale · Tursiops spp. · Influenze ambientali sulla socialità · Segregazione sessuale · Ipotesi della nonna

introduzione

L'osservazione del modello di associazione degli individui consente di fare inferenze sull'organizzazione sociale delle popolazioni animali (Whitehead 1995). Da tali studi le comunità di delfini tursiopi (Tursiops spp.) in tutto il mondo sono state descritte come società di fissione-fusione (Connor et al. 2000). In una società a fissione-fusione gli individui si associano in piccoli gruppi la cui composizione cambia in modo molto dinamico più volte al giorno (White 1992). La maggior parte delle informazioni disponibili sull'organizzazione sociale dei delfini tursiopi provengono da tre studi a lungo termine condotti a Sarasota Bay, Florida (Wells 1991), Shark Bay, Australia occidentale (Smolker et al. 1992) e Moray Firth, Scozia (Wilson 1995). Esiste una grande variabilità nei modelli di associazione delle femmine di delfino tursiope. Alcune donne vivono in gruppi, mentre altre hanno pochi o nessun legame forte con la maggior parte delle donne che vivono in un continuum tra questi due estremi (Connor et al. 2000). La formazione delle bande femminili dipende in gran parte dallo stato riproduttivo degli individui. I maschi sembrano formare forti alleanze che durano per molti anni (Connor et al.

2000). A Shark Bay, queste alleanze di due o tre delfini formano alleanze di secondo ordine (Connor et al. 1992a) in cui diverse alleanze si uniscono per contrarre femmine e/o attaccare altre alleanze. Tali associazioni a lungo termine non sono state rilevate nel Moray Firth (Wilson 1995). Le associazioni tra maschi e femmine sono legate allo stato riproduttivo delle femmine (Connor et al. 2000) e sembrano essere principalmente legate ad uno scopo riproduttivo. Tuttavia i gruppi misti non sono rari a Shark Bay (50%

Comunicato da D. Watts

D. Lusseau (✉) · E. Slooten
Dipartimento di Zoologia,
Università di Otago, PO
Box 56, Dunedin, Nuova Zelanda e-mail:
lusda563@student.otago.ac.nz Tel.:
+44-1381-600548 Fax:
+44-1381-600548

K. Schneider · OJ Boisseau · P. Haase · SM Dawson Dipartimento di
Scienze Marine, Università di Otago, PO
Box 56, Dunedin, Nuova
Zelanda

Indirizzo attuale: D.
Lusseau, Lighthouse Field Station, University of
Aberdeen, George St., IV11
8YJ Cromarty, Scozia

di gruppi focali) e nella Baia di Sarasota (31%) (Connor et al. 2000). Infine, queste tre popolazioni di delfini tursiopi non sembrano essere chiusi ad altre comunità (Connor et al. 2000). Ad esempio nella Baia di Sarasota il 17% degli avvistamenti includevano individui che non erano membri della comunità (Wells et al. 1987).

L'organizzazione sociale delle comunità animali è influenzato da variabili ambientali come la predazione e risorse per le prede (Wrangham e Rubenstein 1986). Il modello di raggruppamento femminile tende ad essere più direttamente correlato a questi parametri, mentre le strategie sociali maschili lo sono di più legati all'accesso all'accoppiamento (Trivers 1972; Bradbury e Vehrencamp 1977; Wrangham 1980; Connor et al. 2000). Tuttavia, un recente studio comparativo di due acque profonde specie foraggiatrici, capodoglio (*Physeter macrocephalus*) e la balena tursiope (*Hyperoodon ampullatus*), che la loro organizzazione sociale non poteva essere correlata alla loro strategia comune di foraggiamento (Gowans et al. 2001). Sperma le balene vivono in un'organizzazione sociale matrilineare, che è pensato per ridurre al minimo la pressione predatoria sui giovani tramite assistenza comunitaria (Whitehead e Arnborn 1987). In al contrario, le balene tursiopi presenti nel Gully off Nova La Scozia, Canada, vive in una società di fissione-fusione (Gowan et al. 2001). L'assistenza comunitaria ai minori non sembra farlo si verificano nelle balene tursiopi e quindi sono disponibili diverse strategie di associazione per i cetacei che si immergono in profondità (Gowans et al. 2001). La disponibilità delle prede influisce sul sociale organizzazione delle orche assassine (*Orcinus orca*). Due forme simpatriche di questa specie, con foraggiamento diverso ecologia, abitano il Pacifico nordorientale. Questa differenza in la dieta influenza l'organizzazione sociale di entrambi i gruppi (Baird e Whitehead 2000).

Con le eccezioni di questo studio e Rosssbach e Lo studio di Herzog (1997) sui delfini tursiopi in a habitat oceanico aperto e poco profondo, tutti gli altri studi sono stati condotti posto in estuari o baie poco profonde (Wrsig e Wrsig 1977; dos Santos e Lacerda 1987; Ballo 1990; Corkeron 1990; Hansen 1990; Shane 1990; Pozzi 1991; Smoker et al. 1992; Felice 1994; Brger et al. 1994; Wilson 1995; Bearzi et al. 1997). Questi studi hanno coperto l'intervallo di temperatura in cui si trova la specie, da da temperato freddo (Moray Firth) a tropicale (Ecuador) e a un'ampia gamma di altri fattori ambientali. Tutti questi le popolazioni sono relativamente aperte e hanno un certo grado di mescolanza con individui esterni alla propria comunità. Tutto queste popolazioni sembrano essere fluide e dominate da associazioni a breve termine tra individui, tipiche di a organizzazione sociale fissione-fusione. La popolazione di Doubtful Sound è simile alla popolazione dei Moray

In primo luogo, vive nella zona estrema della specie. Esso è anche unico in quanto vive in un ambiente profondo e lo fa non mescolarsi con le comunità adiacenti. La popolazione, composto da 65 delfini, è sostanzialmente chiuso (Williams et al. 1993). Almeno altre due popolazioni di tursiopi i delfini sono presenti a Fiordland, ma non si mescolano o l'immigrazione temporanea è stata osservata dal 1991 (Williams et al. 1993; Schneider 1999; Haase e Schneider 2001). Doubtful Sound (Fig. 1) è il secondo il fiordo più grande (83,7 km²) dei 14 fiordi che lo compongono Fiordland in Nuova Zelanda (Stanton e Pickard 1981). La profondità media è di circa 200 m (massimo=434 m; Stanton e Pickard 1981). Le precipitazioni annuali nella zona raggiungono 6.747 mm (Stanton e Pickard 1981). Questo pesante precipitazioni, combinate con una bassa circolazione dell'acqua tipica dei fiordi, si traduce in uno strato di acqua dolce presente sopra i fiordi strato marino che varia da 0 a 10 m di profondità (Gibbs et al. 2001). La temperatura dello strato marino varia tra 13C e 17C, mentre lo strato di acqua dolce varia tra 0 e 19 sec. In alcuni casi lo strato si congela luoghi durante l'inverno (Gibbs et al. 2001).

Descriviamo l'organizzazione sociale di una popolazione di delfini tursiopi che vivono in un fiordo, una costa profonda ambiente, geograficamente isolato, situato al estremo meridionale dell'areale della specie. Questo è il primo descrizione di una società di delfini in un modo così insolito ambiente.

Metodi

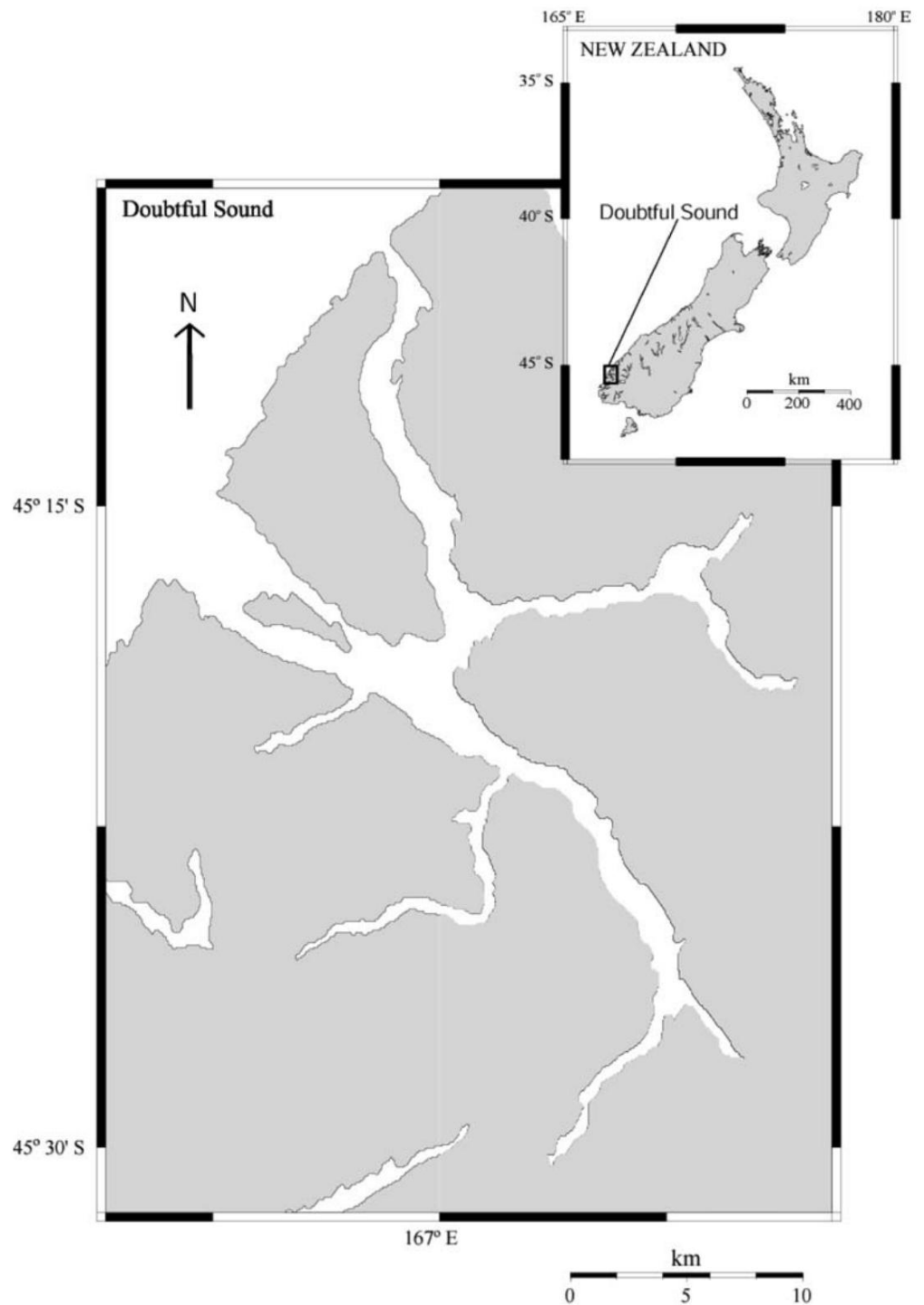
Tecniche sul campo

Dal novembre 1994 al novembre 2001 abbiamo condotto un'indagine sistematica rilievi a Doubtful Sound, Fiordland, Nuova Zelanda (Fig. 1) da a imbarcazione da 4,5 metri dotata di motore fuoribordo a quattro tempi da 50 CV. Il percorso di indagine è rimasto costante nell'arco dei 7 anni e copriva l'intero territorio della popolazione del Doubtful Sound. Abbiamo trascorso 594 giorni (3.284 ore) alla ricerca dei delfini e 2.301 ore foto-identificazione delle scuole focali. Sono stati campionati tutti gli anni tranne il 1998 (Tabella 1). Un banco veniva definito come un'aggregazione di delfini che operato in modo coordinato. Seguirono gli individui di una scuola nella stessa direzione ed erano coesi nel loro movimento (Baird e Whitehead 2000). A causa della natura della distribuzione dei delfini in Doubtful Sound (Schneider 1999), ciò corrispondeva a tutti anche i delfini che si trovavano nel raggio visivo degli osservatori tutti i delfini nuotano entro 10 m l'uno dall'altro (Connor et al. 2000). Individuare le scuole non è stato difficile data la distanza tra le scuole era ampio e misurabile la maggior parte delle volte chilometri mentre la distanza tra gli individui all'interno delle scuole era piccolo e misurabile in metri (fino a un massimo di 50-100 m). Tutti i membri di una scuola erano considerati associati. Una volta una scuola di delfini è stato incontrato, gli individui sono stati foto-identificati

Tabella 1 Sforzo di campionamento da Dal 1995 al 2001

Anno	Giornate sul campo	Tempo dedicato allo sforzo (h)	Tempo trascorso con i delfini (h)
1995	133	621	418
1996	94	414	288
1997	78	415	256
1998	0	0	0
1999	107	759	533
2000	78	489	360
2001	56	319	275

Fig. 1 Ubicazione dello studio
la zona



utilizzando segni naturali sulle pinne dorsali (Wrsig e Wrsig 1977; Whitehead 1990; Dufault e Whitehead 1995). Alcuni individui particolarmente distintivi sono stati identificati visivamente. In questa analisi sono state considerate solo le scuole in cui sono stati identificati tutti gli animali; le altre scuole costituivano una piccola frazione del numero totale di scuole osservate (<5%). Una scuola era considerata "nuova" quando uno o più individui lasciavano o si univano alla scuola focale. Queste fusioni/fissioni erano rare (meno di 1/giorno) e pertanto considerare una scuola nuova dopo un simile evento non ha influenzato il campionamento verso le scuole seguite per periodi più lunghi. Il sesso dei delfini è stato determinato mediante osservazioni dirette dell'area genitale, sia visivamente

oppure tramite una videocamera subacquea montata su un palo. Si presumeva che ogni delfino costantemente accompagnato da un piccolo vitello fosse una madre e quindi una femmina.

Definire le associazioni

Per ragioni di minimizzazione dei bias (Cairns e Schwager 1987) e per migliorare la comparabilità all'interno degli studi (ad esempio Wells et al. 1987; Smolker et al. 1992), l'indice di metà peso (HWI) è stato utilizzato per quantificare la frequenza di associazione tra gli individui.

$$HWI = \frac{X}{X + 0.5(Y_a + Y_b)}$$

dove: X è il numero di banchi in cui il delfino a e il delfino b sono stati avvistati insieme, Y_a è il numero di banchi in cui è stato avvistato il delfino a ma non il delfino b, e Y_b è il numero di banchi in cui il delfino b è stato avvistato ma non il delfino a. Gli HWI sono stati calcolati solo per gli animali avvistati in più del 20% delle scuole focali. Questo troncamento del set di dati ha limitato l'analisi agli animali noti per essere presenti durante la maggior parte del periodo di studio, eliminando gli individui morti all'inizio dello studio. Inoltre, la dimensione del campione può influenzare gli indici di associazione (Chilvers e Corkeron 2002).

Gli animali giovani non sono stati inclusi nelle matrici di associazione.

Organizzazione sociale

Il set di dati è stato analizzato utilizzando SOCPROG 1.3, un programma sviluppato per Matlab 5.1 da Hal Whitehead per analizzare l'organizzazione sociale delle comunità animali (Whitehead 1999a). L'organizzazione sociale della popolazione è stata rappresentata graficamente per l'intero periodo di studio utilizzando un'analisi gerarchica dei cluster (metodo del linkage medio) delle matrici HWI. Questa tecnica raggruppa gli individui non solo in base alle partnership preferite, ma anche utilizzando i partner meno preferiti. Pertanto due individui possono essere membri di un cluster perché vengono visti più spesso insieme, o perché entrambi non si associano con individui al di fuori del loro cluster (senza essere essi stessi partner preferiti). La significatività di tutte le possibili diadi nella popolazione, e quindi la significatività dei gruppi discriminati dalle analisi dei cluster, è stata valutata utilizzando un approccio di randomizzazione Monte Carlo (Manly 1995; Bejder et al. 1998; Whitehead 1999b). Gli individui all'interno delle scuole focali sono stati permutati in modo casuale, mantenendo le dimensioni della scuola e il numero di volte in cui ciascun individuo è stato visto come nel set di dati originale (Whitehead 1999a). Gli HWI sono stati quindi calcolati per ciascuna diade dopo ciascuna simulazione casuale dei dati. L'HWI atteso per ciascuna diade era l'HWI medio di tutte le permutazioni ed è stato confrontato con l'HWI osservato. Il valore osservato era significativamente più alto o più basso del valore atteso al livello P0,05 se si trovava all'interno di una coda di 0,025 della distribuzione di frequenza randomizzata (Whitehead 1999a). Le associazioni significativamente più elevate del previsto sono state tracciate in un sociogramma. Per valutare le differenze nella dipendenza dell'associazione è stato utilizzato un test di Mantel, utilizzando 1.000 permutazioni

sul sesso.

Per determinare la stabilità delle associazioni tra individui, sono state calcolate le variazioni nei tassi di associazione ritardati (ad esempio tassi di associazione medi con ritardo temporale) per tutte le associazioni e per ciascuna classe di associazione sessuale (maschio-maschio, femmina-femmina e maschio-femmina). (Whitehead 1995). Per ciascun individuo il programma SOCPROG ha calcolato la proporzione di compagni che l'individuo aveva al tempo t che sono rimasti compagni al tempo t + d dove d è l'intervallo di tempo e ha calcolato la media di questa proporzione su tutti gli individui nello studio. La precisione è stata stimata mediante il metodo jackknifing durante un tipico viaggio di campionamento (30 giorni) (Efron e Stein 1981). Tutti gli individui della popolazione sono stati presi in considerazione per questa analisi al fine di non influenzare positivamente i tassi di associazione ritardata (Baird e Whitehead 2000). I tassi di associazione ritardata sono stati poi confrontati con il tasso di associazione nulla (Whitehead 1995) per determinare se nella popolazione erano presenti associazioni preferite. Il tasso di associazione nulla rappresenta il tasso di associazione ritardata del set di dati se gli individui si associassero in modo casuale. Il modello temporale di associazione della popolazione è stato confrontato con i modelli di organizzazione sociale sviluppati da Whitehead (1995). Questi modelli prendono in considerazione due tipi di associati: compagni costanti che rimangono associati fino alla morte e conoscenti casuali che si dissociano nel tempo. Ogni modello possiede una combinazione di diversi livelli di associato. Il modello migliore è stato selezionato utilizzando le tecniche di massima verosimiglianza e di perdita binomiale (Whitehead 1995, 1999a). L'errore standard di ciascun termine del modello è stato ottenuto mediante jackknifing.

Risultati

Dimensioni della scuola e rapporto tra i sessi

La dimensione media delle scuole era di 17,2 individui (mediana=14, moda=8) per le 1.292 scuole seguite tra il 1995 e il 2001. La distribuzione della frequenza delle dimensioni delle scuole è sbilanciata verso le scuole più piccole (Fig. 2), ma oltre il 65% delle scuole erano più grandi di 10 individui, il che spiega la discrepanza tra la dimensione media e quella della scuola modale.

Durante il periodo di studio sono stati identificati 83 individui. Durante questo periodo gli animali scomparivano, presumibilmente morti, e gli individui giovani diventavano identificabili fotograficamente man mano che invecchiavano. Ciò spiega la discrepanza tra la dimensione della popolazione riportata e il numero di individui fotografati. Di questi 83 individui, il 12% è rimasto asessuato, il 43,4% erano femmine e il 44,6% erano maschi. La maggior parte delle scuole focali (90,5%, n=1292) erano di sesso misto (Fig. 3). I sessi non erano separati in questa popolazione.

Modello di associazione

Dopo aver preso in considerazione la frequenza di presenza degli individui nelle scuole focali, 40 delfini sono stati selezionati per l'analisi delle associazioni (21 maschi, 18 femmine e 1 sesso sconosciuto). Le associazioni tra e all'interno delle classi di sesso erano significativamente diverse (test di Mantel, $t = 3,96$, $P < 0,001$). Le associazioni intersessuali erano meno forti delle associazioni intrasessuali (Tabella 2). C'era una tendenza non significativa ad essere più forti per le associazioni maschio-maschio. HWI massimi e medi all'interno del

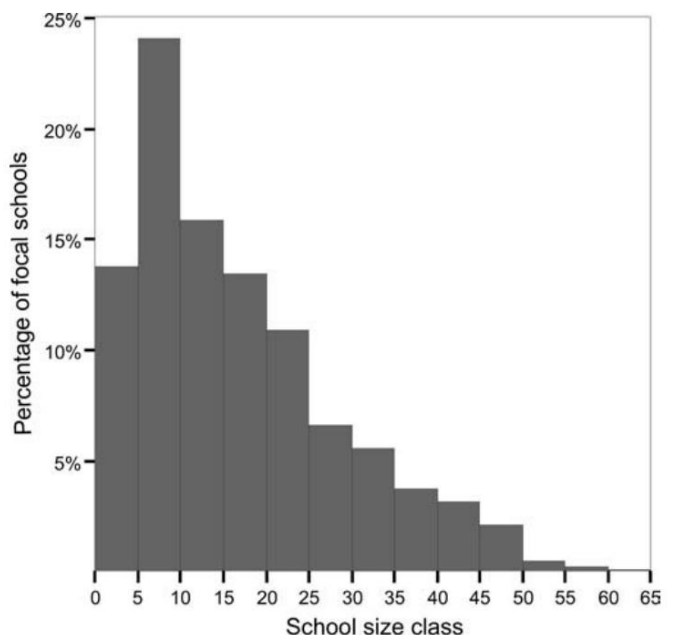


Fig. 2 Distribuzione della frequenza della dimensione del gruppo focale dal 1995 al 2001 (n=1292 gruppi)

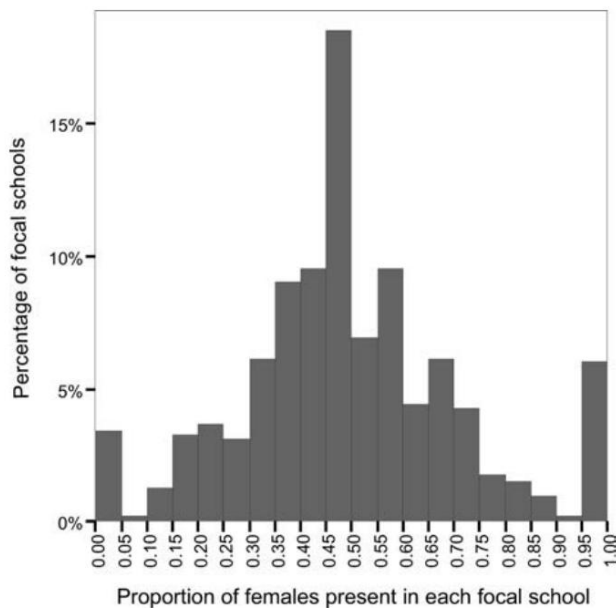


Fig. 3 Distribuzione di frequenza della percentuale di femmine presenti in ciascun gruppo focale tra il 1995 e il 2001 (n=1292)

i diversi gruppi di sesso hanno seguito la stessa tendenza, ed è stata bassa la variazione indica la consistenza degli HWI tra gli individui all'interno di questi gruppi di sesso (Tabella 2).

Il set di dati dell'associazione è stato permutato in modo casuale 50.000 volte. L'indice di associazione medio osservato era significativamente inferiore alla media casuale (osservata media=0,47, media casuale=0,48, $P<0,001$) che stabilisce che gli individui hanno mostrato associazioni preferenziali significative durante i 7 anni di studio. Inoltre il anche la deviazione standard osservata era significativamente più alta

Tabella 2 Indici medi e massimi di metà peso tra e all'interno delle lezioni di sesso

	HWI medio (SD)	HWI massimo (SD)
Tutti gli individui	0,47 (0,04)	0,63 (0,08)
Femmina-femmina	0,47 (0,05)	0,60 (0,08)
Maschio-maschio	0,49 (0,04)	0,65 (0,07)
Femmina maschio	0,45 (0,04)	0,57 (0,07)

rispetto a quello casuale (SD osservato=0,089, random SD=0,077, $P>0,999$) dimostrando un intervallo più ampio di associazioni del previsto se i delfini si associassero casuale (cioè diadi con HWI più alto del previsto e diadi con HWI inferiore al previsto). Questo dimostra la presenza di associazioni preferenziali nella comunità (Gowans et al. 2001). Duecentosettantuno le diadi erano significativamente diverse da quelle casuali (Tabella 3). Esistevano soci preferiti e non preferiti tra e tra le classi di sesso durante il periodo di studio di 7 anni. Maggior parte diadi inferiori al previsto erano tra individui di sesso diverso, mentre la maggior parte delle associazioni più elevate del previsto erano tra maschi (Tabella 3).

Organizzazione sociale

L'analisi dei cluster non mostra una chiara divisione in comunità (Fig. 4). Tuttavia, tre gruppi di sesso misto trascorso più tempo insieme di quanto abbiano fatto tutti gli altri individui media (HWI>0,47, Tabella 2 e Fig. 4). Tutti gli individui erano associati ad un HWI di 0,4. Una femmina, Trigger, sembrava avere una posizione centrale tra i gruppi 2 e 3. Gli individui del gruppo 1 sono stati visti meno spesso degli altri quelli e questo gruppo è un artefatto di probabilità simile

Fig. 4 Den-drogramma di collegamento medio del Doubtful Sound comunità per associazioni osservate tra il 1995 e il 2001.

Le femmine sono rappresentate in corsivo. I tre gruppi descritti nel testo sono delineati

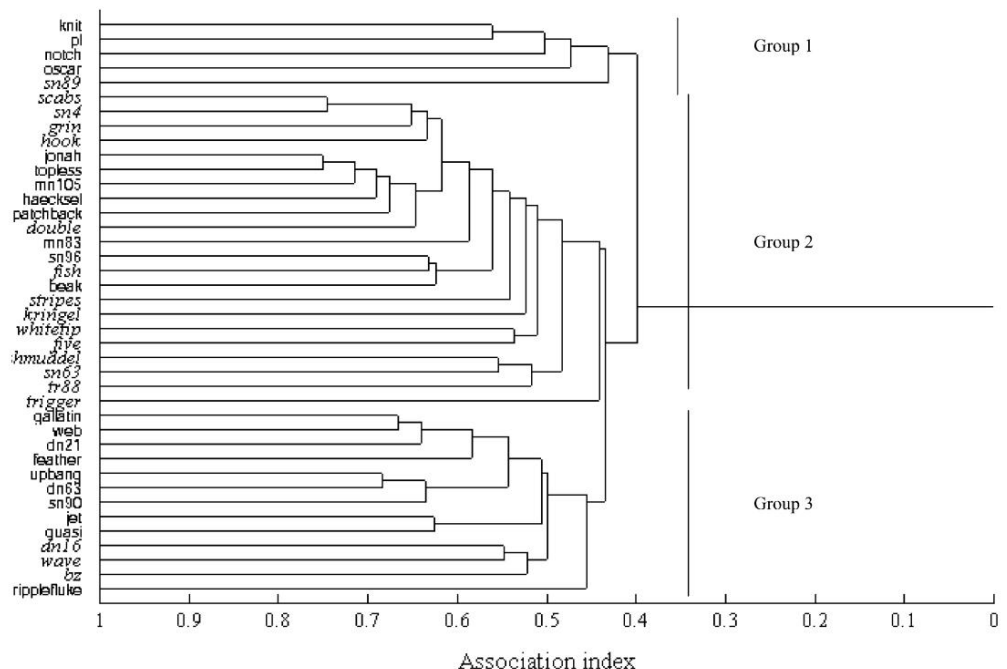


Tabella 3 Numero di diadi significativamente diverse da quelle casuali a seconda delle classi di sesso; viene fornito il numero totale di possibili diadi ciascuna categoria della diade

	Meno del previsto ($P<0,025$)	Più del previsto ($P>0,975$)	Numero totale di possibili diadi
Maschio-maschio	52	40	210
Femmina-femmina	27	20	153
Maschio femmina	120	12	378
Totali	202	74	780

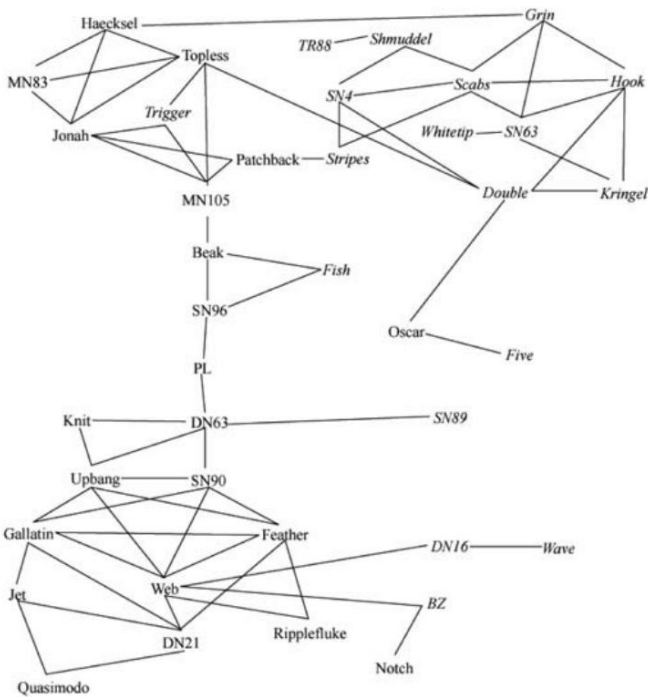


Fig. 5 Sociogramma della comunità per i gruppi seguiti tra 1995 e 2001. Le linee continue sono diadi che probabilmente si verificano più spesso di previsto a $P < 0,05$ (a 2 code). Le femmine sono in corsivo

incontrare questi individui nell'area di studio (White-head e Dufault 1999). I gruppi 2 e 3 contengono entrambi a rete maschile e rete femminile. La rete maschile di il gruppo 3 è un gruppo di nove maschi collegati in modo diverso

gradi di associazioni. La struttura del gruppo 2 è di più complesso con uno schema a scaglioni che non esprime chiarezza architettura all'interno del gruppo, ad eccezione di diadi, triadi e le reti. In tutti i sottogruppi del gruppo 2 tranne un caso erano unisex, ad eccezione del Pesce/SN96/Becco triade.

Il sociogramma che mostra solo le associazioni significative del test di permutazione mostra tre complessi reti di associazione. Il primo (in alto a sinistra) è composto di sei maschi e una femmina con Jonah e Topless come individui centrali (Fig. 5). In basso a sinistra del sociogramma una banda maschile è composta da otto maschi e un individuo di sesso sconosciuto (Ripplefluke), in cui Gallatin ha la posizione centrale (cioè individuo con il la maggior parte dei soci). Infine, in alto a destra è presente una banda femminile composto da nove individui. Poiché questo set di dati si estende oltre 7 anni, questa associazione femminile non può essere imparentata individui che partoriscono simultaneamente e si raggruppano per il protezione dei vitelli (cfr. Wells et al. 1987) perché il il significato delle associazioni è calcolato su sette periodi riproduttivi e sette periodi non riproduttivi. Durante in questi periodi alcune di queste femmine avevano vitelli ma no sembrano lasciare questa band per associarsi ad altre madri.

Le croste sembrano occupare una posizione centrale in questa femmina gruppo. La donna Trigger aveva associazioni significative solo con i membri della rete Jonah/Topless. IL

La struttura dei tre gruppi unisex è complessa, gli individui formano associazioni con associati di associati (Fig. 5). Il gruppo femminile del gruppo 3 (Fig. 4, Onda, DN16 e BZ) non è così strettamente collegato come il gruppo Scabs. Solo Wave e DN16 sono associati (Fig. 5). Cinquanta per cento delle associazioni maschio-femmina sono comprese tra

Tabella 4 Modelli che descrivono modelli di associazione temporale tra tutti gli individui e all'interno e tra i sessi. Il tasso di associazione tra individui, $g(d)$, è dato in funzione dello scarto temporale, d . Ogni modello è definito dalla proporzione di compagni costanti (pct) e la percentuale di conoscenti casuali ($pcas$). avere e la durata di queste conoscenze casuali ($tcas$) indicate

Modello di associazione	pct (SE)	$pcas$ (SE)	$tcas$ (SE)	ppm (SE)	$tperm$ (SE)
Associazioni tutti-tutti:	0,41 (0,021)	0,16 (0,038)	180 (139–255)		
$g(d) = \frac{D}{tcas} \cdot pct + pcas$					
Associazioni femminile-femminili:	0,43 (0,020)	0,15 (0,039)	135 (108–181)		
$g(d) = \frac{D}{tcas} \cdot pct + pcas$					
Associazioni uomo-donna:	0,43 (0,019)	0,13 (0,033)	123 (96–171)		
$g(d) = \frac{D}{tcas} \cdot pct + pcas$					
Associazioni maschio-maschio:		0,18 (0,050)	2,2 (2,24–2,28)	0,52 (0,026)	5249 (4211–6969)
$g(d) = \frac{D}{tperm} \cdot pperm + \frac{D}{tcas} \cdot pct + pcas$					

giorni. Le associazioni maschio-maschio erano definite da due livelli di conoscenti: un livello casuale definito $dpcas$ e $tcas$ ed uno altro permanente definito da $bypperm$ e $tperm$. L'errore standard (SE) di ogni parametro è stato definito tramite jackknifing. La SE per l'epoca i ritardi sono espressi come un intervallo di $\pm 1SE$ attorno alla media. Per un completo la descrizione di ciascun modello fa riferimento a Whitehead (1995)

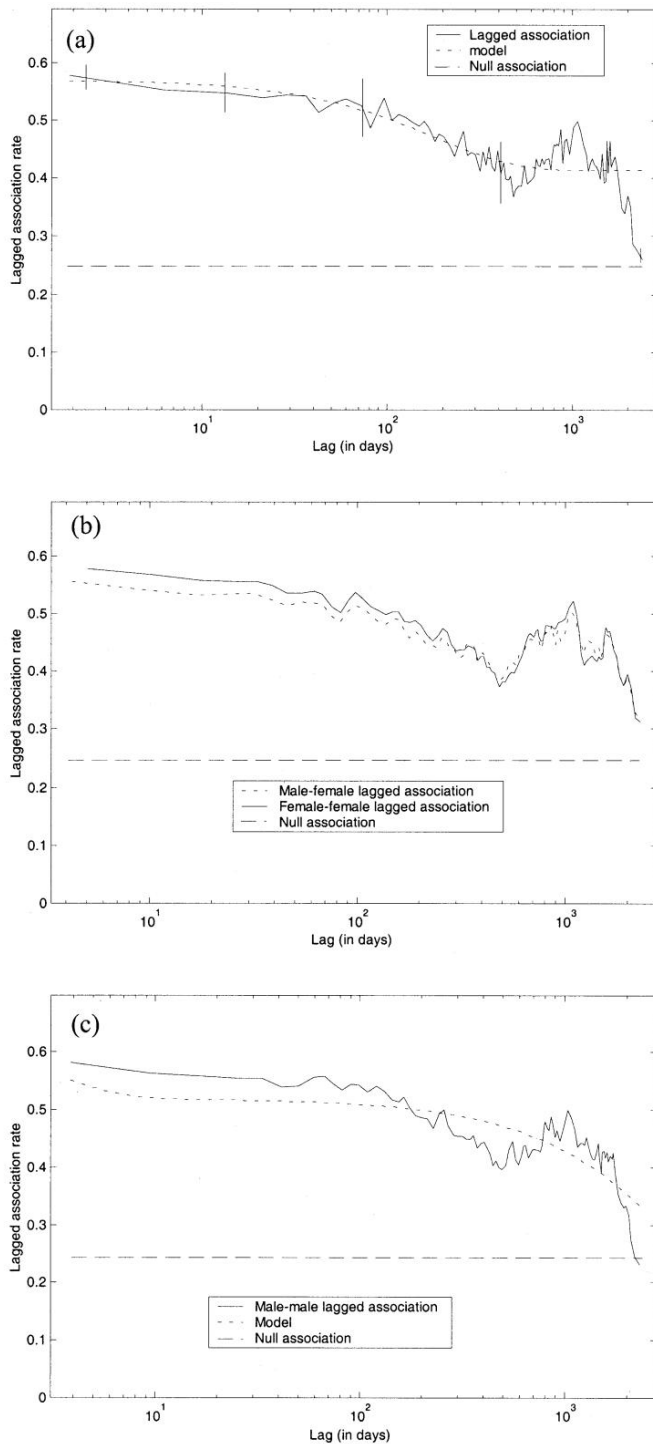


Fig. 6 Tassi di associazione ritardata per tutti gli individui (a), tra femmine e tra maschi e femmine (b) e tra maschi (c). Ogni tasso di associazione ritardata viene confrontato con il tasso di associazione nulla. Le barre di errore sono state ottenute tramite jackknifing. I migliori modelli che spiegano i tassi di associazione osservati vengono visualizzati per le figure a e c

Gruppi Jonah e Scabs e il 17% tra i gruppi Web e Wave.

Modello temporale

Le associazioni erano abbastanza stabili e venivano meglio descritte se la compagnia costante veniva considerata una caratteristica importante della comunità (Fig. 6, Tabella 4). Gli individui avevano il 40% di compagni costanti e il 15% di conoscenze durate 6 mesi (Fig. 6a, Tabella 4, la durata delle conoscenze casuali è di 180 giorni). Le associazioni donna-donna e uomo-donna hanno dimostrato un modello di tasso di associazione simile, ma le conoscenze casuali erano più brevi (la durata delle conoscenze casuali è di 96-180 giorni, 3-6 mesi, Fig. 6b, Tabella 4). Le associazioni maschio-maschio erano più complesse e scendevano a un livello casuale dopo 7 anni (Fig. 6c). La maggior parte dei maschi ha avuto frequentazioni di lunga durata (la durata prevista è di 14 anni secondo il modello più appropriato, Tabella 4) e il 18% di conoscenze brevi e casuali (per 2 giorni). Durante il periodo di studio sono scomparsi più maschi che femmine. Questi decessi possono spiegare la differenza nel tasso di associazione mostrato dai maschi (Whitehead 1995).

Discussione

La comunità Doubtful Sound ha una struttura sociale unica

L'organizzazione della comunità dei delfini tursiopi a Doubtful Sound è diversa da quella vista in altre popolazioni di delfini tursiopi. Questa piccola società vive in grandi scuole miste. Forti associazioni si verificano all'interno e tra i sessi. Nella comunità non esistono sottounità chiare, tuttavia tre gruppi di individui tendono a trascorrere più tempo insieme che con altri. Le associazioni di lunga durata sono una caratteristica forte della struttura della comunità e sono più diffuse rispetto alle popolazioni di delfini tursiopi precedentemente studiate. Questa stabilità nella dinamica dell'associazione è stata osservata all'interno e tra i sessi. Fattori stagionali come il comportamento di accoppiamento e la cura dei piccoli che colpiscono altre popolazioni di delfini tursiopi (Connor et al. 2000) non giocano un ruolo importante nella struttura associativa della popolazione di Doubtful Sound. Solo il 15-18% dei soci erano conoscenti occasionali. È interessante notare che la durata delle conoscenze casuali osservate tra maschi e femmine e tra le femmine corrisponde alla durata della stagione riproduttiva (Haase e Schneider 2001). Tuttavia, gran parte delle associazioni sono durate meno di 2 giorni (Fig. 6). La popolazione del Doubtful Sound può quindi essere considerata come un sistema sociale di fissione-fusione con un numero straordinariamente elevato di legami forti e duraturi alla base di questa organizzazione dinamica. Al contrario, l'HWI medio di altre popolazioni di delfini tursiopi studiate varia da 0,1 a 0,2, sottolineando la natura prevalentemente fluida di queste società (Wells et al. 1987; Smolker et al. 1992; Brager

et al. 1994; Connor et al. 2000; Quintana-Rizzo e Wells 2001; Chilvers e Corkeron 2002).

A livello di popolazione, le femmine hanno mostrato un modello di associazione simile a quello osservato in altre popolazioni. Alcune femmine non avevano associati stretti, alcune femmine avevano un associato ed era presente un gruppo di femmine con la formazione di una rete complessa. Questa rete era unica in quanto era temporalmente stabile e il livello di associazioni all'interno di questa rete era elevato, presentando transitività nell'associazione osservata solo in precedenza nelle reti maschili per la specie (Connor et al. 2000). Le basi comportamentali di queste associazioni non sono ancora ben comprese, poiché in questa fase non è possibile distinguere i vantaggi riproduttivi, di foraggiamento e di difesa delle associazioni. Poiché alcune associazioni femminili sono rimaste stabili per oltre 7 anni (Fig. 6), durante i quali si sono verificate le nascite, ciò suggerisce che le femmine non modificano il loro modello di associazione per massimizzare la protezione dei loro vitelli come a Sarasota Bay (Wells et al. 1987).

È interessante notare che i sessi non erano così segregati come in altre popolazioni descritte. Alcune associazioni maschio-femmina sono rimaste stabili nel corso dei 7 anni dello studio (Fig. 6), eliminando il comportamento di accoppiamento come spiegazione di queste associazioni. Da queste relazioni maschio-femmina si possono costruire diverse ipotesi. Un'ipotesi parsimoniosa paragonerebbe queste associazioni alle relazioni madre-figlio in cui la stretta associazione aumenta la loro idoneità inclusiva. Tuttavia le associazioni maschio-femmina sono eterogenee: due maschi (Topless e Web) hanno il 33% di associazioni significative maschio-femmina e due femmine (BZ e Double) hanno anche il 33% di associazioni femmina-maschio. Se queste relazioni fossero madre-figlio ci aspetteremmo una distribuzione più omogenea e i maschi dovrebbero avere solo una donna associata permanente. È possibile che queste significative associazioni maschio-femmina rappresentino un maggiore coinvolgimento di entrambi i sessi nelle strategie riproduttive. Molti meccanismi comportamentali potrebbero svolgere un ruolo nel mantenimento di queste associazioni femmine-maschile, ad esempio le strutture di dominanza maschile e femminile (Datta 1992), che spiegherebbero la presenza di reti complesse sia femminili che maschili. A Shark Bay l'accoppiamento sembrava dettare modelli di associazione maschio-maschio a lungo termine (Connor et al. 1992a). Le strategie di accoppiamento stagionale non sembravano avere importanza nell'organizzazione sociale della comunità di Doubtful Sound. È quindi possibile che, analogamente a Shark Bay, le relazioni a lungo termine, non solo tra maschi, ma anche tra femmine e tra maschi e femmine, possano dettare strategie riproduttive.

La comunità dei delfini tursiopi di Doubtful Sound è organizzata in modo unico. Le associazioni durature, all'interno e tra i sessi, sono una caratteristica chiara di questa organizzazione e sono più predominanti che in altre popolazioni. Inoltre, la grande dimensione media delle scuole focali di Doubtful Sound è stata osservata raramente in altre località (Connor et al. 2000).

Una diversa organizzazione sociale causata dall'isolamento

Dal 1995 non è stata osservata alcuna immigrazione o emigrazione (Williams et al. 1993; Schneider 1999; Haase e Schneider 2001). Se sia i maschi che le femmine non si allontanano dal gruppo natale, hanno molte più opportunità di formare alleanze con fratelli e/o altri animali imparentati se l'incentivo è presente. L'isolamento dalle altre comunità favorisce quindi l'organizzazione sociale stabile osservata in Doubtful Sound. I costi e i benefici di una filopatria così estrema sono numerosi (Perrin e Lehmann 2001) e difficili da distinguere.

Ci sembra probabile che i vincoli ecologici siano un'importante caratteristica trainante nell'organizzazione sociale osservata in Doubtful Sound. La produttività dei sistemi di fiordi è altamente variabile nel tempo e nello spazio (Matthews e Heimdal 1979). Questa elevata variazione sembra essere correlata alla bassa efficienza ecologica (Matthews e Heimdal 1979). Un grande predatore potrebbe quindi aver bisogno di possedere informazioni sulla posizione delle risorse alimentari nel tempo e nello spazio che possono essere raccolte solo nel corso di diverse generazioni per potersi nutrire con successo in questo ambiente. Se l'acquisizione del cibo guidasse l'organizzazione sociale di questa comunità, ciò spiegherebbe perché entrambi i sessi hanno dinamiche associative simili e che le associazioni maschio-femmina non sembrano essere correlate al comportamento di accoppiamento. Se i membri della comunità fanno affidamento sul trasferimento di informazioni, è necessario che l'organizzazione sociale si stabilizzi per consentire la reciprocità dello scambio di informazioni e la massimizzazione della fitness (Barta e Szep 1995; Barta e Giraldeau 2001; Crowley 2001). Questa ipotesi è molto simile al modello Information Center Foraging descritto per le colonie riproduttive di uccelli marini (Allchin 1992; Barta e Szep 1995; Buckley 1997; Barta e Giraldeau 2001). L'approccio modellistico di Perrin e Lehmann (2001) ha mostrato che la proporzione di individui filopatrici e il livello di interazioni reciproche nelle coppie aumentano con l'aumentare dei vincoli ecologici. La socialità dei delfini tursiopi a Doubtful Sound si adatta sicuramente a questa ipotesi. La complessità geografica dell'ambiente del Fiordland aumenta la difficoltà di incontrarsi per le comunità vicine. Inoltre, l'elevata variabilità della produttività del sistema, unita al fabbisogno energetico di questa popolazione che vive all'estremità meridionale dell'areale della specie, sottolinea la necessità per gli individui di massimizzare l'apporto energetico e di massimizzare l'acquisizione di energia per i loro parenti. È probabile che questi fattori riducano la probabilità che un individuo in dispersione abbia successo ecologicamente e aumentino le interazioni reciproche all'interno della comunità, stabilizzando così l'organizzazione sociale. La possibilità di consanguineità, tuttavia, deve essere superiore al costo di dispersione ad un certo punto, ma un livello di dispersione molto basso (un individuo per generazione), che non può essere rilevato su un periodo di 7 anni, consentirebbe di mantenere un pool genetico diversificato nella popolazione (Perrin e Mazalov 1999).

L'isolamento sembra essere un denominatore comune di altre popolazioni di cetacei in cui è stata descritta un'organizzazione sociale stabile (orche assassine, orche pilota,

balene e capodogli; tutte le società matrilineari). Nelle orche residenti e nei globicefali sia i maschi che le femmine mostrano filopatria (Bigg et al. 1990; Amos et al. 1993). Una volta raggiunta la maturità fisica, i capodogli maschi si disperdono dai loro gruppi natali, ma le unità sociali femminili sono definite matrilineari (Christal e Whitehead 2001). Allo stesso modo, l'eterogeneità dell'ambiente in cui vivono queste tre specie richiede lo scambio di informazioni tra i membri del gruppo per trovare risorse.

Concludiamo quindi che la spiegazione più parsimoniosa per l'organizzazione sociale stabile osservata in Doubtful Sound è l'isolamento della popolazione dalle altre comunità. Sembra che questo isolamento sia un sottoprodotto dei fattori oceanografici intrinseci dei fiordi, che riducono la probabilità di sopravvivenza di un individuo in dispersione. Inoltre, questi fattori ecologici vincolanti hanno portato ad un aumento della stabilità del gruppo al fine di aumentare l'idoneità inclusiva. I delfini tursiopi sono uno dei cetacei più diffusi. Questo studio suggerisce che la plasticità sociale è un fattore importante nella capacità di questa specie di sfruttare una straordinaria varietà di habitat.

Ringraziamenti Desideriamo ringraziare David Watts, Peter Corkeron, Richard C. Connor, Christoph Richter, Susan M. Lusseau e tre revisori anonimi che hanno fornito preziosi commenti e critiche nelle varie fasi di questo studio. Siamo debitori ad Hal Whitehead per lo sviluppo del suo programma SOCPROG, che ha facilitato l'analisi dei dati delle singole associazioni.

Questo studio a lungo termine non sarebbe stato possibile senza il supporto di molte istituzioni e aziende. Desideriamo ringraziare Fiordland Travel Ltd., Natural History New Zealand Limited, Geissendoerfer Film- und Fernsehgesellschaft, Dipartimento di Conservazione della Nuova Zelanda, New Zealand Whale and Dolphin Trust, l'Università di Otago e il programma Bridging Grant dell'Università di Otago per il loro programma sostegno finanziario e tecnico. Vorremmo anche ringraziare Frank Wells, Paul Norris e Paul Stewart per il loro continuo aiuto e supporto morale sul campo. Le mappe della Fig. 1 sono state create utilizzando GMT dalla cartografia digitale KK+W (<http://www.aquarius.geomar.de>).

Riferimenti

Allchin D (1992) Stimolazione e analisi del centro informazioni foraggiamento. *Comportamento* 122:288–305

Amos B, Schloetterer C, Tautz D (1993) Struttura sociale dei globicefali rivelata dal profilo analitico del DNA. *Scienza* 260:670–672

Baird RW, Whitehead H (2000) Organizzazione sociale delle orche mangiatrici di mammiferi: stabilità del gruppo e modelli di dispersione. *Can J Zool* 78: 2096–2105

Ballance LT (1990) Modelli di residenza, organizzazione di gruppo e associazioni emergenti di delfini tursiopi nella baia di Kino, Golfo della California, Messico. In: Leatherwood S, Reeves RR (a cura di) *Il delfino tursiope*. Accademico, San Diego

Barta Z, Giraldeau LA (2001) Colonie riproduttive come centri di informazione: una rivalutazione delle ipotesi basate sull'informazione utilizzando il gioco del produttore-scroccone. *Behav Ecol* 12:121–127

Barta Z, Szep T (1995) Selezione dipendente dalla frequenza sulle strategie di trasferimento delle informazioni nelle colonie riproduttive: uno studio di simulazione. *Behav Ecol* 6:308–310

Bearzi G, Notarbartolo-di-Sciara G, Politi E (1997) Ecologia sociale dei delfini tursiopi nei Quameri (Mare Adriatico settentrionale). *Mar Mamm Sci* 13:650–668

Bejder BL, Fletcher D, Brger S (1998) Un metodo per testare i modelli di associazione degli animali sociali. *Anim Behav* 56:719–725

Bigg MA, Olesiuk PF, Ellis GM (1990) Organizzazione sociale e genealogia delle orche residenti (*Orcinus orca*) nelle acque costiere della Columbia Britannica e dello Stato di Washington. *Rep Int Whal Comm Spec Issue* 12:383–405

Bradbury JW, Vehrencamp SL (1977) Organizzazione sociale e foraggiamento nei pipistrelli emballonuridi. III. Sistemi di accoppiamento. *Behav Ecol Sociobiol* 2:1–17

Brger S, Wrsig B, Acevedo A, Henningsen T (1994) Modelli di associazione di delfini tursiopi (*Tursiops truncatus*) nella baia di Galveston, Texas. *J Mammal* 75:431–437

Buckley NJ (1997) Effetti di concentrazione spaziale e importanza del miglioramento locale nell'evoluzione dell'allevamento coloniale negli uccelli marini. *Am Nat* 149:1091–1112

Cairns JS, Schwager SJ (1987) Un confronto di associazione indici. *Anim Comportamento* 35:1454–1469

Chilvers BL, Corkeron PJ (2002) Modelli di associazione di delfini tursiopi, *Tursiops aduncus*, al largo di Point Lookout, Queensland, Australia. *Can J Zool* 80: 973–979

Christal J, Whitehead H (2001) Affiliazioni sociali all'interno dei gruppi di capodogli (*Physeter macrocephalus*). *Etologia* 107:323–340

Connor RC, Smolker RA, Richards AF (1992) Alleanze e coalizioni dei delfini. In: Harcourt AH, de Waal FBM (a cura di) *Coalizioni e alleanze negli esseri umani e in altri animali*. Oxford University Press, Oxford, pp 415–443

Connor RC, Wells RS, Mann J, Read AJ (2000) Il delfino tursiope: relazioni sociali in una società a fissione-fusione. In: Mann J, Connor RC, Tyack PL, Whitehead H (a cura di) *Società dei cetacei*. University of Chicago Press, Chicago, pp 91–126

Corkeron PJ (1990) Aspetti dell'ecologia comportamentale dei delfini costieri *Tursiops truncatus* e *Sousa chinensis* a Moreton Bay, Australia. In: Leatherwood S, Reeves RR (a cura di) *Il delfino tursiope*, Academic, San Diego

Crowley PH (2001) Giochi pericolosi e l'emergere della struttura sociale: strategie basate sulla memoria in evoluzione per il gioco generalizzato falco-colomba. *Comportamento Ecol* 12:753–760

Datta SB (1992) Effetti della disponibilità di alleati sulla struttura della dominanza femminile. In: Harcourt AH, de Waal FBM (a cura di) *Coalizioni e alleanze nell'uomo e negli altri animali*. Oxford University Press, Oxford, pp 61–82

dos Santos ME, Lacerda M (1987) Osservazioni preliminari del delfino tursiope (*Tursiops truncatus*) nell'estuario del Sado (Portogallo). *Aquat Mamm* 13:65–80

Dufault S, Whitehead H (1995) Una valutazione dei cambiamenti nel tempo nei modelli di marcatura utilizzati per la fotoidentificazione dei singoli capodogli, *Physeter macrocephalus*. *Mar Mamm Sci* 11:335–343

Efron B, Stein C (1981) La stima della varianza con il coltello a serramanico. *Anna Stat*. 9:586–596

Flix F (1994) Ecologia del delfino tursiope costiero *Tursiops truncatus* nel Golfo di Guayaquil, Ecuador. *Invest Cetacea* 25:235–256

Gibbs MT, Bowman MJ, Dietrich DE (2001) Mantenimento della stratificazione in prossimità della superficie a Doubtful Sound, un fiordo della Nuova Zelanda. *Riparian della costa dell'estuario Sci* 51: 683–704

Gowans S, Whitehead H, Hooker SK (2001) Organizzazione sociale nelle balene tursiopi settentrionali, *Hyperoodon ampullatus*: non guidata dal foraggiamento in acque profonde. *Anim Behav* 62:369–377

Haase PA, Schneider K (2001) Dati demografici sulla nascita dei delfini tursiopi, *Tursiops truncatus*, a Doubtful Sound, Fiordland, Nuova Zelanda: risultati preliminari. *NZ J Mar Freshw Res* 35: 675–680.

Hansen LJ (1990) Delfini tursiopi costieri della California. In: Leatherwood S, Reeves RR (a cura di) *Il delfino tursiope*. Accademico, San Diego

Manly BFJ (1995) Una nota sull'analisi delle co-occorrenze delle specie. *Ecologia* 76:1109–1115

Matthews JBL, Heimdal BR (1979) Produttività pelagica e catene alimentari nei sistemi dei fiordi. In: Freeland HJ, Farmer DM, Levings

- CD (a cura di) Oceanografia dei fiordi. Serie di conferenze NATO 4(4). Plenum, New York, pp 377–398
- Perrin N, Lehmann L (2001) La socialità è guidata dai costi della dispersione o dai benefici della filopatria? Un ruolo per i meccanismi di discriminazione parentale. *Am Nat* 158:471–483
- Perrin N, Mazalov V (1999) Dispersione ed evitamento della consanguineità. *Am Nat* 154:282–292
- Quintana-Rizzo E, Wells RS (2001) Modelli di riavvistamento e associazione dei delfini tursiopi (*Tursiops truncatus*) a Cedar Keys, Florida: approfondimenti sull'organizzazione sociale. *Can J Zool* 79:447–456
- Rossbach KA, Herzing DL (1997) Osservazioni subacquee dell'alimentazione dei delfini tursiopi (*Tursiops truncatus*) vicino all'isola di Grand Bahama, Bahamas. *Mar Mamm Sci* 13:498–503
- Schneider K (1999) Comportamento ed ecologia dei delfini tursiopi a Doubtful Sound, Fiordland, Nuova Zelanda. Tesi di dottorato, Università di Otago, Dunedin, Nuova Zelanda
- Shane SH (1990) Comportamento ed ecologia del delfino tursiopo a Sanibel Island, Florida. In: Leatherwood S, Reeves RR (a cura di) Il delfino tursiopo. Accademico, San Diego
- Smolker RA, Richards AF, Connor RC, Pepper JW (1992) Differenze sessuali nei modelli di associazione tra i delfini tursiopi dell'Oceano Indiano. *Comportamento* 123:38–69
- Stanton BR, Pickard GL (1981) Oceanografia fisica dei fiordi della Nuova Zelanda. *NZ Oceanogr Inst Mem*
- Trivers RL (1972) Investimento genitoriale e selezione sessuale. In: Campbell B (a cura di) Selezione sessuale e discendenza dell'uomo. Aldine, Chicago, pp 1871–1971
- Wells RS (1991) Il ruolo dello studio a lungo termine nella comprensione della struttura sociale di una comunità di delfini tursiopi. In: Pryor K, Norris KS (a cura di) Società dei delfini: scoperte ed enigmi. University of California Press, Berkeley, pp 199–225
- Wells RS, Scott MD, Irvine AB (1987) La struttura sociale dei delfini tursiopi in libertà. In: Genoways HH (a cura di) Mammalogia attuale, vol 1. Plenum, New York, pp 247–305
- White FJ (1992) Organizzazione sociale degli scimpanzé pigmei: variazione in base alle dimensioni del gruppo e tra i siti di studio. *Am J Primatol* 26:203–214
- Whitehead H (1990) Valutazione delle popolazioni di capodogli utilizzando segni naturali: progressi recenti. *Rep Int Whal Comm Spec Issue* 12:377–382
- Whitehead H (1995) Investigando la struttura e la scala temporale nelle organizzazioni sociali utilizzando individui identificati. *Comportamento Ecol* 6:199–208
- Whitehead H (1999a) SOCPROG 1.3, programma per l'analisi della struttura sociale (8 maggio 2001)
- Whitehead H (1999b) Testare i modelli di associazione sociale animali. *Comportamento dell'Anima* 57: F26-F29
- Whitehead H, Arnborn T (1987) Organizzazione sociale dei capodogli al largo delle isole Galpagos, febbraio-aprile 1985. *Can J Zool* 65:913–919
- Whitehead H, Dufault S (1999) Tecniche per analizzare la struttura sociale dei vertebrati utilizzando individui identificati: revisione e raccomandazioni. *Adv Stud Behav* 28:33–74
- Williams JA, Dawson SM, Slooten E (1993) L'abbondanza e la distribuzione dei delfini tursiopi (*Tursiops truncatus*) a Doubtful Sound, Nuova Zelanda. *Can J Zool* 71:2080–2088
- Wilson DRB (1995) L'ecologia dei delfini tursiopi nel Moray Firth, Scozia: una popolazione all'estremità settentrionale dell'areale della specie. Tesi di dottorato, Università di Aberdeen, Aberdeen, Scozia
- Wrangham RW (1980) Scelta femminile dei maschi meno costosi: un possibile fattore nell'evoluzione dei lek. *Z Tierpsychol* 54:357–367
- Wrangham RW, Rubenstein DI (1986) Evoluzione sociale negli uccelli e nei mammiferi. In: Rubenstein DI, Wrangham RW (a cura di) Aspetti ecologici dell'evoluzione sociale. Princeton University Press, Princeton
- Wrsig B, Wrsig M (1977) La determinazione fotografica della dimensione del gruppo, della composizione e della stabilità delle focene costiere (*Tursiops truncatus*). *Scienza* 198:755–756