

Prove del ruolo sociale in un social network dei delfini

David Lusseau^{1,2}

¹Università di Otago, Dipartimento di Zoologia, PO Box 56, Dunedin, Nuova Zelanda

²Indirizzo attuale: Dalhousie University, Department of Biology, 1355 Oxford Street, Halifax, NS B3H 4J1, Canada E-

mail: d.lusseau@dal.ca, Tel: (902) 494 3723

Abstract

Gli animali sociali devono prendere in considerazione il comportamento dei loro conspecifici quando prendono decisioni per la loro vita quotidiana. Queste decisioni influenzano la loro forma fisica e quindi esiste una pressione evolutiva per cercare di fare le scelte giuste. In molti casi gli individui faranno le proprie scelte e il comportamento del gruppo sarà un'integrazione democratica della decisione di tutti. Tuttavia in alcuni casi può essere vantaggioso seguire la scelta di alcuni individui del gruppo se hanno maggiori informazioni sulla situazione venutasi a creare. Qui fornisco le prime prove che le decisioni sui cambiamenti negli stati di attività in una popolazione di delfini tursiopi seguono un simile processo decisionale. Questo consenso non condiviso è mediato da un segnale non vocale che può essere comunicato globalmente all'interno del banco dei delfini. Questi segnali vengono emessi da individui che tendono ad avere più informazioni sul comportamento dei potenziali concorrenti a causa della loro posizione nella rete sociale. Ipotizzo che questo processo decisionale sia emerso dalla struttura

Parole chiave: delfino tursiope, consenso non condiviso, social network, *Tursiops*, comportamento, socialità

Introduzione Gli

individui devono prendere regolarmente decisioni che influenzano la loro forma fisica (1, 2). Nelle specie gregarie queste decisioni sono aggravate dalla necessità di interagire con i conspecifici in relazione a influenze intrinseche ed estrinseche come la disponibilità di prede (3-6) o la competizione intraspecifica (7, 8). Queste influenze spesso determinano l'emergere di comportamenti sociali complessi (9-11) e strutture sociali (12-15) che facilitano il processo decisionale e spesso la necessità di raggiungere il consenso tra gli individui all'interno di un gruppo (16, 17). Molte specie sociali hanno sviluppato segnali che aiutano i membri di gruppi o aggregazioni a coordinare le loro attività (18-20). Questo processo decisionale può provocare conflitti (2, 21) e non è stato raggiunto alcun consenso su quali meccanismi guidano questo processo (2, 17, 22, 23). Conradt e collaboratori discriminano tra processi decisionali democratici e dispotici e sostengono che i processi democratici sono diffusi perché riducono il costo del consenso producendo decisioni meno estreme (2). Tuttavia, si ipotizza che processi decisionali dispotici, cioè un piccolo sottoinsieme di individui che influenzano in modo sproporzionato il comportamento dell'intero gruppo, possano emergere da situazioni in cui alcuni individui sono più informati sulla situazione rispetto ad altri. In tal caso il costo della decisione viene ridotto dai seguenti detentori di informazioni.

La popolazione di delfini tursiopi (*Tursiops sp.*) residente a Doubtful Sound, Nuova Zelanda (24) presenta un modello interessante per verificare questa ipotesi. I delfini tursiopi vivono in società a fisionome e fusione e pertanto gli individui possono scegliere se unirsi o abbandonare un gruppo (25). Le relazioni sociali di tutti gli individui della popolazione sono state mappate (26, 27) utilizzando un approccio di rappresentazione di rete che ha aiutato a definire la "distanza" di affiliazione sia tra individui che tra gruppi di individui all'interno della popolazione (27). Utilizzando queste tecniche, in questa popolazione sono state identificate due unità sociali (di seguito comunità) (27).

Due eventi comportamentali sono stati recentemente identificati come segnali di cambiamenti nello stato di attività della scuola (28-30). Il side flop (SF) è definito come un delfino che libera completamente il suo corpo dall'acqua e atterra su un fianco e viene eseguito solo prima dell'inizio del viaggio. Mentre il lobtailing capovolto (ULT) è definito come un delfino che rotola per esporre il suo lato ventrale sulla superficie dell'acqua e schiaffeggia ripetutamente la superficie dell'acqua con il lato dorsale della coda e viene osservato solo prima che il branco concluda il viaggio (28-30). Questi comportamenti ricordano quindi altri segnali utilizzati da una varietà di specie per sincronizzare le attività (18, 19). Mentre questi segnali sono spesso utilizzati come sistema di voto in altre specie (17), sembra che SF e ULT siano sempre eseguiti da un solo membro della scuola (28, 30). Questi eventi offrono segnali che possono essere emessi a tutti gli individui all'interno della scuola ma che non vengono uditi dai membri non scolastici perché il suono prodotto da questi comportamenti percussivi non arriva così lontano come fanno le vocalizzazioni (31). Questi due comportamenti non vocali segnali potrebbero essere vantaggiosi per minimizzare il costo della competizione intraspecifica derivante dalla competizione diretta per il cibo tra le diverse comunità presenti nella popolazione. Possono aiutare a sincronizzare le attività della scuola senza pubblicizzarla ai membri non scolastici. Non vi è alcun segno di completa segregazione delle unità sociali nei delfini tursiopi (13, 27, 32). La struttura sociale della popolazione di delfini tursiopi di Doubtful Sound è tale che un'ampia percentuale di individui all'interno delle scuole (41%) trascorrono una notevole quantità di tempo insieme, quindi sarebbe vantaggioso non solo avere un segnale che consenta la sincronizzazione delle attività ma anche non consentirebbe che questa sincronizzazione venga pulita.

il tempo trascorso con i membri al di fuori delle loro comunità avrebbe maggiori probabilità di avere informazioni su questi potenziali concorrenti e quindi di essere più affidabili nei processi decisionali che comportano l'evasione della concorrenza. Seguire le loro decisioni ridurrebbe quindi il costo delle scelte e, in definitiva, aumenterebbe la forma fisica dei membri della scuola (2).

Le misure di centralità sul grafo della rete possono identificare la posizione degli individui in relazione con gli altri (27, 33, 34). Possono quindi aiutare a identificare gli individui che hanno relazioni sociali diffuse tra gruppi di individui così come gli individui che hanno una posizione più centrale all'interno di questi gruppi. Ho quindi testato la probabilità che questi eventi comportamentali non vocali fossero eseguiti da individui che avevano maggiori probabilità di avere una migliore conoscenza delle attività di altri gruppi di individui.

Materiali e metodi

Tecniche sul campo

Ho raccolto dati comportamentali a Doubtful Sound, Nuova Zelanda ($45^{\circ}30' S$, $167^{\circ}00' E$) tra giugno 2000 e maggio 2002. Sono state condotte indagini sistematiche del fiordo per cercare banchi di delfini (24). Una volta individuata una scuola, l'identità delle persone presenti nella scuola veniva determinata utilizzando l'identificazione fotografica (35). È stato stabilito un codice di condotta per la nave osservatrice per ridurre al minimo i suoi effetti sulle scuole focali (36). Gli studi hanno dimostrato che il comportamento delle scuole focali non è stato influenzato dalla presenza della nave osservatrice (29, 37). Side flop (SF) e lobtail capovolti (ULT) sono eventi rari (0,012 sf/min e 0,016 ult/min di follow focale (30)); Ho quindi registrato il verificarsi di side flop e lobtail capovolti ad libitum mentre seguivo la scuola (38, 39). I side flop erano definiti come salti durante i quali un delfino liberava tutto il corpo dall'acqua e atterrava su un fianco. I lobtail capovolti erano definiti come situazioni in cui un delfino era fermo in superficie a testa in giù, con la pancia rivolta verso l'alto, e schiaffeggiava con forza la superficie dell'acqua con la coda. Le osservazioni terminavano quando il tempo peggiorava, la scuola focale veniva persa o la giornata finiva, quindi la fine del periodo di osservazione non dipendeva dal comportamento della scuola focale.

Il sesso degli individui fotoidentificati è stato valutato mediante l'osservazione diretta della fessura genitale utilizzando una fotocamera subacquea (36). Sia l'assenza/presenza delle fessure mammarie che la distanza tra le fessure genitali e anali consentivano di fare sesso negli animali (36). L'identità degli individui che eseguivano gli eventi comportamentali è stata definita attraverso osservazioni visive dirette o da fotografie o video. Il tasso di marcatura in questa popolazione è elevato (24, 40), il che significa che praticamente tutti gli individui possono essere riconosciuti dai segni sulle pinne dorsali.

Pertanto praticamente tutta la popolazione (esclusi i vitelli) aveva la stessa probabilità di essere riconosciuta in questo modo, riducendo al minimo gli errori di campionamento. Le relazioni sociali all'interno della popolazione sono state descritte in precedenza (26, 27) e questo studio si basa sugli stessi dati basati sull'appartenenza scolastica ottenuti utilizzando la fotoidentificazione (Figura 1). La rete sociale risultante è definita dalle compagnie preferite tra gli individui della popolazione (26).

Tecniche analitiche Le

misure di centralità (grado e betweenness) per ciascun individuo presente nella rete sono state calcolate utilizzando Ucinet (41). Maggiore è la distanza (42), più spesso un individuo si trova tra i cluster nel grafico della rete. In altre parole, la middleness quantifica il collo di bottiglia di un individuo nella rete. Viene definito utilizzando la lunghezza del percorso più breve. Per ogni possibile coppia di individui in una rete è possibile trovare il percorso più breve per andare dall'uno all'altro viaggiando lungo i bordi della rete, passando da nodo a nodo. La intermedietà di un individuo (nodo) viene misurata contando la frequenza con cui quel nodo viene frequentato quando si viaggia tra tutte le possibili coppie utilizzando i percorsi più brevi.

Gli individui con un'elevata middleness tendono ad essere intermediari di informazioni nelle società umane (43) e potenzialmente anche nelle società dei delfini tursiopi (27). Il grado di un individuo (44) è una misura di quanta influenza un individuo può avere sui suoi pari: più individui è legato a un delfino, più individui ha l'opportunità di influenzare. Il grado di un individuo si misura contando il numero di associati che ha un delfino (numero di bordi). Ci sono prime indicazioni che queste misure siano comportamentalmente significative nelle società dei delfini poiché la scomparsa temporanea di individui con un'elevata distanza tra loro potrebbe aver portato gruppi di individui a trascorrere temporaneamente meno tempo insieme (27). Inoltre, queste misure di centralità si sono rivelate utili per identificare gli individui centrali in altre reti animali (45-48). I test di randomizzazione sono stati utilizzati per confrontare la differenza nelle misure di centralità media tra gli individui osservati mentre eseguivano i comportamenti e altri con le differenze medie in cui gli individui erano assegnati casualmente come esecutori del comportamento o meno.

Poiché SF e ULT sono eventi rari, è possibile che un individuo non sia stato osservato mentre li eseguiva perché non gli abbiamo trascorso abbastanza tempo. Per eliminare questa potenziale distorsione del campionamento, le selezioni casuali all'interno dei test di randomizzazione sono state ponderate in base alla quantità di tempo trascorso osservando ciascun individuo in relazione alla quantità totale di tempo trascorso osservando i banchi.

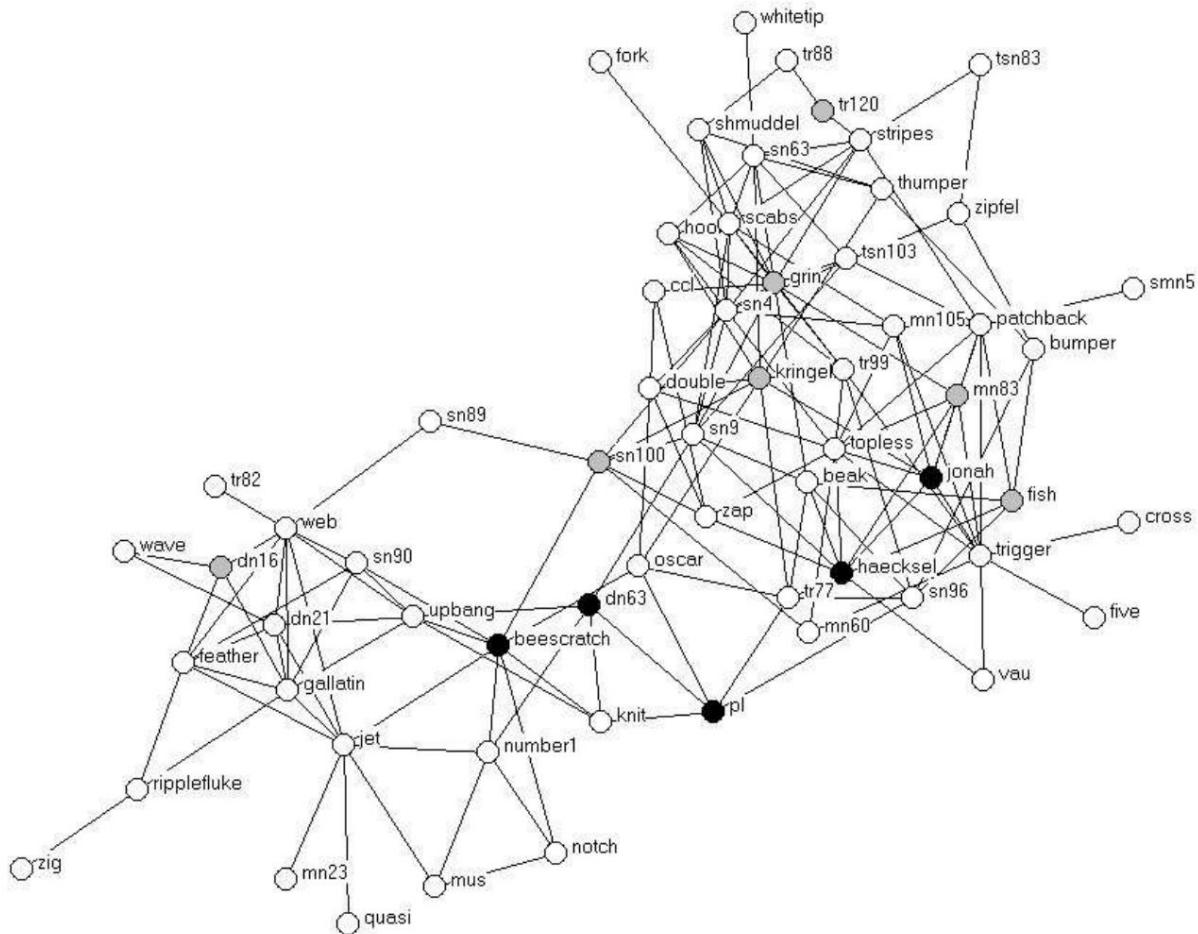


Figura 1. Rete sociale dei delfini tursiopi a Doubtful Sound, Nuova Zelanda; ogni vertice rappresenta un individuo e ogni spigolo rappresenta una coppia che è stata osservata casualmente nella stessa scuola più spesso del previsto; vedere (26) per maggiori dettagli su come è stato costruito il social network. I delfini osservati con il movimento laterale (SF) sono in nero e quelli osservati con il lobtailing capovolto (ULT) sono in grigio.

Risultati

Durante il periodo di studio ho trascorso 137 giorni (879,2 ore) alla ricerca dei delfini. Ho seguito gruppi focali per 716,5 ore (oltre 133 giorni). Durante questo periodo sono stato in grado di identificare in modo affidabile l'identità degli individui che eseguivano side flop in 10 casi e che eseguivano lobtail capovolti in 15 casi. La maggior parte dei side flop sono stati eseguiti da uomini (9 su 10). La probabilità che 9 SF su 10 fossero eseguiti da maschi e che femmine e maschi avessero le stesse possibilità di eseguirli era molto bassa ($p=0,001$, utilizzando un test di randomizzazione con 1000 iterazioni). Al contrario, la maggior parte degli ULT sono stati eseguiti da donne (14 su 15) e anche la probabilità che maschi e femmine avessero la stessa probabilità di eseguirli era bassa ($p = 0,002$, 1000 iterazioni).

Tutti gli individui avevano la stessa probabilità di essere riconosciuti durante l'esecuzione di SF o ULT a causa dei segni distinti che gli individui portano sulle loro pinne dorsali. Sono stati identificati solo cinque maschi che eseguivano il 10 SF (Figura 1). Un test di randomizzazione (10.000 iterazioni) ha mostrato che la probabilità che tutti i maschi nella popolazione avessero la stessa probabilità di eseguire SF era bassa ($p=0,0006$, probabilità che fossero osservati 10 SF e che 5 maschi su tutti fossero identificati mentre li eseguivano, data la quantità di tempo che abbiamo trascorso osservando ciascuno di essi). Non tutte le donne sembravano eseguire la ULT (Figura 1).

Sono state identificate solo sette femmine che eseguivano i 15 ULT, il che è altamente improbabile se tutte le femmine avessero la stessa probabilità di eseguire questo comportamento ($p=0,003$, test di randomizzazione di 1000 iterazioni: probabilità che 15 ULT vengano eseguiti da sette femmine quando estratte casualmente da tutte le femmine in la popolazione data la quantità di tempo che abbiamo trascorso osservando ciascuno di essi).

Questi test mostrano che SF tende ad essere un evento comportamentale specifico per il maschio e ULT specifico per la donna. Vale la pena notare che sia l'SF eseguito dalle donne che l'ULT eseguito dai maschi non sono stati seguiti da cambiamenti nello stato comportamentale della scuola. Inoltre non tutti gli individui sembrano utilizzare questi segnali nella popolazione. Ho quindi testato se i maschi che eseguivano SF e le femmine che eseguivano ULT tendevano ad avere misure di centralità più elevate nel social network.

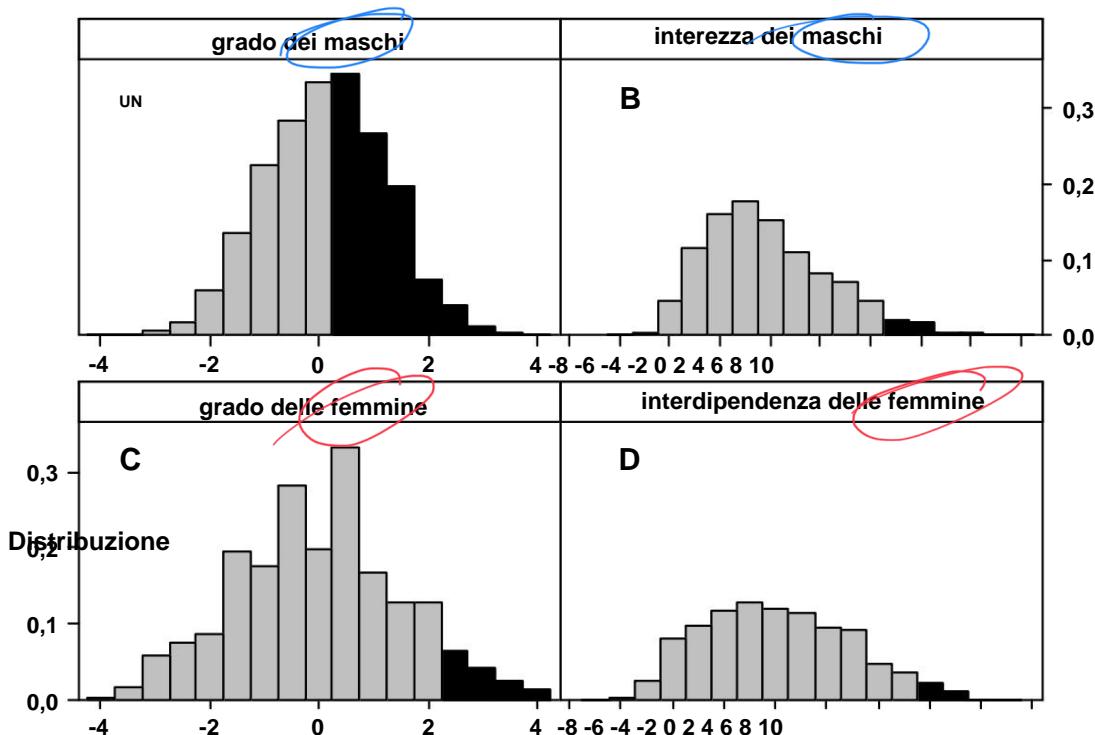


Figura 2. Risultati dei quattro test di randomizzazione ponderati che hanno esaminato la differenza tra la differenza tra (a e c) e il grado (b e d) dei singoli maschi osservati flop laterali rispetto ad altri (a e b) e le singole femmine hanno osservato lobtailing capovolto rispetto a altri (c e d). Sono state eseguite 1.000 randomizzazioni per ciascun test e ciascun pannello è un istogramma della differenza risultante in grado e betweenness a ciascuna randomizzazione. In questa analisi la probabilità che un individuo fosse osservato mentre eseguiva un comportamento nei dati casuali è stata ponderata in base alla quantità di tempo trascorso con quell'individuo sul campo. I valori superiori alle differenze osservate sono mostrati in barre nere.

La differenza di grado, il numero di partner che un individuo aveva sul social network, tra maschi SF e maschi non SF era piccola (0,29) e non differiva dalle differenze casuali ottenute randomizzando chi era stato osservato mentre eseguiva SF (1000 iterazioni, $p= 0,382$, Figura 2b). Allo stesso modo le donne ULT non avevano un grado significativamente più alto rispetto alle donne non ULT (differenza = 2,58, 1000 iterazioni, $p = 0,056$, Figura 2d). Tuttavia, sia i maschi SF che le femmine ULT avevano valori di betweenness significativamente più alti, una misura della diversità dei collegamenti e

l'individuo aveva rispettivamente rispetto ai maschi non SF e alle femmine non ULT (maschi: differenza = 4,50, 1000 iterazioni, $p = 0,041$, Figura 2a; femmine: differenza = 5,20, 1000 iterazioni, $p = 0,040$, Figura 2c). Questi test sono stati eseguiti 100 volte per testare la potenza delle randomizzazioni e lo stesso livello di significatività ($p > 0,05$ per il grado e $p < 0,05$ per la middleness) è stato ottenuto in tutte le 100 analisi ad eccezione del test di laurea femminile che è risultato significativo in 2 casi. Il grado e la middleness sia dei maschi che delle femmine erano debolmente correlati (r di Pearson: $r=0,46$ e $p=0,021$ e $r=0,58$ e $p=0,003$ rispettivamente).

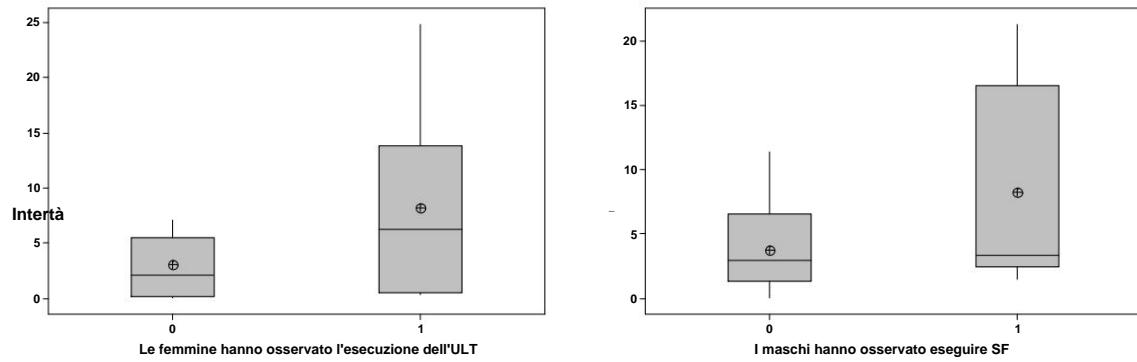


Figura 3. Boxplot della middleness per femmine (a) e maschi (b) a seconda che siano stati osservati mentre eseguivano ULT o SF (valore 1 sull'asse x) o meno (valore 0 sull'asse x). Le linee nei riquadri sono mediane e i simboli sono medie.

Discussione

Questo studio fornisce alcune prove iniziali sui processi decisionali e sui meccanismi coinvolti per raggiungere il consenso, in situazioni in cui le informazioni non sono equamente condivise da tutti gli individui nelle società a fisionome-fusione. Sembra che in questa popolazione il processo decisionale non condiviso venga utilizzato per sincronizzare l'attività dei membri della scuola utilizzando un segnale che consente la comunicazione globale a livello scolastico ma è vantaggioso in quanto impedisce la pubblicità dello spostamento delle attività ai membri non scolastici.

SF e ULT sono eventi rari e quindi potrebbero mancare del rinforzo necessario per essere un segnale utile nella popolazione. Tuttavia, studi recenti (48) mostrano che eventi rari possono ancora contribuire a mantenere stabili le reti di risorse. È possibile che questi eventi vengano utilizzati solo quando la vocalizzazione non è possibile perché, ad esempio, i concorrenti diretti sono vicini e questa situazione si verifica solo raramente. Infatti, le vocalizzazioni possono essere udite fino a diversi chilometri dall'emittente e potrebbe quindi essere difficile controllare a chi tali vocalizzazioni vengono pubblicizzate (49). Il suono prodotto da comportamenti percussivi come side flop e lobtail capovolti non si propaga per più di qualche centinaio di metri e quindi non verrebbe udito da individui più lontani (31). Esistono prove circostanziali che le scuole sono raramente vicine l'una all'altra nel Doubtful Sound (24), ma sono necessari ulteriori studi per confermare se SF e ULT hanno maggiori probabilità di verificarsi quando le scuole sono vicine l'una all'altra.

I delfini tursiopi nel Doubtful Sound fanno affidamento su prede associate alla barriera corallina che vengono prodotte all'interno del sistema dei fiordi e sono spazialmente irregolari ma fisse (50). Queste prede tendono ad avere una crescita lenta e ci sono buone prove che la capacità di carico della popolazione dei delfini è limitata dal cibo (50). Concorrenza intraspecifica per

il cibo gioca quindi un ruolo importante nel definire l'idoneità degli individui che potrebbe spiegare l'evoluzione del sistema di segnalazione qui descritto. Sono stati descritti comportamenti sociali complessi derivanti da forze selettive in altre popolazioni di delfini tursiopi (51). Le misure di centralità non sono correlate all'età o al sesso in questa popolazione (27). Rimaniamo quindi con l'ipotesi che il ruolo comportamentale evidenziato da questo studio non sia associato all'individuo ma alla sua posizione nella rete sociale, indicando potenzialmente un ruolo sociale (52). Questa ipotesi sarà difficile da testare empiricamente sul campo a causa delle questioni etiche che circondano gli esperimenti di riproduzione e di eliminazione sui cetacei ruspanti. Tuttavia, gli esperimenti naturali, attraverso la scomparsa naturale degli individui, potrebbero essere utili per verificare questa teoria.

I segnali associati allo spostamento verso il viaggio sono stati eseguiti dai maschi mentre i segnali associati alla fine dei periodi di viaggio sono stati eseguiti dalle femmine. La popolazione del Doubtful Sound vive tutto l'anno in scuole miste, cosa unica per questa specie e rara per una società a fisionome-fusione (24). Le ragioni di ciò sono ancora in gran parte sconosciute, ma potrebbero includere la protezione a lungo termine del compagno, l'evitamento degli infanticidi, il ruolo paterno a lungo termine nell'allevamento dei piccoli o la mancanza di dispersione dall'unità materna (24). Sebbene il dimorfismo sessuale non sia pronunciato nei delfini tursiopi (53), esistono ancora alcune differenze nei costi metabolici (37, 54) e il costo del trasporto tende ad essere più costoso per le femmine. Queste differenze sono accentuate dalla posizione estrema di Doubtful Sound per la specie (la popolazione vive al limite meridionale dell'areale della specie). Questa discriminazione sessuale nella produzione del segnale potrebbe quindi essere spiegata con l'ottimizzazione dei costi di trasporto per gli individui consentendo alla scuola mista di rimanere sincrona.

Gli individui con elevati valori di betweenness in linea di principio avranno avuto affiliazioni più diversificate all'interno del social network e quindi saranno più informati sui potenziali concorrenti perché sono stati più esposti a loro. Inoltre, potrebbero anche avere conoscenza delle aree recentemente visitate da questi ultimi e quindi avere una migliore comprensione della qualità attuale delle aree alimentari. Cioè sarebbe più probabile che sapessero quali zone alimentari sono state visitate da quegli altri gruppi e quindi saprebbero quali evitare. Le analisi dietetiche mostrano che la popolazione di delfini tursiopi di Doubtful Sound fa affidamento su prede associate alla barriera corallina che risiedono nel fiordo (50). Pertanto, avere una certa comprensione di quali di queste patch sono state visitate da altri gruppi nel recente passato fornisce un buon indicatore della qualità delle patch. Seguire tali individui sarebbe vantaggioso per ridurre i costi di viaggio per tutti nella scuola. Gli individui con un grado elevato possono raggiungere indiscriminatamente più individui all'interno della rete e possono quindi essere maggiormente correlati alla rappresentazione simbolica archetipica dei leader (55, 56). Avrebbero quindi una buona conoscenza degli individui nelle loro immediate vicinanze, nel loro cluster locale, ma questi possono includere sia all'interno che tra collegamenti di cluster "globali". Secondo il quadro Conradt-Roper (17) essi sarebbero quindi fonti meno affidabili nei processi decisionali riguardanti l'elusione della concorrenza (codificati o diretti). La relazione relativa tra queste due statistiche di rete può spiegare i risultati marginalmente simili per il grado e la middleness per le donne. Tuttavia, sia per i maschi che per le femmine, la middleness ha fornito una spiegazione maggiore dell'eterogeneità dei dati rispetto al grado.

Poiché sembra che i segnalatori abbiano maggiori probabilità di compagnia preferita (26) in diversi gruppi di individui, possono esserci diversi benefici diretti e indiretti per la segnalazione. Ulteriori studi sulla relazione genetica tra i segnalatori e i membri delle scuole in cui si osserva la segnalazione di questi individui potrebbero essere utili

separare i ruoli dell'idoneità inclusiva e della cooperazione (57-59) nell'evoluzione di questi segnali.

Ringraziamenti Attualmente sono

supportato da una borsa di studio post-dottorato Killam fornita dai fondi Killam. Vorrei ringraziare Ramon Ferrer-i-Cancho e Hal Whitehead per le numerose discussioni fruttuose. I commenti di due revisori anonimi e di Sara Helms Cahan hanno migliorato questo manoscritto. La raccolta e la compilazione dei dati è stata finanziata dal New Zealand Whale and Dolphin Trust, dal Dipartimento di Conservazione della Nuova Zelanda, da Real Journeys Ltd e dall'Università di Otago (Dipartimenti di Zoologia e Scienze Marine e schema di sovvenzione ponte). Vorrei anche ringraziare Susan M. Lusseau, Oliver J. Boisseau, Liz Slooten e Steve Dawson per i loro numerosi contributi a questa ricerca.

Riferimenti

1. JB McGraw, H. Caswell, *naturalista americano* 147, 47-64 (1996).
2. L. Conradt, TJ Roper, *Nature* 421, 155-158 (2003).
3. RW Baird, LM Dill, *Ecologia comportamentale* 7, 408-416 (1996).
4. H. Fritz, M. de Garine Wichatitsky, *Journal of Animal Ecology* 65, 736-742 (1996).
5. JJ Templeton, LA Giraldeau, *Ecologia comportamentale e sociobiologia* 38, 105-114 (1996).
D. Lusseau et al., *Ecology Letters* 7, 1068-1076 (2004).
- 6.7. RC Connor, MR Heithaus, LM Barre, *Atti della Royal Society of London Serie B* 268, 263-267 (2001).
8. JF Gerard, P. Loisel, *Journal of Theoretical Biology* 176, 511-522 (1995).
9. K. Arnold, A. Whiten, *Comportamento* 140, 519-552 (2003).
10. DP Watts, *Ecologia comportamentale e sociobiologia* 44, 43-55 (1998).
11. DP Watts, *Comportamento* 139, 343-370 (2002).
12. A. Koenig, *Giornale internazionale di Primatologia* 23, 759-783 (2002).
13. RS Wells, MD Scott, AB Irvine, in *Current Mammalogy* GH H, Ed. (Plenum Press, New York, 1987), vol. 1, pp. 247-305.
14. PM Kappeler, CP van Schaik, *International Journal of Primatology* 23, 707-740 (2002).
15. RA Hinde, *Uomo* 11, 1-17 (1976).
16. FBM de Waal, *Science* 289, 586-590 (2000).
17. L. Conradt, TJ Roper, *Tendenze in ecologia ed evoluzione* 20, 449-456 (2005).
18. KJ Stewart, AH Harcourt, *Comportamento* 130, 29-40 (1994).
19. JM Black, *Etologia* 79, 143-157 (1988).
20. JH Poole, K. Payne, WR Langbauer, CJ Moss, *Ecologia comportamentale e sociobiologia* 22, 385-392 (1988).
21. L. Conradt, TJ Roper, *Atti della Royal Society of London Serie B-Biological Sciences* 267, 2213-2218 (2000).
22. ID Couzin, J. Krause, NR Franks, SA Levin, *Nature* 433, 513-516 (2005). 23.
ID Couzin, J. Krause, *Progressi nello studio del comportamento* 32, 1-75 (2003). 24.
D. Lusseau et al., *Ecologia comportamentale e sociobiologia* 54, 396-405 (2003).

25. J. Mann, RC Connor, PL Tyack, H. Whitehead, *Società dei cetacei: studi sul campo di delfini e balene* (University of Chicago Press, Chicago, 2000).
26. D. Lusseau, *Atti della Royal Society of London Serie B* 270, S186-S188 (2003).
27. D. Lusseau, MEJ Newman, *Atti della Royal Society of London Serie B* 271, S477-S481 (2004).
28. D. Lusseau, PhD, Università di Otago (2003).
29. D. Lusseau, *Marine Mammal Science* (in corso di stampa).
30. D. Lusseau, *Processi comportamentali* (in corso di stampa).
31. JJ Finneran, CW Oliver, KM Schaefer, SH Ridgway, *Journal of the Acoustical Society of America* 107, 649-656 (2000).
32. D. Lusseau et al., *Journal of Animal Ecology* 75 (2006).
33. MEJ Newman, *SIAM Review* 45, 167-256 (2003). 34.
S. Wasserman, K. Faust, *Analisi delle reti sociali* (Cambridge University Press, Cambridge, 1994).
35. B. Würsig, M. Würsig, *Science* 198, 755-756 (1977).
36. K. Schneider, *tesi di dottorato*, Università di Otago (1999).
37. D. Lusseau, *Marine Ecology-Progress Series* 257, 267-274 (2003).
38. J. Mann, in *Società dei cetacei* H. Whitehead, ed. (University of Chicago Press, Londra, 2000) pp. 45-64.
39. J. Altmann, *Comportamento* 49, 227-267 (1974).
40. JA Williams, SM Dawson, E. Slooten, *Canadian Journal of Zoology* 71, 2080-2088 (1993).
41. SP Borgatti, MG Everett, LC Freeman. (*Tecnologie analitiche*, Harvard, 2002).
42. LC Freeman, *Sociometria* 40, 35-41 (1977).
43. M. Girvan, MEJ Newman, *Atti dell'Accademia nazionale delle scienze degli Stati Uniti d'America* 99, 7821-7826 (2002). 44.
LC Freeman, *Reti sociali* 1, 215-239 (1979). 45.
CR Webb, *Medicina veterinaria preventiva* 68, 3-17 (2005).
44. LAL Corner, DU Pfeiffer, RS Morris, *Preventive Veterinary Medicine* 59, 147-167 (2003).
45. DP Croft et al., *Oecologia* 143, 211-219 (2005).
46. JC Flack, M. Girvan, FBM de Waal, DC Krakauer, *Nature* 439, 426-429 (2006).
47. VM Janik, *Journal of Comparative Physiology a-Sensory Neural and Behavioral Physiology* 186, 673-680 (2000).
48. SM Lusseau, SR Wing, *Marine Ecology Progress Series* in corso di stampa (2006).
49. RC Connor, MR Heithaus, LM Barre, *Nature* 397, 571-572 (1999).
50. JC Flack, FBM de Waal, *Journal of Consciousness Studies* 7, 1-29 (2000).
51. KA Tolley et al., *Journal of Mammalogy* 76, 1190-1198 (1995).
52. TM Williams, WA Friedl, JE Haun, *Journal of Experimental Biology* 179, 31-46 (1993).
53. RW Byrne, in *In movimento* PA Garber, ed. (University of Chicago Press, Chicago, 2000) pp. 491-518.
54. J. Krause, GD Ruxton, *Vivere in gruppo* (Oxford University Press, Oxford, 2002).
55. AS Griffin, SA West, *Tendenze in ecologia ed evoluzione* 17, 15-21 (2002).

58. SA West, MG Murray, CA Machado, AS Griffin, EA Herre, *Natura* 409, 510-513 (2001).
59. MD Jennions, DW Macdonald, *Tendenze in ecologia ed evoluzione* 9, 89-93 (1994).