

Instituto Superior de Psicologia Aplicada

Mestrado de Etologia


Tese de Mestrado

**ANÁLISE DA ESTRUTURA SOCIAL
DA COMUNIDADE DE ROAZES
(*Tursiops truncatus*)
DO ESTUÁRIO DO SADO**

André Filipe Guerreiro da Silva – N° 950

ORIENTADOR: António José dos Santos
Instituto Superior de Psicologia Aplicada

2003

| | |
|--|---|
|  | C |
| ISPA Instituto Superior de Psicologia Aplicada | |
| Centro de Documentação | |
| Registo: 15700 | |
| Data: / / | |
| Tel: 21 681 17 50 • bibli@ispa.pt | |

AGRADECIMENTOS

Aos meus avós Beatriz e António André. Ela por ter aturado as minhas tenrices e porque cada vez que perguntava para que é que servia o que eu andava a estudar me levava a uma crise introspectiva e reparadora. E ele por me ter mostrado o que é ser um verdadeiro naturalista, para além de ter sido um excelente criador de canários (e de netos), um entusiasta hibridista e um mestre na arte de imitação e escuta de cantos de aves.

Aos meus pais que me apoiaram e respeitaram sempre e totalmente todos os meus sonhos e opções.

À Rita. Foi graças a ela que esta tese saiu da bruma em que se envolveu durante anos. Acreditou, reveu, corrigiu, formatou e teve imeeeeensa paciência.

Ao António José dos Santos, pela sua amizade e confiança e por cedo ter acreditado e querido levar este projecto para a frente. Ele esteve sempre presente em todas as etapas desta dissertação. Não será nenhum exagero dizer que se não fosse ele a apoiar este trabalho eu não teria escolhido esta tese.

Ao Manuel E. dos Santos pelo seu companheirismo e amizade, por me ter iniciado nesta difícil arte da cetologia e também por me ter avisado que os golfinhos não são de todo uma boa escola de comportamento animal. Mais tarde consegui perceber que ele estava coberto de razão. À Raquel que me deu uma grande ajuda com a análise de um enorme arquivo fotográfico e com as actualizações vindas do Sado, basicamente: morte, nascimento & sexo.

Por alguns comentários e sugestões gostaria também de agradecer ao Peter Tyack, Randall Wells e Hal Whitehead.

Queria também agradecer a alguns dos muitos colaboradores que ajudaram na recolha de algum deste material no campo: Pedro Cunha, Carla Oliveira, à Ana, Jorge, Pedro e Deolinda Mendes Maria, Joana, Pitta, Teresa, João Osório, Ana, Paulo Monteiro e Isabel, Paulo Magalhães, Paula Monteiro, Walter e Duarte Gomes, Ana Rosa, Zé Tó, Rui Simões, Rui Duarte, Sandro, André e Simão, Marta, Rita, Susana e Carla.

Por último gostaria de agradecer de uma forma muito especial ao apoio recebido da associação Projecto Delfim, e aos seus associados: Manuel E. dos Santos, Geogio Caporin, Francisco Reiner, Alexandra Freitas, Stefan Harzen e muitos outros. Pelo seu esforço de acompanhar uma população de animais por mais de 20 anos, caso único no nosso país. Penso que quase tudo o que se conhece hoje sobre os roazes do Sado se deve a esta associação e pelo saber acumulado e pelo espólio de dados que possui. Pelo facto de se tratar de um estudo iniciado em 1981 gostava também de agradecer às muitas pessoas que não conheci pela colaboração na recolha fotográfica e por todo o trabalho de campo que lhe está subjacente.

Agradeço também o precioso apoio à Fundação Luso-Americana para o Desenvolvimento pela sua Bolsa para Acções de Formação no Estrangeiro.

RESUMO

Crook (1970) foi um dos primeiros autores a enfatizar a importância da organização social na adaptação individual, salientando que o comportamento social dos diferentes membros de um grupo é moldado pelo contexto desse mesmo grupo. Mais tarde, Hinde (1979) elaborou um esquema conceptual para analisar estruturas sociais com o objectivo de providenciar o rigor metodológico necessário. No presente estudo sobre uma comunidade de roazes (*Tursiops truncatus*), as diferentes similaridades e distâncias foram submetidas a diferentes análises de redes multivariáveis, de forma a poder comparar e avaliar as múltiplas representações das estruturas sociais obtidas.

Os indivíduos foram considerados associados apenas quando dois ou mais adultos estivessem presentes no mesmo fotograma, revelando desta forma uma estreita coordenação comportamental e distâncias entre indivíduos inferiores a 3 metros. Os dados pertencem a um estudo longitudinal iniciado em 1981 sobre uma comunidade de roazes no Estuário do Sado, em Portugal (ver dos Santos & Lacerda, 1987). As análises encontram-se baseadas em 16.595 fotografias obtidas em 159 dias de saídas de campo, cobrindo todos os meses do ano, desde 1986 até 1996.

Foram identificados 53 roazes, alguns dos quais foram observados apenas uma única vez, enquanto outros morreram, desapareceram ou nasceram durante este período. A partir dos 32 animais identificados regularmente de 1981 até 1986, 23 encontravam-se ainda presentes no estuário em 1996, representando 71,9% da comunidade. Dos restantes 9 animais, 3 tiveram morte confirmada e os outros desapareceram. As observações de campo e os arrojamentos permitiram a determinação do sexo de 48% dos roazes adultos analisados. Esta comunidade apresenta, à semelhança de outras comunidades residentes de roazes, um padrão de organização de grupos instável, similar a alguns primatas não-humanos como os chimpanzés e os macacos-aranha. Os resultados são discutidos em termos da dinâmica destes grupos temporários e variáveis, denominados por sociedades de "fissão-fusão".

ABSTRACT

Crook (1970) was one of the first authors to emphasize the importance of social organization on individual adaptation, stressing that social behavior among group members is shaped by the group context. Hinde (1979) further elaborated a conceptual framework to analyze social structures in an effort to provide the necessary methodological rigor.

In this study of bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*), different similarity and distance measures were submitted to different multivariate network analyses in order to compare and evaluate the obtained multiple representations of social structure.

Associations between animals were considered whenever they were present in the same photo and showing coordinated behavior at a distance no longer than 3 meters. Data are from a long-term study of a bottlenose dolphins' community started in 1981 in the Sado estuary, Portugal (see dos Santos & Lacerda, 1987). The analyses are based on 16 595 photos taken in 159 days of fieldwork, covering all months of the year, from 1986 to 1996.

A total of 53 dolphins were identified, some of which were only seen once and others died, disappeared or born during the study. From the 32 animals regularly identified from 1981 to 1986, 23 were observed in the estuary and, in 1996, represented 71,9% of the initial community. From the remaining 9 animals, 3 had confirmed death and the others disappeared. Field observations and strandings allowed sex determination of 48% of the adult dolphins. Overall, this community, like other bottlenose dolphins' resident communities, has an unstable pattern of group organization, similar to groups of non-human primates like chimpanzees and spider monkeys. The results are discussed in terms of the dynamics of both temporary and variable groups designated by "fission-fusion" societies.

ÍNDICE

| | |
|---|------|
| AGRADECIMENTOS | ii |
| RESUMO | iii |
| ABSTRACT | iv |
| ÍNDICE | v |
| LISTA DE TABELAS | vii |
| LISTA DE FIGURAS | viii |
| INTRODUÇÃO | 1 |
| ESTUDOS SOBRE ROAZES | 4 |
| PRIMEIROS ESTUDOS SOBRE OS ROAZES DO SADO | 6 |
| ECOLOGIA E REPRODUÇÃO DO ROAZ | 8 |
| PREDAÇÃO | 8 |
| <i>Risco de Predação no Estuário do Sado</i> | 9 |
| GRUPOS INTER-ESPECÍFICOS | 9 |
| ESTRUTURA DA POPULAÇÃO E DISPERSÃO SEXUAL | 10 |
| ACASALAMENTOS E SAZONALIDADE DOS NASCIMENTOS | 11 |
| DESENVOLVIMENTO E MATURIDADE | 12 |
| INVESTIMENTO PARENTAL | 13 |
| SUCESSO REPRODUTIVO DAS FÊMEAS | 16 |
| REPRODUÇÃO DOS ROAZES DO SADO | 17 |
| COMPORTAMENTO E ORGANIZAÇÃO SOCIAL | 18 |
| COMPORTAMENTO SOCIAL DOS ROAZES | 18 |
| <i>Comportamento Agonístico</i> | 18 |
| <i>Infanticídio</i> | 18 |
| <i>Comportamento Socio-Sexual</i> | 19 |
| <i>Comportamento Afiliativo</i> | 20 |
| ORGANIZAÇÃO SOCIAL DO ROAZ | 20 |
| <i>Análise das Estruturas Sociais</i> | 20 |
| <i>Custos e Benefícios da Vida em Grupo</i> | 22 |
| <i>Vida Social dos Cetáceos</i> | 27 |
| <i>Padrões de Associação das Sociedades de Roazes</i> | 29 |
| <i>Dimensões das Unidades Sociais</i> | 30 |
| <i>Idade e Padrões de Associação</i> | 33 |
| <i>Interacções Sociais e Sexo</i> | 34 |
| <i>Relacionamentos entre Fêmeas Roazes</i> | 35 |
| <i>Associações de Machos Roazes</i> | 37 |
| <i>Alianças e Coligações de Machos</i> | 40 |
| <i>Relacionamento entre Fêmeas e Machos</i> | 41 |
| ESTUDOS SOBRE A ORGANIZAÇÃO SOCIAL DOS ROAZES DO SADO | 43 |
| SISTEMA DE ACASALAMENTO DOS ROAZES | 43 |
| RELAÇÕES DE DOMINÂNCIA | 46 |

| | |
|--|-----|
| COMPARAÇÃO COM PRIMATAS E OUTROS MAMÍFEROS | 47 |
| <i>Chimpanzés e Roazes</i> | 48 |
| <i>Constrangimentos Ecológicos e Cognitivos</i> | 51 |
| IMPORTÂNCIA DOS ESTUDOS LONGITUDINAIS | 52 |
| METODOLOGIA..... | 55 |
| ÁREA DE ESTUDO | 55 |
| <i>Geografia e Breve Caracterização do Estuário</i> | 55 |
| <i>Fauna</i> | 56 |
| <i>Actividades Humanas</i> | 57 |
| CARACTERIZAÇÃO DA AMOSTRA..... | 58 |
| <i>Definição da Amostra em Análise</i> | 59 |
| MATERIAIS E PROCEDIMENTOS | 65 |
| CONCEITOS..... | 70 |
| <i>Classificação das Classes Etárias</i> | 70 |
| <i>Adulto</i> | 70 |
| <i>Juvenil e Crias</i> | 70 |
| <i>Identificação do Género Sexual</i> | 71 |
| <i>Categorias das Unidades Sociais</i> | 71 |
| <i>Comunidade</i> | 71 |
| <i>Grupo</i> | 72 |
| <i>Associação</i> | 74 |
| AVALIAÇÃO SOCIOMÉTRICA | 76 |
| RESULTADOS | 77 |
| OCORRÊNCIA DOS INDIVÍDUOS ASSOCIADOS..... | 77 |
| OCORRÊNCIA DAS ASSOCIAÇÕES..... | 77 |
| ANÁLISE DAS ESTRUTURAS SOCIAIS | 81 |
| CO-OCORRÊNCIA DAS ASSOCIAÇÕES | 83 |
| SIMILARIDADE DOS PERFIS DE ASSOCIAÇÃO | 88 |
| IDENTIFICAÇÃO DAS REDES AFILIATIVAS | 88 |
| DENDOGRAMAS PARCIAIS..... | 91 |
| ÍNDICE "HALF-WEIGHT" | 91 |
| COMPARAÇÃO ENTRE A ANÁLISE DE SIMILARIDADE DOS PERFIS DE ASSOCIAÇÃO E O ÍNDICE "HALF-WEIGHT" | 91 |
| ANÁLISE DA TABELA DE RECIPROCIDADE | 92 |
| 93DISCUSSÃO | 94 |
| REFERÊNCIAS..... | 100 |
| ANEXOS | 121 |

LISTA DE TABELAS

| | |
|---|----|
| Tabela 1 - Identificação dos 32 sujeitos e o seu género sexual..... | 60 |
| Tabela 2 - Ocorrência dos indivíduos desde 1981 até ao final do período de estudo | 61 |
| Tabela 3 - Saídas para a recolha de dados distribuída desde 1981 até 1996, por anos e por meses | 63 |
| Tabela 4 - Número de dados recolhidos no período de estudo | 64 |
| Tabela 5 - Frequência das observações dos indivíduos. | 78 |
| Tabela 6 - Peso relativo da dimensão das associações por indivíduo, comparando com as observações isoladas | 79 |
| Tabela 7 - Matriz diádica de co-ocorrência. | 85 |
| Tabela 8 - Tabela de similaridade de perfis de associação..... | 86 |
| Tabela 9 - Tabela de Reciprocidade..... | 93 |

LISTA DE FIGURAS

| | |
|--|----|
| Figura 1 - Evolução do número de efectivos adultos na comunidade de roazes do Sado durante o período de estudo..... | 63 |
| Figura 2 - Frequência das diferentes dimensões de unidades sociais..... | 80 |
| Figura 3 - Dendograma de similitudes com ligação completa (1,0)..... | 88 |

INTRODUÇÃO

Os estudos sobre as sociedades de cetáceos encontram-se actualmente numa fase de transformação. O amadurecimento de alguns estudos longitudinais sobre cetáceos individualmente reconhecidos, na sua maioria com roazes (*Tursiops truncatus*, Montagu, 1821), permite hoje construir elaboradas análises sobre as suas estruturas sociais, tornando possível examinar detalhadamente o comportamento social destes animais. Os seus métodos evoluíram a partir de descrições qualitativas sobre a sua história natural para análises quantitativas e para a comprovação de hipóteses.

De facto, apesar da maioria destes estudos se terem preocupado tradicionalmente com a compreensão dos seus sistemas sociais, enfrentaram uma série de obstáculos, logísticos e metodológicos, inerentes ao meio onde vivem estes mamíferos marinhos. Numa escala ecológica, a estrutura social é já conhecida para muitas espécies, existindo um elevado conhecimento em termos de demografia, reprodução e relacionamentos familiares para muitas das comunidades de cetáceos.

Um dos aspectos intrigantes na compreensão das sociedades dos cetáceos, é que desde sempre suscitaram grande interesse por parte das pessoas em geral, mas também da comunidade científica. No entanto, ao comparar os estudos sobre cetáceos com os estudos da área da primatologia, aqueles encontram-se ainda no seu início (Samuels & Tyack, 2000). Os argumentos não passam apenas pela dificuldade de observar mamíferos marinhos, que apenas se exibem por breves segundos e que acarretam uma logística, pois muitas espécies de primatas vivem em florestas densas de curta visibilidade ou no cimo das árvores a dezenas de metros do solo ou ainda em países remotos com sérios obstáculos para os observadores (nomeadamente, logísticos, culturais, de linguagem, de saúde ou até mesmo de violência).

Como explicar então este grande atraso? Uma das possíveis razões prende-se com o facto dos estudos de primatas derivarem de uma grande variedade de abordagens e de por haver um interesse antropocêntrico subjacente, que procura conhecer melhor a nossa própria espécie, dada a grande familiaridade com os sujeitos estudados. Os cetáceos pelo contrário, sempre foram vistos como animais demasiados “estranhos”, por viverem num meio completamente diferente, com um modo de vida completamente invisível debaixo de água, existindo uma dificuldade considerável em inferir seja o que for dos seus estados comportamentais e também porque o interesse por estes animais passou durante séculos pela sua exploração

comercial. Foram necessários bastantes anos para alhear de toda a carga mística depositada nestes animais, tecnologias e metodologias para coleccionar os dados disponíveis nas suas breves emersões, rebater as tradições de observações anedóticas criadas na baleação e ultrapassar os problemas mais emergentes que rodeiam a sua conservação (ver Samuels & Tyack, 2000).

Simultaneamente, na etologia social foram realizadas diversas tentativas para quantificar os procedimentos descritivos da organização social e para desenvolver estatísticas dedutivas, com o intuito de determinar a confiança e a adequação da estrutura descritiva ao resumir um determinado conjunto de dados. O esquema multidimensional para o estudo das relações sociais múltiplas elaborado por Hinde (1976) auxiliou a identificação de algumas limitações conceptuais que dificultaram as abordagens prévias sobre as estruturas e a organização social. Apenas recentemente alguns autores reviram os conceitos e as técnicas mais importantes para analisar estruturas sociais de cetáceos cujos membros sejam identificáveis, tendo em consideração as especificidades deste tipo de estudos (Mann, 1999, 2000; Whitehead, 1997; Whitehead & Dufault, 1999; Whitehead *et al.*, 2000).

Os contributos para o conhecimento sobre as sociedades de delfínídeos resultam de quatro estudos longitudinais realizados sobre diferentes espécies com durações entre 15 e 30 anos (ver Bigg *et al.*, 1990; Connor *et al.*, 2000; Herzing, 1997; Smolker *et al.*, 1992; Wells *et al.*, 1987; Wells, 2003).

A organização social dos roazes assemelha-se bastante às sociedades de "fissão-fusão". Estas caracterizam-se pela forma como os seus membros se associam e se separam temporariamente em pequenos e dinâmicos subgrupos, com uma dimensão média inferior a dez indivíduos. As espécies de primatas que vivem neste tipo de sociedades são chimpanzés (*Pan troglodytes*) e algumas espécies de macacos-aranha (*Ateles* sp.) (Nishida & Hiraiwa-Hasegawa, 1987; Strier, 1994). Nestas sociedades, é possível verificar nas suas estruturas sociais uma ausência de dimensões e composições rígidas, exibindo uma grande flexibilidade e um forte relacionamento entre os machos e fracas associações entre as fêmeas. Tanto as fêmeas de chimpanzés como as de roazes possuem sazonalmente ciclos reprodutivos múltiplos, semelhantes idades de maturidade sexual e intervalos entre as crias. A associação entre machos e fêmeas torna-se mais intensa quando as fêmeas se encontram receptivas, padrão de associação este que indica um sistema de acasalamento promíscuo para ambas as espécies.

O presente estudo concentra-se nas técnicas descritivas multivariadas das estruturas sociais e possui três objectivos interligados: 1) descrever um procedimento de medida de associação para identificação de redes de unidades

sociais; 2) avaliar coeficientes de similitude e agrupar hierarquicamente, em clusters, algoritmos relativos à identidade dos indivíduos que constituem os subgrupos, assim como dos indivíduos que não se encontram incluídos em subgrupos nestas redes sociais; e 3) comparar os resultados relativos à comunidade residente dos roazes do Sado, que tem a singularidade de ser particularmente pequena, de roazes residentes com estruturas sociais de “fissão-fusão” de outras comunidades de maiores dimensões.

ESTUDOS SOBRE ROAZES

Para uma espécie terrestre como a nossa torna-se particularmente difícil estudar animais que têm um modo de vida totalmente aquático, que se encontram em deslocação constante e que possuem um carácter esquivo. Em relação a estudos sobre o comportamento, estas dificuldades agudizam-se mais ainda, pois os cetáceos passam a grande maioria do seu tempo imersos debaixo de água. Estas dificuldades, para além de logísticas, são também científicas, pois não é fácil precisar quais as actividades em que os animais se encontram envolvidos através dos breves segundos visíveis, quando vêm respirar à superfície.

A cetologia encontra-se num ponto de viragem na compreensão da vida social das baleias e dos golfinhos. Nos últimos 60 anos teve lugar um grande desenvolvimento do conhecimento sobre a biologia dos golfinhos, embora de início estes estudos estivessem muito dirigidos e dependentes da indústria baleeira. Muito do que se conhece hoje sobre a sua ecologia e comportamentos, fisiologia e acústica e praticamente tudo o sabemos sobre a sua organização social, foi adquirido neste espaço de tempo. Desde o início, os estudos científicos deram muito ênfase ao conhecimento dos sistemas sociais e à determinação dos padrões de agrupamento numa escala temporal e espacial.

O primeiro grupo de golfinhos mantido em cativeiro, nos finais dos anos 30 na Flórida, eram roazes. Os observadores cedo verificaram que se tratavam de animais complexos, capazes de estabelecer sociedades como as dos primatas ou de alguns carnívoros sociais. O estudo pioneiro sobre o comportamento social do roaz foi, conduzido pelo treinador McBride e pelo psicólogo, com experiência em primatas, Hebb, no "Marine Studios" (McBride & Hebb, 1948). Seguiram-se outros estudos em cativeiro, sobretudo ligados a aspectos comportamentais do roaz (Bateson, 1974; Caldwell & Caldwell, 1967; Essapian, 1962, 1963; Norris & Prescott, 1961; Tavalga, 1966; Tavalga & Essapian, 1957; Tayler & Saayman, 1972). Estudos contemporâneos sobre a agressividade e a dominância são ainda em boa parte derivados destas primeiras investigações (Samuels & Guifford, 1997; Shane et al., 1986), assim como a área da comunicação e da acústica, onde a situação experimental faz ainda uso do cativeiro (Caldwell & Caldwell, 1972; Kellogg *et al.*, 1953; Lawrence & Schevill, 1954; Au, 1993; Norris Prescott, 1961; Tyack, 2000).

No entanto, nos anos 60 a Ciência desconhecia ainda diversas espécies de cetáceos. Além disso, existia ainda uma grande lacuna acerca do que se passava no meio natural destes animais. Nos anos 70 iniciaram-se alguns estudos

longitudinais sobre os roazes no seu habitat natural (Irvine & Wells, 1972; Wursig & Wursig, 1977). Deu-se assim início a alguns estudos a partir de locais elevados da costa, de pequenas embarcações ou através de pequenos rádios transmissores (ver Connor *et al.*, 2000; Samuels & Tyack, 2000; Scott *et al.*, 1990).

Um dos primeiros estudos quantitativos sobre cetáceos no seu habitat natural foi realizado na África do Sul em 1970, por dois investigadores, Saayman e Tayler. Saayman, como primatólogo, sabia que uma das formas de estudar os golfinhos passava pelo registo dos padrões de comportamento observados. Este autores, através de observações regulares de roazes-do-Índico (*Tursiops aduncus*) e golfinhos-de-bossas (*Sousa chinensis*), perto da costa, estudaram diversos aspectos sobre o comportamento destas espécies, nomeadamente os seus movimentos diários, a comparação da ecologia de ambas as espécies e as técnicas de captura de presas cooperativas (Saayman & Tayler, 1973).

Um outro estudo realizado na Califórnia, utilizou um aparelho de rádio-telemetria, colocado na barbatana dorsal dos golfinhos, à semelhança dos equipamentos utilizados nessa época com aves, para seguir os golfinhos (Evans *et al.*, 1973). Actualmente esta tecnologia encontra-se muito desenvolvida, com recurso a satélites, permitindo a recolha de numerosos parâmetros, nomeadamente profundidades dos mergulhos, velocidade, fisiologia e padrões de comportamento, que de outra forma seriam impossíveis de conhecer (Wells *et al.*, 1999; Whitehead *et al.*, 2000).

Também no Hawaii, Norris estudava uma população de golfinhos-rotadores (*Stenella longirostris*), baseado em observações a partir de uma falésia do comportamento e movimentos (Norris & Dohl, 1980). Norris e os seus colegas começaram por identificar alguns indivíduos e constataram que a população mostrou ser muito instável, com constantes mudanças dos grupos (Wursig *et al.*, 1994). Foram também registados alguns comportamentos subaquáticos através de um semi-submersível (Norris & Wells, 1994).

Mais tarde, numa arribas do Golfo de S. José, na Argentina, Wursig e Wursig estudavam os movimentos dos roazes com o auxílio de um teodolito. Estes autores, pioneiros na utilização da técnica de foto-identificação em roazes, catalogaram indivíduos cujas identidades eram possíveis de reconhecer através das marcas e cicatrizes na barbatana dorsal, a partir de fotografias obtidas em encontros com golfinhos (Wursig & Wursig, 1977). A análise destes dados possibilitou o acompanhamento de indivíduos, permitindo a compreensão das suas associações, e também de outros aspectos da sua ecologia, nomeadamente os padrões de

movimentos, o uso do habitat e o seu comportamento (Wursig & Wursig, 1977, 1979, 1980; Wursig, 1978; Wursig *et al.*, 1991).

Em Sarasota, na costa oeste da Flórida, um grupo de cientistas começou a coleccionar dados sobre uma comunidade de cerca de 100 roazes, habitam numa área de mangais, com pouca profundidade. Este estudo tem consistido, desde há 30 anos, na monitorização, identificação e capturas breves de indivíduos com o objectivo de recolher diversos tipos de amostras: sangue, para estabelecer relações de parentesco e acompanhar o seu estado de saúde e o seu ciclo anual de hormonas; dentes, para delimitar a sua idade; e vocalizações, para analisar a sua função social (Sayigh *et al.*, 1995; Scott *et al.* 1990; Wells, 1991; Wells *et al.*, 1987).

Outros estudos com roazes foram realizados noutros locais, por exemplo, Shane investigou duas comunidades, em áreas distintas e permitiu-lhe estabelecer algumas comparações (Shane, 1990a, b). Esta autora procurou ainda descrever diversos padrões comportamentais, a oscilação das actividades ao longo do dia e a forma como os grupos se organizam em função destas (Shane, 1990a). Existem ainda outros locais, como a costa ocidental dos Estados Unidos e diversos pontos da Europa, onde se tem vindo a acompanhar populações de roazes (Ballance, 1990; Bearzi *et al.*, 1997; Cockcroft & Ross, 1990; Defran & Weller, 1999; Hammond & Thompson, 1991; Liret *et al.*, 1994).

Apesar de todos os esforços e avanços das tecnologias disponíveis, existem aspectos da vida social destes animais que permanecem pouco conhecidos. Verifica-se um atraso científico evidente em relação às questões relacionadas com o comportamento e mais especificamente com a organização social dos cetáceos, comparativamente, por exemplo com os primatas, mas espera-se que estudos como este contribuam de alguma forma para o preenchimento destas lacunas.

PRIMEIROS ESTUDOS SOBRE OS ROAZES DO SADO

Estes golfinhos foram pela primeira vez registados no estuário do Sado pelo naturalista Bocage em 1863. No entanto, existem ilustrações que demonstram uma presença muito mais antiga destes animais neste estuário e no estuário do Tejo.

No final da década de 70 e início da década de 80 foram realizadas as primeiras campanhas com o objectivo de estudar a comunidade de roazes do estuário do Sado (Teixeira, 1981). Estas campanhas permitiram concluir que se tratavam de animais residentes no estuário e nas suas áreas adjacentes (Hussenot, 1982; Reiner, 1981; Teixeira, 1981; Teixeira & Deguy, 1981).

Paralelamente, no início da década de 80, realizaram-se as primeiras identificações baseadas nas marcas das barbatanas dorsais (Hussenot, 1982; Teixeira & Deguy, 1981;), procurando estimar o tamanho da comunidade e estabelecer uma relação entre os hábitos destes golfinhos e as marés (Teixeira, 1981). Apesar de serem muito preliminares, estes trabalhos permitiram identificar alguns indivíduos, determinar a área de distribuição dos roazes no interior do estuário, o movimento dos animais consoante a maré e algumas das suas presas, como a tainha (*Mugilidae*) e o choco (*Sepia officinalis*) (Hussenot, 1982; Teixeira, 1981; Teixeira & Deguy, 1981).

Mais tarde, iniciou-se um estudo mais exaustivo sobre esta comunidade, com a aplicação do método de identificação fotográfica, bem como com a descrição dos seus comportamentos e aspectos diversos sobre a sua ecologia (dos Santos & Lacerda, 1987).

No entanto, foi a partir da segunda metade da década de 90, que começaram a ser realizados estudos com regularidade. Estes trabalhos focam essencialmente aspectos relativos à ecologia, padrões de comportamento, emissões acústicas e a vida social desta comunidade de roazes.

ECOLOGIA E REPRODUÇÃO DO ROAZ

Os mamíferos ancestrais dos cetáceos modernos, ao iniciarem a sua conquista do meio marinho, foram confrontados com um conjunto de novos constrangimentos e oportunidades. Estes constrangimentos constituem uma área fascinante para a ecologia comportamental, ou seja, a forma como os diversos aspectos dos ambientes marinhos poderão ter afectado a evolução dos seus sistemas sociais.

Os mamíferos terrestres vivem num substrato complexo, onde é difícil encontrar grandes concentrações de recursos e refúgios para se protegerem e onde existe a necessidade de defender territórios. Pelo contrário, os cetáceos vivem num ambiente fluido e sem refúgios, no qual a maior parte dos recursos se encontra em grandes quantidades, dispersos no espaço e no tempo e de difícil defesa. O problema básico da socio-ecologia consiste na relação entre os diferentes padrões de agrupamento de uma espécie e a distribuição das suas presas e predadores.

PREDAÇÃO

Existe um mínimo de nove espécies de tubarões de médio e grande porte que predam roazes (Wells *et al.*, 1980; Wells & Scott, 1999). Os numerosos registos de ataques ou de predação de roazes estão quase sempre relacionados com tubarões e geralmente ocorrem em águas tropicais (Connor *et al.*, 2000; Mann & Barnett, 1999; Wells & Scott, 1999; Wells *et al.*, 1980; Wells *et al.*, 1987). No entanto, considera-se que os roazes que habitam a costa do Atlântico Norte Oriental possuem riscos praticamente nulos de predação, uma vez que possuem maiores dimensões e porque vivem em águas mais frias (Wilson *et al.*, 1997).

O mesmo não acontece com o seu congénere do Índico (*T. aduncus*), África do Sul e Austrália, onde a predação provocada por tubarões constitui um importante factor de mortalidade em algumas populações (Cockcroft & Ross, 1990b; Corkeron, 1990; Mann & Barnett, 1999). Por exemplo, na Austrália cerca de 36% da comunidade, na sua maioria crias ou animais jovens, apresentam ferimentos provocados por tubarões, sugerindo que estes podem provocar a mortalidade de cerca de 2% da população anual de Natal (Corkeron *et al.*, 1987).

O facto da maioria das lesões e cicatrizes se situarem na região ventral posterior dos golfinhos leva a supor que são atacados de surpresa e por debaixo (Mann & Barnett, 1999; Wells & Scott, 1999). Apesar do grande número de animais que apresenta ferimentos sugere que estes conseguem defender-se e escapar, recuperando com alguma facilidade.

A predação representa uma importante fonte de mortalidade de crias em algumas áreas (Wells & Scott, 1999). Muitos destes ataques não são considerados como tentativas de predação, mas sim de defesa de território, uma vez que algumas espécies de tubarões são territoriais (Wells & Scott, 1999).

Outro possível predador do roaz é a orca (Wursig & Wursig, 1979), embora não tenha sido observado nenhum caso de predação. As orcas que têm um modo de vida essencialmente pelágico, possuem uma parte considerável da sua dieta constituída por outros mamíferos marinhos, desde as grandes baleias-azuis e pequenos golfinhos a diversas espécies de pinípedes (Ford *et al.*, 1994; Leatherwood & Reeves, 1983).

Risco de Predação no Estuário do Sado

Não existem registos de observações de ferimentos provocados por predadores, nem de qualquer ataque ou mesmo predação, pelo que se considera nula a sua influência na mortalidade dos roazes em análise. Embora não se possa excluir a possibilidade de tubarões de grande porte poderem atacar estes roazes, principalmente crias ou juvenis, trata-se de uma hipótese remota, pois as observações ou capturas destes animais são extremamente raras na área em estudo. No entanto, existem registos de potenciais predadores desta espécie ao largo do estuário do Sado, como é o caso de orcas (dos Santos & Lacerda, 1987; Monteiro, comunicação pessoal).

GRUPOS INTER-ESPECÍFICOS

O *Tursiops truncatus* é talvez a espécie que com maior frequência se encontra em grupos mistos, juntamente com uma ou mais espécies. Estas associações verificam-se maioritariamente (cerca de 40%) entre roazes e baleias-piloto-tropical (*Globicephala macrorhynchus*), embora se desconheça ainda a natureza desta associação (Leatherwood *et al.*, 1988; Scott & Chivers, 1990; Silva *et al.*, 1995).

Os roazes associam-se com, pelo menos, 14 espécies, das quais 12 são odontocetos (Herzing & Johnson, 1997; Leatherwood *et al.*, 1988; Scott & Chivers, 1990). Na maioria das vezes, o número de roazes presentes nestes grupos tende a ser bastante inferior ao da espécie associada (Scott & Chivers, 1990). Tendo em conta que se trata de uma espécie tipicamente costeira e que estes grupos mistos se encontram mais frequentemente em águas profundas, é provável que estas

associações resultem de uma maior dificuldade em encontrar alimento (Scott & Chivers, 1990; Silva *et al.*, 1995). Outra possível explicação poderá ser o facto de uma espécie generalista, como o roaz, possa tirar vantagem de espécies com hábitos alimentares mais especializados (Scott & Chivers, 1990), à semelhança de algumas espécies de aves, por exemplo as gaivotas (*Larus* sp.) (Bernard & Thompson, 1985).

Além desta, importa referir outra espécie muito comum nas associações mistas entre roazes: o golfinho-salpicado-do-Atlântico (*Stenella frontalis*), observando-se frequentemente interacções sexuais entre estas duas espécies (Herzing & Johnson, 1997).

Apesar da sua imagem popular, o roaz é das poucas espécies de mamíferos capaz de dirigir uma agressão letal mas não predatória a outra espécie (Connor *et al.*, 2000). Na Escócia, foram observados roazes a atacar botos que habitam na mesma área (Ross & Wilson, 1996). As necrópsias efectuadas aos botos nesta região confirmaram que estes animais apresentavam traumatismos que indicavam terem sido originados por roazes. Patterson *et al.* (1998) sugerem, após registos de infanticídio na mesma região, que as agressões aos botos poderão estar relacionadas com a semelhança destes às crias de roazes.

Também na área envolvente ao estuário do Sado ocorrem frequentemente botos, mas apesar de poderem apresentar uma distribuição simpátrica à comunidade de roazes, nunca foram registados casos de interacção agonística entre ambas as espécies.

ESTRUTURA DA POPULAÇÃO E DISPERSÃO SEXUAL

A estrutura sexual e etária das populações de roazes é ainda pouco conhecida. A maioria dos estudos apontam para uma proporção entre sexos de 1:1 (Hersh *et al.*, 1990; Perrin & Reilly, 1984; Wells & Scott, 1999). O "sex ratio" pode variar se se tiver em conta a idade dos animais, pois verifica-se uma maior mortalidade dos jovens machos e uma maior longevidade das fêmeas (Wells & Scott, 1999). A assimetria na mortalidade entre machos e fêmeas tem como consequência que o "sex ratio" dos animais adultos seja de duas fêmeas para um macho (Well, 2003).

No que diz respeito à dispersão destes animais, existem bastantes evidências de filopatria natal em ambos os sexos nos roazes (Connor *et al.*, 2000). As taxas de imigração registadas em Sarasota são bastante baixas, inferiores a 2-3% (Wells & Scott, 1990; Wells, 1991). Todas as crias (machos e fêmeas) nascidas nos últimos

30 anos em Sarasota permanecem e reproduzem-se no interior da sua comunidade natal (Connor *et al.*, 2000). As fêmeas tendem a permanecer no mesmo grupo das suas progenitoras, enquanto que os machos distribuem-se de forma mais dispersa pela sua área vital e não mantêm o elevado nível de associação com as suas mães como acontece com as fêmeas (Wells *et al.*, 1987), apesar de continuarem a manter este relacionamento ao longo da sua vida. Os machos podem desaparecer da sua área por períodos de diversos meses, embora continuem a manter os mesmos limites da área vital das suas progenitoras (Wells, 1991).

Apesar de não defenderem as suas áreas, os roazes associam-se na grande maioria das vezes a membros da sua própria comunidade. Cerca de 83% das observações dos roazes da comunidade de Sarasota incluem apenas membros desta comunidade (Connor *et al.*, 2000; Wells, 1991). Foram registados comportamentos agonísticos na zona limite com animais de outras comunidades adjacentes, mas não é possível afirmar que se tratam de comunidades fechadas, nem que os seus membros sejam hostis para indivíduos de comunidades vizinhas (Connor *et al.*, 2000; Wells *et al.*, 1987; Wells, 1991). Pode então inferir-se que os roazes tendem a constituir uma comunidade e não uma população isolada. Os dados sobre os padrões de movimento e das associações sociais sugerem que se trata de uma unidade de alguma forma restrita, embora a análise da caracterização genética da comunidade indique uma mistura significativa de material genético (Duffield & Wells, 1991; Wells *et al.*, 1987; Wells, 1991).

ACASALAMENTOS E SAZONALIDADE DOS NASCIMENTOS

Os picos sazonais de ovulação e de nascimentos foram registados para muitas espécies de cetáceos (Whitehead & Mann, 2000). Também nos roazes se verifica que em grande parte das comunidades estudadas existe um pico de nascimentos das crias, embora um pouco difuso (Kasuya *et al.*, 1997; Mann *et al.*, 2000; Urian *et al.*, 1996; Wells & Scott, 1999), que tende a ocorrer de forma mais acentuada no período precedente aos meses mais quentes (Bearzi *et al.*, 1999; Cockcroft & Ross, 1990a; Mann *et al.*, 2000; Mead & Potter, 1990; Wells *et al.*, 1987; Wursig, 1978). Estas diferenças podem ser influenciadas pelas variações entre populações ou pelos métodos de amostragem (Mann *et al.*, 2000). O facto das águas quentes serem mais eficientes para as mães e crias em termos energéticos, ou de a temperatura e as flutuações na disponibilidade de alimento e densidade de

predadores variarem sazonalmente, poderá influenciar a ocorrência dos nascimentos (Mann *et al.*, 2000).

DESENVOLVIMENTO E MATURIDADE

Nos cetáceos a prolongada dependência das crias contrasta com a extrema precocidade das suas capacidades motoras e sensoriais. As crias podem deixar as suas progenitoras para explorarem outros conspécificos, presas ou algum aspecto do habitat, mas mantêm uma estreita e prolongada proximidade com as suas mães. Os períodos vitais dos odontocetos são bastante mais longos que os dos mysticetos, por exemplo a gestação dos cachalotes (*Physeter macrocephalus*) e das orcas pode chegar até aos 15 ou 16 meses (Tyack, 1986). Quanto ao período de aleitamento dos cachalotes, este pode atingir os 7,5 anos nas fêmeas e os 13 anos nos machos (Connor *et al.*, 1998). No caso das baleias-piloto-tropical (*Globicephala macrorhynchus*) pode durar uma média de 4 a 5 anos, embora se tenham registado indivíduos de 15,5 anos cujo conteúdo estomacal ainda apresentava vestígios de leite (Kasuya & Marsh, 1984). Esta espécie de baleia-piloto é exemplo dos prolongados cuidados parentais dos odontocetos. Estas fêmeas podem aleitar passados mais de 15 anos depois da sua última cria, chegando a estar cerca de 20 anos lactantes após terem deixado de ovular por volta dos 40 anos (Marsh & Kasuya, 1991).

As crias dos roazes nascem após um período de gestação de sensivelmente 12 meses (Caldwell & Caldwell, 1972; Cockcroft & Ross, 1990a; McBride & Kritzler, 1951; Schroeder, 1990; Tavalga & Essapian, 1957). Quando nascem, as crias apresentam um comprimento que varia entre 84-140 cm, dependendo da sua área geográfica (Kasuya *et al.*, 1986; Mead & Potter, 1990; Perrin & Reilly, 1984). Os jovens roazes apresentam um crescimento máximo durante o período de aleitamento, nos primeiros dois anos de vida (Hohn *et al.*, 1989).

Estudos recentes verificaram que as fêmeas crescem inicialmente muito mais depressa que os machos. As fêmeas alcançam um tamanho adulto cerca dos 10 anos de idade, 2 a 3 anos depois de atingirem a maturidade sexual desenvolvidas, enquanto que os machos apenas entre os 10 e os 20 anos atingem praticamente a totalidade do seu comprimento máximo (Read *et al.*, 1993). A idade com que estes animais chegam à maturidade reprodutiva varia com o sexo e a região (Wells & Scott, 1999). As fêmeas roazes atingem a maturidade sexual entre os 5-12 anos (220-267 cm, 194 kg) e os machos cerca dos 8-15 anos (245-265 cm, 259 kg)

(Cockcroft & Ross, 1990a; Connor *et al.*, 2000; Perrin & Reilly, 1984; ; Read *et al.*, 1993; Wells & Scott, 1999; Wells *et al.*, 1987). No entanto, os machos tornam-se sexualmente maduros muito antes de adquirirem o estatuto de reprodutor (Wells & Scott, 1999).

O dimorfismo sexual no tamanho do corpo nem sempre é evidente, variando entre populações e áreas geográficas, embora seja evidente em medições do crânio e algumas medidas corporais (Hersh *et al.*, 1990; Mead & Potter, 1990; Wells & Scott, 1999), apesar de a grande diferença entre as massas corporais se registre ao nível do tórax e abdómen (Tolley *et al.*, 1995).

Os machos podem acasalar durante todo o ano, embora os níveis de testosterona sejam mais elevados durante os meses em que as fêmeas se encontram em ovulação (Mann *et al.*, 2000; Schroeder, 1990). Os resultados provenientes da monitorização hormonal de fêmeas sugerem que estas ovulam esporádica e espontaneamente, podendo ovular repetidas vezes numa só época (Schroeder, 1990).

Apesar do período reprodutivo das fêmeas ser bastante longo, não existem registos de senescência reprodutiva (menopausa) das fêmeas roazes (Cockcroft & Ross, 1990a; Wells & Scott, 1999), como existe nas baleias-piloto-tropical (Marsh & Kasuya, 1986) e parece verificar-se em orcas (Olesiuk *et al.*, 1990). No entanto, conhecem-se casos de fêmeas de roazes que se reproduziram com sucesso até aos 45 anos (Wells & Scott, 1999).

Em Sarasota, foram registadas diversas fêmeas a terem a primeira cria com 6 e 7 anos (Wells *et al.*, 1987), enquanto em Shark Bay os dados preliminares apontam para que aconteça mais tarde (>12 anos) (Mann *et al.*, 2000). Esta diferença poderá dever-se às diferenças de tamanho entre as duas comunidades. As fêmeas em cativeiro iniciam a sua reprodução aos 7-10 anos, embora tenham a primeira ovulação por volta dos 5 anos (Schroeder, 1990). O intervalo entre crias é normalmente de pelo menos três anos, embora possa ser mais curto caso a cria morra prematuramente (Cockcroft & Ross, 1990a; Wells & Scott, 1999).

INVESTIMENTO PARENTAL

A produção e o cuidado de crias é um factor essencial para as sociedades de mamíferos e regenerador das suas populações, embora na sua grande maioria (cetáceos incluídos) sejam apenas as fêmeas que activamente prestam estes cuidados parentais (Clutton-Brock, 1989). Com a excepção dos grandes primatas

(Goodall 1986; Smuts *et al.*, 1987) e os elefantes (*Loxodonta africana*, Lee & Moss, 1986) mais nenhum outro mamífero terrestre exhibe cuidados parentais tão prolongados.

Todos os cetáceos possuem uma forte ligação mãe-cria. Os cuidados parentais nestas espécies referem-se essencialmente à relação existente entre fêmeas e crias. As fêmeas dão à luz uma única cria, com intervalos entre os partos de vários anos, o que significa que não têm mais do que uma dúzia de crias ao longo da sua vida. Enquanto a mortalidade dos cetáceos adultos é muito baixa, a das suas crias é bastante elevada, fazendo com que a aptidão das fêmeas seja fortemente determinada pelo seu sucesso a proteger as suas crias durante os primeiros meses de vida.

Também nas sociedades de roazes, as crias, juntamente com as suas progenitoras, formam uma ligação bastante longa, forte e consistente (Mann & Smuts, 1998). Nos primeiros três a seis anos de vida da cria, este par é observado quase sempre junto (Wells *et al.*, 1987). Ao contrário dos primatas, as crias dos roazes são precoces em termos de locomoção, têm o impulso de seguirem as progenitoras logo após o parto e um provável período de "imprinting", assemelhando-se à estratégia que caracteriza a maioria dos ungulados (Mann & Smuts, 1998; Rall *et al.*, 1987).

A sincronia dos movimentos da progenitora e da cria, com a sobreposição das suas respirações, parece ser um factor importante nesta associação, esta coordenação das emersões à superfície da cria com a sua mãe para respirarem sobrepõem-se 97% (Mann & Smuts, 1999). Os momentos de separação deste par ocorrem na maioria das vezes durante os períodos de procura de alimento por parte da mãe (Mann & Smuts, 1998, 1999).

A separação entre a mãe e a sua cria ocorre tipicamente depois dos três anos de idade, muito para além do período de amamentação ter terminado, calculado entre os 18 e os 20 meses (Wells, 1991). No entanto, a cria poderá permanecer com a sua mãe até aos nove ou dez anos de idade, embora mesmo após a separação, a cria se possa juntar à mãe de tempos a tempos (Wells, 1991). As causas para esta separação ainda não são muito bem compreendidas, pois mesmo após o nascimento de um irmão mais novo a cria pode manter-se com a sua mãe. No entanto, a maioria das separações verifica-se aquando do nascimento de uma outra cria mais nova que provoca um gradual afastamento (Wells, 1991).

O investimento parental é uma variável importante na temática das estruturas sociais. Uma outra estratégia, por parte das fêmeas com crias de idades inferiores a um ano, para providenciar mais cuidados maternos e maior protecção é associarem-se umas com as outras (Wells, 1991). A idade das crias é assim um

dos factores determinantes na organização dos grupos de fêmeas. Estes grupos de mães e suas crias associam-se a cada vez menos animais à medida que a idade das crias aumenta. Este facto indica a existência de um tamanho óptimo para estes grupos de fêmeas, sendo limitado pela pressão provocada pela predação e pelos recursos disponíveis (Wells *et al.*, 1987).

A associação e/ou interacção entre as crias e fêmeas não-progenitoras, denominado comportamento alop parental, encontra-se registado para uma grande variedade de mamíferos sociais, podendo variar consideravelmente entre diferentes espécies ou mesmo dentro da própria espécie (Gittleman, 1985; Reidman, 1982;). Existem também descrições de comportamento alop parental nos cetáceos, em particular no roaz (Mann & Smuts, 1998; Tavolga & Essapian, 1957; Wells, 1991). As crias podem ser encontradas a receber cuidados alop parentais de outras fêmeas do grupo ou ainda em companhia de crias da mesma idade com as suas mães por perto (Wells, 1991). Foi ainda observado que crias órfãs fazem com que fêmeas não-lactantes produzam leite e as alimentem por diversos meses (Ridgway *et al.*, 1995).

A sazonalidade e a concentração dos nascimentos numa dada altura promove a formação destes grupos (Connor *et al.*, 2000; Wells *et al.*, 1987; Wells, 1991). Outro dado também importante parece ser a capacidade de sincronização dos períodos reprodutivos das fêmeas (Bearzi *et al.*, 1997). Desta forma, torna-se igualmente possível às fêmeas poderem prestar cuidados alop parentais a outras crias do grupo. Dada a grande proximidade familiar que une estas fêmeas, os seus grupos poderiam funcionar por selecção de parentesco (Wells, 1991).

Dada a grande plasticidade comportamental destes animais (Shane *et al.*, 1986), é de supor que a importância dos cuidados parentais e o longo período de dependência das crias das suas progenitoras possam relacionar-se com a aprendizagem de aspectos como: a aprendizagem do reconhecimento dos diferentes membros da sua comunidade e das comunidades vizinhas, a dinâmica das estruturas sociais, os limites e as características da sua área vital, a distribuição dos recursos, a aprendizagem da comunicação e ecolocalização, a defesa de predadores e as estratégias de procura e captura de presas. No entanto, permanecem algumas questões por responder, como sejam: saber quais poderão ser as consequências na vida adulta de um determinado investimento parental, quais as diferenças do investimento parental das crias consoante a idade das suas progenitoras ou se os cuidados parentais prestados pela mãe são condicionados pelo sexo das crias.

SUCESSO REPRODUTIVO DAS FÊMEAS

Dentro da variação das estratégias de reprodução de outros mamíferos, a reprodução das fêmeas de cetáceos caracteriza-se pela produção de uma única cria grande e fisicamente precoce e por prolongados períodos de gestação, aleitamento, maturidade e longevidade (Whitehead & Mann, 2000).

Normalmente o período reprodutivo de uma fêmea roaz é de cerca de 20 anos, podendo ter no máximo 5-6 crias (Mann *et al.*, 2000; Wells *et al.*, 1987; Wells & Scott, 1999). Os registos da sazonalidade dos nascimentos e da mortalidade das crias dos roazes sugerem que as fêmeas abreviam os ciclos reprodutivos em caso de perda de cria, permitindo-lhes terem uma nova cria dentro da época no ano seguinte (Mann *et al.*, 2000). Factores sazonais e a idade da cria parecem influenciar a vulnerabilidade a predadores e ao infanticídio (Mann *et al.*, 2000). A experiência da progenitora é, contudo, um factor essencial na sobrevivência das crias: as crias primíparas raramente conseguem sobreviver até à sua independência (Wells, 2003). A idade das progenitoras faz assim aumentar o seu sucesso reprodutivo.

A variação do sucesso reprodutivo das fêmeas tem implicações na sua atractividade, sendo de esperar que exista uma maior competitividade entre os machos pelas fêmeas com maior sucesso a criar a sua descendência, visto que estas fêmeas apenas se encontram receptivas durante 3-4 anos (Mann *et al.*, 2000).

A composição dos grupos de fêmeas faz também aumentar o seu sucesso reprodutivo, as fêmeas que criam as suas crias em grupos estáveis apresentam um maior sucesso (Wells, 2003). Apesar de o tamanho dos grupos dos roazes poderem trazer vantagens evidentes para as suas fêmeas reprodutivas, o sucesso reprodutivo das fêmeas não se encontra relacionado com o tamanho dos grupos (Mann *et al.*, 2000). No entanto, existem alguns factores ecológicos que parecem influenciar o sucesso reprodutivo das fêmeas, como é o caso da profundidade da água (Mann *et al.*, 2000). As fêmeas com crias pequenas parecem preferir águas pouco profundas, sendo desta forma mais fácil a detecção de predadores (Mann *et al.*, 2000).

As fêmeas roazes, pelo facto de terem diversas ovulações ao longo do ano, podem ter a vantagem de possuírem diversas oportunidades para escolher o seu parceiro. Estas fêmeas sujeitam-se assim a uma maior frequência de tentativas forçadas dos machos para acasalar, podendo conduzir, em situações extremas, a episódios de infanticídio.

REPRODUÇÃO DOS ROAZES DO SADO

Na comunidade dos roazes do Sado foram registados dois picos de nascimentos, nos meses de Primavera (Março/Maio) e no final do verão (Agosto/Setembro) (Gaspar *et al.*, in preparation). Estes autores estimaram a taxa de natalidade em cerca de 0.032, enquanto as estimativas da taxa de fecundidade variam entre 0.080-0.057.

O intervalo entre o nascimento das crias registado varia entre 12.5-17.5 anos, substancialmente mais longo do que o intervalo calculado com base na história reprodutiva das fêmeas, que varia apenas entre 3-11 anos, revelando uma elevada variabilidade (Gaspar *et al.*, in preparation). Todos estes parâmetros reprodutivos encontram-se bastante abaixo dos registados noutras populações residentes desta espécie, devendo-se talvez ao envelhecimento dos roazes desta comunidade (Gaspar *et al.*, in preparation). Devido à reduzida dimensão da comunidade em estudo, que a torna extremamente sensível a qualquer variação nestes parâmetros, podem originar-se grandes desequilíbrios na proporção de machos e fêmeas (Gaspar *et al.*, in preparation). Alterações ambientais através de factores antropogénicos podem também eles causar uma baixa reprodutividade desta comunidade (ver capítulo da conservação).

COMPORTAMENTO E ORGANIZAÇÃO SOCIAL

COMPORTAMENTO SOCIAL DOS ROAZES

Comportamento Agonístico

Os roazes utilizam posturas, movimentos e sons para manifestarem agressividade (Connor & Smolker, 1996; Connor *et al.*, 2000; Ostman, 1991). Estes padrões comportamentais podem consistir desde simples ameaças, assumindo determinadas posturas (por exemplo, batimento das mandíbulas ou abanar da cabeça), chegando por vezes à agressão física (dentadas e batimentos com o bico, rostro ou pedúnculo caudal) (McBride & Hebb, 1948; Ostman, 1991).

No meio natural foram observados comportamentos violentos entre membros de comunidades vizinhas e dentro da mesma comunidade (Connor *et al.*, 1992; Wells *et al.*, 1987).

A violência das agressões por parte dos roazes é capaz de provocar a morte a pequenos tubarões, a botos (*Phocoena phocoena*) e a jovens conspecíficos (Dunn *et al.* 1998; McBride & Hebb, 1948; Patterson *et al.*, 1998; Ross & Wilson, 1996). Normalmente estas mortes devem-se a lesões internas, tais como fracturas de costelas e vértebras, pulmões perfurados e marcas de dentes na pele (Patterson *et al.*, 1998).

Infanticídio

A importância do infanticídio no comportamento social é unanimemente reconhecida em diversos grupos de mamíferos (Wolff, 1997). Connor *et al.* (1996) sugere o risco de infanticídio como uma estratégia mais tardia de coerção por parte dos machos para acasalar, salientando a estratégia reprodutiva das fêmeas de poderem apresentar vários ciclos numa só época. No entanto, só em 1998 surgem dois artigos a comprovarem o infanticídio nesta espécie (Dunn *et al.* 1998; Patterson *et al.* 1998).

O infanticídio pode incrementar a aptidão reprodutiva individual, tal como se verifica noutros mamíferos (Hrady, 1979; Pusey & Packer, 1994), embora também possa ser causado por fêmeas em casos de falta de recursos (Wolff, 1997). De uma forma geral, os odontocetos apresentam diversas características que se verificam

favorecedoras de infanticídio em mamíferos terrestres, que incluem: presença de uma época reprodutiva, mas não muito acentuada, permitindo às fêmeas voltarem a acasalar na mesma época (Hrdy, 1979); um período de aleitamento que excede a duração da gestação, de forma que os acasalamentos pós-parto não podem eliminar as vantagens do infanticídio (van Schaik & Kappeler, 1997); associações entre machos e fêmeas ao longo de todo o ano, como uma eventual estratégia de reduzir o risco de infanticídio por machos não pertencentes à comunidade (van Schaik & Kappeler, 1997), embora no caso dos odontocetos o risco de predação também possa sustentar esta característica (Connor *et al.*, 2000c).

Se os machos são infanticidas, as fêmeas com crias, à semelhança do que acontece com as leas (*Panthera leo*) (Packer & Pusey, 1983), evitarão os machos menos familiares (Mann *et al.*, 2000). O facto de as fêmeas acasalarem ao longo de todo o ano e promiscuamente com múltiplos machos poderá ser uma maneira de confundir a paternidade dos machos de forma a reduzir o risco de infanticídio (Connor *et al.*, 1996).

O infanticídio pode ainda ser um factor a considerar no que diz respeito à conservação de pequenas populações, dado que poderá pôr em risco a viabilidade de populações com poucos efectivos e com uma natalidade baixa (Patterson *et al.* 1998).

Comportamento Socio-Sexual

Os comportamentos sexuais baseiam-se no género, idade e estado reprodutivo dos seus intervenientes e têm a cópula como potencial objectivo. Os comportamentos socio-sexuais, sem objectivos reprodutores, parecem auxiliar a mediação de relacionamentos ou possuírem uma função comunicativa, da mesma forma como sugerem as observações dos bonobos e dos golfinhos-rotadores (Wells, 1984; Wrangham, 1993).

São observados frequentemente, em variadas situações ao longo de todas as estações do ano e entre animais de todas as classes etárias, comportamentos sexuais, tanto heterossexuais como homossexuais, indicando que podem ocorrer em contextos reprodutivos ou não (Caldwell & Caldwell, 1972; Ostman, 1991; Wells *et al.*, 1987). Os comportamentos socio-sexuais podem consistir na tentativa de copular um outro animal, ou de se colocarem encostados ventralmente ou em colocar o rosto na fenda genital (Connor *et al.*, 2000). Este tipo de comportamentos começa por ter lugar numa fase muito precoce da ontogenia do jovem golfinho,

muito antes de atingir a maturidade sexual. Foram observadas crias com erecções aos dois dias de idade e a copular nos primeiros meses (Caldwell & Caldwell, 1972). Estas observações sugerem que os comportamentos socio-sexuais desempenham um papel fundamental na vida social destes animais (Mann & Smuts, 1999). As cópulas registadas entre machos podem ser utilizadas como uma expressão de dominância (Ostman, 1991), ou em contextos agonísticos, ou entre machos com fortes ligações entre si e também entre machos adultos e crias de sexo masculino (Connor *et al.*, 2000). Foram igualmente observadas tentativas de cópula entre fêmeas, mesmo grávidas, sendo, no entanto, menos frequentes (Connor *et al.*, 2000). Os animais mais jovens despendem bastante tempo em comportamentos socio-sexuais (Connor *et al.*, 2000).

Comportamento Afiliativo

Os roazes expressam afiliação de diversas formas, por proximidade, contacto físico e movimentos sincronizados (Connor *et al.*, 2000; Mann *et al.*, 2000). As fortes associações entre machos nadam frequentemente lado a lado a menos de dois metros de distância e de uma forma síncrona, assemelhando-se a um par mãe-cria (Connor *et al.*, 2000; Mann & Smuts, 1999; Wells *et al.*, 1987). Os comportamentos afiliativos também podem manifestar-se através de comportamentos como o ligeiro roçar ou contacto, entre diferentes partes do corpo; nadar em contacto, através da barbatana peitoral de pelo menos um dos animais (Mann & Smuts, 1998, 1999; Tavolga & Essapian, 1957).

ORGANIZAÇÃO SOCIAL DO ROAZ

Análise das Estruturas Sociais

Crook (1970) foi um dos primeiros autores a enfatizar a importância da organização social na adaptação individual, salientando que o comportamento social dos elementos de um grupo é moldado pelo contexto do grupo. No entanto, Tinbergen, em 1953, descreve a organização social essencialmente como o resultado das interacções entre dois indivíduos num encontro, quer este seja de natureza familiar ou um acasalamento, um combate ou um comportamento cooperativo (Crook, 1970). O comportamento social de um organismo consiste então nos padrões de resposta presentes em encontros que envolvam a comunicação entre os outros

membros da sua espécie. No entanto, existe pouca discussão acerca da estrutura social como meio no qual os indivíduos executam as suas actividades. Além disso, não têm sido consideradas prioritárias questões relacionadas com a divisão das populações em unidades sociais de diferentes tipos, ou relacionadas com os contrastes na composição das unidades sociais e a influência das mudanças sazonais e progressivas na sua estrutura.

Tinbergen realizou alguns estudos comparativos em aves e primatas, demonstrando que as características comportamentais compreendem todos os sistemas sociais que se adaptaram de igual forma às complexas exigências do meio. Muitos destes trabalhos foram realizados com aves, cuja determinação inata dos padrões de interacção é, em geral, demonstrável. A evolução das estruturas sociais passou a ser tratada como uma resultante dos processos neo-darwinistas de selecção natural.

O comportamento social dos mamíferos mais complexos aparenta ser mais tradicional, sustentado de geração em geração através dos processos de uma aprendizagem social e individual. A constatação da enorme variação intra-específica da organização social dos primatas, assim como o trabalho de Harlow sobre o desenvolvimento social do macaco-rhesus (*Macaca mulatta*) vieram dar ênfase a esta perspectiva. O ambiente social passou a ser entendido como possuindo uma importância crucial na determinação do comportamento social dos animais mais jovens. Também a estrutura demográfica de uma população passou a estar relacionada com o ambiente físico, sugerindo que a organização social pode atribuir-se directamente à determinação ambiental.

A vida numa sociedade em que os animais se reconhecem individualmente promove a troca recíproca de serviços (Trivers, 1971). Existe uma imensa rede de comportamentos cooperativos que acarretam custos para os animais que os executam, como os sinais de alarme, que permitem aos conspecíficos escaparem aos predadores, enquanto que a atenção deste é atraída para o indivíduo que emitiu o alarme. De referir por exemplo, as castas estéreis, existentes nalgumas espécies de insectos eussociais e de pelo menos duas espécies de toupeiras-peladas (*Heterocephalus glaber* e *Cryptomys damarensis*), cuja função é alimentar a rainha e as suas crias ou sacrificarem-se pela defesa da colónia; a partilha de alimento, observada nos morcegos vampiros e nos cães selvagens; os golfinhos, ao prestarem apoio a outro elemento do seu grupo ferido evitando que se afogue; os ajudantes ("helpers"), existentes em diversas espécies de aves, que ao prolongarem a sua estada com os progenitores possibilitam-nos aumentar a

sobrevivência de mais descendentes nas ninhadas seguintes (Norris & Schilt, 1988; Trivers, 1971; Wilson, 1975).

No entanto, nem todas as formas de cooperação envolvem grandes custos para o executante. Por exemplo, matar determinadas presas pode requerer ao predador a intervenção de mais do que um indivíduo. No entanto, considerar isto um caso de troca de altruísmo poderá também ser excessivo, na medida em que os benefícios desta cooperação são imediatos e que se aplicam a todos os membros do grupo. Este tipo de cooperação assemelha-se mais a egoísmo. O apoio em situações agonísticas é normalmente restringido a díades específicas de animais, que por vezes é recíproco, embora não seja necessariamente equilibrado. Nestes relacionamentos cooperativos a reciprocidade pode ocorrer sob a forma de diferentes comportamentos, como é o caso do "grooming" ou o apoio em lutas. Esta troca de favores pode ser extensiva para outras situações fora de contextos sociais, como seja a defesa contra predadores, a vigilância comunitária ou a exploração cooperativa de recursos. Exemplo destas situações é a cooperação entre animais com grande diferença de robustez física ou um acentuado dimorfismo sexual.

Custos e Benefícios da Vida em Grupo

Alexander (1974) na sua análise da evolução do comportamento social salientou que não existem benefícios automáticos e universais de viver em grupo, embora existam custos automáticos e universais. Estes custos consistem no aumento de transmissão de parasitas e competição pelos recursos. Outros custos, como o aumento de detecção de indivíduos em grandes grupos pelos predadores também pode ser um factor importante. A formação de grupos só se torna favorável quando os benefícios ultrapassam os custos. Segundo Alexander (1974) e van Schaik (1983, 1989) o maior factor promotor da formação de grupos deverá ser a predação. A predação é uma grande fonte de mortalidade para muitos organismos. Existem diversas formas através das quais um indivíduo pode reduzir o risco de ser predado juntando-se a grupos (Alexander, 1974).

A interferência na competição de conspecíficos ou indivíduos de outra espécie podem também promover a formação de grupos (Wrangham, 1980). Wrangham (1980, 1982) sugeriu igualmente que a defesa cooperativa de concentrações de alimento pode conduzir à vida em grupo, enquanto que se os alimentos se encontrarem dispersos apenas suporta um número limitado de indivíduos.

Também o sexo influencia a agregação social: as fêmeas juntam-se para defenderem recursos alimentares de outros conspecíficos (sobretudo outras fêmeas), enquanto os machos raramente o fazem (Wrangham, 1980). As fêmeas podem também agrupar-se para se defenderem da agressividade dos machos, em forma de assédio ou infanticídio (Wrangham, 1980; van Schaik & Dunbar, 1990). No caso dos machos, o principal recurso reprodutivo são as fêmeas, pelo que por este recurso podem cooperar para as defenderem de outros machos (Wrangham, 1980). Nas formações de grupos através de associações por mutualismo, a aptidão inclusiva ("inclusive fitness") é incrementada pela acção de outros (Janzen, 1985). As interacções mutualistas entre conspecíficos são quase sempre baseadas nos benefícios derivados, investimento (altruísmo) ou uma combinação dos dois, sendo os benefícios derivados qualquer comportamento cooperativo que não inclua altruísmo (Connor, 1995).

A vida em grupo oferece bastantes oportunidades para os seus membros se comportarem altruisticamente, quando os comportamentos beneficiam o receptor havendo algum custo para quem o executa. O retorno de um investimento altruísta pode tomar diversas formas. O altruísmo entre parentesco permite aumentar a aptidão inclusiva dos emissores, que assim recebem um retorno genotípico, mas não fenotípico, do seu investimento (Hamilton, 1964). Os actos altruístas também podem ser recíprocos, e tendem a ocorrer entre indivíduos aparentados, embora possam estender-se a indivíduos não-aparentados (Alexander, 1979; Axelrod & Hamilton, 1981). Em grupos sociais estáveis, alguns indivíduos podem despende altruísmo ou comportarem-se cooperativamente, de forma a evitarem represálias dos membros mais dominantes (Clutton-Brock & Parker, 1995).

Também as ligações sociais e as preferências de parceiros podem moldar os fenómenos de mutualismo. As ligações sociais diferenciadas são baseadas na distribuição dos benefícios derivados entre os indivíduos, daí que, para estas ligações sociais se desenvolverem, os indivíduos devem antes discriminar os potenciais receptores de benefícios (Connor, 2000).

Os altruístas deverão discriminar, entre os potenciais receptores, quais os que diferem na quantidade de retorno de benefícios que eles providenciam. Por sua vez, o nepotismo baseia-se no valor reprodutivo e no grau de parentesco do receptor em relação ao emissor; estes factores variam suficientemente para favorecer a discriminação entre os potenciais receptores (Hamilton, 1964), a menos que seja demasiado dispendioso para o altruísta ou receptor (Keller, 1997). Num altruísmo recíproco, os parceiros serão seleccionados na base da probabilidade

que eles irão reciprocamente, projectando o seu valor como parceiros em futuras interacções, ou até a sua confiança (Trivers, 1971).

As circunstâncias em que um indivíduo se envolve num comportamento cooperativo ou altruísta podem ainda ser fortemente influenciadas pelos relacionamentos de dominância (Clutton-Brock & Parker, 1995; de Waal, 1996; Frank, 1996). Os indivíduos dominantes podem desempenhar um papel fundamental na guarda dos grupos, castigando os membros que não se comportem cooperativamente (Clutton-Brock & Parker, 1995; Frank, 1996). Até os comportamentos altruístas podem aparentemente ser forçados e não oferecidos, na expectativa de receber benefícios de volta, quer sejam altruístas ou derivados.

Norris e Dohl (1980) sugeriram que o risco de predação é o principal factor que leva os cetáceos a formarem grupos. A vivência em grupo pode reduzir o risco individual de predação de diferentes formas. Uma delas é o "efeito de diluição", em que um indivíduo quando é detectado por um predador goza de uma taxa de ataque mais reduzida do que se for encontrado isoladamente (Triesman, 1975; Turner & Pitcher, 1986). Este efeito de diluição também depende do "efeito de encontro", que pressupõe que a capacidade de um predador para detectar as presas não aumenta na proporção do tamanho de grupo da presa, uma expectativa razoável num ambiente marinho (Pitcher & Parrish, 1993). Enquanto que o efeito de diluição reduz a taxa de ataque por indivíduo num grupo, o "efeito de confusão" reduz a taxa de captura por ataque (Landeau & Terborgh, 1986), podendo a sincronia de movimentos fazer aumentar ainda mais este efeito. O efeito de confusão ocorre porque um predador tem uma maior dificuldade em perseguir um indivíduo se este estiver num grupo (Milinski, 1977). Os cetáceos, como resposta a uma perturbação, têm tendência a aproximarem-se uns dos outros, formando assim um grupo mais coeso (Best *et al.*, 1979; Norris *et al.*, 1994; Whitehead & Glass, 1985), à semelhança de um cardume de peixes (Pitcher & Parrish, 1993). Talvez esta maior proximidade entre indivíduos num grupo permita detectar mudanças subtis nos vizinhos próximos, podendo reagir a uma ameaça de uma forma mais imediata (Norris & Schilt, 1988; Pitcher & Parrish, 1993).

A vida em grupo não reduz apenas a possibilidade de um indivíduo ser atacado ou capturado por um predador, mas também aumenta a capacidade de detectar um predador antes de ocorrer um ataque (Pulliam & Caraco, 1984; Uetz & Hieber, 1994). Os membros do grupo que detectam um predador podem alertar os outros de uma forma passiva, quando se encontram a vigiar ou a evitá-lo, ou activamente, emitindo sinais de alarme (Sherman, 1977; Uetz & Hieber, 1994). No entanto, os chamamentos de alarme são dispendiosos, não apenas energeticamente, mas

também porque concentram a atenção do predador no emissor do alarme. Talvez por isso, alguns destes sinais de alarme são considerados altruístas (Connor, 1986; Trivers, 1971).

O comportamento de vigilância, verifica-se numa variedade de espécies de aves e mamíferos e refere-se a um indivíduo em alerta, que se encontra exclusivamente estacionado num local proeminente, enquanto os restantes membros se alimentam nas redondezas (Horrocks & Hunte, 1986). Outra estratégia adoptada por diversas espécies é que, quando um predador é detectado, aproximam-se dele comportando-se de três formas distintas: "inspecção" (Pitcher et al., 1986), "perseguição" (Caro, 1994) e "mobbing" (Curio, 1978; Cheney & Wrangham, 1987), ou numa combinação destas estratégias. Os roazes são também conhecidos por atacar cooperativamente e até mesmo matarem tubarões (Best et al., 1984; Gunter, 1942; Mann & Barnett, 1999; Wood et al., 1970, 1972).

O conceito de cooperação nas publicações de cetáceos encontra-se relacionado com o facto de um indivíduo actuar em consonância com outros de forma a obter um maior benefício do que actuando isoladamente. Este tipo de comportamento é denominado "sinérgico" ou cooperação "simultânea" (Maynard Smith, 1983; Rothstein & Pierotti, 1988).

Talvez nenhum outro grupo de mamíferos tenha evoluído num ambiente tão exposto a predadores como os cetáceos, mas ainda não se compreende até que ponto a predação moldou os parâmetros sociais da vida dos cetáceos.

A constituição de grupos, para além do factor da predação, pode também reduzir o risco de contaminação por parasitas de transmissão não-social, através do efeito de diluição (Mooring & Hart, 1992). Por exemplo, o cação-luminoso (*Isistius brasiliensis*), que ataca retirando apenas pequenas porções do corpo dos golfinhos, parece atacar apenas enquanto estes se alimentam, sugerindo que preferem animais mais isolados (Jones, 1971).

A defesa de áreas de alimentação ou de concentrações de alimento pode também favorecer o agrupamento de animais, daí supor-se que estes cooperam para defenderem recursos defensáveis ou que suportam mais do que um indivíduo (Wrangham, 1980). Mesmo que os grupos de cetáceos se formem por outras razões, nomeadamente para reduzir a predação, estes apresentam numerosas estratégias para que os seus indivíduos possam aproveitar um melhor acesso aos recursos alimentares.

As presas dos cetáceos, mesmo as que vivem em cardumes móveis, podem na maioria das vezes ser defensáveis, mesmo que seja por breves períodos. No entanto, este facto raramente se encontra referido na bibliografia. A defesa

territorial de recursos nunca foi registada em cetáceos, dado não ser uma opção viável para populações oceânicas, mesmo para populações costeiras. Embora estas populações possuam limites mais definidos da sua distribuição, a mobilidade das suas presas, juntamente com a grande extensão dos seus movimentos e o seu ambiente tridimensional, tornam a territorialidade uma opção de investimento muito inferior, quando comparada com mamíferos terrestres. Algumas espécies talvez defendam as suas áreas vitais, quando, por exemplo, são encontrados membros de outras comunidades ou outros grupos.

Os cetáceos sofrem dos mesmos custos da vida em grupo, como sejam a transmissão de parasitas e a competição por recursos. A competição por recursos é fortemente afectada pelos custos de deslocação, apesar de esta ser relativamente baixa quando comparada com a deslocação no meio terrestre. Devido à sua excelente adaptação ao meio aquático e ao facto de as suas crias precocemente perseguirem as suas mães, faz com que os custos da filopatria natal sejam reduzidos e que não se encontre em mamíferos terrestres. A dispersão do grupo natal de um dos sexos é geralmente considerada como uma forma de evitar o "inbreeding" (Greenwood, 1980; Pusey & Wolf, 1996). Assim, ou o inbreeding é pouco importante para as orcas, ou elas são capazes de acasalar fora dos seus grupos sem terem de emigrar dos seus grupos natais.

Ainda no que se refere aos custos da competição por recursos (Alexander, 1974), salienta-se que a variação na distribuição dos recursos pode significar uma diferença significativa entre custos elevados ou reduzidos da vivência em grupo. Contudo, um aumento do tamanho do grupo significa que a quantidade de alimento por indivíduo torna-se reduzida e que o grupo terá de se deslocar para mais longe para encontrar alimentos suficientes (Clutton-Brock & Harvey, 1977; Wrangham et al., 1993). Por exemplo, as espécies de delfínídeos costeiros, que vivem em sociedades "fissão-fusão", normalmente caracterizam-se por se alimentarem em pequenos e variáveis grupos (Connor, 2000).

Talvez um dos aspectos mais importante da vida em grupo dos cetáceos seja o fenómeno da filopatria natal. Ainda que os cetáceos dispersem das suas mães ou da sua área natal, torna-se evidente que são fortemente influenciados pela distribuição de alimentos, mesmo quando a formação dos grupos é favorecida pela alimentação cooperativa ou desfavorecida pela competição por recursos alimentares.

Vida Social dos Cetáceos

Os odontocetos diferem bastante da subordem dos mysticetos, no respeitante às suas histórias vitais e à forma como as suas sociedades se encontram organizadas. Apesar dos mysticetos atingirem maiores dimensões, as suas crias desenvolvem-se e tornam-se independentes mais rapidamente. À excepção da relação mãe-cria, que geralmente dura menos de um ano, a maioria dos grupos de mysticetos apresentam uma duração de apenas algumas horas (Tyack, 1986). A maioria destas espécies vive de uma forma restrita entre migrações, deslocam-se sazonalmente das áreas de alimentação no Verão, situadas a baixas latitudes, para as zonas de reprodução, em águas tropicais, no Inverno.

Em relação aos odontocetos, são poucas as espécies que vivem entre zonas de alimentação e de reprodução. Libertos destes ciclos anuais, esta subordem possui longos ciclos vitais, como a gestação, período de aleitamento, dependência das crias e intervalo entre crias. Estes longos períodos de dependência dos progenitores podem estar relacionados com as suas complexas organizações sociais. Os odontocetos parecem requerer bastante tempo de aprendizagem sobre os comportamentos de alimentação, evitamento de predadores e comportamentos sociais em relação aos outros membros do grupo.

Os grupos da maior parte dos odontocetos são mais estruturados e estáveis que as agregações de mysticetos (Tyack, 1986). Os seus elementos movimentam-se de uma forma mais sincronizada e com uma disposição espacial do grupo mais distinta. O exemplo extremo desta estabilidade, comparativamente às outras sociedades de cetáceos, é a orca, que constitui um caso único dentro dos mamíferos de filopatria natal (Connor *et al.*, 1998). A comunidade residente a sul de British Columbia, Canadá e EUA, tem sido estudada desde 1970. Actualmente conhecem-se os graus de parentesco maternal de todos os membros da comunidade (Bigg *et al.*, 1990). Estes autores verificaram que ambos os sexos permanecem nos grupos das suas progenitoras, formando pequenas unidades sociais matriarcais de 3-4 indivíduos e chegam a possuir quatro gerações simultaneamente. Estes pequenos grupos associam-se preferencialmente com outros grupos matriarcais de 10-20 animais (Bigg *et al.*, 1990).

No entanto, a variação na constituição dos grupos é observada nas comunidades de orcas não-residentes, que apesar de ocorrerem na mesma área que as comunidades residentes, constituem grupos mais pequenos e possuem uma dieta muito distinta, alimentando-se de outros mamíferos marinhos (Bigg *et al.*, 1990). Os resultados obtidos por um estudo, que procurou estabelecer a relação entre o

tamanho destes grupos não-residentes e os benefícios energéticos, indicam que o tamanho óptimo destes grupos seria de apenas três animais (Baird & Dill, 1996). Estes grupos são igualmente matriarcais, embora possuam apenas uma ou duas gerações (Baird & Dill, 1996; Baird, 2000), constituídos por 2-3 fêmeas e um macho, que geralmente é o primeiro filho. As fêmeas tendem a abandonar os grupos após o nascimentos das suas primeiras crias, formando os seus próprios grupos, enquanto os machos podem ausentar-se dos seus grupos natais para procurarem acasalar com fêmeas de outros grupos (Baird & Dill, 1996).

É a prolongada relação das crias com as suas progenitoras que contribui para o tipo de estrutura social das orcas, sendo uma das principais características destas sociedades. No entanto, a orca não é a única espécie de odontocetos cujos machos e fêmeas permanecem nos grupos onde nasceram. É possível observar a filopatria natal noutras espécies de delfínídeos, como a falsa-orca (*pseudorca crassidens*) (Porter, 1979) e a baleia-piloto-de-barbatanas-longas (*Globicephala melas*) (Amos *et al.*, 1993). Existem dados genéticos que confirmam a permanência de ambos os sexos no seu grupo natal e permitem verificar que os machos do grupo não se reproduzem com fêmeas do mesmo grupo (Amos *et al.*, 1993).

As convergências entre os odontocetos e os mamíferos terrestres têm tido como base explicativa a defesa de predadores e de recursos (Connor *et al.*, 1998). Os odontocetos possuem uma mortalidade de adultos extremamente baixa, embora acompanhada de uma elevada mortalidade infantil, que se poderá dever a fenómenos de predação. A capacidade de protecção das crias poderá constituir assim um factor determinante para o sucesso reprodutivo das fêmeas (Connor *et al.*, 1998). Como resposta adaptativa poderá considerar-se a extrema duração dos cuidados parentais das espécies de odontocetos, a presença de lactose nos estômagos dos cachalotes (Best, 1979) e baleias-piloto-tropicais (Kasuya & Marsh, 1984) e a existência de fêmeas pós-reproductivas, nesta última espécie (Marsh & Kasuya, 1991). As fêmeas pós-reproductivas acabam de ovular aos 40, apesar da sua esperança de vida ser de cerca de 60 anos, permanecendo no grupo os restantes anos com capacidade de aleitamento.

Um outro exemplo de convergência com mamíferos terrestres encontra-se nas orcas e bonobos, que partilham uma tendência para desenvolverem estreitos relacionamentos entre as progenitoras e os seu filhos adultos, e também o facto de os machos adultos permanecerem nos grupos sociais das suas mães (Connor, 2000). Também o maior odontoceto, o cachalote, apresenta bastantes semelhanças com o maior mamífero terrestre, o elefante-africano (*Loxodonta africana*) (Weilgart *et al.*, 1996; Whitehead & Weilgart, 2000). Ambas as espécies possuem raros e

espantosos parâmetros de história vital, enormes áreas vitais, especializações ecológicas e os maiores cérebros, no meio marinho e terrestre (Weilgart *et al.*, 1996). As suas sociedades são baseadas em grupos matriarcais com cerca de dez fêmeas aparentadas que, por vezes, se associam a outros grupos de fêmeas (Whitehead *et al.*, 1991). O cuidado cooperativo das crias parece ser o factor que mais influencia a formação dos grupos de fêmeas de cachalotes e elefantes. Dada a impossibilidade das crias cachalote acompanharem a suas mães na procura de alimento a grandes profundidades, estas têm de permanecer à superfície, geralmente sob os cuidados alo-paternais de outras fêmeas adultas (Whitehead, 1996). Os jovens machos depois de deixarem os grupos das suas mães, com cerca de seis anos de idade, mais solitários, os seus limites posicionam-se cada vez mais a latitudes mais elevadas e crescem mais uma vez e meia o tamanho das fêmeas, sendo o seu peso três vezes superior (Weilgart *et al.*, 1996). Outro paralelismo é o facto dos cachalotes e os elefantes machos, apesar de seu grande dimorfismo sexual e embora sejam sexualmente aptos entre os 15-20 anos, apenas começam a reproduzir-se com quase trinta anos de idade (Best, 1979). Na época de reprodução, estes machos adultos visitam isoladamente e por pouco tempo os grupos de fêmeas, em águas mais quentes, procurando uma fêmea receptiva (Whitehead, 1993).

Padrões de Associação das Sociedades de Roazes

Nos primeiros estudos sobre o comportamento do roaz no seu meio natural, um dos aspectos observados mais interessante foi a fluidez das suas estruturas sociais (Wursig, 1978). Para além destes animais se encontrarem sempre em grupo, verificou-se que os animais solitários não exibem um padrão comportamental normal. Wursig (1978) observou um fluxo constante de animais a entrar e a desaparecer dos grupos, provocando contínuas alterações à composição e ao tamanho dos grupos (Wursig & Wursig, 1979). Apesar de toda esta fluidez, foi também possível verificar uma segregação pela idade e sexo dos animais, organizando desta forma o sistema social (Wells *et al.*, 1980). As sociedades de roazes foram denominadas de "fissão-fusão". Estas caracterizam-se por os seus membros formarem grupos temporários que frequentemente se juntam, formando grandes grupos, ou se dividem em pequenas unidades sociais (Smolker *et al.*, 1992).

Os roazes nascidos numa comunidade tendem a ficar nos limites do seu grupo natal (Wells *et al.*, 1987). Uma comunidade de roazes partilha os limites do local onde habitualmente se desenrolam as suas actividades com outras comunidades vizinhas (Wells *et al.*, 1987; Wells, 1991). As taxas anuais de migração parecem não serem muito significativas. A maioria das interacções ocorre de uma forma dinâmica entre membros da mesma comunidade, embora possam existir trocas genéticas com outras comunidades. A composição dos grupos está relacionada com a idade, o sexo, a condição reprodutiva, os relacionamentos familiares e os antecedentes afiliativos (Shane *et al.*, 1986; Wells *et al.*, 1987).

Wells (1991) verificou na comunidade de Sarasota três tipos de agrupamentos: um sendo constituído por indivíduos imaturos de ambos os sexos; o segundo, por machos adultos isolados ou em duos e trios muito coesos, formando associações que se estabelecem cedo na vida do jovem golfinho e prolongam-se por muitos anos; e por último, grupos de fêmeas com as suas crias mais recentes, que se associam numa vasta rede, embora também estabeleçam estreitos relacionamentos a longo termo com determinadas fêmeas através de uma linha matriarcal.

Numa sociedade na qual os seus membros possuem relacionamentos de 30 ou 40 anos baseados no sexo e no reconhecimento individual, é de esperar algumas características inerentes aos comportamentos competitivos, como as diferenças entre os sexos e a dominância social (Samuels & Gifford, 1997).

Dimensões das Unidades Sociais

As propostas para compreender quais os factores que se encontram relacionados com a determinação do tamanho dos grupos. As mais referidas são a vigilância e a defesa contra predadores e as facilidades na procura e obtenção de alimento. Caraco e Wolf (1975) observaram que as dimensões dos grupos de leões (*Panthera leo*) atingia o ideal de energia obtida quando se tratava de pequenas presas, mas quando as presas eram de grande porte, o tamanho dos grupos excedia o valor ideal, sugerindo que os leões poderiam ter em conta outros determinantes de aptidão para além da energia obtida, como a defesa da presa morta. Mais tarde, Packer *et al.* (1990), examinando a eficiência dos grupos de leões na obtenção de alimento, concluiu que factores como a defesa de território e a defesa das crias dos machos infanticidas eram em larga medida responsáveis pelas dimensões dos grupos observados.

Contudo, a caça em grupo traz também benefícios energéticos. Um aumento registado no sucesso de busca de alimento pode resultar de um efeito sinérgico de diversos indivíduos estarem a caçar em conjunto. Este pode dever-se ao aumento de presas encontradas, taxas de captura ou diminuição dos custos envolvidos na caça de presas grandes ou difíceis de manusear (Baird & Dill, 1996). O tamanho dos grupos de predadores sociais é muitas vezes superior ao presumido, provavelmente devido aos benefícios do aumento de vigilância e defesa contra predadores e usurpadores de alimento, ao aumento de fontes de informação em meios de recursos escassos ou muito localizados ou à defesa cooperativa de território ou de crias (Baird & Dill, 1996). Existem ainda outras variáveis, como a "inclusive fitness" que explica que quando não existem vantagens para um indivíduo em deixar outro associar-se-lhe e mesmo que isso seja prejudicial para a aptidão individual, a "inclusive fitness" poderá aumentar se o indivíduo for aparentado e não conseguir entrar na população em mais nenhum grupo (Rodman, 1981). Um pouco à semelhança do que se passa com as grandes coligações de leões machos (Packer *et al.*, 1988).

Shane *et al.* (1986) indica que o tamanho normal dos grupos de roazes deve variar entre dois e 15 animais. Este artigo realça ainda o facto de que a dimensão dos grupos varia consoante a área onde habitam. Wursig registou uma dimensão média de 14.9 indivíduos, variando entre oito e 22, na sua área de estudo (Wursig, 1978). Este autor verificou que a grande variação do tamanho dos grupos se devia ao contínuo fluxo de animais a entrar e a sair dos grupos. Scott & Chivers (1990) também observaram pequenos agrupamentos, com um número médio de 12 indivíduos. No entanto, também é possível encontrar grupos mais pequenos de apenas sete animais, no norte do Mar Adriático (Bearzi *et al.*, 1999). Outro factor que importa aqui salientar é o facto dos diversos autores possuírem diferentes conceitos de "grupo", o que dificulta ou quase impossibilita as comparações de todos estes valores (Connor *et al.*, 1998; Shane *et al.*, 1986; Silva, 1996).

Dado o longo período de dependência das crias de odontocetos, o cuidado e a manutenção dos animais mais jovens têm uma importância considerável na vida em grupo destes animais (Connor *et al.*, 1998; Connor *et al.*, 2000; Mann *et al.*, 2000). Existem diversos factores que parecem estar relacionados com o tamanho e a composição das unidades sociais dos roazes, nomeadamente a idade, o sexo, os relacionamentos familiares, a condição reprodutiva, bem como uma vasta diversidade de factores ecológicos (Wells *et al.*, 1987).

A idade e o sexo são dois factores que por vezes influenciam conjuntamente a dimensão de um grupo. Em Shark Bay, por exemplo, as fêmeas constituem grupos

geralmente maiores quando possuem recém-nascidos do que as crias que se encorram mais desenvolvidas (Mann & Smuts, 1999).

Verificou-se que a dimensão dos grupos varia também de acordo com a actividade (Shane, 1990a). Quando os roazes procuram alimento formam grupos pequenos, enquanto que em deslocação e em socialização organizam-se em grupos maiores (Shane, 1990a). Bearzi *et al.* (1999) registou padrões de agrupamento semelhantes aos verificados por Shane (1990a), com a socialização a implicar grupos maiores e os grupos mais pequenos envolvidos em longos mergulhos, ou seja, a alimentarem-se.

A dimensão dos grupos depende também de factores ecológicos, como por exemplo, os aspectos físicos do seu habitat. Os grupos observados em locais mais amplos e profundos são significativamente maiores do que os que habitam áreas abrigadas, como canais ou mangais (Defran & Weller, 1999; Shane, 1977; Wells *et al.*, 1980).

Quanto ao efeito da pressão exercida pela presença de predadores, é de esperar que o nível de protecção a ameaças aumente com o número de animais no grupo (Johnson & Norris, 1986). Os grupos de fêmeas tornam-se maiores à medida que a idade das crias diminui (Wells *et al.*, 1987). No entanto, não parece existir uma grande diferença entre o tamanho dos grupos entre comunidades que coabitam com predadores e outras onde este impacto é nulo, mas talvez isto se deva às diferentes concepções que existem sobre grupos de roazes e às diferentes metodologias (Shane *et al.*, 1986).

Em relação à hipótese de que grandes grupos teriam mais êxito na procura de alimento também não se parece verificar nas populações residentes, pois como já foi referido os roazes formam agrupamentos mais pequenos quando estão envolvidos em actividades alimentares. Um dos factores que pode levar os golfinhos a procurarem individualmente alimento neste tipo de habitat é que quando estão em pequenos grupos tornam maiores as hipóteses de capturar peixes bentónicos. Este tipo de presas encontra-se pouco disponível, não vive em cardume, apresenta grandes dimensões e constituem as suas principais presas (Barros & Wells, 1999).

Por outro lado, os roazes pelágicos procuram habitualmente alimento em grandes grupos, que podem atingir 10 000 golfinhos e cobrem centenas de metros de extensão (Scott & Chivers, 1990). Presume-se que estas concentrações aumentem as hipóteses dos golfinhos encontrarem as suas presas. Estes grandes grupos podem indicar que os animais estão cooperativamente à procura de presas, utilizando estratégias de coordenação cooperativa para uma captura conjunta. Em águas profundas as presas típicas dos roazes encontram-se em grandes cardumes,

de pequenos peixes e lulas, pois estes são o único recurso predominante e disponível. Esta variação do tamanho dos grupos com a batimetria pode estar relacionada com técnicas de procura de alimento e protecção a predadores (Leatherwood, 1983; Norris & Dohl, 1980; Wursig, 1978).

Quando se tenta analisar as dimensões dos grupos de roazes verifica-se a existência de grandes oscilações nas dimensões dos grupos, que poderão estar relacionadas com diversos factores. Um dos factores mais referido é o facto da disponibilidade de alimento ser irregular e esporádica (Wursig, 1978). São também registadas diferenças sazonais no tamanho dos grupos (Shane *et al.*, 1986). Uma grande variação anual no tamanho dos grupos poderá significar igualmente um reflexo das mudanças ocorridas nas variáveis ambientais e ecológicas (Bearzi *et al.*, 1999). A hora do dia pode também encontrar-se relacionada com a variação do tamanho dos grupos de roazes e das características do habitat, com tendência para aumentar com a profundidade e a expansão do mesmo (Shane, 1977; Shane *et al.*, 1986; Shane, 1990a).

Idade e Padrões de Associação

Como referido anteriormente, a composição dos grupos, está relacionada também com a idade dos indivíduos. Este factor exerce uma grande influência nas estruturas sociais dos roazes, tanto na sua dimensão como na sua dinâmica (Shane *et al.*, 1986; Wells *et al.*, 1987). Após a separação das suas progenitoras, os jovens roazes tendem a formar grupos entre si, compostos por ambos os sexos e aí permanecem por mais de dez anos (Mann & Smuts, 1998, 1999). Os machos são, no entanto, mais comuns nestes grupos, devendo-se provavelmente ao facto das fêmeas serem recrutadas mais cedo para a população reprodutora, ou seja, regressam ao seu grupo natal de fêmeas (Mann & Smuts, 1998, 1999; Wells *et al.*, 1987). Estas têm a sua primeira cria normalmente dos oito aos doze anos de idade, enquanto os machos continuam a associar-se com grupos subadultos até aos 10 ou 15 anos (Mann & Smuts, 1999; Wells, 1991). Daí que os machos sejam considerados subadultos por um período mais longo e permanecem subadultos apesar de serem já sexualmente maduros.

As actividades destes juvenis tendem a ocorrer dentro dos mesmos limites dos grupos das fêmeas adultas, mas frequentando as áreas mais limítrofes. As actividades destes grupos caracterizam-se também pela grande intensidade dos seus comportamentos sociais, que incluem frequentemente interacções sexuais e

agonísticas (Wells, 1991). Estes grupos fazem parte do desenvolvimento das relações de dominância (Wells, 1991).

Interacções Sociais e Sexo

Devido à forte assimetria do investimento parental entre machos e fêmeas, que se observa nos mamíferos, os factores limitativos da aptidão dos machos e das fêmeas tendem a ser diferentes (Trivers, 1971). Por consequência, machos e fêmeas competem por diferentes recursos e por esta razão podem ter diferentes motivos para cooperar. Embora as fêmeas não possam aumentar o número de crias aumentando o número de acasalamentos, elas podem maximizar a recolha de alimento, assim como a protecção contra predadores e doenças ou conspécíficos hostis (Harcourt, 1992; Chapais, 1992; Nishida & Hiraiwa-Hasegawa, 1987; Whitten, 1983). As interacções cooperativas ou competitivas em que uma fêmea se envolva devem reflectir os interesses dessa fêmea. As suas relações devem então ser utilizadas para defender o acesso a comida, a segurança ou a protecção contra machos hostis.

As estratégias dos machos deverão ter como objectivo maximizar as oportunidades de acasalamentos, em detrimento da quantidade de alimento ingerida. As fêmeas por vezes beneficiam ao formarem ligações umas com as outras para optimizarem a prestação de cuidados maternos e o acesso a alimentos. As fêmeas normalmente partilham os seus recursos com as parceiras, tentando não comprometer a quantidade de comida ingerida. As alianças dos machos podem ser úteis para aumentar o acesso a fêmeas receptivas. No entanto, ao partilharem as mesmas fêmeas com um parceiro da aliança estão a comprometer o seu sucesso reprodutor, logo seria de esperar que estas alianças fossem menos comuns.

O padrão de relacionamento social dos machos e das fêmeas parece ser fortemente influenciado por factores ecológicos (Wrangham, 1987). Os padrões de agrupamento e os relacionamentos de fêmeas são normalmente considerados como mais sensíveis aos parâmetros ecológicos, como a predação e a distribuição de recursos (Wrangham, 1980). No entanto, a distribuição das fêmeas determina as opções disponíveis para os machos, cujas estratégias podem, por sua vez, influenciar também os padrões de agrupamento das fêmeas, como por exemplo o recurso ao infanticídio por parte dos machos (van Schaik, 1989; van Hoof & van Schaik, 1994; Wrangham, 1987). Esta complexa interacção entre constrangimentos

ecológicos e sociais nas estratégias das fêmeas e dos machos dificulta a compreensão de toda a evolução da estrutura social de qualquer espécie.

A segregação sexual parece ser uma característica importante nas sociedades dos roazes (Connor *et al.*, 2000; Wells *et al.*, 1987; Wells, 1991;). Os grupos são constituídos por animais do mesmo sexo e apenas uma pequena minoria apresenta uma composição mista (Wells *et al.*, 1987).

O tamanho dos grupos não difere significativamente de dimensão com o sexo das crias machos e fêmeas (Connor *et al.*, 2000). Da mesma forma, os machos e as fêmeas subadultas não apresentam diferenças, excepto entre estas unidades sociais contendo apenas animais jovens e os grupos de machos não-reprodutivos (Wells *et al.*, 1987). No entanto, no que diz respeito aos indivíduos adultos, os grupos de fêmeas são maiores que os de machos (Wells *et al.*, 1987), apesar dos valores do coeficiente de associação mais elevados se registarem em díades entre indivíduos pertencentes ao mesmo género (Smolker *et al.*, 1992).

Embora se verifique uma segregação sexual nas associações entre os roazes adultos, em relação aos grupos de animais adultos, cerca de metade (49%) dos grupos contêm ambos os sexos, enquanto que 27% e 24% contêm apenas fêmeas e machos (Smolker *et al.*, 1992). Em Sarasota, a percentagem dos grupos mistos desce para apenas 31%, sendo a percentagem de observações de fêmeas acompanhadas por crias com machos adultos de apenas 6% das vezes, mas interagem bastante mais com machos velhos ou jovens (Mann & Smuts, 1996).

Relacionamentos entre Fêmeas Roazes

O estatuto reprodutivo e a partilha de áreas nucleares parecem constituir os dois principais factores a determinar o padrão de associação das fêmeas em Sarasota (Wells *et al.*, 1987). Os grupos de fêmeas de roazes, em ambas as comunidades de Sarasota e Shark Bay, caracterizam-se essencialmente por apresentarem três padrões de associação: o primeiro trata-se do facto das fêmeas possuírem uma vasta rede de indivíduos associados e ligados à maioria das fêmeas, ou por associação mútua ou por ocorrência ocasional no mesmo grupo; o segundo, dentro desta vasta rede social, a maioria das fêmeas estabelecem relações mais próximas com uma subdivisão de outras fêmeas; e terceiro, uma minoria destas fêmeas não pertence a nenhuma destas subdivisões de fêmeas (Smolker *et al.*, 1992; Wells *et al.*, 1987). Na prática pode representar que as fêmeas pertencentes à mesma unidade social podem não ser vistas juntas ao longo do dia, mas tendem a

associar-se mais frequentemente do que com outras fêmeas com quem não partilham a mesma área (Wells, 2003). Embora possam existir alterações na composição destes grupos de fêmeas e de haver fêmeas que não pertençam a estes grupos (Wells, 2003).

As fêmeas com crias de idades semelhantes, ou no mesmo período reprodutor (por exemplo, grávidas ou receptivas) são vistas juntas com uma maior frequência e consistência, desde que continuem com o ciclo reprodutor em sincronia, consistindo em grandes unidades sociais (Wells, 2003). Apenas neste tipo de grupos as fêmeas tendem a manter associações mais próximas e repetidas.

As fêmeas caracterizam-se ainda por possuírem uma frequência de associação muito variável com as outras fêmeas (Wells *et al.*, 1987). Estes grupos têm uma composição bastante fluida, com unidades sociais indefinidas e com uma composição inconstante (Wells *et al.*, 1987). Os grupos de fêmeas geralmente compõem-se de entre dez a doze fêmeas, sendo maiores do que os grupos de machos (Wells *et al.*, 1987). No entanto, existem algumas associações mais persistentes, onde os relacionamentos familiares podem ser determinantes na formação destes clusters, sendo possível encontrar três gerações da mesma família (Wells *et al.*, 1987). Estes grupos multigeracionais são normalmente formados por fêmeas que partilham longos antecedentes de associação, mas raramente se encontram todas na mesma unidade social (Wells *et al.*, 1987). Dados genéticos revelam que as comunidades de roazes nesta região da Flórida são distintas entre si e que pelo menos algumas das fêmeas pertencentes a uma subdivisão são bastante aparentadas, apesar de poderem conter múltiplas gerações de mais do que uma linhagem maternal (Duffield & Wells, 1991). No entanto, os dados genéticos não deixam claro que estes grupos de fêmeas sejam determinados pelo grau de parentesco entre os seus membros (Duffield & Wells, 2002).

Os grupos de fêmeas, que normalmente se encontram distribuídas em pequenos grupos, partilham a mesma área central ("core area") tendo, diferentes grupos de fêmeas, áreas próprias onde concentram as suas actividades (Wells *et al.*, 1987). Ao contrário das fêmeas em Shark Bay, que apesar de algumas fêmeas constituírem subdivisões, não apresentam preferência na sua área vital (Smolker *et al.*, 1992). No entanto, podem partilhar os limites destas áreas com outros grupos, podendo mesmo associarem-se nestas secções comuns a outros grupos de fêmeas (Wells *et al.*, 1987).

Entre os oito e os doze anos de idade, as jovens fêmeas quando têm a sua primeira cria juntam-se aos grupos de fêmeas adultas, em vez de criarem novos grupos (Wells *et al.*, 1987; Wells, 1991). Estas parecem regressar mais tarde ao grupo

onde se encontram as fêmeas com quem possuem laços familiares comuns (Wells, 1991). Depois de mais de vinte e cinco anos de acompanhamento da comunidade de Sarasota, é possível verificar que as subdivisões de fêmeas mantêm a sua estrutura básica por muitos anos, podendo sofrer mudanças à medida que a sua própria comunidade também muda (Connor *et al.*, 2000).

Em relação ao terceiro padrão de associação, o facto de algumas fêmeas tenderem a ser solitárias, por exemplo, em Shark Bay são encontradas mais fêmeas sozinhas do que machos (Smolker *et al.*, 1992), pode ter custos elevados, pois em Sarasota, a sobrevivência das crias encontra-se relacionada com o tamanho e a estabilidade dos grupos (Wells, 1991). As progenitoras que criam as suas crias no interior destas subdivisões de fêmeas apresentam uma probabilidade de sucesso de criarem a sua prole significativamente mais elevada do que as fêmeas solitárias (Wells, 1991b, 1993b). Para além de uma maior defesa contra predadores, aquelas fêmeas podem beneficiar também de uma maior protecção do assédio e eventual prática de infanticídio por parte dos machos (Connor *et al.*, 1992). O mesmo acontece com os grupos de familiares de leões, cuja principal preocupação é a protecção contra leões solitário, alianças de pares e trios ou coligações (Packer *et al.*, 1988, 1990).

As fêmeas tendem a agregar-se com base no seu ciclo reprodutivo e aquelas que possuem crias com idades semelhantes tendem a juntar-se na mesma unidade social, assim como as fêmeas que não possuem crias normalmente também se associam (Wells *et al.*, 1987; Wells, 1991). Parece ser bastante evidente a importância do investimento parental e o seu papel na estruturação dos grupos de fêmeas.

Associações de Machos Roazes

As ligações entre machos parecem surgir ainda quando os animais se encontram com as suas mães, cristalizando-se quando os machos atingem a maturidade sexual (Wells, 1991; Wells *et al.*, 1987). Algumas destas associações chegam a prolongar-se por mais de 30 anos (Wells, 1991; Connor *et al.*, 2000). Estas ligações entre machos são mais duradouras e possuem coeficientes de associação tão elevados como os registados entre a cria e a sua progenitora (Wells *et al.*, 1987).

O padrão de associação entre machos parece estar fortemente correlacionado com a idade (Wells *et al.*, 1987). A maioria destas fortes associações que se estabelecem entre machos são constituídas por indivíduos com idades muito

similares, com menos de 1 a 2 anos de diferença (Duffield & Wells, 2002; Wells, 1991). Para além da idade, outro aspecto que parece condicionar estas associações é o facto de pertencerem ao mesmo grupo natal de fêmeas (Wells, 1991). Foram observados pares de machos cujas mães partilhavam a mesma área central, fazendo pressupor que estes machos estarão relacionados por uma linhagem matriarcal (Wells, 1991). Os resultados de estudos genéticos recentes indicam que as associações entre os machos de roazes (*Tursiops* sp.) não são condicionadas pelo grau de parentesco (Duffield & Wells, 2002; Möller *et al.*, 2001), embora noutro estudo, realizado nas Bahamas, existam evidências que a selecção de parentesco poderá ser um factor importante na formação das alianças de roazes machos (Parsons *et al.*, 2003).

As associações estabelecidas entre machos podem estar igualmente ligadas com o facto de ser entre os machos subadultos que se registam os níveis mais elevados de mortalidade (Wells, 1991). Talvez a sua sobrevivência nos primeiros anos de separação dos grupos das fêmeas progenitoras seja dificultada pela sua inexperiência e reduzido tamanho, restando-lhes a formação de relacionamentos estreitos uns com os outros para aumentar as suas hipóteses (Wells, 1991). Os grupos de jovens machos contêm diversos animais e com elevados níveis de sociabilidade, demonstrando-a frequentemente por contactos físicos, perseguições, saltos, agitação na água e erecções simultâneas (Wells *et al.*, 1987). Estes grupos tornam-se progressivamente mais reduzidos, desde o nascimento até se aproximarem da maturidade sexual. Um macho após ter atingido a maturidade sexual limita as suas interacções a apenas alguns machos da sua idade (Wells *et al.*, 1987).

Existem dois padrões de associação entre os machos adultos em Sarasota, um é constituído por machos solitários, enquanto os outros machos são encontrados em estreitas e duradouras associações com mais um ou dois machos (Wells *et al.*, 1987). Os machos solitários tendem a permanecer numa determinada parte da área vital da comunidade, enquanto que os pares e trios deslocam-se por toda a extensão desta área, com algumas visitas às comunidades vizinhas (Wells *et al.*, 1987). Ao contrário dos grupos de fêmeas, estes demonstram uma grande fidelidade a uma determinada área (Wells *et al.*, 1987).

De uma forma coordenada, estas associações podem facilitar a detecção e defesa de predadores, bem com a procura e captura de presas (Wells, 1991). Se cooperarem, estes machos podem beneficiar em situações agonísticas com outros roazes. Em Sarasota foram testemunhados encontros agressivos entre estes grupos pertencentes à comunidade e outros presumíveis machos das comunidades

vizinhas, sugerindo que se tratassem de conflitos territoriais (Wells, 1991). Os pares e trios de machos através da cooperação e coordenação podem também obter vantagens no acesso às fêmeas, aumentando desta forma as possibilidades de cada um destes machos acasalar e por conseguinte, aumentando a sua *inclusive fitness* (Wells, 1991). Estas unidades foram já, por diversas vezes, observadas a separar, perseguir fêmeas e a envolverem-se em intensas interações, mas não foi possível aos investigadores determinar se houve cópula (Wells, 1991). Estes machos, por vezes, ausentam-se por algum tempo dos limites da comunidade, por alguns meses (Wells *et al.*, 1987). Estudos genéticos indicam que estas ausências serviriam para possibilitar o intercâmbio genético entre as diferentes comunidades (Wells *et al.*, 1987; Wells, 1991).

Em Shark Bay, é possível verificar padrões de associação entre machos muito distintos dos observados em Sarasota, apesar de algumas semelhanças nos elevados valores de coeficientes de associação, estabilidade e duração. Verificam-se algumas diferenças importantes, os machos solitários são raros e são na sua maioria animais velhos que perderam o seu parceiro de aliança (Smolker *et al.*, 1992). Os machos na Austrália tendem também a formar trios e a viajar menos sozinhos; depois estas alianças podem-se juntar a uma ou mais alianças para se defenderem ou atacarem outras alianças. Mas talvez o maior contraste se observe na população de Moray Firth, onde, apesar de se desconhecer o sexo da maioria destes animais, num estudo baseado em quatro anos, não se observam associações muito fortes entre nenhum dos membros da sua população (Wilson *et al.*, 1992).

Um dos factores que também pode afectar a taxa de interações sociais entre os machos é a taxa de sexo. Assim, é de supor que o nível de competição entre os roazes machos seja afectado pela proporção de fêmeas adultas (Connor, *et al.*, 2000).

Os resultados preliminares das análises genéticas sobre a comunidade de Sarasota permitiram verificar que tanto os machos solitários como os machos em pares tinham sucesso reprodutor dentro da comunidade (Duffield *et al.*, 1994). Em relação à predação, supõe-se que os machos em pares e trios consigam defender-se mais eficazmente do que os machos solitários. No entanto, a análise efectuada na população de Shark Bay revela que os machos em pares apresentam mais cicatrizes de ataques de tubarões do que os machos solitários, apesar dos machos que vivem em pares possuírem uma maior longevidade (Connor, *et al.*, 2000). Similarmente, as diferenças na distribuição dos recursos alimentares pode afectar o custo da vida em grupo, em diferentes habitats e favorecer ou não a formação de

alianças (Connor, *et al.*, 2000). Wilson *et al.* (1993), sugerindo que a distribuição de alimento ou o extremamente baixo risco de predação em Moray Firth pode contribuir para a falta de alianças entre os machos, pois não se verificam associações fortes, estáveis e duradouras nesta população.

Alianças e Coligações de Machos

A formação de coligações e de alianças é universalmente associada à competição cooperativa pelo acesso a fêmeas, quer seja directa ou indirecta (via defesa dos recursos ou posição hierárquica) (Connor *et al.*, 2000). Esta cooperação compreende desde os actos de ajuda, que podem acarretar enormes custos para o executante (por exemplo, auxiliar uma progenitora que tenta defender a sua cria de um predador ou de um macho dominante), até aos comportamentos que envolvem pequenos riscos, mas que trazem grandes benefícios (por exemplo, quando um grande bando de aves defende a sua colónia fazendo "mobbing" a um predador).

O apoio em situações agonísticas é normalmente restringido a díades de animais, que por vezes é recíproco, embora não seja necessariamente equilibrado. Nestes relacionamentos cooperativos a reciprocidade pode tomar a forma de diferentes comportamentos, como é o caso de "grooming" ou do apoio em lutas. Esta troca de favores pode ser extensiva a outras situações fora de contextos sociais, como a protecção contra predadores e a procura de alimentos. Outro bom exemplo, destas situações é a cooperação entre animais com uma grande diferença de robustez física ou com um acentuado dimorfismo sexual.

Em ciências sociais, "coligação" refere-se a um número de indivíduos ou unidades sociais que cooperam com a finalidade de obter qualquer vantagem sobre outros indivíduos ou unidades. Os processos básicos são a cooperação e a competição, e uma coligação é apenas uma ferramenta para adquirir vantagens sobre os adversários. A competição pode também ocorrer dentro da própria coligação, pois os seus membros não partilham automaticamente as vantagens dos seus esforços de forma igualitária. O padrão de interacção usual é aquele em que um indivíduo interfere no decorrer de um confronto apoiando uma das facções. O conceito coligação é aplicado a todos os tipos de cooperação que decorram em contextos competitivos ou agressivos dentro de um grupo social. Este conceito pode ainda ser alargado para a cooperação intra-grupo em encontros inter-grupos (de Waal & Hartcourt, 1992).

O termo "aliança" é reservado aos relacionamentos que suportam a cooperação. Uma aliança manifesta-se na forma repetida de uma coligação entre dois indivíduos, mas nem todas as coligações têm de repetir uma aliança. Por norma, uma coligação pode constituir-se esporadicamente, sem nenhuma base e sem qualquer compromisso a longo termo (de Waal & Hartcourt, 1992).

Os machos, na Austrália, exibem dois níveis de formação de alianças (Connor *et al.*, 1992). Um dos padrões é denominado por alianças de primeira-ordem, na qual os machos cooperam na tentativa de formarem consortes com fêmeas sozinhas (Connor *et al.*, 1992a,b). As alianças de segunda-ordem consistem na união de duas ou mais alianças, que cooperam na tentativa de retirar fêmeas a outras alianças ou para se defenderem de tais ataques (Connor *et al.*, 1992a,b). A formação destas alianças de segunda-ordem parece dever-se sobretudo à dificuldade em arrebatá-las a um grupo e mantê-la durante algum tempo. De facto, foi observado apenas um vez o arrebatamento de mais do que uma fêmea (Connor *et al.*, 1992).

As ligações entre machos pertencentes a alianças de primeira-ordem são extremamente fortes e estáveis, com coeficientes de associação que variam entre 70 e 100; foram observadas algumas alianças durante mais de treze anos (Connor *et al.*, 1992a; 1999). Estes coeficientes de associação observam-se apenas entre as fêmeas e as suas pequenas crias. Cada par ou trio mantém associações moderadamente fortes com outras alianças de primeira-ordem, exibindo correlações de 20 a 60 (Connor *et al.*, 1992; Smolker *et al.*, 1992). Connor *et al.* (1999), verificou a existência 14 indivíduos sozinhos pertencentes a algumas alianças de primeira-ordem que só se associam entre si, formando desta forma uma "super-aliança" com várias combinações, altamente instáveis, com os indivíduos a trocarem frequentemente de parceiros de aliança, mas sempre dentro deste grupo de 14 indivíduos (Connor *et al.*, 1999).

Relacionamento entre Fêmeas e Machos

As associações entre machos e fêmeas dos roazes é fortemente condicionada pelo estado reprodutivo das fêmeas (Wells *et al.*, 1987; Connor *et al.*, 1996). Schroeder (1990) sugere que os machos desta espécie conseguem detectar a atractividade das fêmeas através de "inspecções genitais", que consistem no aproximar do seu rosto à área genital. Os machos através de ecolocalização ou através de sinais químicos conseguem detectar o estado do estro das fêmeas.

As fêmeas grávidas interagem muito pouco com machos, associando-se depois com elevada frequência na época de acasalamento (Wells *et al.*, 1987; Smolker *et al.*, 1992). Wells *et al.* (1987) reconheceu dois padrões de relacionamento entre machos e fêmeas adultas: machos solitários visitam determinadas áreas, na qual os maiores grupos de fêmeas concentram as suas actividades e associam-se com frequência com fêmeas receptivas; o segundo padrão que consiste em duos de machos que se movimentam na zona mais limítrofe da área vital da sua comunidade exterior à área frequentada pelos grandes grupos de fêmeas e são raramente observados com fêmeas receptivas. Ao contrário do que se observa entre os pares e trios de roazes, em Shark Bay as suas associações com fêmeas são muito frequentes, principalmente com os pares e trios cujas ligações são mais próximas (Smolker *et al.*, 1992).

Em Shark Bay, os machos em pares e trios formam consortes com apenas uma fêmea de cada vez, através de coerção e desvio forçado (Connor *et al.*, 1992). Um consórcio trata-se da associação entre uma aliança de machos e uma fêmea, em que os animais deslocam-se escoltando a fêmea (Connor *et al.*, 1996). Estes autores consideram uma associação por consórcio se se verifica algum dos seguintes tipos de comportamento: captura, "bolt", "pop", ameaça física ou arrebatamento da fêmea. Por vezes verificam-se episódios de agressão da parte dos machos para com a fêmea aprisionada (Connor *et al.*, 1992). A duração destas consortes pode ir desde de minutos até cerca de um mês, não havendo sincronia das suas actividades (Connor *et al.*, 1992).

As interacções entre fêmeas e machos são menos frequentes que as interacções entre indivíduos do mesmo género e idade (Wells *et al.*, 1987). O relacionamento entre roazes subadultos e de sexos opostos são relativamente comuns, mas menos frequentes com os machos que se encontram em maturidade (Wells *et al.*, 1987). A associação existente entre as fêmeas adultas e os machos subadultos e mesmo com os machos em maturidade é independente do estado reprodutivo das fêmeas (Wells *et al.*, 1987). Algumas fêmeas subadultas apresentam o mesmo coeficiente de associação com machos subadultos e em maturidade que estes apresentam entre si (Wells *et al.*, 1987). Embora os machos adultos se associem com maior frequência com as fêmeas subadultas do que com os machos jovens, esta associação está correlacionada com a época reprodutiva das fêmeas (Wells *et al.*, 1987; Wells, 1991). Estes, encontram-se juntos significativamente com maior frequência durante a época de reprodução, situada entre Maio e Outubro (Wells *et al.*, 1987).

ESTUDOS SOBRE A ORGANIZAÇÃO SOCIAL DOS ROAZES DO SADO

No que diz respeito aos diversos aspectos sociais desta comunidade, tais como o tamanho dos agrupamentos, existem alguns trabalhos que apontam para dimensões reduzidas destas unidades. O tamanho médio dos grupos foi calculado em 13,7 indivíduos (dos Santos & Lacerda, 1987), posteriormente, Silva (1996) verificou um tamanho médio de 14,1, indicando uma reduzida variabilidade no tamanho dos grupos. É possível verificar que estas médias se encontram próximas das descritas para outras comunidades, apesar de estes grupos geralmente serem constituídos por pequenos subgrupos e de estes serem consideravelmente instáveis na sua constituição (Silva, 1996).

O primeiro estudo que procurou compreender a organização social desta comunidade foi a tese elaborada por Harzen (1995). Neste estudo, a maioria dos valores são superiores a 0,40 e 25%, ultrapassando 0,60. O valor máximo registado para uma associação é de 0,91, pertencendo a uma relação entre fêmeas e outro é de 0,94, entre um adulto e um juvenil, contrariando o que acontece noutras comunidades, onde as associações mais fortes verificam-se entre machos.

SISTEMA DE ACASALAMENTO DOS ROAZES

Na maioria dos mamíferos a maioria ou mesmo todo o investimento parental é efectuado pelas fêmeas, enquanto que todo o esforço reprodutivo dos machos é canalizado para a obtenção do maior número de acasalamentos (Clutton-Brock, 1989). A reprodução das fêmeas é também limitada pelos recursos disponíveis, a dos machos apenas depende do acesso às fêmeas (Trivers, 1972; Wrangham, 1980). Estes últimos variam em algumas características que poderão beneficiar a descendência das fêmeas. Espera-se que estas consigam discriminar entre os possíveis parceiros de forma a que essa escolha seja compensadora (Trivers, 1972).

Os sistemas de acasalamento são muitas vezes vistos como o resultado da adaptação dos machos, de forma a maximizar o sucesso de acasalamento individual, dada a distribuição e a fisiologia reprodutiva das fêmeas e o comportamento dos outros machos (Wrangham & Rubenstein, 1986). No entanto, as fêmeas também têm necessidade de se reproduzirem e os sistemas de acasalamento podem ter uma importante influência no comportamento e sucesso reprodutivo das fêmeas. Assim, o comportamento das fêmeas em relação aos

machos também é determinante nalguns sistemas de acasalamento (Whitehead & Mann, 2000).

Apesar da dificuldade em determinar o sistema de acasalamento dos roazes, podemos inferir algumas hipóteses pelos quatro padrões limitantes de investimento parental de cada um dos sexos. Um dos sistemas que se pode excluir à partida é o monogâmico, pois não existe um relacionamento a longo termo de pares machos-fêmeas.

Wells *et al.* (1987) apontam seis argumentos que parecem sustentar um sistema poligâmico: os machos individualmente ou em grupo juntam-se a grandes grupos de fêmeas por apenas breves períodos, que raramente excede um dia; a diferença enviesada da taxa de sexo entre fêmeas e machos, com cerca de duas vezes mais fêmeas do que machos na idade reprodutiva; as associações entre adultos de ambos os sexos, pelo facto de se concentrarem apenas na época de reprodução, indicam que o investimento parental dos machos é reduzido; a ausência de um acentuado dimorfismo sexual; as grandes dimensões dos testículos em relação ao tamanho do corpo dos machos; e dado os machos produzirem elevadas concentrações de esperma em grandes quantidades ao longo de todo o ano também parece apontar para a poligamia. Este último aspecto tem levado alguns autores a sugerirem a existência de competição de esperma nesta espécie (Wells, 1991).

As constantes alterações de parceiros por parte das fêmeas faz também afastar a alternativa de poliandria (Wells *et al.*, 1987). Wells (1991) sugere a possibilidade da poliginia, suportando-se em três factores: o primeiro consiste em que determinados machos adultos são observados com maior frequência com fêmeas receptivas; o segundo é que os machos adultos possuem um ligeiro dimorfismo sexual, correlacionado em muitos mamíferos com a poligamia, manifestando-se por os machos possuírem um maior comprimento e peso corporal, perímetro torácico e envergadura da barbatana caudal, podendo indicar a existência de um mecanismo de selecção sexual; por último, o facto dos machos adultos exibirem bastantes mais vestígios de encontros agonísticos, apresentando imensas cicatrizes e ferimentos no corpo. Por exemplo, a barbatana dorsal, que consiste numa área do corpo facilmente visível para os observadores, apresenta normalmente o bordo posterior com numerosos cortes. Contudo, para se verificar a poligamia, um macho teria de controlar o acesso às fêmeas receptivas, dado que a sua ovulação é espontânea e não induzida, durante todo o período reprodutivo, o que não se parece verificar (Wells *et al.*, 1987). Pela inexistência de evidências claras de infanticídio e de

escolha das fêmeas, os benefícios dos múltiplos ciclos de ovulação das fêmeas permanece por esclarecer.

A promiscuidade é o quarto sistema de acasalamento e distingue-se dos sistemas poligâmicos pela breve duração dos relacionamentos entre ambos os sexos. Este sistema de acasalamento parece também verificar-se, pelo facto dos machos parecerem investir mais em maximizar as oportunidades de acasalamentos com o maior número de grupos de fêmeas, em lugar de procurarem controlar o seu acesso (Wells & Scott, 1999).

Outra estratégia reprodutiva observada nos roazes, pelo menos em Shark Bay, embora existam suspeitas da sua ocorrência em Sarasota, é o assédio violento por parte dos machos às fêmeas, ou seja, representa uma estratégia de acasalamento em conflito (Connor *et al.*, 2000). A coerção dos machos foi considerada um outro tipo de selecção sexual por Smuts & Smuts (1993), para além da competição por parceiros e a escolha de parceiros para acasalar. Connor *et al.* (1996), sugere que o surgimento desta estratégia se tenha devido ao facto dos machos poderem forçar a cópula com as fêmeas enquanto estão a desviá-las do seu grupo. Outra alternativa é que os machos enquanto mantêm estas consortes previnem que as fêmeas acasalem com outros machos, ou que prefiram outros parceiros de acasalamento. Mesmo que o arrebatamento de fêmeas seja uma estratégia para monopolizar fêmeas, não parece muito eficiente, pois as fêmeas que se tornam mães são observadas em consortes na época reprodutiva anterior com diversos machos (Connor *et al.*, 1996; Connor *et al.*, 2000). O facto de as fêmeas escolherem múltiplos parceiros de acasalamento poderá ser também uma forma de reduzir o risco de infanticídio (Connor *et al.*, 2000), causando confusão nas paternidades, tal como também se verifica em algumas espécies de primatas (Hiraiwa-Hasegawa, 1987; Hrdy, 1979; Wrangham, 1980). Esta estratégia de acasalamento é até agora a única observada em Shark Bay, embora possam existir outras mais subtis (Connor *et al.*, 1996). Por exemplo, estratégias reprodutivas como a "amizade" verificada nos *Papio anubis* (Smuts, 1985), poderá ter algum paralelo nos roazes. Por vezes, observam-se alguns machos a exhibir comportamentos afiliativos a fêmeas, mesmo quando estas se encontram no fim da sua gravidez (Connor *et al.*, 1996).

Para testar todos estes sistemas seria necessário examinar o padrão genético destas comunidades para determinar como se estabelece a selecção das fêmeas e qual o tipo de machos com maior sucesso. Dada a grande plasticidade comportamental desta espécie, não surpreenderia a existência de mais do que um sistema de acasalamento.

Os dados genéticos, relativos à paternidade, indicam que aproximadamente 15% das crias observadas na comunidade de Sarasota são de machos não-residentes (Duffield & Wells, 1991, 2002). Este valor deve-se ao facto de os machos frequentarem as zonas limítrofes da comunidade e poderem efectuar visitas esporádicas aos grupo de fêmeas da comunidade vizinha ou também de algumas fêmeas que desaparecem da comunidade para posteriormente surgirem com uma nova cria (Duffield & Wells, 2002). Estes dados indicam níveis significativos de heterozigidade na comunidade residente de roazes de Sarasota e um intercâmbio reprodutivo com comunidades vizinhas e/ou com populações migratórias (Duffield & Wells, 2002). Apesar da baixa frequência de observações de interacções entre as comunidades vizinhas, apenas 17% das observações incluem animais de comunidades adjacentes (Wells *et al.*, 1987), suportadas com o perfil molecular desta comunidade (Duffield & Wells, 2002).

RELAÇÕES DE DOMINÂNCIA

A agressividade, a dominância e as hierarquias são aspectos sociais dos roazes que têm sido estudados quase exclusivamente em cativeiro. Os roazes não possuem uma hierarquia evidente como é possível observar entre os primatas, mas é possível encontrar situações de “poder”, que podem depender de alianças com outros indivíduos ou de determinadas situações, como a condição reprodutiva, o acesso a recursos, a presença de crias, presença num local específico do habitat, etc. (Connor *et al.*, 2000).

Os estudos sobre a dominância e as hierarquias verificam que em ambos os sexos existe uma tendência para estabelecer relações de dominância, sendo estas hierarquias estabelecidas pelos indivíduos dominantes através de comportamentos agonísticos e sexuais (Caldwell & Caldwell, 1972; Ostman, 1991; Samuels & Gifford, 1997). Num estudo realizado em cativeiro, Ostman (1991) verificou que as interacções sexuais fazem parte do relacionamento de dominância entre os machos. Os machos adultos de maiores dimensões são dominantes em relação a todos os restantes indivíduos, enquanto que as fêmeas maiores dominam as fêmeas e os machos mais pequenos (Caldwell & Caldwell, 1972; Samuels & Gifford, 1997). As relações de dominância das fêmeas são geralmente mais estáveis ao longo do tempo e são pouco contestadas (Samuels & Gifford, 1997). Os machos são os principais responsáveis pelas interacções agressivas, demonstrando níveis mais elevados de agressividade. Os machos também

demonstram ser, de uma forma clara e consistente, dominantes em relação às fêmeas (Samuels & Gifford, 1997). Talvez a grande agressividade dos machos adultos relativamente às fêmeas constitua um dimorfismo sexual mais importante do que as características físicas (Ostman, 1991; Samuels & Gifford, 1997; Wells *et al.*, 1987). As fêmeas, em cativeiro, tendem a estabelecer relacionamentos de dominância em função da idade, permanecendo estáveis ao longo do ano, ao contrário dos machos que apresentam um pico sazonal (Samuels & Gifford, 1997). Os estudos que procuram estabelecer uma relação de dominância entre os roazes em cativeiro verificaram que se estabelece entre dois animais, numa interacção agonística, uma postura de submissão por parte do "perdedor", evitando assim a agressão (Samuels & Gifford, 1997).

COMPARAÇÃO COM PRIMATAS E OUTROS MAMÍFEROS

A convergência oferece uma oportunidade especial para a compreensão das origens evolutivas das ligações sociais e os cetáceos providenciam diversos exemplos interessantes. Weillgart *et al.* (1996) exploram a convergência entre a organização social dos elefantes (Elephantidae) e a dos cachalotes (*Physeter macrocephalus*). As semelhanças em relação às estruturas sociais entre primatas e cetáceos foi pela primeira vez referida no início dos primeiros estudos comportamentais de cetáceos, mais especificamente roazes (*Tursiops truncatus*) no seu meio natural (Irvine & Wells, 1972; Tayler & Saayman 1972). Mais tarde Wursig (1978), com base num dos estudos pioneiros sobre a organização social de uma comunidade de roazes faz referência à fluidez da estrutura social desta espécie, comparando-a à das comunidades de chimpanzés-comuns (*Pan troglodytes*). Smolker *et al.* 1992 volta a salientar as semelhanças sociais entre estas duas espécies e mais alguns primatas, destacando o facto de ambas possuírem sociedades de "fissão-fusão".

A comparação de dois casos de aparente convergência entre dois membros da família Delphinidae (roaz e orca *Orcinus orca*) com duas espécies de primatas do género *Pan* (chimpanzé-comum e bonobos, *Pan paniscus*), permite compreender o quão semelhantes são os padrões destas espécies e aceder ao significado da sua convergência para compreender o papel das pressões ecológicas e das capacidades cognitivas como influências na sua evolução social.

De facto, roaz e o chimpanzé-comum são semelhantes no facto de terem uma organização social de "fissão-fusão" dispersa, na qual os machos formam as suas

ligações mais fortes com outros machos, e em que os machos guardam temporariamente as fêmeas (Wells *et al.* 1987; Connor *et al.* 2000). Esta combinação de padrões sociais é rara noutros animais, embora seja conhecida em macacos-aranha (*Ateles* sp.: Strier 1994) e chitas (*Acinonyx jubatus*: Caro 1994). O segundo sistema ainda não foi encontrado noutro mamífero.

Os bonobos e as orcas vivem ambos em grupos relativamente coesos, nos quais os machos se ligam mais fortemente com as suas progenitoras do que com outros machos, e nos quais a guarda de fêmeas não foi ainda observada.

Chimpanzés e Roazes

Ambas as espécies, roazes e chimpanzés, vivem em sociedades fissão-fusão, nas quais os indivíduos se associam em agrupamentos instáveis, atingindo menos de dez animais (Goodall 1986; Smolker *et al.* 1992). Os chimpanzés vivem em comunidades semi-fechadas com cerca de cem ou mais indivíduos, enquanto que as redes sociais dos roazes aparentemente não apresentam limites (Smolker *et al.* 1992). Em ambas as espécies as ligações mais fortes encontram-se entre os machos. A filopatria dos machos é a norma entre os chimpanzés, mas rara entre os roazes (Connor *et al.* 2000).

Tanto as fêmeas de roazes como as de chimpanzés apresentam uma ovulação policíclica durante o ano, e aparentam ter intervalos de parto e idades de maturidade sexual semelhantes (Goodall 1986; Schroeder 1990). As associações entre machos e fêmeas intensificam-se em ambas as espécies quando as fêmeas ficam receptivas (Wells *et al.* 1987; Smolker *et al.* 1992; Wrangham 1993). Os padrões de associação machos-fêmeas indicam um sistema de acasalamento promíscuo, confirmado em chimpanzés por observações de acasalamentos e análises de paternidade genética (Goodall 1986; Gagneux *et al.* 1997; Wells *et al.* 1987; Connor *et al.* 1996). Estas semelhanças são acompanhadas, em ambas as espécies, pelo frequente uso de agressão dirigida aos machos rivais. No entanto, apesar da distribuição de fêmeas receptivas ser semelhante nas duas espécies, e de ambas as espécies terem fortes ligações entre os machos, estas ligações são usadas de diferentes formas. Os machos chimpanzés associam-se mais frequentemente para determinar posições sociais e em agressões intercomunitárias, enquanto os roazes as dirigem para a competição de acasalamentos (Nishida & Hiraiwa-Hasegawa 1986; Nishida 1990; Connor *et al.* 2000).

Entre os machos chimpanzés existem dois níveis de aliança: entre parceiros específicos em interações agonísticas dentro da comunidade, e entre membros da comunidade contra comunidades vizinhas (Goodall 1986; Nishida 1990). Dentro das comunidades, as alianças são formadas principalmente por pares com elevada estatura social em oposição a outros machos de igual estatura, mas estas podem-se estender de forma a incluir machos de baixa estatura social como parte de uma *clique* (Connor *et al.* 2000). Os machos aliados associam-se hermeticamente, fazem *grooming* entre si frequentemente e apoiam-se mutuamente em disputas (Nishida & Hiraiwa-Hasegawa 1986; Wrangham *et al.* 1992). Este tipo de agressões ocorrem principalmente em contextos de obtenção ou protecção do estatuto de dominância (Nishida & Hiraiwa-Hasegawa 1987), embora a guarda cooperativa de uma fêmea também seja conhecida para uma comunidade (Watts 1998). Porém, entre os roazes, ambos os níveis de formação de alianças são vistos principalmente em contextos de conquista, de acesso a fêmeas sexualmente atractivas, uma função semelhante às das alianças de machos em babuínos (Connor *et al.* 1992a).

No entanto, os machos chimpanzés também usam a agressão para a obtenção de cópulas. Na fase inicial do período receptivo do ciclo sexual, as fêmeas chimpanzés acasalam oportunisticamente sem que haja competição entre machos. Alguns dias mais tarde, quando se inicia o seu período ovulatório (possuem 3 a 4 dias de ovulação), os machos iniciam a guarda das fêmeas (Wrangham 1999). Assim como para os roazes, os padrões de formação de alianças diferem entre diferentes populações de chimpanzés (Wrangham 1999). No Gombe e em Mahale, machos "possessivos" competem sozinhos, contra a aproximação de machos rivais junto das fêmeas (Goodall 1986). Em Kibale, pelo contrário, as agressões neste contexto podem ser por coligações, de pares ou mais machos, que defendem o acesso às fêmeas juntamente (comunidade Ngogo, Watts 1998; comunidade Kanyawara, Wrangham 1999). Como alternativa à guarda das fêmeas, os machos podem formar um consórcio, ou seja, uma associação exclusiva entre uma única fêmea e um macho, quer seja através de uma associação benévola ou por arrebatamento agressivo. Estes pares viajam normalmente em áreas periféricas dos limites da comunidade. As estratégias possessivas são mais frequentes, mas da perspectiva dos machos elas são menos eficientes porque os machos rivais invariavelmente obtêm uma parte dos acasalamentos (em parte porque as fêmeas tentam escapar dos seus guardas). Os consórcios, que normalmente duram uns dias, aparentam ter uma probabilidade mais elevada de concepção, e, uma vez iniciados, estes consórcios envolvem pouca agressividade (Tutin 1979; Nishida & Hiraiwa-Hasegawa 1987; Goodall 1986).

Entre os roazes, os consórcios são a forma mais comum de relacionamento reprodutivo, durando desde poucos minutos até cerca de um mês (Connor *et al.* 1992a,b, 1996). A maioria dos consórcios de roazes envolvem uma única fêmea, que é arrebatada por uma aliança de dois ou três machos. A duração destes consórcios sugere que, à semelhança dos chimpanzés, os roazes machos podem começar a arrebatá-las antes mesmo de estas estarem no seu máximo de atractividade (Connor *et al.* 2000). Os consórcios de roazes incluem a categoria "possessivo", no sentido em que as fêmeas arrebatadas são geralmente guardadas dentro dos limites normais da área dos machos, em vez das áreas periféricas. Assim, comparativamente com os chimpanzés, os roazes machos podem ter um risco mais elevado de encontros com rivais durante os consórcios, o que possivelmente explica porque a agressão contra as fêmeas arrebatadas pode ocorrer durante todo o tempo de um consórcio de roazes. A distribuição das fêmeas receptivas e o padrão de agressividade estabelecido nos consórcios é sem dúvida muito semelhante entre os roazes e os chimpanzés. Apesar de as ligações entre machos em ambas as espécies realçarem o sucesso de acasalamento, estas ligações assumem diferentes formas e são utilizadas em sentidos diferentes. Consequentemente, a convergência não é tão próxima como poderia parecer.

A sociabilidade das fêmeas varia bastante entre as populações de roazes, provavelmente mais do que entre as comunidades de chimpanzés. Algumas fêmeas de roazes são relativamente solitárias, enquanto outras passam muito do seu tempo em grupos, tal como os machos (Wells *et al.* 1987; Smolker *et al.* 1992; Connor *et al.* 2000) e podem envolver-se em contactos afiliativos e até formarem coligações temporárias para se defenderem dos machos (Connor *et al.* 1992b). Entre os chimpanzés, a paridade é a maior determinante de agregação: fêmeas sem crias podem ser tão gregárias como os machos, ao contrário das mães que são mais solitárias (Wrangham 1999).

O comportamento das fêmeas chimpanzé varia mais entre populações do que dentro de cada população. Nas populações da África Oriental, as progenitoras despendem muito mais tempo sozinhas do que os machos, além de raramente fazerem *grooming* ou formarem coligações agonísticas entre si, pelo que demonstram pouca preferência em associarem-se a outras fêmeas específicas (Nishida & Hiraiwa-Hasegawa 1987; Nishida 1990; Wrangham 1993). Deste modo, estas fêmeas comportam-se como a maioria das fêmeas solitárias dos roazes. Porém, em algumas populações da África Ocidental, os padrões de agrupamento e de aliança assemelham-se aos dos machos (Baker & Smuts 1994). As diferenças entre as populações no que se refere à distribuição de recursos alimentares, e por

consequente do potencial para a competição intrasexual, podem explicar as diferenças dos padrões afiliativos entre as fêmeas, tanto entre populações de chimpanzés como entre as duas espécies.

Constrangimentos Ecológicos e Cognitivos

Nos primatas, a chave para a compreensão da transição das ligações macho-macho para as ligações mãe-cria parece ser o custo de agrupamento (Wrangham 1986; Wrangham & Peterson 1996). As fêmeas chimpanzé, especialmente as mães com crias, experienciam um custo de agrupamento tão elevado que são forçadas a uma vida solitária a maior parte do tempo (Wrangham 1999). Essas mães não podem formar alianças umas com as outras e podem de facto tornar-se bastante competitivas (Pusey *et al.* 1997). Por oposição, os bonobos possuem um regime alimentar que melhora a competição pelo alimento, quando comparada com a verificada nos chimpanzés. Como consequência, as mães bonobo podem-se deslocar juntas a um baixo custo. O mesmo acontece com os chimpanzés durante os períodos de menor competição alimentar, porque nessa altura as fêmeas tornam-se capazes de constituir ligações de apoio mútuo (mesmo que não sejam parentes). O desenvolvimento das ligações entre fêmeas inicia uma cadeia de consequências, incluindo o apoio entre fêmeas contra machos agressores, redução da dominância dos machos, ocultação da ovulação e apoio maternal para os machos (Wrangham & Peterson 1996). Assim, observa-se que o sistema social dos bonobos emerge quando as fêmeas numa comunidade de ligações de machos podem tolerar os custos ecológicos da sociabilidade.

A análise do contraste entre as orcas residentes e as não residentes ilustra bem uma relação paralela entre a competição pelo alimento e as ligações sociais em delfínidos (Baird 2000). Baird & Dill (1996) verificaram que nas orcas não residentes o tamanho de grupo óptimo para capturar focas é de três indivíduos. Em grupos maiores o sucesso *per capita* desce, o que pode explicar porque é que os segundos filhos destas orcas são forçados a deslocarem-se separados do grupo (Baird 2000) e porque é que as filhas se separam para formarem o seu próprio grupo matriarcal assim que começam a reproduzir-se. Estes autores sugerem que o facto de o tamanho dos clãs das orcas residentes ser maior e mais variável, reflecte uma menor competição alimentar entre os seus membros.

Para além da ecologia, podem existir outros factores que expliquem a evolução das ligações sociais dos golfinhos e dos primatas. Estas espécies possuem cérebros

relativamente grandes, o que se encontra relacionado com a existência de interações sociais em geral (Barton 1996) e com a formação de alianças complexas em particular (Connor *et al.* 1992a), o que explica, de uma forma simples, a complexa combinação da convergência dos padrões de ligação, por um lado, com as diferenças dos benefícios das ligações, por outro lado. Alguns autores propõem que as espécies com capacidades cognitivas elevadas podem facilmente beneficiar do uso de alianças complexas, independentemente das vantagens específicas que elas possam trazer (Connor *et al.* 2000). Este argumento defende que a convergência resulta de dois factores: primeiro, existem limitações ecológicas paralelas que permitem a certas combinações de indivíduos a oportunidade de estabelecerem ligações; segundo, existem capacidades cognitivas paralelas que permitem tirar vantagem destas oportunidades, mesmo que a natureza destas vantagens possa variar de uma espécie para outra. Isto implica que a flexibilidade das estratégias comportamentais, suportada por uma cognição desenvolvida, origina novas oportunidades sociais.

O desenvolvimento de esquemas conceptuais para explicar as ligações sociais dos odontocetos ainda se encontra muito no início, ao contrário do verificado na área da Primatologia. No entanto, a comparação com os mamíferos terrestres parece sugerir que venha a valer a pena. À medida que estas comparações se desenvolvem, elas poderão ter em conta uma grande variedade de factores que não foi ainda possível ter em conta, como por exemplo, as diferenças explícitas e substanciais no custo de deslocação entre os organismos marinhos e terrestres, os quais influenciam limitações ecológicas nos padrões de agrupamento (Connor 2000).

IMPORTÂNCIA DOS ESTUDOS LONGITUDINAIS

Os estudos longitudinais realizados em mamíferos terrestres, especialmente na área da primatologia, sobrepueram-se aos estudos de curta duração e tiveram uma grande influência no desenvolvimento de novos conceitos e de hipóteses relativas à evolução do comportamento social. Estes estudos longitudinais consistem idealmente na monitorização de indivíduos reconhecíveis ao longo das suas vidas, acompanhando o seu sucesso reprodutivo e investigando como é que esse sucesso é influenciado pela suas estratégias de alimentação, funções sociais ou pressões exercidas pela predação. Por sua vez, os estudos transversais envolvem uma amostragem única, num ponto específico, ou por um período de

tempo específico. Um bom exemplo na investigação dos cetáceos são os dados obtidos através da indústria baleeira ou de arrojamentos. Apesar destas recolhas de dados poderem ser repetidas e por longos períodos, nunca deixam de ser uma colecção de amostragens transversais e muito limitadas para explicarem variações entre indivíduos por lidarem constantemente com animais diferentes, no entanto, para muitas espécies de cetáceos esta é a única fonte de informação sobre os seus parâmetros vitais. Pelo contrário os estudos a longo-termo requerem que os mesmos indivíduos sejam amostrados em pelo menos dois períodos, ou momentos, distintos e que a sua análise permita a comparação do mesmo indivíduo entre estes períodos de tempo. Este estudos procuram assim obter dados por um período significativo de vida de uma população, registando os relacionamentos ao longo da vida dos seus membros e importantes detalhes da sua vida social. É devido aos estudos longitudinais iniciados nos anos setenta, que os estudos dos cetáceos se encontram actualmente num ponto de viragem, resultando numa compreensão mais detalhada do seu comportamento social, numa mudança de métodos qualitativos para análises quantitativas e na comprovação de hipóteses (Samuels & Tyack, 2000).

Apenas a observação repetida de interacções sociais e prolongada por extensos períodos possibilita inferir sobre o modo de organização social de sociedades de animais de vida longa, com grandes ciclos de vida, cuidados parentais prolongados e uma cognição social complexa, como as de grande parte dos primatas, alguns carnívoros e, em alguma medida, algumas espécies de aves (Rendell & Whitehead, 2000). A importância deste tipo de abordagem tem sido claramente demonstrada numa grande variedade de estudos em primatas, tendo vindo a generalizar-se entre os cetáceos (ver Goodall, 1986; Smuts *et al.*, 1987). A dominância, a reconciliação, a formação de alianças, predação cooperativa ou a aprendizagem social de comportamentos específicos de grupo (como o uso de instrumentos), são conceitos derivados de padrões observados repetidamente e cujo significado pode apenas ser compreendido através do contexto e da história das interacções entre os participantes. Em relação aos estudos longitudinais realizados com cetáceos, só recentemente se tornou possível estabelecer uma ligação entre organizações sociais e padrões de comportamento complexos com modelos de estruturas sociais e sistemas de acasalamento. A maioria dos estudos longitudinais realizados com cetáceos baseiam-se em observações periódicas e não em seguir individualmente animais, apesar das vantagens e desvantagens de cada uma destas abordagens, Mann (2000) sugere a sua complementariedade.

Em termos da análise da estrutura social das comunidades de roazes, a abordagem longitudinal é de vital importância. Para o estudo de uma comunidade residente de roazes é necessário a compreensão das ligações a longo-termo dentro da estrutura populacional de roazes e a natureza do intercâmbio com outras comunidades residentes (Duffield & Wells, 2002). No entanto, estes resultados são apenas possíveis com um prolongado acompanhamento destas comunidades.

Importa salientar o facto de se tratar de um estudo longitudinal e com um prolongado acumular de dados, que perfaz já 22 anos. Este longo acompanhamento, possibilita-nos determinar uma série de parâmetros importantes de parte dos membros desta comunidade, como sejam o género sexual, laços familiares, idade, condição reprodutiva, número de crias, intervalo entre as crias, sazonalidade dos nascimentos ou a observação de comportamentos raros. O objectivo aqui de se pretender analisar a estrutura social desta comunidade apenas se justifica devido à existência de um acumular bastante longo de registos, que de outro modo seria impossível.

METODOLOGIA

ÁREA DE ESTUDO

Geografia e Breve Caracterização do Estuário

Este estudo teve lugar no estuário do Sado e na área marinha contígua e abrange uma extensão de aproximadamente 200 km², situando-se na costa ocidental de Portugal continental (foz: 38° 29' N 08° 55' W).

O curso estuarino do rio Sado possui 8 km de extensão, atingindo uma área de 180 km²; começa junto a Alcácer do Sal e atinge a sua zona mais larga (5 km) na confluência do rio Sado (a sul) e o esteiro da Marateca (a norte); o estuário volta a estreitar nos restantes 11 km até à foz, onde possui uma largura de 1,6 km. O interior do estuário possui dois canais longitudinais com uma extensão de 7 km, separados por espriados de maré, de onde resultam duas vias de navegação: o Canal Norte, que serve as principais instalações portuárias, junto à cidade e o Canal Sul ou de Tróia, que serve os complexos industriais situados a montante da cidade.

Desde Alcácer até à zona de confluência, ambas as margens do estuário são constituídas por sapais, onde se encontram extensas zonas intertidais que cobrem cerca de 6500 ha, sendo as mais importantes as que rodeiam o esteiro da Marateca (Farinha & Trindade, 1994). Na margem direita (a norte do estuário), próximo da confluência dos dois cursos de água, encontra-se o maior complexo industrial da região de Setúbal (inclui estaleiros, fábricas de papel, fábricas de adubos, matadouros e outras), que se encontra ligado à cidade de Setúbal através de várias instalações portuárias. A jusante da cidade, na margem direita, a costa torna-se mais escarpada e rochosa.

Na margem esquerda (a sul do estuário), o estuário encontra-se marginado por um cordão dunar, que constitui a Península de Tróia. É a sul, no lado exterior do estuário junto à foz, que devido à acumulação de areia, se forma uma extensa área, com sensivelmente 45 km² e baixa profundidade (menos de 5 m), ficando imersa nas marés vazantes. Existe neste local um banco de areia, o Cambalhão, que na baixa-mar chega a unir-se às praias de Tróia, no extremo norte da Península. Devido ao grande dinamismo aqui existente, causado principalmente pelo movimento das marés, este assoreamento tende a variar bastante ao longo dos anos.

Em relação à hidrodinâmica do estuário, a profundidade média do estuário varia entre 10 e 15 m, atingindo o valor máximo de 50 m na zona da foz junto ao Outão na margem norte. As correntes atingem valores máximos de 1,6 m/s na vazante e 1,2 m/s na enchente (Barata & Teles, 2000). Esta hidrodinâmica é dominada pela propagação da maré. O caudal médio anual do estuário é de $40 \text{ m}^3\text{s}^{-1}$, embora possua uma grande variação sazonal. A zona central do estuário é condicionada pelas águas do tipo marítimo (salinidade: 36%; temperatura: 16°C) e pelas águas do tipo interior (salinidade: 31 a 33,5%; temperatura: $20,5$ a $22,5^\circ \text{C}$) (Barata & Teles, 2000). O facto do esteiro da Marateca funcionar como um reservatório de água tipo, juntamente com a zona da desembocadura, confere à parte central do estuário do Sado uma grande estabilidade termo-halina (Barata & Teles, 2000).

Fauna

Os estuários de uma forma geral são locais com uma elevada capacidade de retenção de nutrientes, tornando-se por isso sistemas com altas taxas de produção primária. Os estuários permitem assim o crescimento e o desenvolvimento de muitas espécies, que os procuram como locais de reprodução, também designados *nursery*.

A grande riqueza do estuário do Sado é demonstrada pela vasta variedade de espécies que aí se encontram, sendo considerada como a terceira zona húmida mais importante de Portugal, a seguir ao estuário do Tejo e à Ria Formosa (Farinha & Trindade, 1994). Actualmente, vivem no estuário ou nas zonas húmidas adjacentes cerca de 1051 espécies, entre as quais se encontram: 257 espécies de fitoplâncton; 68 de zooplâncton; 592 de invertebrados, das quais se destacam 228 espécies de poliquetas, 193 crustáceos, 85 moluscos (6 espécies de cefalópodes: polvo (*Octopus vulgaris*), choco (*Sepia officinalis*), choco-elegante (*Sepia elegans*), chopinho (*Sepiola rondeleti*), lula-comum (*Loligo vulgaris*) e lula-bicuda (*Alloteuthis subulata*), bem como outros moluscos: o búzio (*Murex murex*), a amêijoia (*Ruditapes decussata*), o berbigão (*Cerastoderma edule*), o canivete (*Solen marginatus*) e a lambujinha (*Scrobicularia plana*); e ainda alguns crustáceos, como caranguejos e camarões (Bruxelas *et al.*, 1992, 1994); 110 espécies de peixes (dos quais apenas 7 cartilagíneos), estando presentes 28 espécies de ictioplâncton; 3 espécies de mamíferos (a lontra *Lutra lutra*, o roaz e o boto *Phocoena phocoena*) e 26 espécies de aves. Estes números referem-se apenas a espécies com um

modo de vida aquático e que ocorrem regularmente na região do estuário do Sado (Cabral 1999; Farinha & Trindade, 1994; Gonçalves, 1994).

A fauna ictíica do estuário apresenta uma elevada riqueza específica comparativamente a outros sistemas estuarinos da costa atlântica europeia, apesar de apenas 10 destas espécies representarem 80 a 85% da biomassa do estuário (Cabral 1999). A comunidade ictíica possui uma relativa variação espacial e sazonal na sua ocorrência, sendo as espécies mais abundantes: o caboz-negro (*Gobius niger*), a carrasca (*Monochirus hispidus*), o biqueirão (*Engraulis encrasicolus*), o sargo-do-Senegal (*Diplodus bellottii*) e o charroco (*Halobatrachus didactylus*) (Cabral 1999).

Fora do estuário podem-se encontrar pelo menos mais seis espécies de cetáceos. Um estudo levado a cabo por técnicos da Reserva Natural do Estuário do Sado (RNES) revelou a ocorrência de botos naquela área (dos Santos & Lacerda, 1987; Gaspar, comunicação pessoal). Os golfinhos-comuns (*Delphinus delphis*) e os golfinhos-riscados (*Stenella coeruleoalba*) são também espécies relativamente comuns, encontrando-se mais afastados da costa, mas também o moleiro (*Grampus griseus*), a baleia-piloto (*Globicephala* sp.) e a orca podem constituir visitantes ocasionais, dado terem sido já observados (dos Santos & Lacerda, 1987; Gaspar, comunicação pessoal). A existência de uma indústria baleeira na região no início do século sugere que mais espécies devem ter existido nesta região, nomeadamente misticetos.

Actividades Humanas

No que diz respeito às actividades humanas do estuário do Sado, nas últimas décadas existem motivos que suscitam uma forte preocupação: **poluição industrial** (metais pesados, temperatura, descargas orgânicas, etc.), provocada pela contaminação com produtos químicos provenientes da pintura dos barcos nos estaleiros, fábricas químicas, de fermentos, celulose e papel, centrais eléctricas e matadouros; **poluição urbana**, devida à falta de tratamento das descargas de águas residuais domésticas e pluviais, provocada pelos esgotos das zonas urbanizadas de Setúbal; e **poluição química** de origem agrícola, provocada pela toxicidade dos herbicidas e insecticidas (PCB e DDT), utilizados nos tratamentos fito-sanitários e adubação (por exemplo, nas áreas de arrozal a montante do estuário) (Bruxelas *et al.*, 1992; Farinha & Trindade, 1994; Ferreira, 2002; Gil, 2002; Lopes da Cunha, 1994).

O facto dos estuários constituírem locais com grande capacidade de retenção, quer de nutrientes quer de substâncias poluidoras, deveria ser razão suficiente para que fossem geridos como zonas de protecção vital e não como bacias industriais.

A pesca pode também ter algumas consequências nefastas em todo o ecossistema existente no Sado, como a redução de *stocks* e causadora de capturas acidentais. As práticas ilegais de pesca têm contribuído igualmente para um empobrecimento faunístico do estuário, nomeadamente com a utilização de malhagens demasiado apertadas ou de arrastos bentónicos ou as capturas dentro da área protegida da Reserva. Há alguns anos, os pescadores capturavam roazes, pois constituíam um importante recurso alimentar, mas também por serem considerados concorrentes e causadores de estragos nas artes de pesca.

De facto, em consequência destes danos, advém o seu nome, *roaz*, cujo conceito significa: aquele que rói; roedor; devorador; destruidor, (do lat. *rodace-*, "o que rouba", do lat. *rodere*, "roer"). Actualmente os roazes são vistos pelos pescadores e pela população local como um símbolo da região.

O tráfego marítimo, seja industrial, de pesca, de transporte ou simplesmente de recreio ou turismo, constitui outra importante fonte de perturbação para os roazes no estuário do Sado, devido a descargas de poluentes, trânsito constante, potenciais acidentes e emissões de ruído.

CARACTERIZAÇÃO DA AMOSTRA

Os primeiros trabalhos desenvolvidos no estuário do Sado permitiram presumir, pela regularidade das observações, que se tratava de uma pequena comunidade sedentária. Em 1981, através da técnica de foto-identificação, foi possível reconhecer pelo menos um dos indivíduos no ano anterior (Teixeira, 1981).

As primeiras estimativas para o número de efectivos desta comunidade apontavam para 20 a 30 roazes (Hussenot, 1982; Teixeira, 1981). Posteriormente, um estudo de foto-identificação mais detalhado estimou o tamanho da comunidade dos roazes do Sado em aproximadamente 40 animais (dos Santos & Lacerda, 1987). Harzen (1995) calculou o tamanho desta comunidade em 33 a 36 animais, correspondendo a uma densidade de 0,22 a 0,27 roazes por km². Esta densidade é considerada muito baixa quando comparada com outras áreas também habitadas por roazes.

Desde 1981, foram identificados 80 indivíduos, que incluem 57 adultos, quatro juvenis e 19 crias. Destes roazes identificados, 19 adultos e um juvenil são considerados não-residentes, sendo os restantes 34 adultos e três juvenis pertencentes à comunidade

residente do estuário do Sado (Gaspar *et al.*, in preparation). Em 1981, o esforço de foto-identificação revelou a existência de oito indivíduos adultos. Este número mais que quadruplicou em 1986 com 33 animais adultos identificados, ano em que se registou o número máximo de roazes adultos nesta comunidade, embora em 1996 apenas tenham sido reavistados 23 roazes adultos residentes.

Em comparação com outras comunidades conhecidas, estes números tornam a comunidade de roazes do Sado como uma das mais pequenas comunidades residentes descritas na literatura, o que deverá condicionar de alguma forma as suas estruturas sociais.

Definição da Amostra em Análise

A análise foi dirigida aos animais adultos que mais comumente foram observados no estuário, num total de 32 roazes, ente 1986 e 1996.

Dada a enorme dificuldade em identificar e acompanhar os registos fotográficos das crias e dos juvenis foi decidido excluí-los, daí que a análise inclui apenas os animais adultos. É desconhecida a idade exacta da grande maioria dos animais, e as estimativas sobre as suas idades são apenas possíveis a partir dos nascimentos ocorridos ao longo do estudo, tamanho do corpo, tipo de associação a outro indivíduos (por exemplo, mãe-cria) e das marcas apresentadas no corpo (Smolker *et al.*, 1992).

Conforme é possível verificar na Tabela 1 nem todos os indivíduos foram observados até ao final do período de estudo. Alguns desses indivíduos morreram ou desapareceram. Dada a sua filopatria, é provável que os casos em que não houve uma confirmação da morte dos animais, estes tenham morrido, embora não tenham sido encontrados. À excepção desses indivíduos, a ocorrência dos indivíduos ao longo de todo o período de análise foi de alguma forma estável, uma vez que ocorreram, em média, durante 9,0 anos, ou seja, praticamente todo o período de estudo (ver Tabela 2).

Tabela 1 - Identificação dos 32 sujeitos e o seu género sexual

| Identificação | | Sexo | | |
|---------------|--------|-----------|----------|--------------|
| Nome | Código | Fêmea | Macho | Desconhecido |
| Agulha | AGU | X | | |
| Alca | ALC | | | X |
| Bump | BUM | X | | |
| Carlos | CAR | | X | |
| Cova | COV | | | X |
| Curto | CUR | | | X |
| Dentada | DEN | X | | |
| Elegante | ELE | X | | |
| Facada | FAC | | | X |
| Farrapo | FAR | X | | |
| Fugitivo | FUG | X | | |
| Gemini | GEM | X | | |
| Gorbi | GOR | X | | |
| Hubert | HUB | | | X |
| Jan | JAN | | | X |
| Jolly | JOL | | | X |
| Listada | LIS | | X | |
| Lua | LUA | | X | |
| Mama | MAM | X | | |
| Milu | MIL | | | X |
| Muralha | MUR | | X | |
| Quatro | QUA | X | | |
| Redondo | RED | X | | |
| Talega | TAL | | | X |
| Thor | THO | | | X |
| Tip | TIP | | | X |
| Toque | TOQ | | | X |
| Truncado | TRU | X | | |
| Tubarão | TUB | | | X |
| Umm | UMM | | X | |
| Velhote | VEL | | | X |
| Vitor | VIT | X | | |
| TOTAL | | 13 | 5 | 14 |

Tabela 2 - Ocorrência dos indivíduos desde 1981 até ao final do período de estudo

| Sexo | Ind | 1981 | 1983 | 1984 | 1985 | 1986 | 1987 | 1988 | 1989 | 1990 | 1991 | 1992 | 1993 | 1995 | 1996 | Total |
|-------|-----|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|-------|
| F | AGU | X | X | | | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X | 12 |
| Desc | ALC | | X | X | X | X | X | X | X | | X | | | | | 8 |
| F | BUM | | | | | X | X | X | X | X | X | X | | X | X | 9 |
| M | CAR | | | X | | X | X | X | X | X | X | X | X | X† | | 10 |
| Desc | COV | | | X | X | X | X | X | X | X | X | X | | X | X | 11 |
| Desc | CUR | | | | | X | X | X | X | X | X | | | | X | 7 |
| F | DEN | | | | | X | X | X | X | X | X | | | | | 6 |
| F | ELE | | | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X | 12 |
| Desc | FAC | | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X | 13 |
| F | FAR | | | X | X | X | | X | X | | X | | X | X | X | 9 |
| F | FUG | | | X | | X | X | X | X | X | X | | | X | X | 9 |
| F | GEM | | | | | X | X | X | X | X | X | X | X | | | 8 |
| F | GOR | | | X | | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X | 11 |
| Desc | HUB | | | X | | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X | 11 |
| Desc | JAN | | | | | X | X | X | X | X | X | | X | X | X | 9 |
| Desc | JOL | | | | X | X | X | X | X | | | | | | | 5 |
| M | LIS | | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X† | | 12 |
| M | LUA | | | | | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X | 10 |
| F | MAM | | | X | | X | X | X | X† | | | | | | | 5 |
| Desc | MIL | | | | | X | X | X | X | X | X | | | X | X | 8 |
| M | MUR | X | | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X | 13 |
| F | QUA | | | | | X | X | X | X | X | X | | X | X | X | 9 |
| F | RED | | | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X | 12 |
| Desc | TAL | | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X | 13 |
| Desc | THO | | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X | 13 |
| Desc | TIP | X | | X | | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X | 12 |
| Desc | TOQ | | | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X | 12 |
| F | TRU | | | | | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X | 10 |
| Desc | TUB | | | | X | X | | X | X | X | X | X | | X | X | 9 |
| M | UMM | X | | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X | 13 |
| Desc | VEL | X | | X | | X | X | | | | | | | | | 4 |
| F | VIT | | | | | X | X | X | X | X | X | X | | | | 7 |
| Total | | 5 | 6 | 19 | 14 | 32 | 30 | 31 | 31 | 27 | 29 | 21 | 20 | 24 | 23 | |

† - Morte confirmada

O valor máximo de indivíduos adultos residentes no estuário do Sado desde 1981, talvez não tenha ultrapassado os 33 indivíduos. Inicialmente as saídas eram muito irregulares e só a partir de 1986 é que estas saídas se tornaram frequentes e com metodologias mais rigorosas. Entre 1981 e 1996, concretizou-se um esforço total de 143 dias de saídas, distribuídas por todos os meses do ano, mas com maior representatividade dos meses do verão (Junho, Julho, Agosto e Setembro) com 95 dias (66,43%). A distribuição do esforço do trabalho de campo encontra-se representada na Tabela 3. Dada a fraca amostragem verificada entre 1981 e 1985, não foram considerados para a presente análise os dados recolhidos nesse período.

Foi também a partir de 1986 que o esforço de foto-identificação se tornou mais constante. Importa ainda referir que existiram anos em que houve um fraco esforço de foto-identificação (1992 e 1993) e que em 1994 não se efectuaram saídas. Num total de 14 anos de saídas de campo, foram recolhidos 428 filmes de fotografia, que terão correspondido a 15408 fotografias. Como se pode observar na Tabela 4, foram analisadas 6842 fotografias com a presença de sujeitos identificáveis (11562), tendo sido identificados 8715 indivíduos (75,38%). Interessa referir que com base nestes números é possível verificar que a média de indivíduos presentes num único registo fotográfico é de 1,69 animais.

Por estas razões, o período de análise do presente estudo engloba os anos de 1986 a 1996. É possível verificar que desde 1986, em que se encontravam identificados 32 roazes adultos, o número de efectivos da população adulta tem vindo a diminuir de uma forma preocupante como é possível verificar no gráfico da Figura 1, atingindo apenas 23 animais em 1996.

Em síntese, da amostragem realizada não foram considerados para análise: desde o ano de 1981 até 1985; as crias e juvenis identificadas ao longo do período de estudo, devido à quantidade de dados e à dificuldade em identificar estes animais; e também alguns indivíduos adultos, pelo seu desaparecimento precoce neste estudo.

De salientar que um dos animais considerado na análise, identificado por VEL, não apresenta um padrão estável de residência, tendo-se concluído muito recentemente que este indivíduo deverá considerado como um visitante (Gaspar *et al.*, in preparation), podendo pertencer a uma outra comunidade.

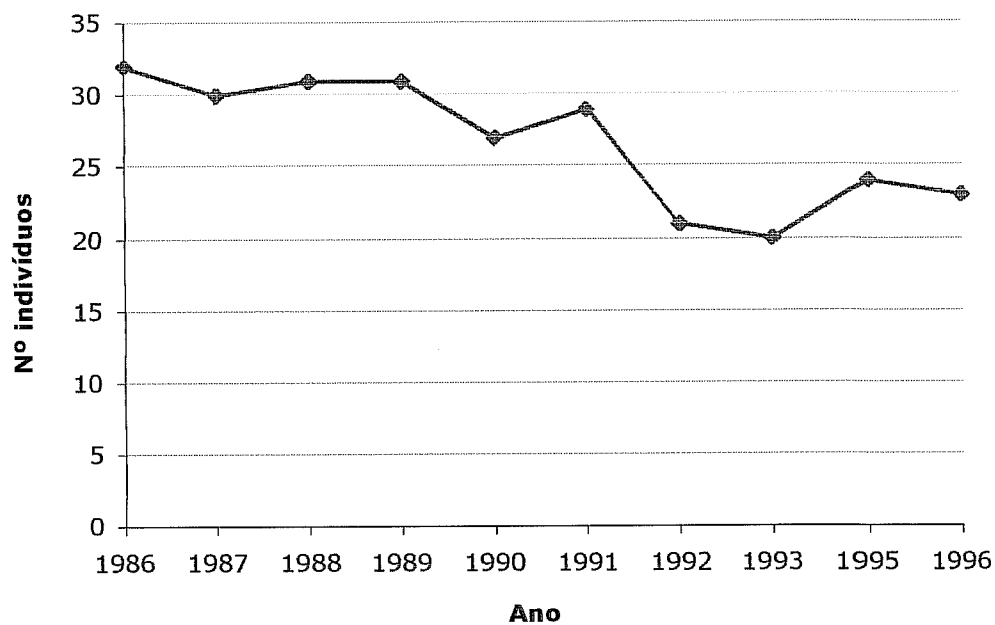


Figura 1 - Evolução do número de efectivos adultos na comunidade de roazes do Sado durante o período de estudo.

Tabela 3 - As saídas para a recolha de dados distribuída desde 1981 até 1996, por anos e por meses

| Anos | Meses | Dias | Jan | Fev | Mar | Abr | Mai | Jun | Jul | Ago | Set | Out | Nov | Dez |
|--------------|-----------|------------|----------|----------|----------|----------|----------|-----------|-----------|-----------|-----------|----------|----------|----------|
| 1981 | 1 | 1 | | | | | | | 1 | | | | | |
| 1982 | 0 | 0 | | | | | | | | | | | | |
| 1983 | 2 | 2 | | | | | | | | | | 1 | 1 | |
| 1984 | 4 | 5 | 2 | 1 | | | | | | | | | 1 | 1 |
| 1985 | 3 | 3 | | | 1 | | | | | | 1 | 1 | | |
| 1986 | 6 | 20 | | | 1 | 1 | 3 | 4 | 6 | 5 | | | | |
| 1987 | 3 | 15 | | | | | | 3 | 5 | 7 | | | | |
| 1988 | 5 | 22 | | | | | | | 1 | 11 | 3 | 6 | | 1 |
| 1989 | 7 | 23 | 3 | 6 | 4 | 2 | 2 | 4 | | | 2 | | | |
| 1990 | 3 | 6 | | | | | | | 2 | 2 | 2 | | | |
| 1991 | 3 | 6 | | | | | | | 4 | 1 | 1 | | | |
| 1992 | 2 | 2 | | | | | | | 1 | | | 1 | | |
| 1993 | 1 | 2 | | | | | | | 2 | | | | | |
| 1995 | 4 | 11 | | | 1 | 4 | 2 | 4 | | | | | | |
| 1996 | 5 | 25 | | 1 | | | | 2 | 7 | 10 | 5 | | | |
| Total | 49 | 143 | 5 | 8 | 7 | 7 | 7 | 17 | 28 | 36 | 14 | 9 | 2 | 2 |

Tabela 4 – Número de dados recolhidos desde 1981 até 1996

| Ano | Rolos | Fotos Analisadas | Indivíduos Presentes | Indivíduos Identificados |
|--------------|--------------|-----------------------------|---------------------------------|-------------------------------------|
| 1981 | 1 | 10 | 11 | 10 |
| 1983 | 2 | 6 | 8 | 6 |
| 1984 | 16 | 58 | 73 | 58 |
| 1985 | 4 | 40 | 47 | 48 |
| 1986 | 79 | 1053 | 1564 | 1292 |
| 1987 | 93 | 1456 | 2596 | 2045 |
| 1988 | 53 | 466 | 675 | 547 |
| 1989 | 46 | 520 | 831 | 641 |
| 1990 | 14 | 191 | 563 | 367 |
| 1991 | 22 | 208 | 502 | 406 |
| 1992 | 2 | 194 | 395 | 220 |
| 1993 | 1 | 112 | 192 | 133 |
| 1995 | 42 | 1193 | 1947 | 1347 |
| 1996 | 53 | 1335 | 2158 | 1595 |
| Total | 428 | 6842 | 11562 | 8715 |

MATERIAIS E PROCEDIMENTOS

A recolha dos registos fotográficos destes animais implica ao investigador deslocar-se numa plataforma móvel, que na generalidade dos estudos de observação foto-interpretção de cetáceos, consiste numa pequena embarcação motorizada (<10 m) (Wurzig & Jefferson, 1990). Esta plataforma, pela sua grande capacidade de manobra, permite facilmente encontrar e acompanhar os animais de modo a que observadores consigam aproximar-se a cerca de 10 m dos animais e obterem o melhor ângulo fotográfico possível das barbatanas dorsais, que consiste no eixo perpendicular às suas faces laterais (Wurzig & Jefferson, 1990). Uma vez que o ruído provocado pelo funcionamento do motor das embarcações é potencialmente perturbador, a recolha fotográfica deve ser realizada com as maiores cautelas na aproximação dos animais para não provocar alterações nos seus comportamentos e associações (Whitehead *et al.*, 2000). Para obter uma fotografia, a partir de uma embarcação, que permita uma boa identificação de espécies cujas barbatanas dorsais ou flancos sejam requeridos, é importante acompanhar paralelamente a direcção de deslocação dos animais e efectuar uma aproximação lenta (Hammond *et al.*, 1990).

O observador deve evitar: rápidas alterações na velocidade do motor e na direcção, passar por cima ou atravessar o grupo de animais, dirigir-se para a frente dos animais a velocidade elevada, o geralmente leva a que os golfinhos se desloquem para a proa das embarcações, perturbando o seu comportamento normal (Hammond *et al.*, 1990; Mann, 2000; Whitehead *et al.*, 2000; Wurzig & Jefferson, 1990). O tipo de abordagem aos animais utilizado afecta o seu comportamento, o que foi demonstrado num estudo que verificou que os roazes mergulhavam por períodos mais prolongados quando embarcações com intuitos comerciais (embarcações turísticas) se aproximavam, comparativamente a situações em que se encontrava outro tipo de embarcações presente (Janik & Thompson, 1996).

No decorrer do presente estudo no estuário do Sado, foram utilizadas diversas embarcações, embora sempre de pequena dimensão (<7 m) e com diferentes motores *fora-de-borda*, mas cuja potência em conjunto não ultrapassava os 50 hp. Tendo em conta o facto de a observação de roazes requerer alguma técnica na condução da embarcação, importa referir que todas as deslocações foram efectuadas ou orientadas por observadores bastante experientes e treinados, por forma a reunir todas condições acima descritas (Mann, 2000). Deste modo, procurou evitar-se o distúrbio dos animais e permanecer paralelamente junto do

grupo o máximo de tempo possível a uma velocidade e direcção estáveis (Mann, 2000). Outro objectivo pretendido neste tipo de estudos é a necessidade de habituação dos animais à presença dos observadores, neste caso embarcações, para permitir uma maior aproximação sem os afectar (Mann, 2000). A qualidade da recolha dos dados depende da habilidade do observador para situar a embarcação no local certo antes da emersão dos animais (Mann, 2000).

Os padrões de associação dos roazes são normalmente analisados a partir de métodos de "survey", nos quais os investigadores percorrem a área de estudo e registam a composição dos grupos durante breves encontros, a actividade predominante dos animais e os parâmetros ambientais mais importantes (Brager et al., 1994; Hansen, 1990; Shane, 1980; Smolker *et al.*, 1992; Wells *et al.*, 1987; Wursig & Wursig, 1977).

Esta recolha repetida ao longo de uma série de dias e anos podem providenciar uma compreensão mais profunda dos padrões individuais de associação, apresentados através de coeficientes que estimam a percentagem de vezes que qualquer par de indivíduos são encontrados juntos. No entanto, esta amostragem não possibilita uma análise da dinâmica social, que ocorre em média três a quatro vezes por hora (Connor *et al.*, 2000). Por este facto e por os grupos de roazes serem bastante mais fáceis de serem encontrados e seguidos (em comparação com os animais isolados), e pela difícil identificação de alguns dos indivíduos, optou-se, no presente estudo, pela aplicação do método de observação focal a grupos, apesar dos seus constrangimentos metodológicos, especialmente para o registo de determinados comportamentos (Altmann, 1974; Mann, 1999, 2000).

Trata-se do segundo método de observação comportamental mais popular nos estudos dos cetáceos (Mann, 1999). As observações focais são bastante adequadas para o estudo de comportamentos, interacções e relacionamentos sociais (Altmann, 1974; Mann, 1999 e 2000). Tendo em consideração que as repetidas interacções entre indivíduos, em diversos contextos, auxiliam a compreensão das funções das associações, o período de amostragem foi prolongado o máximo possível. O método de amostragem fotográfica adoptado pelos observadores neste estudo foi de contínuo registo das sequências de emersões dos animais, à medida que seguiam um grupo, sendo o mais enriquecido em termos sociais (Mann, 1999).

O reconhecimento individual é uma ferramenta fundamental para os estudos de comportamento realizados no meio natural, mas igualmente para a ecologia e a biologia das populações. Os dados obtidos pela identificação de um membro de uma população ou unidade social ou pelo seu acompanhamento através do tempo,

tornam-se bastante benéficos para os estudos comportamentais. A identificação de um indivíduo é essencial para a compreensão da composição dos grupos, podendo esta ser compreendida na totalidade se se reunirem os dados relativos ao género, idade, relacionamento genético e condição reprodutora. Esta capacidade de reconhecimento individual facilita a utilização de técnicas de observação, como é o caso da observação focal (Altmann, 1974).

Através do acompanhamento de indivíduos ao longo de períodos significativos é por vezes possível determinar a idade e o sexo dos membros de uma população (Hammond *et al.*, 1990). A partir destas abordagens longitudinais é possível aceder a uma série de parâmetros reprodutivos, nomeadamente: a maturidade sexual, o intervalo entre crias, a sobrevivência destas, a longevidade, o que possibilita a medição do seu sucesso reprodutivo, para além dos parâmetros populacionais mais óbvios, como sejam: o recrutamento, a migração e a mortalidade (Bigg, 1982; Hammond *et al.*, 1990; Olesiuk *et al.*, 1990; Wells & Scott, 1990; Wells *et al.*, 1987).

Apesar dos primeiros estudos comportamentais com animais identificados recorrerem a marcações artificiais, a partir dos anos 60 aumentaram o número de trabalhos que utilizavam marcas naturais, sobretudo em mamíferos. Os cetáceos também exibem uma série de aspectos naturalmente distintos individualmente, a maioria destes aspectos surgem à superfície durante os seus ciclos respiratórios. Em particular a cabeça, o dorso, a barbatana dorsal e o pedúnculo caudal, são as zonas do corpo mais utilizadas para a identificação individual de cetáceos. Adicionalmente consideram-se, para esta identificação, as variações ocorridas nos padrões de coloração, cicatrizes e manchas na pele, cortes e irregularidades na borda das barbatanas (Hammond *et al.*, 1990).

As barbatanas dorsais são bastante proeminentes para a visão dos investigadores durante a maioria das emersões de cetáceos. O facto de muitas das espécies de cetáceos desenvolverem formas distintas ou adquirirem cortes e irregularidades, através de interações intraespecíficas ou interespecíficas, permite a sua distinção individual. Ao contrário dos padrões de coloração, que podem variar de um lado para o outro do animal, o contorno da barbatana dorsal é igualmente visível de ambos os lados da barbatana e são distintos apesar de diferentes condições luminosas, facilitando deste modo a recolha de dados no campo.

A utilização da técnica de foto-identificação em cetáceos inicia-se em 1970, com Randall Wells e a sua equipa, ao estudar os roazes residentes em Sarasota. Esta técnica foi utilizada juntamente com outros métodos, nomeadamente marcações e telemetria (Irvine & Wells, 1972; Wells *et al.*, 1987). Pouco mais tarde, outros dois estudos utilizaram a foto-identificação, baseados apenas nas marcas naturais dos

animais: Michael Bigg em 1973 (Bigg, 1982), com uma comunidade residente de orcas em Vancouver e Bernd Würsig em 1974 (Würsig & Würsig, 1977), com roazes na Argentina. Esta técnica desenvolveu-se na década seguinte, resultando numa publicação, em 1990, pela International Whaling Commission, de um importante volume, *Individual Recognition of Cetaceans: Use of Photo-identification and Other Techniques to Estimate Population Parameters* (Hammond *et al.*, 1990).

A foto-identificação trata-se do método mais generalizado de identificação dos animais observados no campo (Whitehead *et al.*, 2000; Würzig & Jefferson, 1990). Esta técnica possibilita o acesso a todos os parâmetros biológicos e populacionais acima referidos, mas permite também interpretar a estrutura social medindo o relacionamento espacial, a estabilidade de um grupo e as associações preferenciais dos seus membros (Bigg *et al.*, 1990; Gowans *et al.*, 2001; Heimlich-Boran, 1986; Mann, 2000; Samuels & Tyack, 2000; Wells & Scott, 1990; Whitehead *et al.*, 2000; Würzig & Jefferson, 1990). Dado o facto da maioria dos odontocetos deslocarem-se geralmente em grupo coesos, próximos uns dos outros e considerando a dimensão do seu corpo, é possível com alguma facilidade captar animais associados no mesmo registo fotográfico.

Uma das dificuldades inerente a esta técnica consiste em que alguns indivíduos podem comportar-se de uma forma diferenciada devido à presença dos observadores. Este factor dificulta a obtenção de registos de identificações de boa qualidade ou que façam variar a sua aproximação por parte do observador, quer sejam a reactividade em relação às embarcações, quer seja pelo facto do género sexual ou a classe etária poderem também condicionar esta técnica de amostragem (Whitehead *et al.*, 2000).

As máquinas fotográficas *reflex* de 35 mm com motor de avanço do filme são as mais utilizadas, apresentando-se equipadas preferencialmente com lentes de comprimento focal variável (*zoom*), variando entre 80 e 300 mm, ou teleobjectivas (Würzig & Jefferson, 1990). O motor de avanço é necessário para esta técnica devido às rápidas emersões (cerca de 1 segundo) e movimentações dos grupos (Würzig & Jefferson, 1990). A preferência pelas lentes *zoom* deve-se a estas permitirem captar os sujeitos consoante as variações de distância destes à embarcação. O registo fotográfico deve ser efectuado em filme de *slide* ou a preto-e-branco com pequeno grão e resolução máxima, sendo os filmes de 100 ISO os mais adequados para pequenos cetáceos sob a maioria das condições de luz, apesar da existência de outras opções (ver Hammond *et al.*, 1990; Würzig & Jefferson, 1990). O objectivo último desta técnica consiste na obtenção de um bom registo fotográfico de ambos os lados da barbatana dorsal de um indivíduo, ou de

qualquer outro aspecto que permita facilmente a sua identificação, de modo a permitir a construção de um catálogo (Hammond *et al.*, 1990). Outra recomendação usual é o acondicionamento e formato da base de dados, sendo mais especificamente a existência de outras cópias (por exemplo, uma para consulta e outra de segurança) e sob diferentes formatos (o formato electrónico é actualmente simples e acessível de executar) de forma a centralizar e evitar extravios, perdas ou danos a estes registos originais que são naturalmente degradáveis, quer quimicamente quer naturalmente (Hammond *et al.*, 1990).

No trabalho efectuado desde 1981, no estuário do Sado, foram vários os observadores que efectuaram os registos fotográficos, assim como também variou o equipamento e o tipo de registo fotográfico utilizado, mas sempre dentro dos critérios acima descritos. Convém salientar que dados os grandes desenvolvimentos registados na área da tecnologia fotográfica, no seu início, estas observações não resultaram dos mesmos meios disponíveis nos últimos anos. Esta diferença não deverá, no entanto, ter tido uma grande importância nos dados obtidos para o presente trabalho.

Os registos fotográficos para este estudo foram analisados diversas vezes por diferentes autores e em diferentes trabalhos (ver dos Santos & Lacerda, 1986; Harzen, 1995). Os animais presentes nestes registos, já identificados de 1981 até 1990, tornaram a ser analisados de uma forma independente por dois observadores independentes. A maioria dos dados, respeitante aos últimos anos, foi analisada também pelos mesmos observadores de forma independente entre si, de forma que cada identificação apenas foi aceite no caso de ambos os observadores estarem de acordo. Para este trabalho foi ainda elaborado um catálogo em que foram escolhidas as melhores fotografias de cada indivíduos de ambos os lados da sua barbatana dorsal e, caso necessário, de mais alguma característica relevante para o seu reconhecimento ou com o seu registo por diversos anos, caso houvesse mudanças significativas nas suas barbatanas. Foram apenas considerados registos fotográficos com qualidade aqueles que permitissem uma boa identificação, de forma a não enviesar as identificações, sobreamostrando os animais com características de fácil identificação (Hammond, 1986; Whitehead *et al.*, 2000). No que diz respeito à última análise dos registos fotográficos (de 1981 a 1996), utilizada neste estudo, foi empregue uma combinação de métodos. Refira-se que estes registos consistem na sua grande maioria em fotos a preto-e-branco e slides, tendo sido ambos analisados com o auxílio de lupas (4x), e os slides com mesas de luz calibradas e projectores (ver Dufault & Whitehead, 1993; Hammond *et al.*, 1990; Whitehead *et al.*, 2000; Wurzig & Jefferson, 1990).

Para a identificação dos roazes do Sado foi adoptado o uso de nomes, muitas vezes referentes a uma determinada característica dos animais, mas também foram utilizados nomes pessoais, à semelhança do estudo desenvolvido com chimpanzés no Gombe por Goodall, com grande espanto e reprovação por parte dos seus colegas de Cambridge (Goodall, 2000). Todos estes nomes encontram-se codificados para facilitar a sua utilização num conjunto de três letras (ver Tabela 1).

CONCEITOS

A estrutura de uma população, assim como cada uma das suas partes, pode ser caracterizada pelo sexo, idade e pela diferenciação comportamental e espacial. Quando se observam roazes, é bastante difícil e moroso distinguir o sexo dos indivíduos. Em relação à distribuição etária, os indivíduos foram classificados em adultos, juvenis e crias, diferenciando basicamente pelo tamanho do corpo dos animais.

Classificação das Classes Etárias

Adulto

São indivíduos de grande porte (> 2,5 m). Foram considerados igualmente adultos fêmeas que se fazem acompanhar consistentemente por pequenas crias (Smolker *et al.*, 1992; Well *et al.*, 1987).

Juvenil e Crias

Os juvenis possuem sensivelmente três quartos do comprimento de um adulto (Bel'kovich *et al.*, 1991), e ao contrário destes não apresentam tantas marcas na pele do corpo, nem na barbatana dorsal. Para além de possuírem dimensões superiores às das crias, não se deslocam consistentemente junto às suas progenitoras (Smolker *et al.*, 1992).

As crias diferenciam-se facilmente pelo comprimento, apresentando cerca de um terço ou metade de um animal adulto (Shane, 1990a). As crias mais jovens possuem ainda algumas (mais ou menos três) pregas fetais dispostas verticalmente no corpo e quase sempre se fazem acompanhar pela sua mãe de uma forma muito sincronizada, ao lado e ligeiramente atrás (McBride & Kritzler, 1951).

Identificação do Género Sexual

Não existem grandes diferenças na aparência geral do corpo entre machos e fêmeas, motivo pelo qual se diz não haver dimorfismo sexual nesta espécie. Exteriormente, é apenas na região genital que se encontram diferenças e estas resumem-se a pequenos caracteres sexuais exteriores (fendas genitais e mamárias), localizados na face ventral do corpo, tornando-os bastante inacessíveis para um observador à superfície. Nas fêmeas esta fenda genital aloja o orifício uretal, vaginal e anal, rodeado lateralmente por dois sulcos onde se escondem os mamilos. Nos machos o orifício anal situa-se numa outra fenda posterior. Existe um pequeno dimorfismo em algumas medidas do corpo e do crânio (Herch *et al.*, 1990). Em algumas populações os machos que já tenham atingido a maturidade sexual possuem comprimentos significativamente superiores aos das fêmeas e apresentam bastantes mais cortes nas barbatanas dorsais (Wells *et al.*, 1987).

A sua determinação foi efectuada através de diversos indícios: a presença de uma cria a acompanhar na posição "*baby position*" um adulto de forma contínua e prolongada (Smolker *et al.*, 1992), por arrojamentos de animais vivos ou mortos e por observação directa de alguns comportamentos, por exemplo, erecção do pénis. Desde 1981, a partir das observações do campo, foi possível determinar o género de mais de metade da comunidade (56,25%), cerca de treze fêmeas e cinco machos.

Categorias das Unidades Sociais

Comunidade

Neste estudo refere-se sempre a estes golfinhos como pertencentes a uma comunidade e não a uma população, devido ao facto desta comunidade não se encontrar reprodutivamente fechada, como acontece numa população. Assim, o termo "*comunidade*" é definido como uma sociedade regional de animais que partilham os mesmos limites e associados, mas exibindo um intercâmbio genético com outras unidades semelhantes, sendo, portanto, uma subunidade de uma população (Wells, 1986, 2003).

Desde há muito que se conhecem observações regulares em áreas adjacentes ao estuário do Sado, como na Arrábida e costa de Melides, em toda a sua extensão até Sines. Até à década de 70 há registos sobre a existência de uma outra comunidade no estuário do Tejo. Existem ainda alguns registos de que possam ter

havido outras comunidades junto à foz do rio Douro e Mira (Teixeira, 1979). No entanto, técnicos da Reserva Natural do Estuário do Sado (RNES) têm vindo a monitorizar uma área ao largo da Arrábida e do Cabo Espichel, onde com uma grande regularidade são observados e identificado grupos de roazes diferentes dos do Sado (Gaspar *et al.*, in preparation). Já anteriormente, Harzen (1995) tinha sugerido esta hipótese, de elementos de comunidades vizinhas poderem visitar o estuário, assim como também defende que alguns membros da comunidade do Sado possam migrar ou ausentarem-se por algum tempo. Este autor sustenta este facto pelos diversos animais identificados apenas uma única vez e pelos animais que estiveram alguns meses sem serem avistados.

Grupo

A terminologia nos estudos das estruturas sociais de odontocetos não é de todo consistente, dependendo da espécie e do seu autor, sendo o conceito de “grupo” um dos que mais dificuldades traz para a comparação entre diferentes populações (Connor *et al.*, 1998; Mann, 2000; Whitehead & Dufault, 1999). O facto de algumas das espécies viverem em sociedades com uma estrutura social de fissão-fusão dificulta bastante a operação de qualquer tentativa de definição de “grupo” (Connor *et al.*, 2000). A maioria dos estudos sobre cetáceos definem grupo baseados em medidas espaciais e temporais e na coordenação das actividades (Mann, 1999; Whitehead & Dufault, 1999). No entanto, as medidas de distância não assumem nenhuma actividade.

O critério de coordenação de actividade na definição de grupos considera como membros do mesmo grupo os indivíduos envolvidos na mesma actividade ou a deslocarem-se na mesma direcção (Ford, 1989; Shane, 1990). Embora os movimentos coordenados e as actividades possam ser importantes para a manutenção dos relacionamentos no interior de um grupo, tornam-se bastantes difíceis de quantificar com fiabilidade (Mann, 2000). As definições de grupo baseadas em critérios espaciais ou de proximidade são recomendadas para medidas de associação porque são mais objectivos, mais fáceis de quantificar e fazem menos suposições sobre o que cada animal deve fazer para pertencer ao grupo (Mann, 1999, 2000). Numa revisão feita por Connor *et al.* (2000) a estudos realizados com roazes, permite confirmar que o critério espacial é também o mais utilizado. Alguns autores decidiram combinar o critério comportamental e espacial para a sua definição de grupo (Mattila *et al.*, 1994; Weinrich, 1991; Whitehead *et al.*, 1992; Whitehead & Dufault, 1999). De uma forma geral trata-se de um conceito

usado de uma forma bastante inconsistente na literatura sobre estes mamíferos como é possível verificar nalguns exemplos abaixo descritos.

Apesar de se tratar de um conceito altamente variável na literatura sobre cetáceos, houve algumas propostas para a sua uniformização (Connor *et al.*, 1998; Mann, 1999, 2000; Whitehead *et al.*, 2000). Segundo Connor *et al.* (1998), um grupo consiste num conjunto de animais que possuem consistentemente ligações mais fortes com apenas alguns membros da população por períodos de meses a décadas. Norris & Dohl (1980), estudaram uma população de golfinhos-rotadores (*Stenella longirostris*), onde o termo "*school*" é utilizado para indicar um grupo de animais, ou congregações, que se deslocam juntos numa unidade durante pelo menos 5 minutos. Esta definição torna-se, por vezes, difícil de operar quando duas "*schools*" se encontram ou quando os animais se dispersam (Norris & Johnson, 1994; Wursig *et al.*, 1994).

Wells *et al.* (1987), adaptam o termo "*school*" como uma unidade instantânea de amostragem, consistindo em todos os golfinhos visíveis numa área de 100 m, numa determinada altura e envolvidos nas mesmas actividades. Enquanto "*grupo*" trata-se de um tipo de unidade estável, ou seja, uma associação de golfinhos que partilham a mesma "*core area*" (área na qual a maioria das actividades estão concentradas) são considerados membros de um determinado grupo. O termo "*grupo*" passa a incluir uma referência relativa ao sexo, idade e aos limites geográficos dos seus membros. Um grupo pode portanto estar separado em algumas "*schools*", a sua composição passa então a ter um carácter permanente, enquanto que a composição de uma "*school*" é efémera. Outros houve que com o intuito de particularizar, ou para tornar mais específico propuseram o termo "*pod*", em vez de "*school*" (Shane *et al.*, 1986; Shane, 1990a). Actualmente este termo é apenas utilizado para uma espécie, dada a extrema estabilidade das suas estruturas sociais, trata-se dos grupos de orcas (Bigg *et al.*, 1990; Connor *et al.*, 1998). Também Smolker *et al.* (1992) apresentaram uma proposta interessante. Segundo estes autores, um roaz é considerado membro de um grupo se se encontrar a menos de 10 m de outro animal (numa regra de cadeia). Estes autores restringem este conceito a apenas três estados comportamentais (repouso, deslocação lenta e socialização). Outras revisões propuseram que "*grupo*" seria o conjunto de animais que possuíssem uma forte consistência de associações entre eles, maior do que com qualquer outro membro da população por períodos de meses a décadas (Connor *et al.*, 1998).

Neste trabalho, a definição dos critérios que levaram a designar uma determinada unidade de indivíduos como "*grupo*" tiveram em conta algumas das concepções acima descritas, mas com um especial cuidado para a proximidade como sugere

Mann (1999). Neste estudo foram considerados todos os roazes que se encontrassem num raio de 100 m, distância mais utilizada na literatura (Connor *et al.*, 2000) e que estivessem envolvidos no mesmo tipo de actividade, movendo-se e mergulhando como uma unidade, mas não necessariamente na mesma direcção.

Associação

Uma “associação” situa-se a um nível mais superficial de relacionamento entre dois indivíduos do que uma interacção, segundo o esquema de Hinde (1976). As observações de associações contém menos informação sobre a estrutura social do que as observações de interacções, o que um animal faz a outro é mais importante que saber se eles estão próximos ou não um do outro. Pelo que Hinde sugere que para se compreender devidamente uma determinada organização social se deva observar e medir as interacções. No entanto, para observar e quantificar interacções é necessário aceder ao tipo de comportamento social envolvido num relacionamento entre dois indivíduos, mas para animais selvagens, e para cetáceos em particular, torna-se bastante difícil recolher esta informação (Whitehead & Dufault, 1999; Whitehead *et al.*, 2000). Devido a este facto o estudo das estruturas sociais de espécies de cetáceos elege a análise dos padrões de associação como a forma mais viável de construir um modelo de estrutura social (Whitehead & Dufault, 1999). Esta análise procura observar os diferentes níveis de associação, analisando se estes variam com a frequência, a duração e a intensidade ao longo de diferentes escalas temporais (como a sazonalidade ou a longevidade) e da história vital dos animais (como a migração ou a morte) (Whitehead *et al.*, 2000).

Pela observação do comportamento e das interacções de um indivíduo é possível aceder à sua perspectiva nos relacionamentos sociais. A proximidade, os comportamentos afiliativos, as interacções agonísticas, as aproximações e os afastamentos, a comunicação e a natureza do contexto desses relacionamentos transmitem a natureza dos relacionamentos sociais, sendo na maioria destas manifestações possível identificar o seu emissor e receptor. O uso destas medidas são bastante generalizadas no estudo das interacções diádicas em etologia. Estudos longitudinais e a observação repetida de interacções diádicas são cruciais para a evolução desde do nível das interacções até ao nível dos relacionamentos. No entanto, para se verificar esta evolução é necessário que definições comportamentais e categorias funcionais sejam avaliadas quantitativamente (Mann, 2000). Sem estas categorias e definições de padrões de comportamento não é possível compreender o significado funcional do comportamento social e definir os relacionamentos.

Apesar da dificuldade em observar à superfície comportamentos afiliativos, agressivos e de sexuais entre os cetáceos, dados como a proximidade entre dois ou mais indivíduos, quem a mantém e por quanto tempo, tornam-se então valiosos registos. Costa & Fitzgerald (1996) argumentam que o critério pelo qual se estabelece uma associação deve enfatizar a comunicação entre os indivíduos de uma determinada espécie, estando na base da maioria das interações. Existem diversos níveis de contacto entre os animais, desde físico, visual, químico e vocal, sendo este o que pode ser estabelecido a maiores distâncias. Esta última forma de comunicação pode auxiliar a conceber uma noção mais extensa de associação e de grupo, porque permite aos seus membros coordenarem os movimentos e permanecerem juntos.

Numa amostra de 88 estudos que pretendem analisar estruturas sociais, Whitehead e Dufault (1999) verificaram que a maioria destes apenas utilizava uma medida, apesar de em algumas circunstâncias dois ou mais tipos de interação ou associação possam ser avaliados. Na maioria dos estudos que pretendem analisar estruturas sociais os critérios mais utilizados é a distância e a coordenação de comportamentos, como é possível verificar pelo conceito de grupo (Whitehead & Dufault, 1999; Whitehead *et al.*, 2000). Estes dois critérios são também mantidos para a definição de associação utilizada neste estudo, mas com mais e rigorosos critérios. O facto da proximidade dos cetáceos já implicar uma estreita coordenação de movimentos, inerentes aos seus movimentos respiratórios dois ou mais indivíduos são observados juntos se emergirem no mesmo segundo (as emersões duram cerca de 1 segundo), e de comportamentos, pela sua constante movimentação apenas permanecerão juntos se estiverem envolvidos nas mesmas actividades. Dos estudos que utilizam o comportamento como parte da condição para animais se considerarem associados, a coordenação é uma medida importante (Braeger *et al.*, 1994). Estas medidas de proximidade são importantes instrumentos para a investigação desses relacionamentos (Carpenter, 1964). Relacionamentos próximos podem ser revelados ao determinar quem está perto ou ao lado de quem, dentro dos membros do seu grupo (Mann, 2000). Pode-se desconhecer a razão pela qual dois sujeitos se encontram juntos, mas pode-se tentar desenvolver algumas hipóteses.

Pelos critérios acima referido, dois roazes foram considerados associados neste estudo quando se encontravam com os seus movimentos à superfície em grande sintonia, de uma forma quase síncrona, envolvidos nas mesmas actividades, a uma distância inferior a 4 metros (cerca do comprimento máximo do seu corpo) e presentes no mesmo registo fotográfico (Bigg *et al.*, 1990; Gowans *et al.*, 2001;

Heimlich-Boran, 1986). Esta foi considerada também a definição mais apropriada por se tratarem de animais cujas interações comportamentais entre indivíduos são raramente observadas e de os indivíduos membros do mesmo grupo coordenarem os seus movimentos (Gowans *et al.*, 2001). Estes autores argumentam ainda que, pelo facto que estes grupos poderem ser bastante esporádicos, torna difíceis as definições de associações temporais (Gowans *et al.*, 1999).

AVALIAÇÃO SOCIOMÉTRICA

Os registos referentes a este estudo reúnem uma série de dados temporais recolhidos no campo (dia, mês e ano), ao que se juntam após a sua análise: o número de sujeitos presentes e a sua identidade. Para a análise dos padrões de associação apenas foram utilizadas as referências ao ano, à identidade dos indivíduos associados num só registo fotográfico e todos os outros indivíduos presentes e identificados nesse mesmo dia. Este método utiliza os dados relativos às associações pela análise dos vizinhos presentes no mesmo registo fotográfico, ou seja, quando dois ou mais animais são fotografados na mesma fracção de película de filme. Esta metodologia de amostragem dos padrões preferenciais de associação é utilizada igualmente em outros estudos (Bigg *et al.*, 1990; Heimlich-Boran, 1986; Gowans *et al.*, 2001). Na literatura relativa à análise de estruturas sociais de cetáceos é também defendida a aplicação deste método (Mann, 2000; Whitehead *et al.*, 2000). A análise deste tipo de dados permite ainda verificar a estabilidade das associações (durante dias, meses ou anos), outra medida de preferência social (Mann, 2000).

RESULTADOS

OCORRÊNCIA DOS INDIVÍDUOS ASSOCIADOS

Os registos fotográficos, como foi acima referido, determinaram os dados relativos à ocorrência e frequência de cada um dos indivíduos. Os valores das frequências, como é possível verificar na Tabela 5 variam entre 489 (LUA) e 36 (JOL). Em termos da quantidade de anos que os animais foram observados, desde 1981, varia entre 4 (VEL) e 13 (FAC, TAL, THO e UMM). Ao calcular a frequência relativa das observações pelo número de anos constata-se que a fêmea MAM é o indivíduo mais registado anualmente (57,00), sendo o JOL aquele que menos vezes é registado (7,20).

OCORRÊNCIA DAS ASSOCIAÇÕES

Na Tabela 6 é possível observar cada um dos indivíduos com o número de animais associados. Estes dados, mais uma vez foram retirados apenas dos registos fotográficos e englobam ainda os registos isolados de cada um dos animais. Os valores variam entre 1,4 (COV) e 3,0 (BUM), sendo os três valores mais elevados pertencentes a BUM, DEN e AGU, todos pertencentes ao sexo feminino. Quanto aos animais isolados a frequência das suas observações varia em termos de percentagem entre 10,38 (DEN) e 70,89% (COV). Este último animal aparece na sua grande maioria das vezes isolado e mesmo quando em associação, associa-se preferencialmente com apenas mais um indivíduo (67,74%). Na Figura 2 pode observar-se que a maioria dos registos são respeitantes a animais isolados. Em relação à dimensão das associações, verifica-se que apesar de a associação média ser de 2,75 indivíduos, em mais de metade das associações contabilizadas são observados apenas em pares (54%).

Tabela 5 - Frequência das observações de cada um dos indivíduos.

| Sexo | ID | Frequência | Nº Anos | Frequência/Ano |
|------|-----|------------|---------|----------------|
| F | AGU | 273 | 12 | 22,75 |
| ? | ALC | 97 | 8 | 12,13 |
| F | BUM | 103 | 9 | 11,44 |
| M | CAR | 242 | 10 | 24,2 |
| ? | COV | 213 | 11 | 19,36 |
| ? | CUR | 60 | 7 | 8,57 |
| F | DEN | 183 | 6 | 30,5 |
| F | ELE | 253 | 12 | 21,08 |
| ? | FAC | 429 | 13 | 33 |
| F | FAR | 263 | 9 | 29,22 |
| F | FUG | 257 | 9 | 28,56 |
| F | GEM | 144 | 8 | 18 |
| F | GOR | 368 | 11 | 33,45 |
| ? | HUB | 357 | 11 | 32,45 |
| ? | JAN | 227 | 9 | 25,22 |
| ? | JOL | 36 | 5 | 7,2 |
| M | LIS | 130 | 12 | 10,83 |
| M | LUA | 489 | 10 | 48,9 |
| F | MAM | 285 | 5 | 57 |
| ? | MIL | 142 | 8 | 17,75 |
| M | MUR | 422 | 13 | 32,46 |
| F | QUA | 225 | 9 | 25 |
| F | RED | 248 | 12 | 20,67 |
| ? | TAL | 421 | 13 | 32,38 |
| ? | THO | 390 | 13 | 30 |
| ? | TIP | 358 | 12 | 29,83 |
| ? | TOQ | 403 | 12 | 33,58 |
| F | TRU | 244 | 10 | 24,4 |
| ? | TUB | 77 | 9 | 8,56 |
| M | UMM | 294 | 13 | 22,62 |
| ? | VEL | 44 | 4 | 11 |
| F | VIT | 113 | 7 | 16,14 |

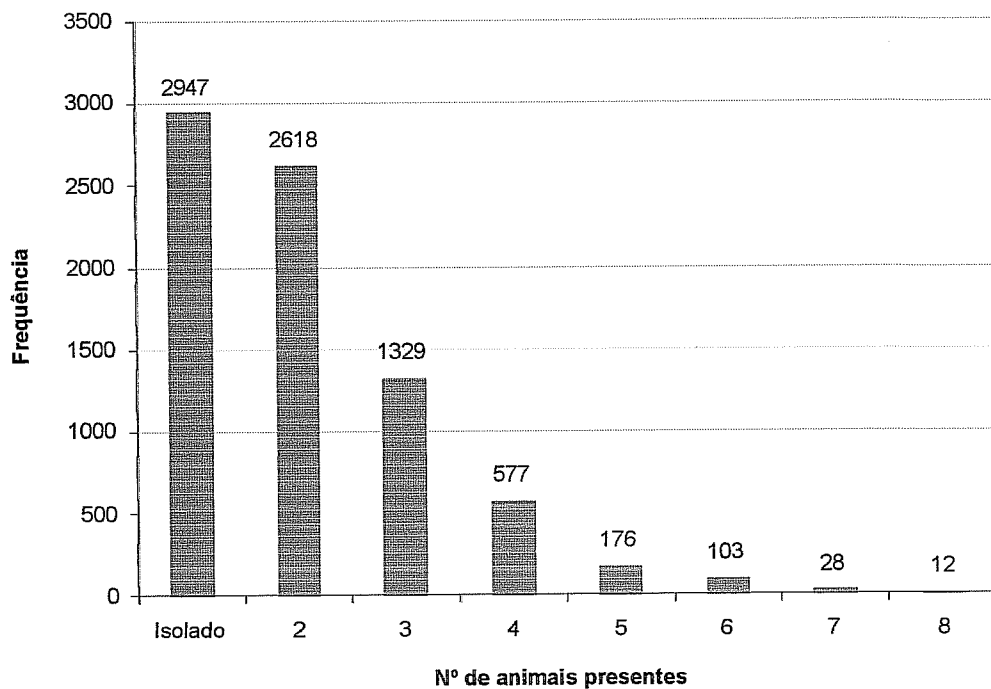
? - Desconhecido

Tabela 6 - Peso relativo da dimensão das associações por indivíduo em comparação com as observações dos roazes isolados

| Sexo | ID | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | Nº médio de indivíduos associados | Isolado |
|------|-----|-------|-------|-------|------|------|------|------|-----------------------------------|---------|
| F | AGU | 41,4% | 33,2% | 16,4% | 5,3% | 2,9% | 0,5% | 0,5% | 3 | 23,8% |
| ? | ALC | 48,4% | 29,0% | 19,4% | 0,0% | 3,2% | 0,0% | 0,0% | 2,8 | 68,0% |
| F | BUM | 32,5% | 26,5% | 24,1% | 7,2% | 4,8% | 2,4% | 2,4% | 3,4 | 19,4% |
| M | CAR | 62,6% | 22,6% | 11,3% | 3,5% | 0,0% | 0,0% | 0,0% | 2,6 | 52,5% |
| ? | COV | 67,7% | 27,4% | 3,2% | 1,6% | 0,0% | 0,0% | 0,0% | 2,4 | 70,9% |
| ? | CUR | 58,5% | 34,2% | 7,3% | 0,0% | 0,0% | 0,0% | 0,0% | 2,5 | 31,7% |
| F | DEN | 45,1% | 25,6% | 14,6% | 9,2% | 3,1% | 1,2% | 1,2% | 3,1 | 10,4% |
| F | ELE | 51,7% | 29,4% | 12,2% | 4,4% | 2,2% | 0,0% | 0,0% | 2,8 | 28,9% |
| ? | FAC | 53,5% | 28,1% | 10,0% | 4,2% | 3,1% | 0,8% | 0,4% | 2,8 | 39,4% |
| F | FAR | 61,2% | 26,5% | 9,5% | 2,0% | 0,7% | 0,0% | 0,0% | 2,5 | 44,1% |
| F | FUG | 57,5% | 32,8% | 9,0% | 0,8% | 0,0% | 0,0% | 0,0% | 2,5 | 47,9% |
| F | GEM | 67,8% | 26,4% | 4,6% | 1,2% | 0,0% | 0,0% | 0,0% | 2,4 | 39,6% |
| F | GOR | 49,0% | 29,1% | 14,4% | 2,5% | 3,4% | 1,3% | 0,4% | 2,9 | 35,6% |
| ? | HUB | 56,9% | 28,4% | 10,7% | 1,8% | 1,8% | 0,4% | 0,0% | 2,6 | 37,0% |
| ? | JAN | 56,9% | 21,5% | 14,6% | 3,5% | 2,1% | 0,7% | 0,7% | 2,8 | 36,6% |
| ? | JOL | 86,7% | 13,3% | 0,0% | 0,0% | 0,0% | 0,0% | 0,0% | 2,1 | 58,3% |
| M | LIS | 57,1% | 23,8% | 7,1% | 4,8% | 6,0% | 1,2% | 0,0% | 2,8 | 35,4% |
| M | LUA | 49,7% | 29,9% | 13,0% | 4,9% | 1,8% | 0,7% | 0,0% | 2,8 | 41,9% |
| F | MAM | 65,5% | 21,6% | 9,4% | 1,8% | 0,6% | 1,2% | 0,0% | 2,5 | 40,0% |
| ? | MIL | 64,6% | 27,9% | 5,1% | 2,5% | 0,0% | 0,0% | 0,0% | 2,5 | 44,4% |
| M | MUR | 54,1% | 27,4% | 11,7% | 3,6% | 2,9% | 0,3% | 0,0% | 2,7 | 27,3% |
| F | QUA | 54,5% | 32,1% | 11,9% | 1,5% | 0,0% | 0,0% | 0,0% | 2,6 | 40,4% |
| F | RED | 53,4% | 28,7% | 10,7% | 4,5% | 2,3% | 0,6% | 0,0% | 2,8 | 28,2% |
| ? | TAL | 52,9% | 28,5% | 12,6% | 4,5% | 1,6% | 0,0% | 0,0% | 2,7 | 41,6% |
| ? | THO | 51,8% | 23,5% | 14,7% | 5,6% | 2,8% | 0,8% | 0,8% | 2,9 | 35,6% |
| ? | TIP | 55,5% | 29,8% | 8,6% | 2,5% | 2,9% | 0,8% | 0,0% | 2,7 | 31,6% |
| ? | TOQ | 58,6% | 25,5% | 9,1% | 4,0% | 2,2% | 0,7% | 0,0% | 2,7 | 31,8% |
| F | TRU | 50,7% | 24,0% | 18,5% | 4,8% | 2,1% | 0,0% | 0,0% | 2,8 | 40,2% |
| ? | TUB | 67,6% | 16,2% | 8,1% | 0,0% | 8,1% | 0,0% | 0,0% | 2,6 | 52,0% |
| M | UMM | 42,0% | 32,5% | 16,0% | 3,6% | 3,0% | 1,8% | 1,2% | 3 | 42,5% |
| ? | VEL | 95,2% | 4,8% | 0,0% | 0,0% | 0,0% | 0,0% | 0,0% | 2 | 52,3% |
| F | VIT | 57,8% | 25,3% | 15,7% | 1,2% | 0,0% | 0,0% | 0,0% | 2,6 | 26,6% |

? - Desconhecido

Figura 2 - Frequência das diferentes dimensões de unidades sociais



ANÁLISE DAS ESTRUTURAS SOCIAIS

Uma das primeiras propostas para a análise das estruturas sociais, o índice de Hinde, necessita determinar qual dos sujeitos envolvidos numa díade é responsável por manter a proximidade ou verificar quem se aproxima ou afasta mais frequentemente, comparando as assimetrias (Hinde & Atkinson, 1970). No entanto, este índice não é muito utilizado com espécies de cetáceos pela dificuldade em recolher informação detalhada sobre as interacções entre os membros de uma população (Mann, 2000; Whitehead, 1997), por exemplo, muitas vezes é impossível averiguar quem debaixo de água inicia ou termina a aproximação.

Um índice de associação é usualmente uma estimativa da proporção do tempo que um par de indivíduos despende em associação. Uma estimativa imediata do índice de associação do indivíduo A com o sujeito B é a proporção de observações, ou de tempo, de A na qual se encontra com B. Segundo Cairns & Schwager (1987), se A é mais provável de ser encontrado com B do que sem ele, então é porque existe uma tendência, mas desta forma o índice de associação de A com B será diferente do que de B com A (Ginsberg & Young, 1992). Com vista a obter um índice de associação simétrico ($i_{AB} = i_{BA}$), sendo estes os mais populares, foram listadas uma série de fórmulas com este objectivo (Cairns & Schwager, 1987; Ginsberg & Young, 1992). O índice de associação simétrico mais utilizado, numa amostra de estudos sobre associações em espécies de vertebrados seleccionada por Whitehead & Dufault (1999), é o Índice "Half-Weight". Trata-se também do índice mais utilizado em estudos com roazes (e.g. Wells *et al.*, 1987). Este índice representa o número de vezes em que A e B foram observados em associação (x) a dividir pelo número médio de vezes em que A e B foram observados isoladamente (y_A e y_B) mais o número de observações em que A e B foram ambos observados em grupos diferentes (y_{AB}):

$$\frac{x}{x + y_{AB} + \frac{1}{2}(y_A + y_B)}$$

Neste estudo y_{AB} é sempre igual a zero porque dada o conceito de associação e de grupo aqui utilizados o indivíduo A e B não podem ser vistos ao mesmo tempo em grupos diferentes. Este índice varia entre 0 e 1 e tem a vantagem de ser simples de calcular, porque utiliza apenas três medidas. No entanto, tende a

sobrestimar os níveis de associação, por considerar uma média do número de observações dos indivíduos A e B e não a soma dos seus valores, pelo facto de reduzir o valor do denominador, aumenta a estimativa de associação (Ginsberg & Young, 1992).

Outro índice também utilizado é o "*Simple Ratio*", difere do anterior por não duplicar os avistamentos em que cada indivíduo é avistado separadamente, nem reduz o denominador por atribuir um valor médio aos avistamentos de ambos os indivíduos:

$$\frac{x}{x + y_{AB} + y_A + y_B}$$

Este índice tem a desvantagem de poder ser trabalhoso por implicar o cálculo de y_{AB} (número de períodos de observação em que A e B são ambos observados em grupos separados) (Ginsberg & Young, 1992). Whitehead & Dufault (1999) detectaram a utilização deste índice em alguns (10,6%) dos trabalhos amostrados. Alguns dos trabalhos com espécies de odontocetos que se deslocam em grupos coesos à superfície, permitindo ao observador identificar os seus membros simultaneamente, utilizam este índice (Baird & Whitehead, 2000; Gowans *et al.*, 2001).

Teoricamente é possível avaliar qualquer medida de relacionamento para todos os pares de indivíduos numa população, no entanto, na prática, alguns valores podem faltar por diversas razões (Whitehead, 1997). Estes valores constituem uma matriz de associação simétrica, indexada pelos sujeitos da população. Esta matriz de associações constitui a representação da estrutura social da população (Whitehead, 1997).

Para simplificar e ilustrar as matrizes de associação, os métodos que grande parte dos trabalhos preferem são a análise de *clusters* e os sociogramas (Whitehead & Dufault, 1999). Por norma as análises de *clusters* são hierárquicas, de modo a que os resultados possam ser ilustrados por um dendograma (Whitehead & Dufault, 1999). Estes são mais adequados para os casos de estarem presentes estruturas sociais organizadas hierarquicamente, em termos dos valores das associações. Na análise dos dendogramas deste estudo optou-se pelo método de ligação completa que mede a similaridade entre dois *clusters* através dos seus membros mais afastados e não pelo seu vizinho mais próximo, como na ligação simples (Scott, 1991). O método de ligação completa identifica com mais facilidade os *clusters* mais compactos e homogéneos (Scott, 1991). Ao enfatizar as conexões entre

clusters, o método de ligação simples pode mascarar a existência de importantes divisões na rede social (Scott, 1991)

Neste trabalho é calculada a frequência de associações entre indivíduos, sendo de seguida tabelada em matrizes diádicas de co-ocorrência. As correlações de Pearson providenciam medidas de similaridade dos perfis individuais. Esta matriz de correlação é analisada utilizando os procedimentos de “*clustering*” de ligação hierárquica média e completa para identificar subgrupos socialmente distintos, e apresentada sob a forma de dendograma. Esta análise encontra-se amplamente desenvolvida nos estudos de interações da ontogenia social (Santos & Winegar, 1999; Strayer, 1981; Strayer & Santos, 1996).

Os roazes foram identificados como membro da mesma unidade social quando os índices de similaridade “*pair-wise*” entre os outros membros do *cluster* excediam as expectativas esperadas ($p < 0,05$). Estes resultados separaram indivíduos cujos padrões de associação não eram similares a qualquer outro membro que se encontre incluído nos subgrupos sociais. As análises de Qui-quadrado, de densidade relativa de associações entre membros de subgrupos, distinguiu as agregações de subgrupos dos subgrupos coesos, em termos da preferência intra-grupo significativa. Este critério possibilitou a distinção de três tipos de membros:

Membros de subgrupos coesos: roazes cujo o seu perfil de associação se aproxima mais de uma subdivisão de membros e que o total das associações entre os seus membros é mais elevado que o esperado pelo acaso ($\text{Chi}^2 (1) > 10,51$, $p < 0,001$).

Membros de agregações: indivíduos associados numa subdivisão de membros, mas nenhum dos membros do subgrupo tem uma densidade de associações juntas significativamente mais elevada do que o acaso ($\text{Chi}^2 (1) < 10,51$, $p > 0,001$).

“Paramétricos”: sujeitos cujo perfil de associação não se assemelha a nenhum outro membro.

CO-OCORRÊNCIA DAS ASSOCIAÇÕES

Após a selecção de todos os registos de proximidade entre os 32 indivíduos adultos desta comunidade, procedeu-se à elaboração de uma matriz diádica de co-ocorrência. Esta matriz constitui um procedimento essencial para uma descrição estrutural da organização afiliativa. A matriz diádica de co-ocorrência resume para cada sujeito a sua frequência de associação com outro membro da comunidade. As

frequências de associação entre os sujeitos associados, verificadas ao longo de todo o período de estudo foi tabelada numa matriz simétrica de co-ocorrência (Tabela 7).

SIMILARIDADE DOS PERFIS DE ASSOCIAÇÃO

O procedimento seguinte nestas análises socio-estruturais consiste em examinar a similaridades os perfis associativos presentes nas matrizes de co-ocorrência. Neste estudo, em vez da utilização das distâncias euclidianas, foram aplicados os índices de similaridade para reflectir os padrões de ligação entre os membros de uma rede social (Scott, 1990). Foram usados coeficientes de correlação de Pearson para indexar as variações semelhantes dos padrões de associação presentes nas matrizes diádicas de co-ocorrência. Estes coeficientes de correlação revelam medidas de similaridade dos perfis de associação dos sujeitos analisados, resultando na tabela de similaridade (Tabela 8).

Tabela 8 – Tabela de Similaridade de perfis de associação.

| Sexo | AGU | ALC | BUM | CAR | COV | CUR | DEN | ELE | FAC | FAR | FUG | GEM | GOR | HUB | JAN | JOL | LIS | LUA | MAM | MIL | MUR | QUA | RED | TAL | THO | TIP | TOQ | TRU | TUB | UMM | VIT | VEL | |
|------|------|------|------|------|-------|-------|-------|------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| F | 1,00 | 0,20 | 0,76 | 0,53 | -0,01 | -0,09 | 0,66 | 0,63 | 0,46 | 0,08 | -0,06 | -0,26 | 0,40 | 0,03 | 0,31 | 0,27 | 0,46 | 0,08 | -0,11 | -0,09 | 0,43 | 0,03 | 0,50 | 0,07 | 0,38 | 0,48 | 0,38 | 0,42 | 0,19 | 0,68 | -0,19 | -0,10 | |
| ? | | 1,00 | 0,38 | 0,13 | 0,10 | -0,19 | 0,30 | 0,12 | 0,41 | -0,18 | -0,28 | -0,23 | 0,38 | 0,39 | 0,34 | -0,14 | 0,34 | 0,43 | -0,18 | 0,03 | 0,31 | -0,26 | 0,03 | 0,47 | 0,17 | 0,35 | 0,26 | 0,06 | 0,39 | 0,34 | -0,25 | 0,09 | |
| F | | | 1,00 | 0,59 | -0,03 | -0,25 | 0,68 | 0,46 | 0,45 | -0,20 | -0,01 | -0,31 | 0,46 | 0,02 | 0,20 | 0,25 | 0,56 | 0,07 | 0,00 | -0,04 | 0,47 | 0,13 | 0,19 | 0,18 | 0,40 | 0,54 | 0,22 | 0,43 | 0,22 | 0,61 | -0,34 | -0,12 | |
| M | | | | 1,00 | -0,27 | -0,23 | 0,32 | 0,09 | 0,27 | 0,30 | 0,22 | -0,23 | 0,20 | 0,20 | 0,21 | -0,07 | 0,17 | 0,09 | 0,04 | 0,04 | 0,45 | 0,08 | 0,27 | 0,05 | 0,51 | 0,47 | 0,26 | 0,20 | 0,08 | 0,41 | -0,09 | 0,12 | |
| ? | | | | | 1,00 | 0,51 | -0,17 | 0,05 | -0,21 | -0,24 | -0,02 | 0,22 | -0,13 | -0,21 | -0,25 | 0,34 | -0,18 | -0,17 | -0,20 | -0,06 | -0,05 | 0,05 | -0,16 | -0,03 | -0,11 | -0,09 | -0,26 | 0,13 | -0,24 | 0,01 | 0,27 | 0,15 | |
| ? | | | | | | 1,00 | -0,21 | 0,05 | -0,26 | -0,02 | 0,40 | 0,60 | -0,23 | -0,15 | -0,16 | -0,10 | -0,30 | -0,14 | 0,07 | -0,02 | -0,26 | 0,23 | 0,09 | -0,22 | -0,23 | -0,13 | 0,15 | 0,24 | -0,26 | -0,20 | 0,49 | -0,12 | |
| F | | | | | | | 1,00 | 0,73 | 0,43 | 0,07 | 0,07 | -0,29 | 0,41 | 0,08 | 0,34 | 0,07 | 0,69 | 0,07 | -0,14 | -0,08 | 0,56 | -0,02 | 0,33 | -0,07 | 0,24 | 0,44 | 0,25 | 0,46 | 0,21 | 0,54 | -0,26 | 0,18 | |
| F | | | | | | | | 1,00 | 0,54 | 0,17 | 0,28 | -0,16 | 0,49 | 0,12 | 0,32 | 0,34 | 0,46 | 0,08 | 0,05 | -0,02 | 0,61 | 0,33 | 0,55 | 0,07 | 0,41 | 0,42 | 0,35 | 0,72 | 0,21 | 0,38 | -0,17 | -0,01 | |
| ? | | | | | | | | | 1,00 | 0,18 | -0,05 | -0,32 | 0,85 | 0,51 | 0,64 | 0,02 | 0,39 | 0,60 | 0,01 | 0,08 | 0,55 | 0,00 | 0,62 | 0,61 | 0,66 | 0,77 | 0,68 | 0,27 | 0,63 | 0,52 | -0,29 | 0,10 | |
| F | | | | | | | | | | 1,00 | 0,32 | -0,01 | 0,09 | 0,21 | 0,23 | 0,08 | -0,02 | 0,24 | 0,51 | 0,47 | 0,19 | 0,60 | 0,48 | 0,15 | 0,43 | 0,21 | 0,24 | 0,26 | -0,01 | 0,03 | 0,16 | 0,06 | |
| F | | | | | | | | | | | 1,00 | 0,40 | -0,16 | -0,21 | -0,27 | 0,20 | -0,12 | -0,24 | 0,22 | -0,15 | 0,13 | 0,42 | 0,15 | -0,23 | 0,20 | -0,12 | -0,11 | 0,52 | -0,12 | -0,10 | 0,35 | 0,09 | |
| F | | | | | | | | | | | | 1,00 | -0,31 | -0,23 | -0,30 | -0,01 | -0,32 | -0,20 | 0,30 | -0,07 | -0,23 | 0,21 | -0,09 | -0,24 | -0,14 | -0,24 | -0,30 | 0,08 | -0,30 | -0,30 | 0,83 | 0,00 | |
| F | | | | | | | | | | | | | 1,00 | 0,62 | 0,75 | 0,11 | 0,65 | 0,63 | -0,16 | 0,29 | 0,56 | 0,02 | 0,55 | 0,68 | 0,60 | 0,63 | 0,68 | 0,15 | 0,37 | 0,47 | -0,32 | 0,04 | |
| F | | | | | | | | | | | | | | 1,00 | 0,68 | -0,12 | 0,13 | 0,94 | -0,12 | 0,40 | 0,22 | -0,09 | 0,26 | 0,79 | 0,36 | 0,44 | 0,78 | -0,19 | 0,20 | 0,22 | -0,19 | 0,38 | |
| ? | | | | | | | | | | | | | | | 1,00 | 0,68 | -0,12 | 0,13 | 0,94 | -0,12 | 0,40 | 0,22 | -0,09 | 0,26 | 0,79 | 0,36 | 0,44 | 0,72 | -0,08 | 0,46 | 0,25 | -0,31 | 0,24 |
| ? | | | | | | | | | | | | | | | | 1,00 | 0,10 | 0,53 | 0,62 | -0,16 | 0,26 | 0,39 | -0,06 | 0,37 | 0,54 | 0,47 | 0,54 | 0,72 | -0,08 | 0,46 | 0,25 | -0,31 | 0,24 |
| ? | | | | | | | | | | | | | | | | | 1,00 | 0,15 | -0,10 | 0,14 | -0,09 | 0,26 | 0,35 | -0,14 | -0,03 | 0,42 | 0,13 | 0,03 | 0,23 | -0,09 | 0,09 | -0,17 | -0,09 |
| M | | | | | | | | | | | | | | | | | | 1,00 | 0,26 | -0,28 | 0,04 | 0,48 | -0,22 | 0,19 | 0,14 | 0,38 | 0,39 | 0,22 | 0,17 | 0,48 | 0,55 | -0,32 | 0,16 |
| M | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 1,00 | -0,13 | 0,24 | 0,21 | -0,16 | 0,41 | 0,86 | 0,40 | 0,61 | 0,66 | -0,13 | 0,47 | 0,12 | -0,26 | 0,07 |
| F | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 1,00 | 0,31 | -0,07 | 0,81 | 0,28 | -0,03 | 0,07 | 0,09 | 0,00 | 0,43 | -0,18 | -0,27 | 0,26 | -0,24 |
| ? | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 1,00 | 0,08 | 0,24 | 0,34 | 0,45 | 0,23 | 0,26 | 0,35 | 0,04 | -0,20 | 0,05 | 0,03 | 0,04 |
| M | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 1,00 | -0,02 | 0,22 | 0,15 | 0,68 | 0,46 | 0,25 | 0,37 | 0,46 | 0,65 | -0,33 | 0,18 |
| F | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 1,00 | 0,40 | -0,03 | 0,21 | 0,08 | 0,12 | 0,40 | -0,21 | -0,15 | 0,19 | -0,26 |
| F | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 1,00 | 0,39 | 0,67 | 0,51 | 0,60 | 0,50 | 0,15 | 0,35 | 0,04 | 0,03 |
| ? | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 1,00 | 0,41 | 0,51 | 0,70 | -0,05 | 0,31 | 0,30 | -0,23 | -0,02 |
| ? | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 1,00 | 0,76 | 0,63 | 0,22 | 0,15 | 0,53 | -0,25 | 0,05 |
| ? | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 1,00 | 0,74 | 0,19 | 0,30 | 0,50 | -0,32 | -0,03 |
| ? | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 1,00 | 0,04 | 0,21 | 0,39 | -0,21 | 0,20 |
| ? | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 1,00 | -0,03 | 0,21 | 0,05 | 0,10 |
| F | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 1,00 | 0,33 | -0,22 | 0,12 |
| ? | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 1,00 | -0,27 | -0,03 |
| M | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 1,00 | -0,16 |
| F | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 1,00 | -0,16 |
| ? | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 1,00 | -0,16 |

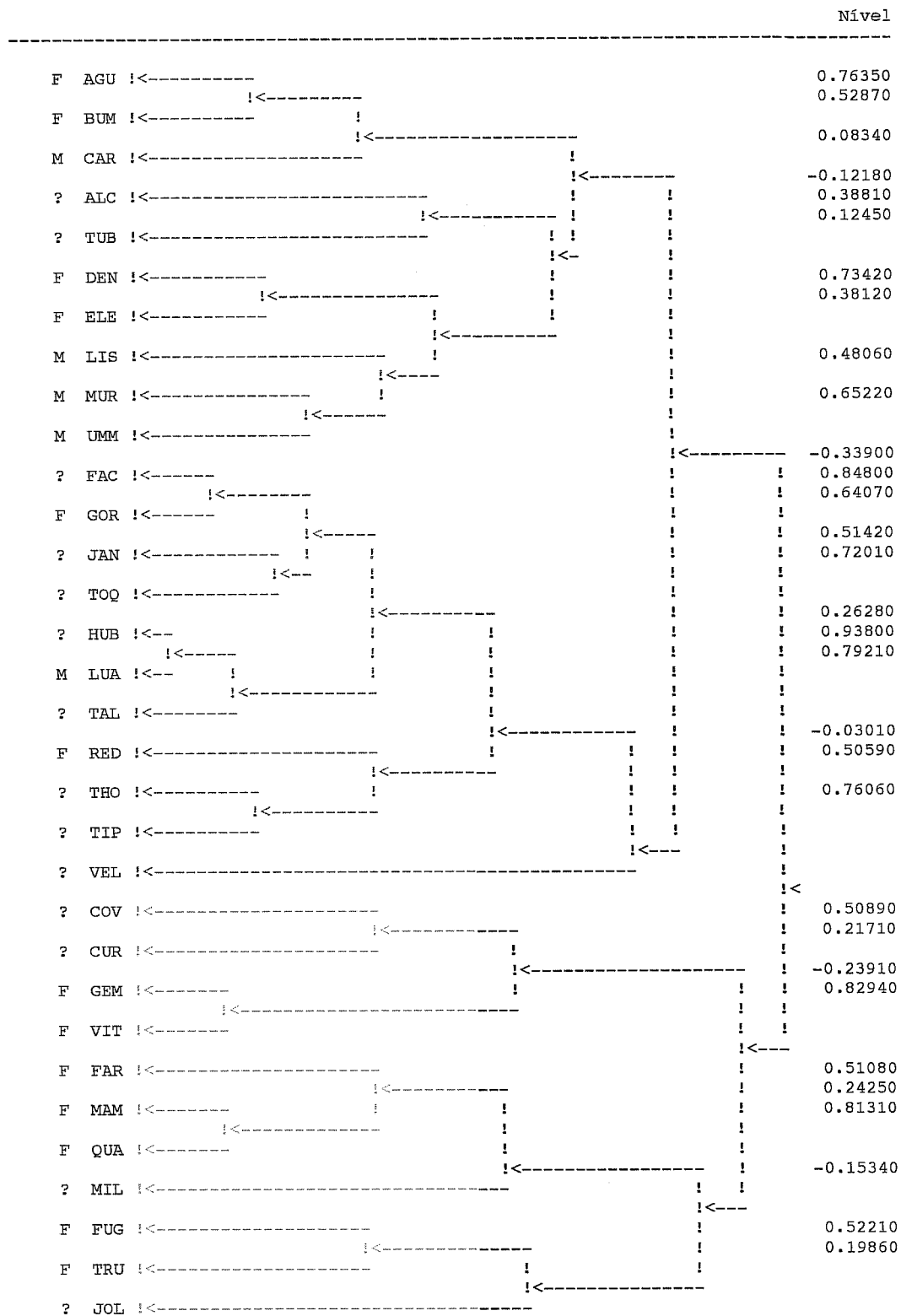
IDENTIFICAÇÃO DAS REDES AFILIATIVAS

As matrizes de similaridade são analisadas utilizando os procedimentos de *clusters* hierárquicos de ligação completa. Os dendogramas resultantes permitem uma representação simplificada dos resultados destas análises. Cada roaz foi colocado no mesmo subgrupo quando índices de “*pair-wise*” de similaridade entre os membros do *cluster* exerceram significativamente o acaso ($p < 0,05$). O ponto a partir do qual os valores de similaridade no dendograma separam os animais dos que se encontram incluídos no subgrupo.

O dendograma dos perfis de associação (Figura 3) divide a comunidade em três grandes ramificações com aproximadamente o mesmo tamanho. A análise da rede social revelou um total de 12 unidades sociais: 7 subgrupos coesos, 2 agregações de subgrupos e 3 indivíduos que não se encontram associados, que podemos assumir como indivíduos solitários.

O dendograma parece indicar dois padrões distintos de associações entre os membros da comunidade, o primeiro caracteriza-se por ser mais restrito e o outro mais generalista nos relacionamentos entre os seus membros.

Figura 3 - Dendograma de similitudes com ligação completa (1,0)



A análise de redes sociais revela um total de 12 unidades, das quais sete são subgrupos coesos, dois subgrupos agregados e três indivíduos isolados (JOL, MIL e VEL). A análise de redes sociais revela um total de 12 unidades, sete subgrupos coesos, dois 2 subgrupos de animais agregados e três indivíduos que não se encontram associados, nem com o seu perfil de associações semelhante a mais nenhum outro animal. Praticamente um terço (11) dos membros desta comunidade encontram-se bastante isolados dos restantes elementos, que por sua vez se encontram divididos em três pequenos grupos de dois ou três indivíduos. Os restantes dois terços (21) apresentam-se distribuídos por unidades maiores. Um dos agrupamentos possui 7 indivíduos, depois existe uma unidade de tamanho médio com 5, mais 3 pequenos grupos com dois ou três animais e mais 3 animais quase isolados, dois deles encontram-se associados com valores muito baixos.

A análise de "cluster" encontra-se distribuída em três grandes ramificações com uma dimensão muito semelhante. A primeira ramificação é formada por três subgrupos, um dos quais é composto por duas fêmeas (AGU e BUM) e um macho (CAR). A associação de similitude mais forte verifica-se entre as duas fêmeas, mas o macho possui também uma associação próxima com estas duas fêmeas ($r > 0.50$). A associação entre ALC e TUB é demasiado fraca para ser considerada como um subgrupo, estes animais surgem juntos por devido à sua associação com os mesmos indivíduos. Os restantes cinco animais (DEN, ELE, LIS, MUR e UMM) consiste num uma unidade mista, com machos e fêmeas, embora as associações mais fortes se estabeleçam entre indivíduos do mesmo género. Com um par de fêmeas (DEN, ELE) e um trio de três machos (LIS, MUR e UMM).

Dois subgrupos e um animal solitário (VEL) compõem a segunda ramificação. Este subgrupo é também uma unidade mista, com machos e fêmeas. Um destes subgrupos constitui a maior unidade presente neste dendograma, com sete indivíduos (FAC, GOR, JAN, TOQ, HUB, LUA e TAL), com elevados valores de similitude entre si. É nesta unidade também que se regista o valor mais elevado (0,94) de similitude numa díade (HUB e LUA), considerando o HUB um macho seria entre indivíduos do mesmo sexo. O outro subgrupo consiste em três indivíduos (RED, THO e TIP), considerando THO e TIP como presumíveis machos, pelas razões acima indicadas, esta seria mais uma subunidade mista. No entanto, os valores mais elevados de similitudes registam-se entre THO e TIP. Pela análise de densidades das associações estes dois subgrupos parecem que se encontram bastante associados, demonstrando um relacionamento semelhante com outros membros da comunidade.

A terceira ramificação é composta por onze animais e é provavelmente a mais peculiar e compreensível em termos das suas associações. Este agrupamento encontra-se dividido em quatro pequenos subgrupos e mais dois animais isolados (MIL e JOL). Esta ramificação possui o mais baixo número de associações a um nível significativo, com apenas cinco, em comparação com as sete da primeira ramificação e oito da segunda. No entanto, os mais elevados índices de similitude ($r > 0,75$) registam-se em díades de animais do mesmo sexo. Três destes quatro subgrupos são compostos por fêmeas (GEM e VIT; FAR, MAM e QUA; FUG e TRU). Estes demonstram ser bastante semelhantes nos seus padrões de associação dentro do seu subgrupo, ramificação e também comparativamente com os restantes membros da comunidade. Destas associações entre fêmeas apenas duas destas são com um elevado nível de correlação ($r > 0,75$), as restantes associações possuem fracos níveis de similitude. No entanto, a fêmea TRU é uma exceção, porque estabelece associações com todas as fêmeas das outras ramificações (AGU, BUM e ELE). Os indivíduos COV e CUR, pertencentes a esta ramificação, encontram-se no mesmo subgrupo apenas devido à similitude dos seus relacionamentos com os outros membros da sua ramificação e tal como os indivíduos ALC e TUB, não chegam a formar um verdadeiro subgrupo, mas talvez se possam tratar de fêmeas dado o seu perfil associativo.

Este dendograma demonstra que as associações com um elevado nível de correlação ($> 0,60$), consistem em 10 díades entre animais pertencentes ao mesmo género. Destes apenas duas díades são entre fêmeas, a maioria pertence a associações entre machos, sendo o valor mais elevado registado entre um macho e um presumível macho (LUA e HUB, respectivamente).

DENDOGRAMAS PARCIAIS

Os dendogramas de similitude dos perfis de associação respeitantes às metades parciais (início e fim do período de estudo) demonstram uma presença consistente de três ramificações e uma estabilidade consistente dos seus membros, a maioria (60%) mantém-se nas ramificações originais. No entanto, verificou-se uma considerável flutuação dos membros dos subgrupos dentro de cada ramificação.

Estes dendogramas permitem ainda ilustrar que ao longo de dez anos ocorreram alguns padrões de agrupamento e que estes não se alteraram muito ao longo o período de estudo. Os dendogramas parciais possibilitam uma boa forma de analisar esta estabilidade (ver Anexos A e B, primeiro e segundo período respectivamente).

ÍNDICE "HALF-WEIGHT"

O dendograma dos coeficientes de associação "*half-weight*" (ver Anexos C e D) não difere muito em termos da composição das ramificações e na composição das díades, 26 (81%) dos indivíduos permanecem nas mesmas ramificações e 20 (69%) mantêm-se nos mesmos subgrupos. Em termos de *clusters* com valores significativos apenas duas díades apresentam um coeficiente de associação superior a 0,20, tendo os coeficientes de associação dos restantes 23 relacionamentos permanecido num nível entre 0,10 < 0,20.

COMPARAÇÃO ENTRE A ANÁLISE DE SIMILARIDADE DOS PERFIS DE ASSOCIAÇÃO E O ÍNDICE "HALF-WEIGHT"

A matriz de co-ocorrência e a tabela de similaridade dos perfis de associação (7 e 8, respectivamente) demonstram claramente valores mais elevados em comparação com a matriz "*half-weight*" de coeficientes de associação (ver Anexos C e D). As análises "*half-weight*" de coeficientes de associação identificaram apenas 25 díadas a um nível significativo com este índice, contrastando com as 103 obtidas pelo índice de perfis de similitude de associações.

ANÁLISE DA TABELA DE RECIPROCIDADE



A preferência no padrão de associação é também exibida pelas “Preferências Recíprocas” e “Preferências Unidireccionais” (Tabela 9), onde mais de metade das vezes são em direcção a outras fêmeas. Isto é claramente o oposto do que acontece com os machos, em que as suas preferências são também as fêmeas e para “presumíveis machos”.

As percentagens de associações entre indivíduos verificadas dentro e entre as ramificações variaram bastante consoante a ramificação. Os membros da segunda ramificação têm largamente mais elevado o número de associações e a percentagem de associações entre membros da ramificação (66,4%). Os membros da primeira ramificação associam-se igualmente entre si (43,5%) e com os elementos da segunda ramificação (42,5%). Estas duas ramificações associam-se esporadicamente com a terceira ramificação, cujas associações entre os seus membros se estabelecem em quase metade das vezes entre si (47,7%). A Tabela 9 demonstra as preferências diádicas nos perfis individuais de associação através de médias das análises de χ^2 ($\text{Chi}^2 (1) > 10,51, p < 0,001$). No que diz respeito às preferências recíprocas, 57% são entre os subgrupos e 77% estabelecem-se entre as ramificações. Em relação às preferências unidireccionais, 48,5% verificaram-se entre as ramificações e apenas 18% entre subgrupos.

Tabela 9 - Tabela de Reciprocidade

ALVOS

| Sexo | F | F | M | ? | ? | F | F | M | M | M | ? | F | ? | ? | M | ? | ? | F | ? | ? | ? | ? | F | F | F | F | F | ? | F | F | ? | | | | |
|------|-----|-------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|---|-----|---|
| ID | AGU | BUM | CAR | ALC | TUB | DEN | ELE | LIS | MUR | UMM | FAC | GOR | JAN | TOQ | LUA | HUB | TAL | RED | THO | TIP | VEL | COV | CUR | GEM | VIT | FAR | MAM | QUA | MIL | FUG | TRU | JOL | | | |
| F | AGU | X 1 1 | | | | | | | 1 | | | | | | | | | | 1 | 1 | | | | | | | | | | | | | 5 | | |
| F | BUM | 1 X | | | | | | | 1 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 2 | |
| M | CAR | 1 | X | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 1 | |
| ? | ALC | | | X | | | | | | | | | | | | 1 | | | | | | | | | | | | | | | | | | 1 | |
| ? | TUB | | | | X | | | | | | 1 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 1 | |
| F | DEN | 1 | | | | X | | | | 1 | | | | | | | | | | 1 | | | | | | | | | | | | | | 3 | |
| F | ELE | | | | | | X | | 1 | | | | | | | | | | | 1 | | | | | | | | | | | | | | 3 | |
| M | LIS | | | | | | | X | 1 | 1 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 2 | |
| M | MUR | 1 | | | | 1 | 1 | | X | | 1 | 1 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 5 | |
| M | UMM | | | | | 1 | | | | X | | | | | | | | | | | 1 | | | | | | | | | | | | | 2 | |
| ? | FAC | | | | | | | | 1 | | X | 1 | 1 | 1 | | | | | | 1 | | | | | | | | | | | | | | 5 | |
| F | GOR | | | | | | | | 1 | | 1 | X | | | | 1 | | | | | | | | | | | | | | | | | | 3 | |
| ? | JAN | | | | | | | | | | 1 | 1 | X | | 1 | | 1 | | | | | | | | | | | | | | | | | 4 | |
| ? | TOQ | | | | | | | | | | 1 | | | X | 1 | | | | | 1 | 1 | | | | | | | | | | | | | 5 | |
| M | LUA | | | | | | | | | | | | | 1 | X | 1 | 1 | | | | | | | | | | | | | | | | | 3 | |
| ? | HUB | | | | | | | | | | 1 | | | | 1 | X | 1 | | | | | | | | | | | | | | | | | 3 | |
| ? | TAL | | | | | | | | | | | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | X | | | | | | | | | | | | | | | | | 4 | |
| F | RED | | | | | | | | | | 1 | | 1 | | | | | X | 1 | | | | | | | | 1 | | | | | | | 4 | |
| ? | THO | 1 | | | | | 1 | | | | 1 | | 1 | | | | | 1 | X | 1 | | | | | | | | | | | | | | 6 | |
| ? | TIP | 1 | | | | | | | | 1 | 1 | 1 | 1 | | | | | | 1 | X | | | | | | | | | | | | | | 6 | |
| ? | VEL | | | | | 1 | | | | | | | | | | | | | | | | X | 1 | | | | | | | | | | | 2 | |
| ? | COV | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | X | | | | | | | | | | | | 0 | |
| ? | CUR | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | X | | | | | | | | | | | 1 | |
| F | GEM | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | X | 1 | | | | | | | | | 2 | |
| F | VIT | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 1 | X | | | 1 | | | | | | 4 | |
| F | FAR | | | | | | | | | | | | 1 | | | | 1 | 1 | | | | | | | X | 1 | 1 | | | | | | | 6 | |
| F | MAM | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 1 | X | 1 | | | | | | | 3 | |
| F | QUA | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 1 | | X | | | | | | | 3 | |
| ? | MIL | | | | | | | | | | | | 1 | | | | | | | | | | | | 1 | | | X | | | | | | 2 | |
| F | FUG | | | | | | 1 | | | | | | | | | | | | | | | | 1 | | | | | | | | | | | | 4 |
| F | TRU | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 2 |
| ? | JOL | | | | | | | 1 | 1 | | | | | | | | | | | | | | | | | 1 | 1 | | | | | | | | 6 |
| | | 6 | 1 | 2 | 0 | 0 | 2 | 5 | 0 | 7 | 3 | 7 | 6 | 2 | 8 | 4 | 4 | 5 | 6 | 8 | 4 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 4 | 2 | 5 | 0 | 4 | 0 | 4 | 103 | |

 Preferências recíprocas
 Preferências unilaterais

DISCUSSÃO

O presente estudo demonstra a existência de padrões de associação completamente distintos entre os membros da comunidade de roazes do Sado. É possível verificar nos diferentes dendogramas, tanto no que representa a totalidade dos anos analisados como nos parciais, constituídos pelas duas metades temporais desta amostra de 10 anos. Esta diferenciação encontra-se relacionada com diversos factores. O sexo juntamente com a idade, condição reprodutiva, relacionamentos de parentesco e histórias afiliativas, parecem ser os factores mais importantes na base da organização social destas sociedades (Wells *et al.*, 1987; Smolker *et al.*, 1992). Estes resultados sugerem que existe uma diferenciação distinta nas associações de machos e fêmeas desta comunidade.

O sexo parece ser um dos factores mais importantes na base destes padrões de associação. À semelhança de outras comunidades, o sexo, juntamente com a idade, a condição reprodutiva, os relacionamentos familiares e os antecedentes afiliativos parecem ser os parâmetros organizadores das estruturas sociais das comunidades de roazes. Verifica-se neste estudo que todos os subgrupos com fortes associações (8) entre os seus membros ($> 0,7$) com indivíduos do mesmo género, à excepção de FAC e GOR, porque se desconhece o sexo de FAC. Provavelmente, também o trio (HUB, LUA e TAL) é constituído por machos. HUB e TAL para além de possuírem as suas barbatanas dorsais bastante marcadas, o que geralmente resulta de interações agonísticas interespecíficas, comuns entre machos (Wells *et al.*, 1987; Wells, 1991), nunca foram vistos com crias (desde 1981).

Pela análise de reciprocidade é também possível verificar que todos os machos confirmados (CAR, LIS, LUA, MUR e UMM) encontram-se em subgrupos mais dinâmicos, com coeficientes de associação entre si mais elevados e com uma vasta rede de associações, como se verifica noutras comunidades (Connor *et al.*, 2000; Rossbach & Herzing, 1999; Smolker *et al.*, 1992; Wells *et al.*, 1987; Wells, 1991). Enquanto que a maioria das fêmeas (FAR, FUG, GEM, MAM, QUA, TRU e VIT), como se verificou através do dendograma e da tabela de reciprocidade, apresentam estruturas sociais mais restritas a pequenos subgrupos e entre si mesmas.

O padrão das associações entre a maioria das fêmeas desta comunidade é caracterizado por três aspectos: (i) o baixo nível de similitude nas associações, (ii) a tendência para formarem pequenos subgrupos com duas ou três fêmeas e (iii) as suas interações com outras fêmeas não são transitivas, ou seja, a fêmea A associa-se com a B e a fêmea B com a C, mas A não se associa com C (Smolker *et al.*, 1992; Connor *et al.*, 2000). Este último item indica que a estrutura destas

associações se assemelha mais a uma linha do que à vasta rede social constituída pelos machos. É possível estabelecer comparações entre estas associações e a fluidez das interações verificadas entre as fêmeas em Sarasota (Well *et al.*, 1987). Além disso, todos estes aspectos são observados também na comunidade de Shark Bay (Smolker *et al.*, 1992).

Em relação às fêmeas da amostra em análise, de uma forma geral, as suas díades parecem mais fracas e mais pequenas quando comparadas com as dos machos. Esta tendência encontra-se bem ilustrada na terceira ramificação, a mais restritiva, sendo na sua maioria constituída por fêmeas (63,64%), as quais possuem associações mais fortes de dois ou três animais.

A maioria das fêmeas da terceira ramificação possui bastantes associações cujo coeficientes de correlação é negativo. Estas apresentam ainda um padrão muito restrito de associação entre si, podendo significar que tendem a estabelecer associações transitivas com outras fêmeas da mesma ramificação.

Na amostra analisada no presente estudo, os subgrupos constituídos maioritariamente por machos ou presumíveis machos são de maiores dimensões, quando comparados com as unidades de fêmeas, o que pode dever-se à possibilidade de poderem formar alianças e coligações entre eles, como se verifica em Shark Bay (Connor *et al.*, 1992; Connor *et al.*, 2000).

Nestes relacionamentos é possível observar pelo menos dois padrões de associação: o estabelecimento de associações apenas com outros machos ou a constituição preferencial de relacionamentos mais próximos com os outros machos e algumas fêmeas.

Nos estudos realizados em Sarasota e Shark Bay foram também descritos dois padrões de associação distintos entre os machos. Em Sarasota é possível encontrar machos solitários ou em duos ou trios (Well *et al.*, 1987; Wells, 1991).

Em Shark Bay os machos parecem adoptar estratégias mais complexas, pois tendem a formar alianças estáveis com mais um ou dois machos, podendo ainda formar coligações. Pode ainda acontecer que as alianças se associam a outras alianças, constituindo uma dinâmica "super aliança" (Connor *et al.*, 1992; Connor *et al.*, 1999; Connor *et al.*, 2000).

No Sado é provável que exista uma mistura destes dois tipos de associações entre machos. Os machos em análise no presente estudo constituem subgrupos de maiores dimensões e com valores de similitude mais elevados. De facto, a grande unidade parece ser constituída maioritariamente por machos ou presumíveis machos (HUB, JAN, TAL, THO, TIP e TOQ). Este padrão é sobretudo visível na segunda ramificação.

Apesar da maioria das associações ser estabelecida pelo género sexual, existem muitos relacionamentos entre machos e fêmeas. A segunda ramificação, que contém as associações mais próximas, possui tanto fêmeas como machos. No entanto, devido ao facto destas fêmeas não terem tido crias durante todo o período de amostra, podem ter-se associado como animais não-reprodutivos.

Os elevados níveis de correlação entre machos e fêmeas observados no presente estudo também poderão dever-se ao facto de a maioria das observações terem ocorrido durante a época reprodutiva. O estado reprodutivo das fêmeas pode afectar a sua atractividade (Smolker *et al.*, 1992). Este tipo de associação poderá também dever-se à necessidade de defenderem as crias de infanticídio por parte dos machos. A pequena dimensão desta comunidade pode também conduzir a um aumento das associações machos-fêmeas entre os membros da comunidade.

As análises "*split-half*" (a inicial e a final), representadas nos dendogramas (Anexos A e B), demonstram um padrão dinâmico, pois embora com uma certa estabilidade consistente, mantêm-se a divisão em três ramificações. As três principais ramificações dos dendogramas, respeitantes à primeira metade do período de estudo e à metade final, não sofrem grandes alterações na sua constituição.

O facto de que nem todos os membros dos grupos terem sido fotografados significa que nem todos os indivíduos associados se encontram identificados. O facto desta amostragem apenas se referir a um conceito restrito de associações e não a membros de grupo, por exemplo, terá resultado numa subamostragem dos índices de associação. Esta consiste numa das razões da preferência pelo índice da similaridades de perfis de associação para a análise deste tipo de dados. Esta metodologia revela uma imagem simplificada do dendograma da estrutura social desta comunidade a partir de uma amostragem limitada. Este índice não se refere apenas ao número de vezes que cada animal é observado com outro, mas também compara todas as diferentes associações de cada indivíduo, isto é, o seu perfil associativo.

Não existem dúvidas de que para uma melhor compreensão da organização social da comunidade de roazes do Sado seria necessário aceder à determinação do relacionamento familiar, do género e da idade de cada um dos seus membros. No entanto, as mudanças constantes de tamanho e composição das unidades sociais verificadas no campo, próprio das sociedades fissão-fusão, demonstram a presença de uma dinâmica de padrões de associação estáveis e distintos, tal como em Sarasota e Shark Bay. A dinâmica das associações dentro e entre as ramificações do dendograma, referente a todo o período, também ilustra os relacionamentos existentes numa pequena sociedade fissão-fusão.

A frequência das associações desta comunidade com outros roazes na área adjacente ao estuário, sugere a existência de uma segunda comunidade, o que permite considerar a hipótese de migração de animais ou fenómenos de infanticídio. Apesar de se desconhecer o impacto de ambas, é de supor que tenham algum papel na estrutura desta comunidade.

É possível observar que cada comunidade acrescenta diferentes tipos de estrutura e de comportamentos sociais. Esta diversidade de relacionamentos sociais pode ser o resultado da adaptação a uma série de factores ecológicos, como o tipo de habitat, hábitos alimentares ou de defesa de predadores. Embora estes resultados possam de alguma forma ser comparados com as estruturas observadas em Sarasota e Shark Bay, os aspectos ambientais não podem explicar isoladamente as semelhanças entre estas três comunidades. A área do Sado consiste num habitat estuarino e costeiro, com tipos de presas muito diferentes e com um risco de predação muito baixo, ou talvez inexistente.

Os estrangimentos filogenéticos constituem seguramente um factor importante na estrutura desta comunidade. Como foi já referido, os aspectos como o sexo dos indivíduos, a idade, o *sex ratio*, o estado reprodutivo da comunidade, as estratégias reprodutivas, a dimensão da comunidade e a existência de comunidades vizinhas, são factores decisivos para a organização social deste tipo de sociedades. Existe ainda um terceiro factor, os estrangimentos sociais. Estes têm de ser tidos em consideração na análise da organização de uma sociedade de uma espécie socialmente complexa, como é o caso do roaz. Existem já suficientes evidências de que a aprendizagem, a cooperação, os conflitos e a cognição possuem uma forte influência na vida social destes animais (Connor *et al.*, 2000; Rendell & Whitehead, 2001).

Acima de tudo, todas estas considerações representam um esforço de interpretação, que deverá futuramente ser completado com a determinação de informações sobre o sexo, parentesco e idade, através de métodos já há muito aplicados em pequenos cetáceos, como é o caso das análises genéticas.

Dos 32 roazes regularmente identificados entre 1981 e 1986, 23 continuam a ser observados no estuário e representavam todos os adultos em 1996. Dos restantes nove animais, três tiveram uma morte confirmada e os outros desapareceram ou morreram. Desde 1986 não se registaram novos adultos recrutados por esta comunidade. O envelhecimento dos seus membros e a elevada mortalidade dos juvenis não têm permitido o rejuvenescimento desta comunidade. Devido ao facto de todos estes animais, em 1981 ou em 1986, já serem indivíduos adultos, significa que actualmente se encontram no limite da sua esperança de vida. No caso das

fêmeas, este envelhecimento poderá provocar um menor sucesso reprodutivo (Whitehead & Mann, 2000). Devido ao seu reduzido tamanho, existe ainda um sério risco desta comunidade desaparecer nos próximos anos.

Dada esta reduzida dimensão, a sua área de distribuição e localização numa zona tão humanizada, torna a comunidade de roazes do Sado particularmente vulnerável a toda uma série de ameaças antropogénicas, bem como a qualquer episódio ambiental ou infeccioso esporádico.

O facto desta comunidade ser de uma dimensão anormalmente reduzida poderá ter originado um desproporcionado "sex ratio" e por conseguinte, um sucesso reprodutor extremamente baixo, comparativamente aos verificados noutras comunidades. Por exemplo, a escassez de fêmeas ou a sua baixa reprodutividade ou os dois factores acumulados, poderão originar uma elevada competitividade entre os machos pelo acesso às fêmeas. Este factor poderá gerar uma agressividade elevada entre os seus membros, bem como um maior risco de ocorrência de infanticídio. A mortalidade das crias, provocada pelos machos, poderá pôr em risco a viabilidade de populações com poucos efectivos e com uma natalidade baixa (Patterson *et al.* 1998).

Este trabalho também se deparou com algumas limitações e dificuldades. No presente estudo houve uma grande diversidade de material e técnicas fotográficas, em parte devido à natural evolução da tecnologia disponível. Por outro lado, por se tratar de uma técnica dispendiosa, frequentemente utilizaram-se materiais economicamente mais acessíveis, como o uso das impressões a papel, preterindo os registos em diapositivos.

O facto dos dados utilizados terem sido recolhidos por diferentes autores, com algumas pequenas diferenças no protocolo, poderá ter provocado algumas dificuldades na amostragem.

Também devido à totalidade dos anos de trabalho de campo envolvidos, é provável que se tenham verificado algumas pequenas adaptações metodológicas na recolha do material fotográfico, contudo considera-se que não são suficientes para alterar os resultados aqui analisados.

Dada a escassez de dados para alguns anos, o critério estabelecido poderá ter sido demasiado abrangente para a qualidade das fotografias, levando muitas vezes à inclusão de dados fotográficos com menor qualidade, mas onde a identificação do animal era possível determinar. Esta flexibilidade de critério poderá ter levado a que determinados indivíduos, os mais difíceis de identificar, tenham sido subestimados nas suas frequências e sobretudo nas suas associações, sobrestimando os animais com aspectos mais visíveis e fáceis de identificar para o observador.

O facto deste estudo não analisar as crias e os juvenis da comunidade de roazes do Sado, debruçando-se apenas sobre os animais adultos, limita bastante a profundidade da análise. A restrição a apenas uma classe etária impossibilita qualquer análise sobre a ontogenia social destes animais.

Os dados disponíveis não permitem a determinação rigorosa das progenitoras e um acompanhamento conveniente das suas crias. A escassez de fotos do par mãe-cria, a dificuldade em identificar as crias e os juvenis e a qualidade das fotos determinou este critério.

Não foram utilizados neste estudo longitudinal dados referentes a alguns anos do estudo desta comunidade. Os anos de 1981 a 1985 e o ano de 1994 não foram considerados na análise das associações devido ao reduzido número de dados disponíveis ou porque não foram efectuadas visitas no âmbito deste estudo. Contudo, foram analisados dez anos na totalidade. Trata-se de um período significativo na vida destes animais, constituindo cerca de um terço da sua esperança de vida.

Seria interessante com base nestes dados, analisar as distâncias entre os animais associados a partir dos registos fotográficos e procurar alguma relação entre as diferentes proximidades e o grau de ligação entre esses animais. Outra alternativa, tendo em conta a actual acessibilidade à imagem video de qualidade superior, seria aplicar esta técnica a um suporte de video, permitindo utilizar diversos tipos de amostragens. Desta forma, seria possível uma melhor recolha, qualitativa e quantitativamente, das associações entre os animais.

Apresenta-se também como hipótese para trabalhos futuros, analisar um nível superior de relacionamentos, ou seja, as interacções entre indivíduos, nomeadamente a existência de hierarquias no posicionamento dos animais quando emergem à superfície.

REFERÊNCIAS

- Aldenderfer, M. & Blashfield, R. (1984). *Cluster Analysis*. Newbury Park, CA: Sage Publications.
- Alexander, R. (1974). The evolution social behavior. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 5, 325-383.
- Alexander, R. (1979). *Darwinism and Human Affairs*. Seattle: University of Washington Press.
- Altmann, J. (1974). Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour*, 49, 227-265.
- Au, W. (1993). *The Sonar of Dolphins*. New York: Springer Verlag.
- Axelrod, R. & Hamilton, W. (1981). The evolution of cooperation. *Science*, 211, 1390-1396.
- Baird, R. (2000). The killer whale—foraging specializations and group hunting. In Cetacean societies: field studies of dolphins and whales. In J. Mann, R. C. Connor, P. Tyack & H. Whitehead (Eds.), *Cetacean Societies: Field studies of whales and dolphins* (pp. 127-153). Chicago: University of Chicago Press.
- Baird, R. & Dill, L. (1996). Ecological and social determinants of group size in transient killer whales. *Behavioral Ecology*, 7(4), 408-416.
- Baird, R. & Whitehead, H. (2000). Social organization of mammal-eating killer whales: group stability and dispersal patterns. *Canadian Journal of Zoology*, 78, 2096-2105.
- Baker, K. C., & Smuts, B. (1996). Social relationships of female chimpanzees: Diversity between captive groups. In R. Wrangham, W. McGrew, F. de Waal & P. Heltne (Eds.), *Chimpanzee Cultures* (pp. 227-242). Cambridge: Harvard University Press.
- Ballance, L. (1990). Residence patterns, group organization, and surfacing association of bottlenose dolphins in Kino Bay, Gulf of California, Mexico. In S. Leatherwood & R. Reeves (Eds.), *The Bottlenose Dolphin* (pp. 267-284). San Diego: Academic Press.
- Barata, A & Teles, M. (2000). Aplicação da modelação matemática à gestão dos estuários: o caso do Estuário do Sado. In G. Carvalho, F. Gomes & F. Pinto (Eds.), *Os Estuários de Portugal e os Planos de Bacia Hidrográfica* (pp. 77-96). Porto: Eurocoast.

Barros, N. & Wells, R. (1999). Prey and feeding patterns of resident bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in Sarasota Bay, Florida. *Journal of Mammalogy*, 79(3), 1045-1059.

Barton, R. (1996). Neocortex size and behavioural ecology in primates. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 263, 173-177.

Bateson, G. (1974). Observations of a cetacean community. J. McIntyre (Ed.), *Mind in the Waters*. New York: Charles Scribner's Sons.

Bearzi, G. (1994). Behavioural states: terminology and definitions. In G. Notarbartolo di Sciara, P. Evans, & H. Politi, *Proceedings of the Workshop Methods for the Study of Bottlenose Dolphin in the Wild* (pp. 9-12). Cambridge: European Cetacean Society.

Bearzi, G., Notarbartolo di Sciara, G. & Politi, E. (1997). Social ecology of bottlenose dolphins in the Kvarneric (northern Adriatic Sea). *Marine Mammal Science*, 13(4), 650-668.

Bearzi, G., Politi, E. & Notarbartolo di Sciara, G. (1999). Diurnal behavior of free-ranging bottlenose dolphins in the Kvarneric (northern Adriatic Sea). *Marine Mammal Science*, 15(4), 1065-1097.

Bejder, L., Fletcher, D. & Bräger, S. (1998). A method for testing association patterns of social animals. *Animal Behaviour*, 56, 719-725.

Bernard, C. J. & Thompson, D. (1985). *Gulls and Plovers: The Ecology and Behavior of mixed, Species Feeding Groups*. New York: Columbia University Press.

Best, P.B. (1979). Social organization in sperm whales, *Physeter macrocephalus*. In H.E. Winn & B.L. Olla (Eds.), *Behavior of marine mammals* (pp. 227-289). New York: Plenum Press.

Best, P.B., Canham, P. & Macleod, N. (1984). Patterns of reproduction in sperm whales, *Physeter macrocephalus*. In W. Perrin, R. Brownell Jr. & D. DeMaster (Eds.), *Reproduction in whales, dolphins and porpoises* (pp. 51-79). Report of the International Whaling Commission, Special Issue 6. Cambridge: International Whaling Commission.

Bigg, M. (1982). An assessment of killer whale (*Orcinus orca*) stocks off Vancouver Island, British Columbia. Report of the International Whaling Commission, 32. Cambridge: International Whaling Commission.

Bigg, M., Olesiuk, P., Ellis, G., Ford, J. & Balcomb, K. (1990). Social organization and genealogy of resident killer whales (*Orcinus orca*) in the coastal

waters of British Columbia and Washington State. In P. Hammond, S. Mizroch & G. Donovan (Eds.), *Individual recognition of cetaceans: Use of photo-identification and other techniques to estimate population parameters* (pp. 383-406). Report of the International Whaling Commission, Special Issue 12. Cambridge: International Whaling Commission.

Bräger, S., Wursig, B., Acevedo, A. & Henningsen, T. (1994). Association patterns of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in Galveston Bay, Texas. *J. Mammal.*, 75, 431-437.

Bruxelas, A., Cabeçadas, L. & Rosado, C. (1992). Recursos marinhos e poluição no estuário do Sado. *Estudos de Biologia e Conservação da Natureza* (SNPRCN) 6, 20 pp. Lisboa: Serviço Nacional de Parques, Reservas e Conservação da Natureza.

Cabral, H.N. (1999). Ictiofauna do estuário do Sado. *IPIMAR Scientific and technical reports* 47, 30pp.

Cairns, S. & Schwager, S. (1987). A comparison of association indices. *Animal Behaviour*, 35, 1454-1469.

Caldwell, D. & Caldwell, M. (1972). *The World of the Bottlenose Dolphin*. Philadelphia: J. P. Lippincott.

Caraco, T. & Wolf, L. (1975). Ecological determinants of group sizes of foraging lions. *American Naturalist*, 109, 343-352.

Caro, T. (1994). Ungulate antipredator behaviour: Preliminary and comparative data from African bovids. *Behaviour*, 128, 189-228.

Carpenter, C. (1964). Social behaviour of non-human primates. In C. Carpenter (Ed.), *Naturalistic Behaviour of Non-Human Primates*. University Park: Pennsylvania State University University Press.

Chapais, B. (1992). The role of alliances in social inheritance of rank among female primates. In A. Harcourt & F. de Waal (Eds.), *Alliances and Coalitions in Humans and others Animals* (pp. 29-60). Oxford: Oxford University Press.

Cheney, D. & Wrangham, R. (1987). Predation. In B. Smits, D. Cheney, R. Seyfarth, R. Wrangham & T. Struhsaker (Eds.), *Primate Societies* (pp. 227-239). Chicago: Chicago University Press.

Clutton-Brock, T. (1989). Mammalian mating systems. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 235, 339-372.

- Clutton-Brock, T. & Harvey, P. (1977). Primate ecology and social organization. *J. Zool.*, 183, 1-39.
- Clutton-Brock, T. & Parker, G. (1995). Sexual coercion, harassment and intimidation in animal societies. *Animal Behaviour*, 49, 1345-1365.
- Cockcroft, V. & Ross, J. (1990a). Food and feeding of the Indian Ocean bottlenose dolphin off Southern Natal, South Africa. In S. Leatherwood & R. Reeves (Eds.), *The Bottlenose Dolphin* (pp. 295-308). San Diego: Academic Press.
- Cockcroft, V. & Ross, J. (1990a). Age, growth and reproduction of bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*. *Fishery Bulletin* 88 (2), 289-302.
- Connor, R. (1995). The benefits of mutualism: a conceptual framework. *Biological Review*, 70, 427-457.
- Connor, R. (2000). Group living in whales and dolphins. In J. Mann, R. C. Connor, P. Tyack and H. Whitehead (Eds.), *Cetacean Societies: Field studies of whales and dolphins* (pp. 199-218). Chicago: University of Chicago Press.
- Connor, R.C. (2001). Social relationships in a big-brained aquatic mammal. In L.A. Dugatkin (Ed.), *Model Systems in Behavioral Ecology*. Princeton: Princeton University Press.
- Connor, R., Heithaus M. & Barre, L. (1999). Superalliance of bottlenose dolphins. *Nature*, 371, 571-572.
- Connor, R., Heithaus, M. & Barre, L. (2000). Complex social structure, alliance stability and mating access in a bottlenose dolphin 'super-alliance'. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 268, 263-267.
- Connor, R.C., Mann, J., Tyack, P. & Whitehead, H. (1998). Quantifying brain-behavior relations in cetaceans and primates: A reply. *Trends in Ecology and Evolution*, 13 (10), 408.
- Connor, R.C., Mann, J., Whitehead, H. & Tyack, P. (1998). Social Evolution in toothed whales. *Trends in Ecology and Evolution*, 13 (6), 228-232.
- Connor, R., Read, A. & Wrangham, R. W. (2000). Male reproductive strategies and social bonds. In J. Mann, R. Connor, P. Tyack and H. Whitehead (Eds.), *Cetacean Societies: Field studies of whales and dolphins* (pp. 247-269). Chicago: University of Chicago Press.
- Connor, R.C., Richards, A.F., Smolker, R.A. & Mann, J. (1996). Patterns of female attractiveness in Indian Ocean bottlenose dolphins. *Behaviour*, 133, 37-69.

Connor, R. & Smolker, R. (1996). "Pop" goes the dolphin: A vocalization male bottlenose dolphins produce during consortships. *Behaviour*, 133, 643-662.

Connor, R., Smolker, R. & Richards, A. (1992). Two levels of alliance formation among male bottlenose dolphins (*Tursiops* sp.). *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 89, 987-990.

Connor, R., Smolker, R. & Richards, A. (1992). Dolphin alliances and coalitions. In A. Harcourt & F. de Waal (Eds.), *Alliances and Coalitions in Humans and others Animals* (pp. 415-443). Oxford: Oxford University Press.

Connor, R., Wells, R. Mann, J. & Read., A. (2000). The bottlenose dolphin: social relationships in a fission-fusion society. In J. Mann, R. Connor, P. Tyack & H. Whitehead (Eds.), *Cetacean Societies: Field studies of whales and dolphins* (pp. 91-126). Chicago: University of Chicago Press.

Corkeron, P., Morris, R. & Bryden, M. (1987). Interactions between bottlenose dolphins and sharks in moreton Bay, Queensland. *Aquatic Mammals*, 13, 109-113.

Corkeron, P. (1990). Aspects of the behavioral ecology of inshore dolphins *Tursiops truncatus* and *Sousa chinensis* in Moreton Bay, Australia. In S. Leatherwood & R. Reeves (Eds.), *The Bottlenose Dolphin* (pp. 285-294). San Diego: Academic Press.

Costa, J. & Fitzgerald, T. (1996). Developments in social terminology: semantic battles in a conceptual war. *Trends in Ecology and Evolution*, 11, 285-289.

Crook, J. H. (1970). Social behavior and ethology. In J. Crook (Ed.), *Social Behavior of Birds and Mammals* (pp. 21-40). New York: Academic Press.

Curio, E. (1978). The adaptative significance of avian mobbing. *Z. Tierpsychology*, 48, 175-183.

de Waal, F. B. M. (1996). Conflict as negotiation. In W. McGrew, L. Marchant & T. Nishida (Ed.), *Great Ape Societies* (pp. 159-172). Cambridge: Cambridge University Press.

de Waal, F. & Harcourt, A. (1992). Cooperation in conflict: from ants to anthropoids. In A. Harcourt & F. de Waal (Eds.), *Alliances and Coalitions in Humans and others Animals* (pp. 493-510). Oxford: Oxford University Press.

Defran, R. & Weller, D. (1999). Occurrence, distribution, site fidelity, and school size of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) off San Diego, California. *Marine Mammal Science*, 15(2), 366-380.

dos Santos, M. E. & Lacerda, M. (1987). Preliminary observations of the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) in the Sado estuary (Portugal). *Aquatic Mammals*, 13(2), 65-80.

dos Santos, M. E., Freitas, A. & Silva, A. G. (1997). Long-term preferences for particular habitat subareas by the bottlenose dolphins in the Sado estuary. *European Research on Cetaceans*, 11 (P. Evans, ed.). Cambridge: ECS.

dos Santos, M. E., Xavier, P. & Lázaro, A. (1990a). Measuring surfacing intervals in free-ranging bottle-nosed dolphins. *European Research on Cetaceans*, 4 (P. Evans, ed.). Cambridge: ECS.

Dufault, S., and H. Whitehead. (1993). Assessing the stock identity of sperm whales in the eastern equatorial Pacific. *Rep. int. Whal. Commn* 43, 469-475.

Duffield, D. & Wells, R. (1991). The combined application of chromosome protein and molecular data for the investigation of social unit structure and dynamics in *Tursiops truncatus*. In A. Hoelzel (Ed.), *Genetics ecology of whales and dolphins* (pp. 155-170). Reports of the International Whaling Commission, special issue 13. Cambridge: International Whaling Commission.

Duffield, D. & Wells, R. (2002). The molecular profile of a resident community of bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*. In C. Pfeiffer (Ed.), *Molecular and Cell Biology of Marine Mammals* (3-11). Melbourn, Krieger Publishing.

Dunbar, R. I. M. (1992). Neocortex size as a constraint on group size in primates. *Journal of Human Evolution*, 20, 469-93.

Dunn, D., Barco, S., McLellan, W. & Pabst, D. (1998). Virginia Atlantic bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) strandings: Gross pathological findings in traumatic deaths. Abstract, Atlantic Coast Dolphin Conference, Sarasota, FL.

Essapian, F. (1962). Courtship in the saddle-backed porpoises, *Delphinus delphis*, L. 1758. *Z. Saugertierkunde*, 27, 211-217.

Essapian, F. (1963). Observations on abnormalities of parturition in captive bottlenose dolphins, *Tursiops truncates*, and concurrent behavior of other porpoises. *J. Mammal.*, 44, 405-414.

Evans, W., Hall, J., Irvine, A. & Leatherwood, S. (1973). Methods for tagging small cetaceans. *Fishery Bulletin*, 70 (1), 61-65.

Farinha, J. & Trindade, A. (1994). *Contribuição para o Inventário e Caracterização de Zonas Húmidas em Portugal Continental*. Lisboa: MedWet/Instuto para a Conservação da Natureza.

Felleman, F., Heimlich-Boran, J., & Osborne, R. (1991). The feeding ecology of killer whales (*Orcinus orca*) in the Pacific Northwest. In K. Pryor & K. Norris (Eds.), *Dolphin Societies* (pp. 113-147). Berkeley: University of California Press.

Ferreira, F. (2002). Efluentes urbanos, industriais e agrícolas no estuário do Sado. I Simpósio - Ecologia do Estuário do Sado e Perspectivas para a Conservação dos Golfinhos-Roazes (Projecto Delfim), Lisboa.

Fertl, D. & Wilson, B. (1997). Bubble use during prey capture by a lone bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*). *Aquatic Mammals*, 23(2): 113-114.

Ford, J., Ellis, G. & Balcomb, K. (1994). *Killer Whales: The Natural History and Genealogy of Orcinus orca in Coastal British Columbia and Washington State*. Seattle: University of Washington Press.

Frank, S. (1996). Policing and group cohesion when resources vary. *Animal Behaviour*, 52, 1163-1169.

Gagneux, P., Woodruff, D. S. & Boesch, C. (1997a). Furtive mating by female chimpanzees. *Nature*, 387, 327-328.

Gaspar, R., Harzen, S., Silva, A. G. & dos Santos, M. E. (2003). *Long-term photo-identification study of bottlenose dolphins in the Sado Estuary: residency, population size and reproductive parameters*. Manuscript in preparation.

Gil, O. (2002). PCB e DDT em sedimentos do estuário do Sado. I Simpósio - Ecologia do Estuário do Sado e Perspectivas para a Conservação dos Golfinhos-Roazes (Projecto Delfim), Lisboa.

Ginsberg, J. R. & Young, T. P. (1992). Measuring association between individuals or groups in behavioural studies. *Animal Behaviour*, 44, 377-379.

Gittleman, J. L. 1985. Functions of communal care in mammals. In P. J. Greenwood, P. H. Harvey & M. Slatkin (Eds.), *Evolution: Essays in Honour of John Maynard Smith* (pp. 187-205). Cambridge: Cambridge University Press.

Gonçalves, E. (1994). *Lista de espécies referenciadas na zona aquática adjacente à Reserva Natural do Estuário do Sado*. Documento da Reserva Natural do Estuário do Sado, Setúbal.

Goodall, J. (1986). *The Chimpanzees of Gombe: Patterns of Behavior*. Cambridge: Belknap Press.

Goodall, J. (2000, August). *40 years at Gombe and tomorrow*. Comunicação apresentada no International Conference "Animal Social Complexity and Intelligence, a multi-disciplinary comparative discussion", Chicago.

Gowans, S. 1999. *Social organization and population structure of northern bottlenose whales in the Gully*. Ph.D. thesis, Dalhousie University, Halifax.

Gowans, S., H. Whitehead, and S.K. Hooker. (2001). Social organization in northern bottlenose whales (*Hyperoodon ampullatus*): not driven by deep water foraging? *Animal Behaviour*, 62, 369-377.

Greenwood, P.J. (1980). Mating systems, philopatry, and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour*, 28, 1140-1162.

Gunter, G. (1942). Contributions to the natural history of the *bottlenose dolphin*, *Tursiops truncatus* (Montague), on the Texas coast, with particular reference to food habits. *J. Mammal.*, 32, 267-276.

Hamilton, W. (1964). The genetical evolution of social behavior, I and II. *Journal of Theoretical Biology*, 7, 1-52.

Hammond, P. (1986). Estimating the size of naturally marked whale populations using capture-recapture techniques. In G. Donovan (Ed.), *Behaviour of whales in relation to management* (pp. 253-282). Report of the International Whaling Commission, Special Issue 8. Cambridge: International Whaling Commission.

Hammond, P., Mizroch, S. & Donovan, G. (1990). Report of the workshop on individual recognition and the estimation of cetacean population parameters. In P. Hammond, S. Mizroch & G. Donovan (Eds.), *Individual recognition of cetaceans: Use of photo-identification and other techniques to estimate population parameters* (pp. 3-17). Report of the International Whaling Commission, Special Issue 12. Cambridge: International Whaling Commission.

Hammond, P. & Thompson, P. M. (1991). Minimum estimate of the number of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in the Moray Firth. *Biological Conservation*, 56, 79-88.

Hansen, L. (1990). California coastal bottlenose dolphins. In S. Leatherwood & R. Reeves (Eds.), *The Bottlenose Dolphin* (pp. 403-420). San Diego: Academic Press.

Harcourt, A. (1992). Coalitions and alliances: are primates more complex than non-primates? In A. Harcourt & F. de Waal (Eds.), *Alliances and Coalitions in Humans and others Animals* (pp. 445-471). Oxford: Oxford University Press.

Harzen, S. (1995). *Behaviour and social ecology of the bottlenose dolphin, Tursiops truncatus, in the Sado estuary, Portugal* (Dissertação de Doutoramento). Bielefeld: Universidade de Bielefeld.

Heimlich-Boran, S. (1986). Cohesive relationships among killer whales. In B. Kirkevold & J. Lockard (Eds.), *Behavioral Biology of Killer Whales*. New York: Alan Liss.

Hersh, S. & Duffield, D. (1990). Distinction between northwest Atlantic offshore and coastal bottlenose dolphins based on hemoglobin profile and morphometry. In S. Leatherwood & R. Reeves (Eds.), *The Bottlenose Dolphin* (pp. 129-139). San Diego: Academic Press.

Hersh, S., Odell, D. & Asper, E. (1990). Sexual dimorphism in the bottlenose dolphins from the east coast of Florida. *Marine Mammal Science*, 6(2), 305-315.

Herzing, D. (1997). The life history of free ranging Atlantic spotted dolphins (*Stenella frontalis*): age classes, color phases and female reproduction. *Marine Mammal Science*, 13, 576-595.

Herzing, D. & Johnson, C. (1997). Interspecific interactions between Atlantic spotted dolphins (*Stenella frontalis*) and bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in the Bahamas, 1985-1995. *Aquatic Mammals*, 23, 85-99.

Hinde, R. (1976). Interactions, relationships and social structure. *Man*, 11, 1-17.

Hinde, R. A. & Atkinson, S. (1976). Assessing the roles of social partners in maintaining mutual proximity, as exemplified by mother-infant relations in rhesus monkeys. *Animal Behaviour*, 18, 169-176.

Hiraiwa-Hasegawa, M. (1987). Infanticide in primates and a possible case of male-based infanticide in chimpanzees. In Y. Ito, J. Brown & J. Kikkawa (Eds.), *Animal Societies: Theories and Facts*. Tokio: Japan Scientific Societies Press.

Hohn, A., Scott, M., Wells, R., Sweeney, J. & Irvine, A. (1989). Growth layers in teeth from known-age, free-ranging bottlenose dolphins. *Marine Mammal Science*, 5, 315-342.

Van Hooff, J. & Van Schaik, C. (1994). Male bonds: affiliative relationships among nonhuman primate males. *Behaviour*, 130, 309-337.

Horrocks, J. & Hunte, W. (1986). Sentinel behaviour in vervet monkeys: Who sees whom first? *Animal Behaviour*, 34, 1566-1567.

Hrdy, S. (1979). Infanticide among animals: a review, classification, and examination of the implications for the reproductive strategies of females. *Ethol. Sociobiol.* 1, 13-40.

Hussenot, E. (1982). *Premier recensement du grand dolphin Tursiops truncatus dans l'estuaire du Sado au Portugal. Données sur leur ecologie et leur comportement.* VIème Colloque National des Mammifères, La Rochelle, France.

Irvine, A. & Wells, R. (1972). Results of attempts to tag Atlantic bottlenosed dolphins (*Tursiops truncatus*). *Cetology*, 13, 1-5.

Janik V. & Thompson P. (1996) Changes in surfacing patterns of bottlenose dolphins in response to boat traffic. *Marine Mammal Science*, 12, 597-602

Janzen, D. (1985). The natural history of mutualisms. In D. Boucher (Ed.), *The biology of mutualism* (pp. 40–99). London: Croom Helm.

Johnson, C. & Norris, K. S. (1986). Delphinid social organization and social behavior. In R. Schusterman, J. Thomas and F. Wood (Eds.), *Dolphin Cognition and Behavior: A Comparative Approach* (pp. 335-346). Hillsdale: Lawrence Erlbaum Associates.

Jones, E. (1971). *Isistius brasiliensis*, a squaloid shark, the probable cause of crater wounds on fishes and cetaceans. *Fishery Bulletin*, 69, 791-798.

Kasuya, T., Balcomb, K. & Brownell, R. (1997). Life history of Baird's beaked whales off the Pacific coast of Japan. *Rep. Int. Whal. Comm.*, 47, 969-979.

Kasuya, T. & Marsh, S. (1984). Life history and reproductive biology of the short-finned pilot whale, *Globicephala macrorhynchus*, off the Pacific coast of Japan. *Report of the International Whaling Commission, Special Issue 6*, 259-310.

Kasuya, T., Tobayama, T., Saiga, T. & Kataoka, T. (1986). Perinatal growth of delphinoids: information from aquarium reared botlenose dolphins and finless porpoises. *Sci. Rep. Whales Res. Inst. Tokio*, 37, 85-97.

Keller, L. (1997). Indiscriminate altruism: Unduly nice parents and siblings. *Trends in Ecology and Evolution*, 12, 99-103.

Kellogg, W., Kohler, R. & Morris, H. (1953). Porpoise sound as sonar signals. *Science*, 117, 239-243.

Landeau, L. & Terborgh, J. (1986). Oddity and the confusion effect in predation. *Animal Behaviour*, 34, 1372-1380.

Lawrence, B. & Schevill, W. (1954). *Tursiops* as an experimental subject. *J. Mammal.*, 35, 225-232.

Leatherwood, S., Reeves, R., Perrin, W. & Evans, W. (1988). *Whales, Dolphins, and Porpoises of the Eastern North Pacific and Adjacent Arctic Waters: a Guide to their identification.* New York: Dover Publications.

Lee PC & Moss CJ. (1986). Early maternal investment in male and female African elephant calves. *Behavioral Ecology & Sociobiology*, 18, 353-361.

Liret, C., Allali, P., Creton, P., Guinet, C. & Ridoux, V. (1994). Foraging activity pattern of bottlenose dolphins around Ile de Sein, France, and its relationship with environmental parameters. *European Research on Cetaceans*, 8 (P. Evans, ed.). Cambridge: ECS.

Lopes da Cunha, P. (1994). *Estrutura e dinâmica da ictiofauna do estuário do Sado* (Tese de Doutoramento). Lisboa: Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa.

Mann, J. (1999). Behavioral Sampling Methods for Cetaceans: A review and critique. *Marine Mammal Science*, 15(1), 102-122.

Mann, J. (2000). Unraveling the dynamics of social life: Long-term studies and methods. In J. Mann, R. Connor, P. Tyack, and H. Whitehead (Eds.), *Cetacean Societies: Field studies of dolphins and whales* (pp. 45-64). Chicago: The University of Chicago Press.

Mann, J. & Barnett, H. (1999). Lethal tiger shark (*Galeocerdo cuvier*) attack on bottlenose dolphin (*Tursiops* sp.) calf: defense and reactions by the mother. *Marine Mammal Science*, 15(2), 568-575.

Mann, J., Connor, R., Barre, L. & Heithaus, M. (2000). Female reproductive success in bottlenose dolphins (*Tursiops* sp.): Life history, habitat, provisioning, and group size effects. *Behavioral Ecology*, 11, 210-219.

Mann, J. & Smuts, B. (1998). Natal attraction: Allomaternal care and mother-infant separations in wild bottlenose dolphins. *Animal Behaviour*, 55, 1-17.

Mann, J. & Smuts, B. (1999). Behavioral development in wild bottlenose dolphin newborns (*Tursiops* sp.). *Behavior*, 136, 529-566.

Marsh, S. & Kasuya, T. (1991). An overview of the changes in the role of a female pilot whale with age. In K. Pryor & K. Norris (Eds.), *Dolphin Societies* (pp. 281-285). Berkeley: University of California Press.

Mattila, D., Clapham, P. Vásquez, O. & Bowman, R. (1994). Occurrence, population composition and habitat use of humpback whales in Samana Bay, Dominican Republic. *Can. J. Zool.*, 72, 1898-1907.

Maynard Smith, J. (1983). Game theory and the evolution of cooperation. In D. Bendall (Ed.), *Evolution from molecules to men*. Cambridge: Cambridge University Press.

McBride, A. & Hebb, D. (1948). Behavior of the captive bottlenose dolphin *Tursiops truncatus*. *J. Comp. Phys. Psychol.*, 41, 111-123.

McBride, A. & Kritzler, H. (1951). Observations on pregnancy, parturition, and post-natal behavior in the bottlenose dolphin. *Journal of Mammology*, 32(3), 251-266.

Mead, J. & Potter, C. (1990). Natural history of bottlenose dolphins along the central Atlantic coast of the United States. In S. Leatherwood & R. Reeves (Eds.), *The Bottlenose Dolphin* (pp. 165-195). San Diego: Academic Press.

Milinski, M. (1977). Do all members of a swarm suffer the same predation? *Z. Tierpsychol.*, 45, 373-388.

Möller, L., Beheregaray, L., Harcourt, R. & Krutzen, M. (2001). Alliance membership and kinship in wild male bottlenose dolphins (*Tursiops aduncus*) of southeastern Australia. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 268, 1941-1947.

Mooring, M. & Hart, B. (1992). Animal grouping for protection from parasites: Selfish herd and encounter-dilution effects. *Behaviour*, 123(3-4), 173-193.

Nishida, T. (1990). Demography and reproductive profiles. In T. Nishida (Ed.), *The Chimpanzees of the Mahale Mountains* (pp. 63-97). Tokyo: University Press of Tokyo.

Nishida, T. & Hiraiwa-Hasegawa, M. (1987). Chimpanzees and bonobos: cooperative relationships among males. In B. Smuts, D. Cheney, R. Seyfarth, R. Wrangham & T. Struhsaker (Eds.), *Primate Societies* (pp. 165-177). Chicago: Chicago University Press.

Norris, K. S. & Dohl, T. (1980). Behavior of the Hawaiian spinner dolphin, *Stenella longirostris*. *Fishery Bulletin*, 77(4), 821-849.

Norris, K. S. & Dohl, T. (1980). The structure and functions of cetacean schools. In L. Herman (Ed.), *Cetacean behavior: Mechanisms and functions* (pp. 211-255). New York: Wiley.

Norris, K. S. & Prescott, J. H. (1961). Observations on Pacific cetaceans of California and Mexican waters. *Univ. Calif. Publ. Zool.*, 634, 291-402.

Norris, K. S. & Wells, R. (1994). Observing dolphins underwater. In K. S. Norris, B. Würsig, R. Wells & M. Würsig (Eds.), *The Hawaiian Spinner Dolphin* (pp. 65-102). Berkeley: University of California Press.

Norris, K. S., Wursig, B., Wells, R. & Wursig, M. (1994). *The Hawaiian Spinner Dolphin*. Berkeley: University of California Press.

Olesiuk, P., Bigg, M., & Ellis, G. (1990). Life history and population dynamics of resident killer whales (*Orcinus orca*) in the coastal waters of British Columbia and Washington State. In P. Hammond, S. Mizroch & G. Donovan (Eds.), *Individual recognition of cetaceans: Use of photo-identification and other techniques to estimate population parameters* (pp. 209-243). Report of the International Whaling Commission, Special Issue 12. Cambridge: International Whaling Commission.

Ostman, J. (1991). Changes in aggressive and sexual behavior between two male bottlenose dolphins. In K. Pryor & K. Norris (Eds.), *Dolphin Societies* (pp. 305-317). Berkeley: University of California Press.

Packer, C. & Pusey, A. (1983). Adaptations of female lions to infanticide by incoming males. *American Naturalist*, 121, 716-728.

Packer, C., Herbst, L., Pusey, A., Bygott, J., Hanby, J., Cairns, S. J. & Mulder, M. (1988). Reproductive success of lions. In T. H. Clutton-Brock (Ed.), *Reproductive Success: studies of individual variation in contrasting breeding systems* (pp. 363-383). Chicago: Chicago University Press.

Packer, C., Scheel, D. & Pusey, A. (1990). Why lions form groups: food is not enough. *American Naturalist*, 136, 1-19.

Parsons, K., Durban, J., Claridge, D., Balcomb, K., Nobles, L. & Thompson, P. (2003). Kinship as a basis for alliance formation between male bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*, in the Bahamas. *Animal Behaviour*, 66, 185-194.

Patterson, I., Reid, R., Wilson, B., Grellier, K., Ross, H. & Thompson, P. (1998). Evidence for infanticide in bottlenose dolphins: an explanation for violent interactions with harbour porpoises? *Proc. R. Soc. Lond. B*, 265, 1167-1170.

Perrin, W. & Reilly, S. (1984). Reproductive parameters of dolphins and small whales of the family *Delphinidae*. In W. Perrin, R. Brownell Jr. & D. DeMaster (Eds.), *Reproduction in whales, dolphins and porpoises* (pp. 97-134). Report of the International Whaling Commission, Special Issue 6. Cambridge: International Whaling Commission.

Pitcher, T., Green, D. & Magurran, A. (1986). Dicing with death: Predator inspection behaviour in minnow shoals. *J. Fish. Biol.*, 28, 439-448.

Pitcher, T. & Parrish, J. (1993). Functions of shoaling behavior in teleosts. In T. Pitcher (Ed.), *Behaviour of teleost fishes*, 2d ed. London: Chapman and Hall.

- Porter, J. (1979). Pseudorca strandings. *Oceans*, 10, 8-15.
- Pulliam, H. & Caraco, T. (1984). Living in groups: Is there an optimal group size? In J. Krebs & N. Davies (Eds.), *behavioral ecology: An evolutionary approach* (2nd ed., pp. 122-148). Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- Pusey, A. E. & Packer, C. (1994). Infanticide in lions: consequences and counter-strategies. In S. Parmigiani & F. vom Saal (Eds.), *Infanticide and parental care* (pp. 277-299). London: Harwood Academic Publishers.
- Pusey, A. E., Williams, J. & Goodall, J. (1997). The influence of dominance rank of the reproductive success of female chimpanzees. *Science*, 277, 828-831.
- Pusey, A. E. & Wolf, M. (1996). Inbreeding avoidance in animals. *Trends Ecol. Evol.*, 11, 201-206.
- Rall, K., Lundrigan, B. & Kranz, K. (1987). Mother-young relationships in captive ungulates: Behavioural changes over time. *Ethology*, 75, 1-14.
- Read, A., Wells., Hohn, A. & Scott, M. (1993). Patterns of growth in the wild bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*. *J. Zool.*, 231, 107-123.
- Reidman, M. (1982). The evolution of alloparental care and adoption in mammals and birds. *Q. Rev. Biol.*, 57, 405-435.
- Reiner, F. (1981). Guia de identificação dos cetáceos e focas de Portugal Continental, Açores e Madeira. *Memórias do Museu do Mar*, 1(11), 1-60.
- Rendell, L. & Whitehead, H. (2001). Culture in whales and dolphins. *Behavioral and Brain Sciences*, 24, 309-382.
- Rice, D. W. (1998). *Marine Mammals of the World: Systematics and Distribution*. Lawrence Kansas: Society for Marine Mammalogy.
- Ridgway, S., Kalmolnick, T., Reddy, M., Curry, C. & Tarpley, R. (1995). Orphan-induced lactation in *Tursiops* and analysis of collected milk. *Marine Mammal Science*, 11(1), 172-182.
- Rodman, P. (1981). Inclusive fitness and group size with a reconsideration of group sizes in lions and wolves. *American Naturalist*, 118, 275-283.
- Rood, J. (1990). Group size, survival, reproduction, and routes to breeding in dwarf mongooses. *Animal Behaviour*, 39(3), 566-572.
- Ross, H. M. & Wilson, B. (1996). Violent interactions between bottlenose dolphins and harbour porpoises. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 263, 283-286.

Rossbach, K. & Herzog, D. (1999). Inshore and offshore bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) communities distinguished by association patterns near Grand Bahama Island, Bahamas. *Can. J. Zool.*, 77, 581-592.

Rothstein, S. & Pierotti, R. (1988). Distinctions among reciprocal altruism, kin selection, and cooperation and a model for the initial evolution of beneficent behavior. *Ethol Sociobiol.*, 9, 189-209.

Saayman, G. & Tayler, C. (1973). Social organization of inshore dolphins (*Tursiops aduncus* and *Sousa*) in the Indian Ocean. *Journal of Mammalogy*, 54, 993-996.

Samuels, A. & Gifford, T. (1997). A quantitative assessment of dominance relations among bottlenose dolphins. *Marine Mammal Science*, 13(1), 70-99.

Samuels, A. & Tyack, P. (2000). Flukeprints. In J. Mann, R. Connor, P. Tyack and H. Whitehead (Eds.), *Cetacean Societies: Field studies of whales and dolphins* (pp. 9-44). Chicago: University of Chicago Press.

Santos, A. J. & Winegar, L. (1999). Child social ethology and peer relations: a developmental review of methodology and findings. *Acta Ethologica*, 2, 1-11.

Sayigh, L., Tyack, P., Wells, R., Scott, M. & Irvine, A. (1995). Sex difference in signature whistle production of free-ranging bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*. *Behavioral Ecology & Sociobiology*, 26, 247-260.

Schroeder, J. (1990). Breeding bottlenose dolphins in captivity. In S. Leatherwood & R. Reeves (Eds.), *The Bottlenose Dolphin* (pp. 435-446). San Diego: Academic Press.

Scott, J. (1991). *Social Network Analysis*. London: Sage.

Scott, M. D. & Chivers, S. J. (1990). Distribution and herd structure of bottlenose dolphins in the Eastern Tropical Pacific Ocean. In S. Leatherwood & R. Reeves (Eds.), *The Bottlenose Dolphin* (pp. 387-402). San Diego: Academic Press.

Scott, M., Wells, R. & Irvine, A. (1990). A long-term study of bottlenose dolphins on the West coast of Florida. In S. Leatherwood & R. Reeves (Eds.), *The Bottlenose Dolphin* (pp. 235-244). San Diego: Academic Press.

van Schaik, C. (1983). Why are diurnal primates living in groups? *Behaviour*, 87, 120-144.

van Schaik, C. (1989). The ecology of social relationships amongst female primates. In V. Standen & R. Foley (Eds.), *Comparative socioecology: The behavioral ecology of humans and other mammals*. London: Blackwell.

van Schaik, C. & Dunbar, R. (1990). The evolution of monogamy in large primates: A new hypothesis and some crucial tests. *Behaviour*, 115, 30-61.

van Schaik, C. & Kappeler, R. (1997). Infanticide risk and the evolution of male-female association in primates. *Proc. R. Soc. Lond.* 264, 1687-1694.

Shane, S. (1977). *The population biology of the Atlantic bottlenose dolphin, Tursiops truncatus, in the Aransas Pass area of Texas*. M. S. thesis, Texas A & M Univ., Texas.

Shane, S. (1980). Occurrence, movements, and distribution of bottlenose dolphin, *Tursiops truncatus*, in southern Texas. *Fish. Bull.* 78, 593-601.

Shane, S. (1990a). Behavioral ecology of bottlenose dolphin at Sanibel island, Florida. In S. Leatherwood & R. Reeves (Eds.), *The Bottlenose Dolphin* (pp. 245-266). San Diego: Academic Press.

Shane, S. (1990b). Comparison of bottlenose dolphin behavior in Texas and Florida, with a critique of methods for studying dolphin behavior. In S. Leatherwood & R. Reeves (Eds.), *The Bottlenose Dolphin* (pp. 541-558). San Diego: Academic Press.

Shane, S., Wells, R. & Wursig, B. (1986). Ecology, behavior and social organization of the bottlenose dolphin: A review. *Marine Mammal Science*, 2(1), 34-63.

Sherman, P. (1977). Nepotism and the evolution of alarm calls. *Science*, 197, 1246-1253.

Silva, A. G. (1996). *Estudo da variação dos efectivos dos grupos dos golfinhos-roazes (Tursiops truncatus) do Sado de acordo com o padrão de actividades*. Monografia de fim de curso de Psicologia Clínica, Instituto Superior de Psicologia Aplicada, Lisboa.

Silva, A. G. & dos Santos, M. (1996). Using a watchtower for cetacean surveys in the Azores. In P. Evans (Ed.), *European Research on Cetaceans*, 10. Kiel: ECS.

Silva, A. G. & Santos, A. J. (2001). A comparison of association indices and clustering methods for identifying the social structure of a bottlenose dolphin community. (Poster). *14th Biennial Conference on the Biology of Marine Mammals*, Vancouver, Canada.

Silva, A. G. & Santos, A. J. (2000). A long-term study of the social structure of a small community of bottlenose dolphins. (Poster) *Animal Social Complexity and Intelligence Conference*, Chicago, USA.

Silva, A. G. & Santos, A. J. (1999). Social network analysis of bottlenose dolphins in the Sado estuary. (Poster) Abstracts from the 13th Biennial Conference on the Biology of Marine Mammals, Maui, USA.

Silva, A. G., dos Santos, M., Harzen, S. & Viallelle, S. (1994). Cetacean Sightings from advantage point on the Azorean island of Pico during the Summer of 1993. *European Research on Cetaceans*, 8. Oxford: ECS

Smolker, R., Richards, A., Connor, R. & Pepper, J. (1992). Sex differences in patterns of association among Indian Ocean bottlenose dolphins. *Behaviour*, 123(1-2), 38-69.

Smuts, B. (1985). *Sex and Friendship in Baboons*. New York: Aldine.

Smuts, B. Cheney, R., Seyfarth, R., Wrangham, R. & Struhsaker, T. (Eds.). (1987). *Primate Societies*. Chicago: Chicago University Press.

Smuts, B. & Smuts, R. (1993). Male aggression and sexual coercion of femalews in nonhuman primates and other mammals: Evidence and theoretical implications. *Adv. Stud. Behav.*, 22, 1-63.

Strayer, F. (1981). The organization and coordination of asymmetrical social exchange among preschool children: a biological view of social power. In M. Watts (Ed.), *Research methods in bio-politics* (vol. 7). San Francisco: Jossey Bass.

Strayer, F. & Santos, A. (1996). Affiliative structures in preschool play groups. In R. Cairns (Ed.), *Developmental approaches to social networks: methods, issues and findings*. *Soc. Dev.* 5: 117-130.

Strier, K. (1994). Brotherhoods among atelins: Kindship, affiliation, and competition. *Behaviour*, 130, 151-167.

Tavolga, M. & Essapian, F. (1957). The behaviour of the bottle-nosed dolphin (*Tursiops truncatus*): Mating, pregnancy, parturition and mother-infant behaviour. *Zoologica*, 42, 11-13.

Tayler, C. & Saayman, G. (1972). The social organization and behavior of dolphins (*Tursiops aduncus*) and baboons (*Papio ursinus*): Some comparisons and assessments. *Ann. Cape Prov. Mus. Nat. Hist.*, 9, 11-49.

Teixeira, A. (1979). Marine mammals of the Portuguese coast. *Z. Säugetierkunde*, 44, 221-238.

Teixeira, A. (1981). Sobre a presença do roaz corvineiro *Tursiops truncatus* no estuário do Sado (Portugal). *Actas 1ª Jornadas Ibéricas sobre Mamíferos marinhos*, pp. 47-54.

Teixeira, A. & Deguy, R. (1981). Observations de delphinidés dans les eaux côtières portugaises. *Relatório de Actividades do Aquário Vasco da Gama*, 9, 1-9.

Tolley, K., Read, A., Wells, R., Urrian, K., Scott, M., Irvine, B. & Hohn, A. (1995). Sexual dimorphism in wild bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) from Sarasota, Florida. *Journal of Mammalogy*, 76, 1190-1198.

Triesman, M. (1975). Predation and the evolution of gregariousness. I. Models of concealment and evasion. *Animal Behaviour*, 23, 779-800.

Trivers, R. L. (1971). The evolution of reciprocal altruism. *Quarterly Review of Biology*, 46, 35-57.

Trivers, R. L. (1972). Parental investment and sexual selection. In B. Campbell (Ed.), *Sexual selection and the descent of man, 1871-1971* (pp. 136-179). Chicago: Aldine.

Turner, G. & Pitcher, T. (1986). Attack abatement: A model for group protection by combined avoidance and dilution. *American Naturalist*, 128, 228-240.

Tutin, C. E. G. (1979). Mating patterns and reproductive strategies in a community of wild chimpanzees. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 6, 29-38.

Tyack, P. (1986). Population biology, social behavior and communication in whales and dolphins. *Trends in Ecology and Evolution*, 1(6), 144-150.

Tyack, P. (2000). Functional aspects of cetacean communication. In J. Mann, R. Connor, P. Tyack and H. Whitehead (Eds.), *Cetacean Societies: Field studies of whales and dolphins* (pp. 270-307). Chicago: University of Chicago Press.

Uetz, G. & Hieber, C. (1994). Group size and predation risk in colonial web-building spiders: analysis of attack abatement mechanisms. *Behavioural Ecology*, 5(3), 326-333.

Urrian, K., Duffield, D., Read, A., Wells, R. & Shell, D. (1996). Seasonality of reproduction in bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*. *J. Mammal.* 77, 394-403.

Watts, D. P. (1998). Coalitionary mate guarding by male chimpanzees at Ngogo, Kibale National Park, Uganda. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 44, 43-55.

Weilgart, L., Whitehead, H. & Payne, K. (1996). A colossal convergence. *American Scientist*, 84, 278-287.

Weinrich, M. (1991). Stable social association among humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) in the southern Gulf of Maine. *Canadian Journal of Zoology*, 69, 3012-3019.

Wells, R. (1991). The role of long-term study in understanding the social structure of a bottlenose dolphin community. In K. Pryor & K. Norris (Eds.), *Dolphin Societies* (pp. 199-225). Berkeley: University of California Press.

Wells, R. (1993). Parental investment patterns of wild bottlenose dolphins. In N. Hecker (Ed.), *Proceedings of the Eighteenth International Marine Animal Trainers Association Conference*. Chicago.

Wells, R. (2003). Dolphin social complexity: Lessons from long-term study and life history. In F. de Waal & P. Tyack (Eds.), *Animal Social Complexity* (pp. 32-56). Cambridge: Harvard University Press.

Wells, R., Rhinehart, H., Cunningham, P., Whaley, J., Baran, M., Koberna, C. & Costa, D. (1999). Long distance offshore movements of bottlenose dolphins. *Marine Mammal Science*, 15(4), 1098-1114.

Wells, R. & Scott, M. (1999). Bottlenose Dolphin *Tursiops truncatus* (Montagu, 1821). In S. H. Ridgway & R. Harrison (Eds.), *Handbook of Marine Mammals* (vol. 6, pp. 137-182). San Diego: Academic Press.

Wells, R., Scott, M. & Irvine, A. (1987). The social structure of free-ranging bottlenose dolphins. In H. Genoways (Ed.), *Current Mammalogy* (vol. 1, pp. 247-305). New York: Plenum Press.

Whitehead, H. (1993). The behaviour of mature male sperm whales on the Galapagos breeding grounds. *Canadian Journal of Zoology*, 71: 689-699.

Whitehead, H. (1996). Babysitting, dive synchrony, and indications of alloparental care in sperm whales. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 38, 237-44.

Whitehead, H. (1997). Analyzing animal social structure. *Animal Behaviour*, 53: 1053-1067.

Whitehead, H., J. Christal & P. Tyack. (2000). Studying cetacean social structure in space and time: innovative techniques. In J. Mann, R. Connor, P. Tyack, and H. Whitehead (Eds.) *Cetacean Societies: Field studies of dolphins and whales* (pp. 65-87). Chicago: The University of Chicago Press.

Whitehead, H., & S. Dufault. (1999). Techniques for analyzing vertebrate social structure using identified individuals: review and recommendations. *Advances in the Study of Behavior*, 28: 33-74.

Whitehead, H. & Glass, C. (1985). Orcas (killer whales) attack humpback whales. *Journal of mammalogy*, 66, 183-185.

Whitehead, H. & Mann, J. (2000). Female reproductive strategies in cetaceans. In J. Mann, R. Connor, P. Tyack, and H. Whitehead (Eds.) *Cetacean Societies: Field studies of dolphins and whales* (pp. 219-246). Chicago: The University of Chicago Press.

Whitehead, H., Waters, S. & Lyrholm, T. (1992). Population structure of female and immature sperm whales (*Physeter macrocephalus*) off the Galápagos Islands. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 49, 78-84.

Whitehead, H. & Weilgart, L. (2000). The sperm whale: Social females and roving males. In J. Mann, R. Connor, P. Tyack, and H. Whitehead (Eds.), *Cetacean Societies: Field studies of dolphins and whales* (pp. 154-172). Chicago: The University of Chicago Press.

Whitehead, H., Waters, S. & Lyrholm, T. (1991). Social organization in female sperm whales and their offspring: Constant companions and casual acquaintances. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 29, 385-89.

Whitten, P. (1983). Diet and dominance among female vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*). *American Journal of Primatology*, 5, 139-159.

Wilson, B., Thompson, P. M. & Hammond, P. S. (1997). Habitat use by bottlenose dolphins: seasonal distribution and stratified movement patterns in the Moray Firth, Scotland. *J. Appl. Ecol.* 34, 1365-1374.

Wilson, B., Thompson, P. M. & Hammond, P. S. (1993). An examination of the social structure of a resident group of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in the Moray Firth, N. E. Scotland. In P. Evans (Ed.), *European research on cetaceans: Proceedings of the seventh annual conference of the European Cetacean Society*. Cambridge: ECS.

Wilson, E. O. (1975). *Sociobiology*. Cambridge: Belknap Press.

Wolff, J. O. (1997). Population regulation in mammals: an evolutionary perspective. *Journal of Animal Ecology*, 66, 1-13.

Wood, F. Jr., Caldwell, D. & Caldwell, M. (1970). Behavioral interactions between porpoises and sharks. In *Investigations on Cetacea*, vol. 2. Berne: Brain Anatomy Institute.

Wrangham, R. (1980). An ecological model of female-bonded primate groups. *Behaviour*, 75, 262-292.

Wrangham, R. W. (1987) The significance of African apes for reconstructing human social evolution. In: *The evolution of human behavior: Primate models*, ed., W. G. Kinzey. State University of New York Press.

Wrangham, R.W. (1999). Evolution of coalitionary killing. *Ybk. Phys. Anthropol.* 42: 1-30.

Wrangham, R., Clark, A. & Isabiryre-Basuta, G. 1992. Female social relationships and social organization of Kibale Forest chimpanzees. In: *Topics in Primatology. Vol. 1. Human Origins* (Ed. By T. Nishida, W. McGrew, P. Marler, M. Pickford & F. deWaal), pp. 81-98. Tokyo: Tokyo University Press.

Wrangham, R. & Peterson, D. (1996). *Demonic Males*. Boston: Houghton Mifflin.

Wrangham, R. & Rubenstein, D. (1986). Social evolution in birds and mammals. In Rubenstein D. & R. Wrangham (Eds.), *Ecological aspects of social evolution* (pp.). Princeton: Princeton University Press.

Wursig, B. (1978). Ocurrence and group organization of Atlantic bottlenose porpoises (*Tursiops truncatus*) in an Argentine bay. *Biological Bulletin*, 154(2), 348-359.

Wursig, B. & Harris, G. (1990). Site and association fidelity in bottlenose dolphins off Argentina. In S. Leatherwood & R. Reeves (Eds.), *The Bottlenose Dolphin* (pp. 361-365). San Diego: Academic Press.

Wursig, B. & Jefferson, T. (1990). Methods of photo-identification for small cetaceans. In P. Hammond, S. Mizroch & G. Donovan (Eds.), *Individual recognition of cetaceans: Use of photo-identification and other techniques to estimate population parameters* (pp. 43-52). Report of the International Whaling Commission, Special Issue 12. Cambridge: International Whaling Commission.

Wursig, B. & Wursig, M. (1977). The photographic determination of group size, composition and stability of coastal porpoises. *Science*, 198, 755-756.

Wursig, B. & Wursig, M. (1979). Behavior and ecology of bottlenose porpoises, *Tursiops truncatus*, in the South Atlantic. *Fishery Bulletin*, 77, 399-442.

Wursig, B. & Wursig, M. (1980). Behavior and ecology of the dusky dolphin (*Lagenorhynchus obscurus*) in the South Atlantic. *Fishery Bulletin*, 77 (4), 871-890.

Wursig, B., Cipriano, F. & Wursig, M. (1991). Dolphin movement patterns: information from radio and theodolite tracking studies. In K. Pryor & K. S. Norris (Eds.), *Dolphin Societies* (pp. 79-111). Berkeley: University of California Press.

Wursig, B., Wells, R., Norris, K. & Wursig, M. (1994). A spinner dolphin's day. In K. S. Norris, B. Wursig, R. Wells & M. Wursig (Eds.), *The Hawaiian Spinner Dolphin* (pp. 65-102). Berkeley: University of California Press.

ANEXOS

Anexo B – Tabela de Similaridade de perfis de associação, respeitante à primeira metade do período de estudo (1986 até 1990).

| Sexo | ID | AGU | ALC | BUM | CAR | COV | CUR | DEN | ELE | FAC | FAR | FUG | GEM | GOR | HUB | JAN | JOL | LIS | LUA | MAM | MIL | MUR | QUA | RED | TAL | THO | TIP | TOQ | TRU | TUB | UMM | VIT | VEL |
|------|-----|------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|------|-------|-------|-------|-------|
| F | AGU | 1,00 | 0,29 | 0,84 | -0,03 | -0,15 | -0,24 | 0,82 | 0,68 | 0,65 | -0,09 | -0,15 | -0,30 | 0,20 | -0,01 | 0,26 | 0,11 | 0,57 | -0,02 | -0,12 | 0,02 | 0,71 | -0,12 | 0,19 | -0,03 | 0,43 | 0,54 | 0,18 | 0,46 | 0,52 | 0,76 | -0,16 | -0,03 |
| ? | ALC | 1,00 | 0,44 | -0,21 | -0,11 | -0,21 | 0,26 | 0,17 | 0,33 | -0,08 | -0,32 | -0,30 | 0,61 | 0,51 | 0,43 | -0,11 | 0,45 | 0,51 | -0,20 | 0,17 | 0,41 | -0,30 | -0,28 | 0,51 | 0,21 | 0,36 | 0,14 | 0,14 | 0,43 | 0,30 | -0,22 | 0,11 | |
| F | BUM | 1,00 | -0,05 | -0,13 | -0,26 | 0,80 | 0,60 | 0,62 | -0,25 | -0,19 | -0,31 | 0,28 | -0,04 | 0,36 | 0,10 | 0,66 | 0,13 | -0,10 | -0,07 | 0,71 | -0,08 | 0,02 | 0,10 | 0,50 | 0,67 | 0,17 | 0,48 | 0,52 | 0,76 | -0,31 | -0,04 | | |
| M | CAR | 1,00 | 0,06 | -0,12 | 0,07 | 0,13 | 0,40 | 0,23 | -0,02 | -0,17 | 0,16 | 0,07 | 0,17 | 0,15 | 0,11 | 0,11 | 0,16 | 0,04 | 0,06 | 0,39 | 0,08 | 0,18 | 0,12 | 0,01 | 0,26 | -0,11 | -0,02 | 0,15 | 0,51 | | | | |
| ? | COV | 1,00 | 0,57 | -0,22 | 0,20 | -0,21 | -0,08 | 0,19 | 0,31 | -0,21 | -0,26 | -0,24 | 0,38 | -0,26 | -0,30 | -0,12 | 0,07 | 0,12 | 0,20 | -0,04 | 0,03 | -0,02 | -0,14 | -0,18 | 0,24 | -0,30 | 0,11 | 0,35 | 0,14 | | | | |
| ? | CUR | 1,00 | -0,21 | 0,12 | -0,23 | 0,09 | 0,74 | 0,63 | -0,28 | -0,12 | -0,22 | -0,10 | -0,30 | -0,13 | 0,08 | -0,04 | -0,25 | 0,20 | 0,01 | -0,22 | -0,24 | -0,09 | -0,09 | -0,11 | -0,25 | -0,15 | 0,49 | -0,15 | | | | | |
| F | DEN | 1,00 | 0,80 | 0,66 | -0,07 | -0,14 | -0,30 | 0,16 | 0,07 | 0,34 | 0,05 | 0,58 | 0,07 | -0,13 | -0,12 | 0,76 | -0,12 | 0,12 | -0,11 | 0,42 | 0,54 | 0,23 | 0,53 | 0,55 | 0,67 | -0,28 | 0,15 | | | | | | |
| F | ELE | 1,00 | 0,54 | -0,20 | -0,21 | -0,16 | 0,09 | -0,05 | 0,16 | 0,35 | 0,54 | 0,02 | -0,17 | -0,13 | 0,57 | -0,14 | -0,05 | -0,05 | 0,26 | 0,39 | 0,13 | 0,68 | 0,38 | 0,53 | -0,22 | -0,01 | | | | | | | |
| ? | FAC | 1,00 | 0,13 | -0,25 | -0,34 | 0,52 | 0,19 | 0,40 | -0,04 | 0,54 | 0,48 | -0,08 | 0,10 | 0,37 | -0,16 | 0,30 | 0,30 | 0,30 | 0,51 | 0,61 | 0,54 | 0,24 | 0,65 | 0,57 | -0,33 | 0,02 | | | | | | | |
| F | FAR | 1,00 | 0,03 | -0,02 | 0,19 | 0,31 | 0,13 | -0,20 | 0,02 | 0,38 | 0,36 | 0,65 | -0,18 | 0,36 | 0,37 | 0,22 | 0,16 | 0,07 | 0,40 | -0,22 | -0,10 | -0,06 | 0,21 | 0,06 | | | | | | | | | |
| F | FUG | 1,00 | 0,62 | -0,30 | -0,24 | -0,28 | -0,17 | -0,25 | -0,32 | 0,01 | 0,09 | -0,20 | 0,05 | 0,10 | -0,21 | -0,17 | -0,27 | -0,24 | 0,20 | -0,14 | -0,23 | 0,59 | 0,17 | | | | | | | | | | |
| F | GEM | 1,00 | -0,36 | -0,23 | -0,30 | -0,05 | -0,36 | -0,19 | 0,30 | 0,01 | -0,25 | 0,28 | 0,02 | -0,25 | -0,18 | -0,21 | -0,29 | -0,06 | -0,34 | -0,26 | 0,83 | -0,01 | | | | | | | | | | | |
| F | GOR | 1,00 | 0,63 | 0,45 | -0,04 | 0,47 | 0,74 | -0,24 | 0,39 | 0,16 | -0,19 | -0,12 | 0,84 | 0,26 | 0,34 | 0,58 | -0,06 | 0,23 | 0,24 | -0,35 | 0,01 | | | | | | | | | | | | |
| ? | HUB | 1,00 | 0,62 | -0,20 | 0,24 | 0,80 | -0,20 | 0,26 | -0,02 | -0,24 | -0,15 | 0,60 | 0,05 | 0,13 | 0,58 | -0,27 | 0,03 | -0,07 | -0,19 | 0,47 | | | | | | | | | | | | | |
| ? | JAN | 1,00 | 0,06 | 0,51 | 0,29 | -0,22 | 0,06 | 0,38 | -0,11 | -0,16 | 0,32 | 0,46 | 0,46 | 0,41 | -0,02 | 0,26 | 0,33 | -0,28 | 0,18 | | | | | | | | | | | | | | |
| ? | JOL | 1,00 | 0,15 | -0,24 | 0,15 | -0,05 | 0,22 | 0,38 | -0,07 | 0,17 | 0,46 | -0,04 | 0,04 | 0,46 | -0,10 | 0,19 | -0,16 | -0,09 | | | | | | | | | | | | | | | |
| M | LIS | 1,00 | 0,26 | -0,30 | 0,06 | 0,62 | -0,20 | 0,25 | 0,23 | 0,46 | 0,55 | 0,17 | 0,39 | 0,54 | 0,49 | -0,30 | 0,16 | | | | | | | | | | | | | | | | |
| M | LUA | 1,00 | -0,15 | 0,30 | 0,02 | -0,22 | 0,00 | 0,69 | 0,09 | 0,31 | 0,52 | -0,19 | 0,16 | 0,03 | -0,30 | 0,06 | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| F | MAM | 1,00 | 0,24 | -0,17 | 0,83 | 0,62 | -0,06 | 0,15 | 0,03 | 0,14 | -0,04 | -0,21 | -0,14 | 0,29 | -0,24 | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| ? | MIL | 1,00 | 0,09 | 0,08 | 0,21 | 0,51 | 0,29 | 0,64 | 0,66 | 0,01 | 0,59 | 0,19 | 0,76 | -0,29 | 0,01 | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| M | MUR | 1,00 | -0,16 | -0,19 | 0,17 | 0,64 | 0,66 | -0,11 | 0,27 | -0,10 | 0,02 | -0,06 | -0,14 | -0,06 | 0,39 | -0,27 | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| F | QUA | 1,00 | 0,66 | -0,11 | 0,27 | 0,05 | 0,19 | -0,10 | 0,07 | 0,15 | 0,32 | -0,12 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| F | RED | 1,00 | -0,08 | 0,27 | 0,05 | 0,10 | 0,50 | 0,02 | -0,03 | 0,21 | -0,22 | -0,02 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| ? | TAL | 1,00 | 0,25 | 0,10 | 0,50 | 0,37 | 0,39 | -0,02 | 0,69 | -0,16 | -0,06 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| ? | THO | 1,00 | 0,64 | 0,37 | 0,29 | 0,23 | 0,27 | 0,51 | -0,26 | -0,03 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| ? | TIP | 1,00 | -0,11 | 0,03 | 0,18 | -0,15 | 0,17 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| ? | TOQ | 1,00 | 0,19 | 0,50 | -0,06 | 0,27 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| F | TRU | 1,00 | 0,28 | -0,21 | 0,01 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| ? | TUB | 1,00 | -0,19 | -0,10 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| M | UMM | 1,00 | -0,16 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| F | VIT | 1,00 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| ? | VEL | 1,00 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |

Anexo C - Dendograma parcial respeitante à primeira metade do período de estudo (1986 até 1990)

| | Nível |
|-----------------|----------|
| F AGU !<----- | 0.83530 |
| !<- | 0.80190 |
| F BUM !<----- ! | |
| !<----- | 0.67470 |
| F DEN !<----- ! | |
| !<----- | 0.46200 |
| M MUR !<----- ! | 0.76390 |
| !<----- | |
| M UMM !<----- ! | |
| !<----- | 0.18840 |
| F ELE !<----- ! | 0.68100 |
| !<----- | |
| F TRU !<----- ! | |
| !<----- | -0.27040 |
| ? FAC !<----- ! | 0.64500 |
| !<----- | 0.53620 |
| ? TUB !<----- ! | |
| !<----- | |
| M LIS !<----- ! | |
| !<----- | -0.35880 |
| ? ALC !<----- ! | 0.50800 |
| !<----- | -0.21480 |
| F GOR !<----- ! | 0.84220 |
| !<----- | 0.60190 |
| ? TAL !<----- ! | |
| !<----- | |
| ? HUB !<----- ! | 0.79610 |
| !<----- | |
| M LUA !<----- ! | |
| !<----- | |
| M CAR !<----- ! | 0.50600 |
| !<----- | -0.05810 |
| ? VEL !<----- ! | |
| !<----- | |
| F FAR !<----- ! | 0.65260 |
| !<----- | 0.39610 |
| ? MIL !<----- ! | |
| !<----- | 0.06390 |
| ? TOQ !<----- ! | |
| !<----- | |
| ? JAN !<----- ! | 0.46100 |
| !<----- | |
| ? THO !<----- ! | 0.64360 |
| !<----- | |
| ? TIP !<----- ! | |
| !<----- | |
| ? COV !<----- ! | 0.37500 |
| !<----- | -0.17200 |
| ? JOL !<----- ! | |
| !<----- | |
| ? CUR !<----- ! | 0.74030 |
| !<----- | 0.49450 |
| F FUG !<----- ! | |
| !<----- | 0.00640 |
| F GEM !<----- ! | 0.82780 |
| !<----- | |
| F VIT !<----- ! | |
| !<----- | |
| F MAM !<----- ! | 0.82770 |
| !<----- | 0.61860 |
| F QUA !<----- ! | |
| !<----- | |
| F RED !<----- ! | |

Anexo D – Matriz diádica de co-ocorrência, respeitante à segunda metade do período de estudo (1991 até 1996).

| Sexo | F | F | M | ? | F | F | F | F | F | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | F | ? | F | ? | M | | | |
|------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
| ID | AGU | BUM | CAR | COV | DEN | ELE | FAC | FAR | FUG | GOR | HUB | HUB | JAN | LIS | LUA | MIL | MUR | QUA | RED | TAL | THO | TIP | TOQ | TRU | TUB | UMM |
| F | 9 | 4 | 16 | 0 | 0 | 1 | 7 | 2 | 6 | 7 | 4 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 3 | 3 | 1 | 1 | 9 | 10 | 2 | 7 | 0 | 1 |
| F | 4 | 4 | 7 | 0 | 0 | 0 | 1 | 4 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 4 | 2 | 0 | 0 | 0 |
| M | 16 | 7 | 2 | 0 | 0 | 0 | 4 | 1 | 0 | 1 | 0 | 3 | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 5 | 9 | 1 | 4 | 0 | 1 |
| ? | 0 | 0 | 0 | 4 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 2 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 |
| F | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 4 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 |
| F | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 5 | 4 | 6 | 4 | 9 | 0 | 2 | 1 | 5 | 0 | 15 | 1 | 12 | 0 | 12 | 15 | 1 | 2 | 9 | 0 | 2 |
| ? | 7 | 1 | 4 | 0 | 0 | 4 | 3 | 4 | 0 | 28 | 11 | 18 | 2 | 14 | 3 | 12 | 2 | 17 | 3 | 17 | 11 | 13 | 0 | 3 | 4 | 4 |
| F | 2 | 4 | 1 | 0 | 0 | 6 | 4 | 3 | 2 | 5 | 0 | 3 | 0 | 0 | 4 | 5 | 14 | 11 | 7 | 7 | 2 | 3 | 2 | 12 | 0 | 0 |
| F | 6 | 0 | 0 | 0 | 0 | 4 | 0 | 2 | 4 | 4 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 4 | 4 | 12 | 0 | 3 | 2 | 0 | 0 | 14 | 0 | 1 |
| F | 7 | 0 | 1 | 0 | 3 | 9 | 28 | 5 | 4 | 2 | 11 | 13 | 1 | 18 | 0 | 27 | 1 | 10 | 7 | 11 | 12 | 10 | 5 | 6 | 5 | 5 |
| ? | 4 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 11 | 0 | 0 | 11 | 9 | 12 | 1 | 38 | 0 | 3 | 1 | 11 | 17 | 10 | 10 | 10 | 0 | 3 | 1 | 1 |
| ? | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 2 | 18 | 3 | 2 | 13 | 12 | 6 | 0 | 8 | 1 | 12 | 1 | 6 | 18 | 5 | 6 | 1 | 2 | 4 | 4 | 4 |
| M | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 1 | 2 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 3 | 0 | 0 | 6 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 4 | 2 | 1 | 1 | 6 |
| M | 1 | 0 | 3 | 1 | 0 | 5 | 14 | 0 | 0 | 18 | 38 | 8 | 0 | 13 | 0 | 6 | 3 | 9 | 21 | 10 | 10 | 20 | 1 | 0 | 4 | 4 |
| ? | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 4 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 4 | 0 | 0 | 0 | 5 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| M | 3 | 0 | 0 | 1 | 4 | 15 | 12 | 5 | 4 | 27 | 3 | 12 | 6 | 6 | 0 | 11 | 4 | 16 | 6 | 5 | 7 | 7 | 7 | 10 | 0 | 2 |
| F | 3 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 2 | 14 | 4 | 1 | 1 | 1 | 0 | 3 | 0 | 4 | 3 | 4 | 1 | 5 | 0 | 0 | 0 | 11 | 0 | 0 |
| F | 1 | 2 | 0 | 0 | 0 | 12 | 17 | 11 | 12 | 10 | 11 | 6 | 0 | 9 | 0 | 16 | 4 | 5 | 7 | 17 | 13 | 12 | 5 | 1 | 0 | 0 |
| ? | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 3 | 7 | 0 | 7 | 17 | 18 | 0 | 21 | 5 | 6 | 1 | 7 | 7 | 8 | 11 | 20 | 0 | 0 | 1 | 1 |
| ? | 9 | 0 | 5 | 0 | 0 | 15 | 17 | 2 | 3 | 11 | 10 | 5 | 0 | 10 | 1 | 5 | 5 | 17 | 8 | 3 | 16 | 16 | 12 | 0 | 1 | 1 |
| ? | 10 | 4 | 9 | 0 | 0 | 1 | 11 | 3 | 2 | 12 | 10 | 6 | 4 | 10 | 0 | 7 | 0 | 13 | 11 | 16 | 8 | 24 | 2 | 0 | 12 | 12 |
| ? | 2 | 2 | 1 | 1 | 0 | 2 | 13 | 2 | 0 | 10 | 10 | 1 | 2 | 20 | 0 | 7 | 0 | 12 | 20 | 16 | 24 | 4 | 2 | 0 | 4 | 4 |
| F | 7 | 0 | 4 | 0 | 1 | 9 | 0 | 12 | 14 | 5 | 0 | 2 | 1 | 1 | 0 | 10 | 11 | 5 | 0 | 12 | 2 | 2 | 6 | 0 | 3 | 3 |
| ? | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 6 | 3 | 4 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 6 | 0 |
| M | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 2 | 4 | 0 | 1 | 5 | 1 | 4 | 6 | 4 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 12 | 4 | 3 | 0 | 9 |

Anexo E -- Tabela de Similaridade de perfis de associação, respeitante à segunda metade do período de estudo (1991 até 1996).

| Sexo | F | F | M | ? | F | F | F | F | ? | M | M | ? | M | M | ? | F | F | ? | ? | TIP | TOQ | TRU | TUB | UMM | | | | | | | |
|------|------|------|------|-------|-------|-------|------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|------|------|
| ID | AGU | BUM | CAR | COV | DEN | ELE | FAC | FAR | FUG | GOR | HUB | HUB | JAN | JAN | LIS | LUA | MIL | MIL | MUR | QUA | RED | TAL | TAL | THO | TIP | TOQ | TRU | TUB | UMM | | |
| F | 1,00 | 0,59 | 0,82 | -0,28 | 0,07 | 0,20 | 0,15 | 0,05 | 0,14 | 0,08 | -0,07 | 0,19 | 0,03 | 0,14 | -0,05 | 0,06 | 0,14 | 0,31 | -0,05 | 0,32 | 0,28 | 0,25 | 0,25 | 0,25 | 0,28 | 0,25 | 0,25 | 0,25 | 0,06 | 0,27 | |
| F | | 1,00 | 0,62 | -0,25 | -0,23 | -0,12 | 0,00 | -0,08 | 0,04 | -0,07 | -0,10 | -0,13 | -0,06 | -0,09 | 0,08 | -0,13 | 0,19 | -0,08 | 0,02 | 0,22 | 0,18 | 0,03 | 0,12 | 0,03 | 0,18 | 0,03 | 0,12 | -0,20 | 0,14 | | |
| M | | | 1,00 | -0,29 | -0,18 | -0,05 | 0,07 | -0,02 | 0,20 | 0,10 | 0,12 | -0,11 | -0,05 | -0,11 | -0,04 | -0,07 | 0,07 | 0,03 | 0,00 | 0,22 | 0,21 | 0,22 | 0,02 | 0,22 | 0,21 | 0,22 | 0,02 | -0,11 | 0,27 | | |
| ? | | | | 1,00 | 0,08 | -0,11 | 0,05 | -0,43 | -0,30 | 0,15 | 0,05 | 0,09 | 0,41 | 0,31 | -0,26 | -0,23 | -0,03 | 0,31 | -0,12 | 0,20 | -0,01 | -0,29 | 0,08 | 0,12 | 0,20 | -0,01 | -0,29 | 0,08 | 0,12 | | |
| F | | | | | 1,00 | 0,55 | 0,38 | 0,18 | 0,26 | 0,31 | -0,07 | 0,34 | 0,56 | 0,07 | -0,18 | 0,40 | 0,09 | 0,30 | -0,06 | 0,08 | 0,06 | 0,02 | 0,24 | 0,27 | 0,10 | 0,02 | 0,24 | 0,27 | 0,10 | | |
| F | | | | | | 1,00 | 0,52 | 0,35 | 0,58 | 0,49 | 0,19 | 0,27 | 0,18 | 0,03 | 0,00 | 0,62 | 0,54 | 0,65 | 0,14 | 0,44 | 0,32 | 0,29 | 0,60 | 0,09 | 0,32 | 0,29 | 0,60 | 0,09 | -0,02 | | |
| ? | | | | | | | 1,00 | 0,02 | 0,19 | 0,82 | 0,57 | 0,59 | 0,05 | 0,55 | -0,12 | 0,70 | -0,04 | 0,59 | 0,66 | 0,59 | 0,64 | 0,53 | 0,10 | 0,59 | 0,64 | 0,53 | 0,10 | 0,59 | 0,33 | | |
| F | | | | | | | | 1,00 | 0,71 | -0,01 | -0,06 | 0,10 | -0,13 | 0,00 | 0,14 | 0,39 | 0,75 | 0,19 | -0,16 | 0,39 | -0,11 | 0,03 | 0,47 | -0,03 | 0,11 | 0,03 | 0,47 | -0,03 | -0,11 | | |
| F | | | | | | | | | 1,00 | 0,04 | -0,08 | -0,08 | -0,03 | -0,11 | -0,18 | 0,44 | 0,56 | 0,19 | -0,14 | 0,42 | 0,00 | 0,00 | 0,66 | -0,01 | 0,04 | 0,00 | 0,66 | -0,01 | -0,04 | | |
| F | | | | | | | | | | 1,00 | 0,52 | 0,73 | 0,41 | 0,46 | 0,21 | 0,72 | 0,10 | 0,75 | 0,45 | 0,56 | 0,43 | 0,54 | 0,03 | 0,22 | 0,30 | 0,54 | 0,03 | 0,22 | 0,30 | | |
| F | | | | | | | | | | | 1,00 | 0,54 | -0,11 | 0,94 | 0,20 | 0,29 | -0,06 | 0,36 | 0,79 | 0,44 | 0,49 | 0,76 | -0,22 | 0,18 | 0,33 | 0,76 | -0,22 | 0,18 | 0,33 | | |
| ? | | | | | | | | | | | | 1,00 | 0,24 | 0,67 | 0,51 | 0,46 | -0,01 | 0,55 | 0,49 | 0,43 | 0,38 | 0,68 | -0,15 | 0,46 | 0,18 | 0,68 | -0,15 | 0,46 | 0,18 | | |
| ? | | | | | | | | | | | | | 1,00 | 0,10 | -0,17 | -0,01 | -0,14 | 0,23 | 0,02 | 0,10 | 0,14 | 0,16 | -0,04 | -0,05 | 0,57 | 0,16 | -0,04 | -0,05 | 0,57 | | |
| M | | | | | | | | | | | | | | 1,00 | 0,22 | 0,31 | -0,19 | 0,49 | 0,76 | 0,54 | 0,62 | 0,67 | -0,22 | 0,50 | 0,18 | 0,62 | -0,22 | 0,50 | 0,18 | | |
| M | | | | | | | | | | | | | | | 1,00 | 0,06 | 0,36 | 0,29 | 0,04 | 0,04 | 0,12 | 0,32 | 0,02 | 0,04 | 0,11 | 0,32 | 0,02 | 0,04 | -0,11 | | |
| ? | | | | | | | | | | | | | | | | 1,00 | 0,10 | 0,53 | 0,20 | 0,62 | 0,27 | 0,28 | 0,17 | 0,67 | 0,28 | 0,17 | 0,67 | 0,36 | | | |
| M | | | | | | | | | | | | | | | | | 1,00 | 0,29 | -0,01 | 0,08 | -0,05 | -0,02 | 0,72 | -0,17 | -0,18 | -0,02 | 0,72 | -0,17 | -0,18 | | |
| F | | | | | | | | | | | | | | | | | | 1,00 | 0,44 | 0,73 | 0,47 | 0,59 | 0,42 | 0,17 | 0,33 | 0,47 | 0,59 | 0,42 | 0,17 | 0,33 | |
| F | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 1,00 | 0,42 | 0,59 | 0,68 | -0,15 | 0,30 | 0,35 | 0,59 | 0,68 | -0,15 | 0,30 | 0,35 | |
| ? | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 1,00 | 0,64 | 0,67 | 0,08 | 0,23 | 0,45 | 0,64 | 0,67 | 0,08 | 0,23 | 0,45 | |
| ? | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 1,00 | 0,82 | -0,03 | 0,19 | 0,35 | 0,82 | -0,03 | 0,19 | 0,35 | | |
| ? | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 1,00 | -0,14 | 0,10 | 0,50 | 0,82 | -0,14 | 0,10 | 0,50 | | |
| ? | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 1,00 | -0,21 | -0,23 | 0,82 | -0,21 | -0,23 | | | |
| F | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 1,00 | 0,25 | 1,00 | 0,25 | 1,00 | 0,25 | | |
| ? | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 1,00 | 0,25 | |
| M | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 1,00 | 0,25 |

Anexo F - Dendograma parcial respeitante à segunda metade do período de estudo (1991 até 1996)

