UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
INSTITUTO DE PSICOLOGIA

MARCOS TOKUDA

**COMPORTAMENTO SOCIAL DE MACHOS ADULTOS DE MURIQUIS-DO-
NORTE (*Brachyteles hypoxanthus*) NUM GRUPO MISTO E NUMA UNIDADE DE
MACHOS, NA ESTAÇÃO BIOLÓGICA DE CARATINGA, MG**

SÃO PAULO

2007

MARCOS TOKUDA

**COMPORTAMENTO SOCIAL DE MACHOS ADULTOS DE
MURIQUIS-DO-NORTE (*Brachyteles hypoxanthus*) NUM GRUPO
MISTO E NUMA UNIDADE DE MACHOS, NA ESTAÇÃO
BIOLÓGICA DE CARATINGA, MG**

**Dissertação apresentada ao Instituto de
Psicologia da Universidade de São Paulo, como
um dos requisitos para a obtenção do título de
Mestre em Psicologia.**

**Área de concentração: Psicologia
Experimental
Orientadora: Profa. Dra. Patrícia Izar Mauro**

São Paulo

2007

AUTORIZO A REPRODUÇÃO E DIVULGAÇÃO TOTAL OU PARCIAL DESTES
TRABALHOS, POR QUALQUER MEIO CONVENCIONAL OU ELETRÔNICO, PARA
FINS DE ESTUDO E PESQUISA, DESDE QUE CITADA A FONTE.

Catálogo na publicação
Serviço de Biblioteca e Documentação
Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo

Tokuda, Marcos.

Comportamento social de machos adultos de muriquis do norte (*Brachyteles hypoxanthus*) num grupo misto e numa unidade de machos, na Estação Biológica de Caratinga, MG / Marcos Tokuda; orientadora Patrícia Izar Mauro. --São Paulo, 2007.- 93 p.

Dissertação (Mestrado – Programa de Pós-Graduação em Psicologia. Área de Concentração: Psicologia Experimental – Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo.

1. Primatas (não humanos) 2. Muriquis 3. Etologia animal 4.

Gregariedade (animal) I. Título.

QL 737.P9

**COMPORTAMENTO SOCIAL DE MACHOS ADULTOS DE
MURIQUIS-DO-NORTE (*Brachyteles hypoxanthus*) NUM GRUPO MISTO
E NUMA UNIDADE DE MACHOS, NA ESTAÇÃO BIOLÓGICA DE
CARATINGA, MG**

MARCOS TOKUDA

BANCA EXAMINADORA

(Nome e Assinatura)

(Nome e Assinatura)

(Nome e Assinatura)

Dissertação defendida e aprovada em: / /

Agradecimentos

Em primeiro lugar, agradeço a toda minha família e amigos, e principalmente, a minha mãe que sempre me incentivou e apoiou.

À Dra. Patrícia Izar, pela orientação séria, sempre disposta a me ajudar e aconselhar. Agradeço, também, a maneira ética que tratou este trabalho.

Ao Dr. Jean P. Boubli, pela oportunidade de trabalhar no projeto Jaó e, posteriormente, ser um dos pesquisadores no seu projeto no PROBIO, o que tornou possível o desenvolvimento deste trabalho. Agradeço pela orientação, ajuda, conversas, conselhos, amizade e cervejas.

À Dra. Karen B. Strier, pelo incentivo, ajuda e orientação, sendo muito importante desde a idealização do projeto até sua conclusão.

A todos os amigos que fiz na Estação Biológica de Caratinga (EBC). Aos primatólogos (as) e conservacionistas: Bárbara Almeida, Carla Possamai, Danusa Guedes, Eduardo Veado, Fabiana Couto, Francisco Pontual, Ítalo Mourthé, Janaina Fidelis, Janaina Pereira, Leonardo Dias, Karinna Tolentino e Vagner Souza. Aos moradores, funcionários e vizinhos da EBC: Antônio Bragança, Seu Antônio Patrola e Dona Conceição, Caiene Louback, Jairo Gomes e família, Wanderson Silva, Zé Pequeno e família, Fabiano Andrade e família, Carlinhos, Roberto e Sandra, Ricardo, Seu Paulino e família, Dona Juju, Vera, Chico e família, Mário César, Vital, Zezé. A todos agradeço pelas conversas, risadas, churrascos, cervejas, sinuca, forró, e pela pelada no campo de futebol!

Ao Dr. Maurício Talebi Gomes, pelo estágio no Projeto Muriqui, Associação Pró-Muriqui, o que foi de extrema importância para minha ida para a EBC.

Aos colegas de pós e aos professores do Departamento de Psicologia Experimental/USP, principalmente, à Dra. Emma Otta, e ao Dr. Fernando José Leite Ribeiro.

Ao Dr. Francisco Dyonísio Cardoso Mendes e ao Dr. Fernando José Leite Ribeiro, por terem aceitado fazer parte da banca de qualificação, e pelos valiosos comentários, que foram muito importantes para a conclusão deste trabalho.

À família Abdala, por ter permitido a realização deste trabalho na RPPN-Feliciano Miguel Abdala.

Aos muriquis, companheiros de mata: Golias, Juca, Marvin, Otelo, Pingo, Quincas, Redondo, Senna, Velho, Bruno, Danton, Inácio, Ulisses, Batman, Drops, Fábio, Jean e Kadu.

À FAPESP, pela concessão da bolsa de mestrado.

Resumo

Tokuda, Marcos. Comportamento social de machos adultos de muriquis-do-norte (*Brachyteles hypoxanthus*) num grupo misto e numa unidade de machos, na Estação Biológica de Caratinga, MG. São Paulo, 2007, 93 p. Dissertação (mestrado), Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo.

Muriquis-do-norte (*Brachyteles hypoxanthus*) são caracterizados pela filopatria entre os machos, a formação de grupos multi-macho/multi-fêmea e um sistema de acasalamento poligâmico, com alto grau de promiscuidade. No entanto, alterações ambientais (ecológicas ou demográficas) podem conduzir a modificações no sistema social (seja na estrutura social, organização social ou sistema de acasalamento) considerado como o típico da espécie. A formação de um grupo composto somente por machos (denominado UM), que se associa constantemente com um grupo misto, ou seja, multi-macho/multi-fêmea (denominado grupo Nadir), e a transferência de machos entre grupos distintos, são padrões comportamentais não descritos para os muriquis-do-norte da Estação Biológica de Caratinga, MG. Assim, esta pesquisa teve como objetivos: 1) analisar as interações sociais entre os machos da UM com os machos adultos do grupo Nadir, 2) comparar o comportamento dos machos UM com o comportamento dos machos adultos do grupo Nadir, e 3) analisar as relações sociais entre os machos adultos do grupo Nadir. Dezesete machos adultos foram alvo desta pesquisa, 8 indivíduos da UM e 9 do grupo Nadir. Os machos adultos do grupo Nadir foram divididos em: imigrantes (machos que se transferiram da UM para o grupo Nadir, 4 indivíduos), e residentes (machos fundaram o grupo Nadir, 5 indivíduos). Interações afiliativas, dinâmica espacial e vizinhos em diferentes categorias de distância espacial foram registrados pelo método animal focal. O método de todas as ocorrências foi empregado para o registro de cópulas e interações agonísticas. Os resultados demonstraram que apesar dos machos UM se associarem com o grupo Nadir, sendo constantemente observados na periferia ou até mesmo dentro do grupo, as interações sociais entre os machos UM e GN não se caracterizaram como relações sociais de indivíduos pertencentes ao mesmo grupo. Entretanto, as interações sociais dos machos UM com os machos GN não apresentaram um padrão homogêneo, sendo as interações com os imigrantes diferenciadas das interações com os residentes. Ao comparar o comportamento dos machos UM e GN, houve diferença significativa somente no padrão de associação espacial. A análise dos dados referente às relações sociais dos machos GN revelou uma assimetria, pois os imigrantes formaram associações mais fortes com os residentes do que entre si e foram os responsáveis pela manutenção de proximidade e interações afiliativas com os residentes. A tolerância entre os machos UM e machos GN, principalmente dos imigrantes, foi explicada pela familiaridade entre eles. Em relação às relações sociais entre os machos GN, inferi um status social diferenciado entre imigrantes e residentes, devido à maior atratividade que os residentes exerceram sobre os imigrantes. A capacidade de se adaptar a condições demográficas específicas, variando sua organização e estrutura social, evidencia a flexibilidade comportamental da espécie.

Abstract

Tokuda, Marcos. Social behaviour of adult male northern muriquis (*Brachyteles hypoxanthus*) in heterosexual and all male group, at the Estação Biológica de Caratinga, MG. São Paulo, 2007, 93 p. Master Thesis, Institute of Psychology, University of São Paulo.

Northern muriquis (*Brachyteles hypoxanthus*) are characterized by male philopatry, by multi-male/multi-female groups and by a polygamous mating system, with high levels of promiscuity. Nevertheless, environmental changes (ecological or demographic) can lead to changes in the social system (in the social structure, as well as in the social organization, or in the mating system) considered as typical of the species. Behavioural patterns such as the formation of an all male group (called UM), constantly associated with a multi-male/multi-female group (called Nadir group), and the transfer of males between distinct groups, are not described yet for northern muriquis of the Estação Biológica de Caratinga, MG. Therefore, the aims of this research were: 1) to analyse the social interactions between the UM males and the adult males of the Nadir group, 2) to compare the behaviour of UM males and the behaviour of adult males of the Nadir group, and 3) to analyse the social relationships among the adult males of the Nadir group. Seventeen adult males were the subjects of this research, 8 individuals belonged to the UM and 9 belonged to the Nadir group. The adult males of Nadir group were separated into: immigrant (males that transfer from UM to Nadir group, 4 individuals), and resident (males that founded the Nadir group, 5 individuals). Affiliative interactions, spacial dynamics and neighbours at different categories of spacial distances were registered by focal animal sampling. The all occurrences sampling was used to record episodes of copulation and agonistic interactions. The results indicated that the social interactions between UM e GN males did not characterize social relationships between members of the same group, even though the UM males associated with the Nadir group, being often observed at the border or even inside the group. The interactions between males of the two groups did not obey a unique pattern. The interactions with immigrant males were different from those with resident males. The comparison between the UM and GN male behaviour revealed significant differences only in the pattern of spatial association. The analysis of GN males social relationships revealed an asymmetry, because the immigrants had stronger associations with residents than among themselves and were the responsible for approaching and for mantaining affiliative interactions with residents. GN males, particularly immigrants, were tolerant towards UM males, probably due to the familiarity among them. Regarding the social relationships among GN males, it was possible to distinguish the social status between immigrants and residents, since resident males were highly attractive to the immigrant males. The adaptive capacity to adjust to specific demographyc conditions, trough changes in the social organization and structure, highlights the behavioural flexibility of the species.

Lista de Figuras

Figura 1 - Estação Biológica de Caratinga/EBC (RPPN- Feliciano Miguel Abdala).....23

Figura 2. Foto à esquerda, Pingo (PI), macho adulto pertencente à UM. E foto à direita, macho adulto focal, Fábio (FB), está no primeiro plano, e no fundo está um macho subadulto, Charles (CHL), os dois indivíduos pertencem ao grupo Nadir. (Fotos: Carla B. Possamai)....25

Figura 3. Árvore geradora mínima, do mês de agosto/04 para categoria de distância R1, composta por indivíduos de todas as classes sexo-etárias que foram registrados como vizinhos dos indivíduos focais. Os indivíduos são representados através de letras maiúsculas e as classes sexo-etárias por letras minúsculas (com exceção dos machos adultos). Machos adultos: im (imigrantes), re (residentes) e um (unidade de machos). Classes sexo-etárias: fa (fêmea adulta), fs (fêmea subadulta), ms (macho subadulto), juvf (fêmea juvenil), juvm (macho juvenil) e infm (macho infante).....40

Figura 4. Árvore geradora mínima, do mês de julho/04 para categoria de distância R1, composta por indivíduos de todas as classes sexo-etárias que foram registrados como vizinhos dos indivíduos focais. Os indivíduos são representados através de letras maiúsculas e as classes sexo-etárias por letras minúsculas (com exceção dos machos adultos). Machos adultos: im (imigrantes), re (residentes) e um (unidade de machos). Classes sexo-etárias: fa (fêmea adulta), fs (fêmea subadulta) e ms (macho subadulto).....41

Figura 5. Árvore geradora mínima, do mês de junho/04 para categoria de distância R10, composta por indivíduos de todas as classes sexo-etárias que foram registrados como vizinhos dos indivíduos focais. Os indivíduos são representados através de letras maiúsculas e as classes sexo-etárias por letras minúsculas (com exceção dos machos adultos). Machos adultos: im (imigrantes), re (residentes) e um (unidade de machos). Classes sexo-etárias: fa (fêmea adulta), fs (fêmea subadulta), ms (macho subadulto) e juvm (macho juvenil).....42

Figura 6. Árvore geradora mínima, do mês de setembro/04 para categoria de distância R5, composta por indivíduos de todas as classes sexo-etárias que foram registrados como vizinhos dos indivíduos focais. Os indivíduos são representados através de letras maiúsculas e as classes sexo-etárias por letras minúsculas (com exceção dos machos adultos). Machos adultos: im (imigrantes), re (residentes) e um (unidade de machos). Classes sexo-etárias: fa (fêmea adulta), fs (fêmea subadulta), ms (macho subadulto) e juvm (macho juvenil).....43

Figura 7. Árvore geradora mínima, do mês de agosto/04 para categoria de distância R5, composta por indivíduos de todas as classes sexo-etárias que foram registrados como vizinhos dos indivíduos focais. Os indivíduos são representados através de letras maiúsculas e as classes sexo-etárias por letras minúsculas (com exceção dos machos adultos). Machos adultos: im (imigrantes), re (residentes) e um (unidade de machos). Classes sexo-etárias: fa (fêmea adulta), fs (fêmea subadulta), ms (macho subadulto), juvf (fêmea juvenil), juvm (macho juvenil) e infm (macho infante).....44

Figura 8. Árvore geradora mínima, do mês de julho/05 para categoria de distância R5, composta por indivíduos de todas as classes sexo-etárias que foram registrados como vizinhos dos indivíduos focais. Os indivíduos são representados através de letras maiúsculas e as classes sexo-etárias por letras minúsculas (com exceção dos machos adultos). Machos

adultos: im (imigrantes), re (residentes) e um (unidade de machos). Classes sexo-etárias: fa (fêmea adulta), fs (fêmea subadulta), ms (macho subadulto), juvf (fêmea juvenil), juvm (macho juvenil) e infm (macho infante).....45

Figura 9. Árvore geradora mínima, do mês de agosto/04 para categoria de distância R5, composta somente por machos adultos. Machos adultos: im (imigrantes), re (residentes) e um (unidade de machos). As letras maiúsculas representam os indivíduos.....46

Figura 10. Árvore geradora mínima, do mês de julho/04 para categoria de distância R0, composta somente por machos adultos. Machos adultos: im (imigrantes), re (residentes) e um (unidade de machos). As letras maiúsculas representam os indivíduos.....47

Figura 11. Árvore geradora mínima, do mês de agosto/04 para categoria de distância R10, composta somente por machos adultos. Machos adultos: im (imigrantes), re (residentes) e um (unidade de machos). As letras maiúsculas representam os indivíduos.....48

Figura 12. Valores medianos do índice de Jaccard das associações de UM com UM, UM com machos GN e UM com fêmeas adultas GN, para as categorias de distâncias R0 e R5.....49

Figura 13. Valores medianos do índice de Jaccard das associações de machos GN com machos GN, machos GN com machos UM e machos GN com fêmeas adultas GN, para as categorias de distâncias R0 e R5.....50

Figura 14. Valores médios do Índice de Jaccard de cada macho UM nas associações com machos adultos GN, imigrantes e residentes, para as categorias de distâncias (a) R0 ($Z=-2,2014$, $p<0,05$) e (b) R5 ($Z=-2,5205$, $p<0,05$).....52

Figura 15. Índice de Jaccard médio de cada macho adulto GN nas associações com machos UM, para as categorias de distâncias (a) R0 e (b) R5.....53

Figura 16. Interações agonísticas diádicas entre os machos UM e machos GN, (*) agente da interação.....55

Figura 17. Valores medianos do índice de Jaccard das associações de machos UM e GN para com: todos os indivíduos do grupo GN (exceção machos adultos), machos adultos (pertencentes ao mesmo grupo), e fêmeas adultas GN, para as categorias de distância R0 (a) e R5 (b). * indica diferença significativa ($p<0,05$, teste Mann-Whitney).....57

Figura 18. (a) Tempo médio que machos UM passaram acompanhados de outros machos UM e de outros indivíduos (todos os indivíduos do grupo Nadir, de todas as classes sexo-etárias) ($Z=-2,5205$, $p<0,05$), e (b) tempo médio que machos GN passaram acompanhados de outros machos GN e de outros indivíduos (machos UM e todos os indivíduos do grupo Nadir, com exceção dos machos adultos GN) ($Z=-1,2439$, $p>0,05$).....59

Figura 19. Valores médios do índice de Jaccard do período seco e chuvoso, para as associações dos machos GN com fêmeas adultas GN, (a) R0 ($Z=-1,9604$, $p<0,05$) e (b) R5 ($Z=-2,4286$, $p<0,05$).....60

Figura 20. Valores médios do índice de Jaccard do período seco e chuvoso, para as associações dos machos UM com fêmeas adultas GN, (a) R0 ($Z=-0,7001$, $p>0,05$) e (b) R5 ($Z=-1,5403$, $p>0,05$).....	61
Figura 21. Valores médios do índice de Jaccard de BU nas associações com imigrantes e com residentes, para as categorias de distância (a) R0 ($Z=-2,0284$, $p<0,05$) e (b) R5 ($Z=-2,1965$, $p<0,05$).....	64
Figura 22. Valores médios do índice de Jaccard de IN nas associações com imigrantes e com residentes, para as categorias de distância (a) R0 ($Z=-2,5205$, $p<0,05$) e (b) R5 ($Z=-2,4895$, $p<0,05$).....	65
Figura 23. Valores médios do índice de Jaccard de UL nas associações com imigrantes e com residentes, para as categorias de distância (a) R0 ($Z=-2,6656$, $p<0,01$) e (b) R5 ($Z=-2,4973$, $p<0,05$).....	66
Figura 24. Valores médios do índice de Jaccard de DA nas associações com imigrantes e com residentes, para as categorias de distância (a) R0 ($Z=-0,8885$, $p>0,05$) e (b) R5 ($Z=-1,3336$, $p>0,05$).....	67
Figura 25. Valor médio do índice de Hinde, ou índice de manutenção de proximidade, de cada macho adulto GN, nas associações: (a) com todos os machos adultos GN, e (b) entre imigrantes e residentes.....	68
Figura 26. Valor médio do índice de assimetria de afiliação, de cada macho adulto GN, nas associações: (a) com todos os machos adultos GN, e (b) entre imigrantes e residentes.....	72

Lista de Tabelas

Tabela 1 - Categorias sociais.....	27
Tabela 2. Categorias de distância ou vizinhança.....	28
Tabela 3. Distribuição das amostras focais e horas de observações focais para cada indivíduo, durante o período de abril de 2004 até fevereiro de 2005, e no mês de julho de 2005.....	29
Tabela 4. Matriz de similaridade $S_j(AB)$ entre os machos UM, na categoria de distância R5, do mês de agosto.....	32
Tabela 5. Índice de Jaccard médio de cada macho UM, para as diferentes associações, na categoria de distância R5.....	32
Tabela 6. Matriz contendo os valores do índice de manutenção de proximidade, para o período total de estudo.....	36
Tabela 7. Matriz contendo os valores do índice de assimetria de afiliação, para o período total de estudo.....	37
Tabela 8. Índice de manutenção de proximidade de cada indivíduo com diferentes agrupamentos de machos.....	37
Tabela 9. Índice de assimetria de afiliação de cada indivíduo com diferentes agrupamentos de machos.....	37
Tabela 10. Frequência observada e esperada das interações afiliativas diádicas intra e intergrupais entre machos adultos, e os resíduos do teste χ^2 ($\chi^2=206,338$; gl=2; $p<0,001$).....	54
Tabela 11. Frequência observada e esperada das interações afiliativas diádicas entre machos adultos GN, e os resíduos do teste χ^2 ($\chi^2=26,810$, gl=2, $p<0,001$).....	69
Tabela 12. Proporção sexual dos quatro grupos mistos de muriquis-do-norte da EBC.....	77

Sumário

1- Introdução.....	13
1.1- Sistema social de primatas.....	13
1.2- Unidade de machos.....	16
1.3- Sistema social do muriqui.....	18
1.4- Objetivos.....	21
2- Métodos.....	23
2.1- Área de estudo.....	23
2.2- Espécie e grupo de estudo.....	24
2.3- Coleta de dados.....	26
2.4- Categorias comportamentais.....	27
2.5- Análise dos dados.....	29
2.5.1- Interações sociais entre a Unidade de machos e o grupo Nadir.....	30
2.5.2- Comparação entre o comportamento dos machos UM e machos GN....	33
2.5.3- Relações sociais entre os machos GN.....	35
3- Resultados.....	39
3.1- Interações sociais entre a Unidade de machos e o grupo Nadir.....	39
3.1.1- Distância Interindividual.....	39
3.1.2- Interações afiliativas e interações agonísticas.....	54
3.2- Comparação entre o comportamento dos machos UM e machos GN.....	55
3.2.1- Distância Interindividual.....	55
3.2.2- Interações afiliativas e interações agonísticas.....	62
3.2.3- Interações reprodutivas.....	62
3.3- Relações sociais entre os machos GN.....	62

3.3.1- Distância Interindividual.....	62
3.3.2- Interações afiliativas e interações agonísticas.....	69
3.3.3- Interações reprodutivas.....	71
4- Discussão.....	73
4.1- Interações sociais entre a Unidade de machos e o grupo Nadir.....	73
4.2- Comparação entre o comportamento dos machos UM e machos GN.....	74
4.3- Relações sociais entre os machos GN.....	78
4.4- Considerações finais.....	81
Referências.....	84

1- Introdução

1.1- Sistema social dos primatas

A vida social é uma das principais características dos primatas antropóides e apresenta uma grande diversidade de formas, desde espécies que vivem em pares, como sauás (*Callicebus* spp.), até as complexas sociedades dos chimpanzés (*Pan troglodytes*). Esses diferentes tipos de sociedades dos primatas são habitualmente classificados de maneira arbitrária, de acordo com o tamanho e composição do grupo, variáveis que geralmente estão relacionadas com o sistema de acasalamento da espécie (Fedigan, 1982). Assim, espécies monogâmicas vivem em grupos pequenos, e compostos por um macho adulto, uma fêmea adulta e suas proles. Espécies poligínicas, nas quais um único macho e mais de uma fêmea formam uma relação social duradoura (Dixon, 1998), normalmente vivem em grupos uni-macho/multi-fêmeas, com um macho adulto, várias fêmeas adultas e suas proles, e são de tamanho moderado. Já espécies poligâmicas, ou promíscuas, vivem em grandes grupos multi-machos/multi-fêmeas, compostos por vários machos adultos e fêmeas adultas (Fedigan, 1982).

A fim de organizar esse sistema de classificação, Kappeler e van Schaik (2002) propuseram a divisão do sistema social dos primatas em três elementos: organização social (refere-se ao tamanho, composição sexual e coesão espaço-temporal do grupo social), sistema de acasalamento (refere-se às interações reprodutivas e suas consequências), e estrutura social (refere-se ao padrão de relações sociais entre os indivíduos). Segundo os autores, os três elementos (organização social, sistema de acasalamento e estrutura social) definem o sistema social de um táxon, que deve ser interpretado como o produto resultante das estratégias individuais em interações (Hinde, 1983a). Sob a perspectiva evolucionista, reflete as estratégias comportamentais que foram selecionadas ao longo da evolução devido ao maior valor adaptativo que conferem aos indivíduos (van Schaik, 1989).

Como resultado desta seleção natural ocorrida no passado, existe uma predisposição para os indivíduos se engajarem em determinados tipos de interações sociais, e, conseqüentemente, resultando em sistemas sociais típicos de determinada espécie (Koenig, 2002). No entanto, para algumas espécies observam-se variações no sistema social considerado como típico, ao comparar populações vivendo em condições ecológicas e demográficas diferentes (Barton *et al.*, 1996; Lott, 1984, 1991; Korstjens *et al.*, 2002, Izar, 2004). Assim populações com a mesma predisposição genética, mas sob circunstâncias diferentes, poderão expressar comportamentos distintos (Lott, 1991), pois o comportamento que um indivíduo manifesta é a integração tanto da herança genética quanto da influência ambiental (Alcock, 2001). Alterações recentes no ambiente provocadas tanto por fatores naturais quanto pela ação antrópica, podem provocar a alteração imediata no comportamento, conduzindo a uma variação no sistema social, ou em um dos elementos que o compõem (organização social, sistema de acasalamento e estrutura social). Estas alterações refletem mudanças em qualidade e disponibilidade espaço-temporal de recursos, razão sexual do grupo, composição sexo-etária, densidade populacional e predação (Lott, 1991). Lott (1991) cita exemplos, para vários vertebrados, de variações intraespecíficas no sistema social, como espécies que sob determinadas circunstâncias apresentam territorialidade e em outras não são territoriais, espécies que se acasalam de forma poliândrica, poligínica ou monogâmica, e aquelas que alternam entre viver em grupos e solitariamente.

A capacidade de alterar o comportamento em função dessas mudanças ambientais, provocadas pela ação do homem ou por fatores naturais, depende do grau de flexibilidade comportamental de cada espécie (Kappeler & van Schaik, 2002; Lott, 1984). Assim, observa-se uma variabilidade interespecífica quanto à flexibilidade de sistemas sociais em função de diferentes condições ambientais.

No caso dos primatas, pode-se citar alguns exemplos de diferentes graus de flexibilidade social. Os babuínos hamadrias (*Papio hamadryas hamadryas*) são conhecidos pela sua sociedade com vários níveis de organização (Kummer, 1984): o harém (principal unidade da sociedade, constituída pela forte associação entre um macho adulto e algumas fêmeas com suas proles; machos subadultos são observados na periferia), o clã (constituído por vários haréns), o bando (constituído por vários clãs), e a tropa (constituído por vários bandos). Eles demonstram-se inflexíveis quanto a sua estrutura e organização social, exibindo o mesmo padrão comportamental tanto no cativeiro quanto na natureza (Colmenares, 1992).

Ao contrário dos babuínos hamadrias, algumas espécies demonstram-se mais flexíveis socialmente apresentando variações na organização social, estrutura social e sistema de acasalamento, tanto intra como entre populações. Nos lãngures Hanuman, a proporção de grupos uni-macho/multi-fêmeas e multi-machos/multi-fêmeas varia de uma população a outra (Koenig & Borries, 2001). Entre os gorilas, que são caracterizados por um padrão de agrupamento do tipo uni-macho/multi-fêmeas, e pela migração de ambos os sexos de seu grupo natal, observa-se, em algumas populações, a formação de grupos multi-machos/multi-fêmeas, por um processo em que o macho adulto dominante tolera a presença dos machos mais jovens, permitindo que fiquem no grupo até a maturidade sexual (Yamagiwa *et al.*, 2003; *Gorilla gorilla beringei*: Robbins, 1995; Yamagiwa, 1987; *G. g. gorilla*: Tutin, 1996; *G. g. graueri*: Yamagiwa *et al.*, 1993). Sagüis-de-cara-suja (*Saguinus fuscicollis*), no Parque Nacional Manu, no Peru, apresentam uma alta variabilidade no sistema de acasalamento (observam-se grupos monogâmicos, poliândricos e grupos com duas fêmeas reprodutivas), tanto entre grupos, quanto no mesmo grupo ao longo do tempo (Goldizen *et al.*, 1996).

As opções de estratégias comportamentais, que cada espécie pode adotar frente a diferentes condições ambientais, são restringidas pelo poder que a inércia filogenética exerce sobre cada espécie. A importância da filogenia foi ressaltada por Di Fiori e Rendall (1994) na

formação do sistema social dos macacos cercopitecóides, um grupo que embora seja ecologicamente diverso, ocorrendo em vários tipos de habitats, apresenta uma certa homogeneidade no sistema social. A maior parte das espécies apresenta filopatria entre as fêmeas, com a formação de grupos familiares, migração dos machos, fortes laços afiliativos e relações de dominância entre as fêmeas, com a presença de relações competitivas e cooperativas entre elas.

Em contrapartida, nem sempre a inércia filogenética é um fator restritivo para a diversificação do comportamento social em espécies filogeneticamente próximas (Korstjens *et al.*, 2002). Como exemplo, duas espécies irmãs de micos-de-cheiro, *Saimiri oerstedii* e *S. sciureus*, apresentam sistemas sociais distintos (Boinski, 1994; Mitchell *et al.*, 1991). Mitchell *et al.* (1991) consideram as diferenças ecológicas (qualidade e distribuição dos recursos alimentares) como um dos principais fatores para a divergência no sistema social entre as duas espécies.

1.2- Unidades de machos

Na maioria das espécies de primatas sociais, a dispersão é realizada pelos machos (Pusey & Packer, 1987), ou por ambos os sexos (Strier, 1994b), sendo raras as espécies em que os machos são filopátricos, isto é, permanecem no grupo natal, e as fêmeas migram entre grupos. O macho, ao deixar seu grupo natal, sendo expulso ou saindo voluntariamente, pode adotar três estratégias: (1) se transferir diretamente para outro grupo; (2) tornar-se temporariamente solitário; ou (3) juntar-se a outros machos formando unidades só de machos, ou “all male bands” (Pusey & Packer, 1987).

As principais explicações para um macho se juntar a uma unidade de machos, em vez de se tornar solitário, são o aumento da proteção contra predadores e contra o ataque de outros machos (Pusey & Packer, 1987; Steenbeek *et al.*, 2000; Yamagiwa, 1987), além de ser um

ambiente propício para os machos jovens desenvolverem suas habilidades sociais (Robbins, 1996). A hipótese de que unidades de machos são alianças para invadir grupos mistos não se sustenta para a maioria dos primatas (mas ver Mitchell, 1994). A cooperação entre os indivíduos de unidades de machos normalmente se demonstra fraca, e, mesmo quando invade um grupo misto, é raro que a unidade fique junta no novo grupo, com o novo grupo sendo formado por apenas um macho e várias fêmeas (Pusey e Packer, 1987).

Unidades de machos são mais comuns em espécies de primatas do Velho Mundo, que apresentam um sistema de acasalamento poligínico (Pusey & Packer, 1987), como gorilas, *G. g. beringei* (Robbins, 1996; Watts, 2000a; Yamagiwa, 1987) e *G. g. gorilla* (Levréro *et al.*, 2006), lãngures Hanuman, *Presbytis entellus* (Hrdy, 1977; Koenig & Borries, 2001; Rajpurohit *et al.*, 1995), lãngures de Thomas, *Presbytis thomasi* (Steenbeek *et al.*, 2000), o cercopitecóide, *Cercopithecus mona* (Glenn *et al.*, 2002), macaco-narigudo, *Nasalis larvatus* (Murai, 2004), o rinopiteco, *Rhinopithecus bieti* (Kirkpatrick *et al.*, 1998), o babuíno gelada, *Theropithecus gelada* (Stammach, 1987) e o macaco patas, *Erythrocebus patas* (Ohsawa, 2003).

Também há registros de unidades de machos nas espécies com um sistema de acasalamento poligâmico, como o macaco japonês, *Macaca fuscata* (Sprague *et al.*, 1998). Para os primatas neotropicais, os poucos relatos de unidades de machos são de micos-de-cheiro, *Saimiri sciureus*, de Cocha Cashu, no Peru (Mitchell, 1994), formando unidades de machos que variam de 2 a 10 indivíduos, e bugios, *Alouatta pigra* (Estrada *et al.*, 2002) e *Alouatta* spp. (Crockett & Eisenberg, 1987).

Tipicamente, as unidades de machos são subordinadas aos grupos mistos e as interações sociais entre seus membros são mais pacíficas e afiliativas em comparação com as interações entre machos de grupos mistos (Pusey e Packer, 1987). Essas características podem estar relacionadas à composição, principalmente, por indivíduos jovens (juvenis, subadultos

ou adultos jovens; Robbins, 1996). Os machos adultos presentes nas unidades são aqueles que foram abandonados por suas fêmeas ou depostos de seu grupo por um outro macho (lângures Hanuman: Rajpurohit *et al.*, 1995; lângures Thomas: Steenbeek *et al.*, 2000). Geralmente, os jovens deixam as unidades de machos após atingirem a maturidade sexual, mas, excepcionalmente, alguns continuam residindo nas unidades por um longo período (lângures Hanuman: Rajpurohit *et al.*, 1995; gorilas da montanha, *G. g. beringei*: Robbins, 1995).

Unidades de machos são menos estáveis do que os grupos mistos, apresentando uma certa fluidez na sua composição e um tempo de existência variável. Em lângures de Thomas, a composição pode mudar constantemente: várias unidades de machos podem se juntar, e grandes unidades podem se fissionar (Steenbeek *et al.*, 2000). Nos lângures Hanuman de Jodhpur, os machos ficam cerca de cinco anos nas unidades de machos, transferindo-se sucessivamente de uma unidade para outra, antes de migrarem e tomarem posse de um grupo uni-macho/multi-fêmea (Rajpurohit *et al.*, 1995). Na unidade de machos de gorilas da montanha estudada por Robbins (1995), os indivíduos residem em média 6,44 anos, emigrando em 2 ou 3 anos após atingirem a maturidade sexual.

Em algumas espécies, fêmeas subadultas são observadas nas unidades de machos (macaco narigudo: Murai, 2004; Murai *et al.*, 2007; gorilas: Robbins, 1995) e, ocasionalmente, podem copular com os machos (macaco narigudo: Murai, 2004). No entanto, as unidades de machos são classificadas como grupos sociais não reprodutivos, pois o acesso a fêmeas adultas sexualmente maduras é restrito aos machos dos grupos mistos.

1.3- Sistema social do muriqui

Muriquis-do-norte estão entre as raras espécies de primatas em que os machos são filopátricos, ou seja, permanecem no grupo natal durante toda sua vida (Strier, 1990, 1992). A dispersão é realizada pela fêmea, que deixa seu grupo natal antes de se tornar sexualmente

ativa, entre cinco e seis anos de idade, para unir-se a um grupo vizinho (Strier, 1996). Além de *Brachyteles*, na família Atelidae há mais dois gêneros que apresentam filopatria de machos, *Ateles*, macacos-aranha e *Lagothrix*, macacos-barrigudo (Nishimura, 2003; Strier, 1994a).

Uma característica peculiar do comportamento social do muriqui é a baixa frequência de interações agonísticas entre os indivíduos do mesmo grupo, tanto entre machos, quanto entre fêmeas e entre machos e fêmeas, o que se reflete na ausência de uma hierarquia baseada em agressão. As relações sociais são tidas como igualitárias (Mendes, 1990; Strier, 1990, 1992).

As relações sociais entre machos do mesmo grupo são caracterizadas por fortes laços afiliativos, raras interações agonísticas, significativa proporção de tempo em proximidade e alta tolerância, sendo que os machos não interferem na cópula uns dos outros (Mendes, 1990; Strier, 1990, 1992, 1997b; Strier *et al.*, 2000, 2002). A alta tolerância e os fortes laços afiliativos podem ser explicados pelo parentesco entre os machos, já que são filopátricos.

Ao contrário do padrão de relações intragrupo, machos de grupos distintos apresentam interações hostis. Machos do mesmo grupo cooperam entre si para tentar monopolizar as fêmeas de seu grupo contra o assédio de machos extragrupais, ameaçando e perseguindo machos extragrupo que tentam se associar com as suas fêmeas (Strier, 1986). Assim, a formação de alianças entre machos de um grupo seria uma forma de cooperação para defesa das fêmeas sexualmente receptivas contra machos de outros grupos (Strier *et al.*, 1993; Strier 1997b).

A maioria dos estudos sobre muriquis indica que grupos multi-machos/multi-fêmeas e um sistema de acasalamento poligâmico, com alto grau de promiscuidade, são características tanto de muriquis-do-norte, *Brachyteles hypoxanthus* (Andrade, 1996; Strier, 1992) quanto de muriquis-do-sul, *Brachyteles arachnoides* (Milton, 1985). No entanto, há variações na

organização social entre diferentes populações (Carvalho Júnior, 1996; Moraes *et al.*, 1998; Mourthé, 2006; Strier, 1986, 1989).

Strier (1986, 1989) atribuiu as diferenças no padrão de agrupamento entre os muriquis-do-norte da Estação Biológica de Caratinga/MG (EBC) e muriquis-do-sul da Fazenda Barreiro Rico/SP (FBR), como uma resposta às condições ecológicas locais. Segundo a autora, o padrão de agrupamento mais fluido dos muriquis da FBR, em relação ao observado na EBC, com os indivíduos freqüentemente se dividindo em pequenos subgrupos, incluindo machos que formam um subgrupo itinerante e se associam com as fêmeas somente no período de cópula (Milton, 1985), se deve à ausência de grandes fontes alimentares na FBR. Um padrão de agrupamento fluido, semelhante à organização social fissão-fusão dos macacos-aranha e chimpanzés, foi observado nos muriquis-do-sul do PECB por Carvalho Júnior (1996) e Moraes *et al.* (1998). Para Moraes *et al.* (1998), a alta densidade populacional de muriquis observada na EBC em comparação com o PECB, ou seja, uma diferença demográfica, seria o principal fator responsável pela maior coesão grupal quando comparado com o padrão fluido dos muriquis do PECB.

Além disso, observa-se também variação na organização social dentro de uma mesma população. Um grupo de muriquis-do-norte da EBC, que era descrito como coeso, passou a apresentar um padrão de agrupamento mais fluido, com os indivíduos se dividindo em subgrupos, em função do aumento no tamanho do grupo que passou de 22 para 42 indivíduos, de 1982 a 1991 (Strier *et al.*, 1993).

Essa variabilidade de organização social dos muriquis enseja pesquisas sobre a relação entre organização social, fatores ecológicos e demográficos em primatas.

1.4- Objetivos

O estudo de longo prazo realizado com a população de muriquis-do-norte da EBC, iniciado em 1982, tem fornecido importantes informações sobre o comportamento, biologia e ecologia desta espécie (Strier & Boubli, 2006). Além disso, permitiu a observação de fenômenos que somente um estudo de longo prazo poderia relatar, como uma mudança no padrão de agrupamento dos indivíduos (Strier *et al.*, 1993), e a formação de novos grupos sociais, através do processo de fissão (Strier *et al.*, 2006).

Existem quatro grupos mistos na EBC (Matão, Matão 2, Jaó e Nadir) e uma unidade de machos (UM). Num primeiro momento, a UM foi caracterizada como uma unidade de machos que se deslocava independentemente dos outros grupos mistos. No entanto, verificou-se uma mudança no padrão de interação intergrupar, a UM passou a ser observada freqüentemente na periferia e até mesmo dentro do grupo Nadir, ao mesmo tempo observou-se a transferência de alguns machos da UM para o grupo Nadir (ver Métodos). Estes fatos levantaram questões, como: a UM e os machos do grupo Nadir formam dois grupos sociais distintos? A UM tem as mesmas características comportamentais das unidades de machos típicas? Como é a relação social entre os machos que se transferiram para o grupo Nadir e aqueles que já viviam no grupo? O estudo sistemático do comportamento da UM e dos machos do grupo Nadir foram conduzidos através da análise do padrão de interações afiliativas e agonísticas, distância espacial e frequência de cópulas.

Assim, os objetivos deste trabalho foram:

- 1) analisar as interações sociais entre os machos da UM com os machos adultos do grupo Nadir;
- 2) comparar o comportamento dos machos da UM com o comportamento dos machos adultos do grupo Nadir;
- 3) analisar as relações sociais entre os machos adultos do grupo Nadir;

Hipóteses

Com base nos objetivos apresentados, as seguintes hipóteses foram formuladas:

- 1) a UM e os machos adultos do grupo Nadir pertencem a dois grupos sociais distintos;
- 2) as interações sociais entre os machos UM e os machos que saíram da UM são diferenciadas das interações sociais entre os machos UM e os machos residentes do grupo Nadir;
- 3) os machos da UM e os machos adultos do grupo Nadir diferem na frequência de cópulas, interações afiliativas e agonísticas, e no padrão de distância interindividual;
- 4) os machos que pertenciam a UM, e se transferiram para o grupo Nadir, adotam estratégias comportamentais para entrar na subunidade social formada pelos machos do grupo Nadir;

O fato de muriquis machos serem filopátricos (Strier, 1990, 1992), ao contrário da maioria das espécies em que se formam unidades de machos, incita à investigação do comportamento desta formação de grupo atípica para a espécie. A caracterização da UM através de uma descrição de seu comportamento, analisando se forma um grupo social distinto dos machos do grupo Nadir, e a comparação do comportamento de ambos podem fornecer importantes informações sobre o grau de flexibilidade comportamental desta espécie. Flexibilidade esta que o capacita a adotar uma organização social diferente da considerada como típica da espécie, adaptando-se a mudanças ambientais ou demográficas. Além disso, a transferência de machos adultos cria uma nova situação social, cuja investigação fornecerá uma maior compreensão da sociabilidade entre os machos adultos de muriquis-do-norte.

2- Métodos

2.1- Área de Estudo

Esta pesquisa foi realizada na Estação Biológica de Caratinga (EBC), localizada no leste do estado de Minas Gerais, município de Caratinga (19° 50'S, 41° 50'W). A EBC, em 2001, foi reconhecida como uma Reserva Particular do Patrimônio Natural/RPPN, com uma área de 957 ha de floresta de Mata Atlântica (Figura 1), sendo atualmente chamada RPPN-Feliciano Miguel Abdala (Castro, 2001).

Figura 1. Estação Biológica de Caratinga/EBC (RPPN- Feliciano Miguel Abdala).

A vegetação é classificada como floresta tropical semi-decídua sub-montana (Oliveira-Filho & Fontes, 2000), e está inserida dentro do domínio morfoclimático Tropical Atlântico (Ab'Saber, 1977). A mata é formada por um mosaico de habitats em diferentes estágios de regeneração, fruto, principalmente, da intensa exploração madeireira praticada no passado (Hatton *et al.*, 1984). O clima é marcado pela sazonalidade na pluviosidade e temperatura, apresentando um período chuvoso, que se estende de outubro a março, e um período seco, de

abril a setembro, sendo que o período mais crítico é entre junho e agosto (Strier & Boubli, 2006).

A importância da EBC não se restringe, unicamente, ao fato de abrigar a maior população de muriquis-do-norte (Strier *et al.*, 2005), mas também por ser um dos últimos fragmentos florestais da região e possuir uma grande diversidade de fauna. Além do muriqui, na EBC são encontradas mais três espécies de primatas: macaco-prego (*Cebus nigrinus*), bugio (*Alouatta guariba*) e o sagüi-da-serra (*Callithrix flaviceps*).

2.2- Espécie e Grupo de Estudo

Muriqui ou mono-carvoeiro é o nome popular das duas espécies do gênero *Brachyteles*: o muriqui-do-sul (*B. arachnoides*), que ocorre nos estados do Paraná, Rio de Janeiro e São Paulo (Koehler *et al.*, 2002; Rylands *et al.*, 1997), e o muriqui-do-norte (*B. hypoxanthus*), que ocorre nos estados de Minas Gerais, Espírito Santo e Bahia (Groves, 2001; Melo *et al.*, 2004; Rylands *et al.*, 1995). As duas espécies possuem uma dieta constituída principalmente por folhas e frutos, mas há variações entre as populações quanto ao grau de frugivoria e folivoria (Strier, 1991; Talebi *et al.*, 2005).

Endêmicos da Mata Atlântica e considerados o maior primata neotropical, podendo pesar até 15 kg na idade adulta (Aguirre, 1971), os muriquis estão criticamente ameaçados, sofrendo forte pressão da ação antrópica devido à caça e à destruição de seu hábitat (Strier & Fonseca, 1996/1997). O muriqui-do-norte está entre as 25 espécies de primatas mais ameaçadas do mundo (Konstant *et al.*, 2002).

Como mencionado anteriormente, existem quatro grupos mistos na EBC (Matão, Matão 2, Jaó e Nadir) e uma unidade de machos (UM), ao contrário dos dois únicos grupos sociais (Matão e Jaó) que se observava no início das pesquisas em 1982 (Strier *et al.*, 2006). O grupo Jaó sofreu dois processos de fissionamento grupal, o primeiro deu origem ao grupo

Matão 2, entre 1988 e 1991, e o segundo originou o grupo Nadir e a UM, em 2002 (Strier *et al.*, 2006). A partir de outubro de 2003 e durante o início do ano de 2004, quatro machos adultos que pertenciam à UM transferiram-se para o grupo Nadir. Inicialmente, dois machos adultos transferiram-se e, alguns meses depois, outros dois machos adultos deixaram a UM.

Todos os indivíduos pertencentes ao grupo Nadir e à UM foram nomeados e identificados através de suas despigmentações faciais e outras características corporais (Figura 2).

Figura 2. Foto à esquerda, Pingo (PI), macho adulto pertencente à UM. E foto à direita, macho adulto focal, Fábio (FB), está no primeiro plano, e no fundo está um macho subadulto, Charles (CHL), os dois indivíduos pertencem ao grupo Nadir. (Fotos: Carla B. Possamai).

O grupo Nadir é composto por 53 indivíduos (9 machos adultos, 3 machos subadultos, 17 fêmeas adultas, 3 fêmeas subadultas, e 21 infantes/juvenis) e a UM é composta por 9 indivíduos (todos machos adultos). Dezoito muriquis machos adultos, pertencentes à UM e ao grupo Nadir, foram objeto desta pesquisa:

- Unidade de Machos (UM): Golias (GOum), Juca (JUum), Marvin (MVum), Otelo (OTum), Pingo (PIum), Quincas (QUIum), Redondo (RDum), Senna (SNum) e Velho (VEum).
- Machos do grupo Nadir (GN), divididos em:

- Imigrantes (im), indivíduos que eram da UM: Bruno (BUim), Danton (DAim), Inácio (INim) e Ulisses (ULim).
- Residentes (re), indivíduos que fundaram o grupo Nadir: Batman (BTre), Drops (DPre), Fábio (FBre), Jean (JEre) e Kadu (KDre).

2.3- Coleta de dados

O método animal focal (Altmann, 1974) foi utilizado para amostrar o comportamento dos indivíduos. Cada amostra de animal focal durou dez minutos, mas devido à dificuldade de visualização dos indivíduos focais em determinados locais, as amostras focais variaram entre dez, nove e oito minutos de duração. O registro do comportamento foi feito a cada minuto nos seus cinco primeiros segundos, de acordo com os trabalhos realizados por Printes & Strier (1999) e Strier *et al.* (2002).

Algumas regras de amostragem foram estabelecidas para se evitar um viés na observação do indivíduo focal:

- o indivíduo focado só podia ser amostrado, novamente, após 50 minutos do término de sua amostra.
- um indivíduo que participou como vizinho de uma amostra, podia ser focado após 20 minutos do término daquela primeira amostra.
- um indivíduo que não participou como vizinho de uma amostra, podia ser focado após 10 minutos do término daquela amostra.
- todos os indivíduos eram amostrados no máximo três vezes em cada hora para cada mês.

As regras amostrais adotadas nesta pesquisa foram desenvolvidas a partir de trabalhos anteriores (Costa, 2000; Dib, 2000; Mendes, 1990; Odália, 1998) realizados na EBC.

Em cada sessão de animal focal foi registrada a identidade de todos os indivíduos dentro das categorias de distância (em contato, a 1 metro, a 5 metros e a 10 metros), a dinâmica espacial (afastar ou aproximar) entre o indivíduo focal e seus vizinhos, e interações afiliativas. As categorias de dinâmica espacial foram registradas somente quando havia uma mudança nas categorias de distância espacial entre dois minutos consecutivos (considere a categoria afastar quando havia uma mudança de em contato para 1 metro, e de 1 metro para >1 metro; e aproximar, de >1 metro para 1 metro, e de 1 metro para em contato). Para as interações afiliativas, o registro do comportamento foi feito de forma contínua, dentro da amostra focal, não se restringindo aos cinco primeiros segundos de cada minuto da amostra focal. Nas interações sociais (afiliativas e agonísticas) foram registradas a identidade do interagente e a direção do comportamento. Também utilizei o método de todas as ocorrências (Altmann, 1974) para o registro de eventos como cópulas, agressões e encontros intergrupais.

2.4- Categorias Comportamentais

As seguintes categorias comportamentais (Tabela 1 e 2) foram desenvolvidas a partir dos trabalhos de Strier (1986), Mendes (1990), Odália (1992) e Dib (2000).

Tabela 1. Categorias sociais.

Tipo	Categorias	Descrições das categorias
Agonística	Deslocar I “displacement”	Um indivíduo se aproxima de outro que, rapidamente, abandona seu sítio de forrageamento ou descanso. Deslocar I foi registrado somente se o indivíduo que foi o agente desta categoria adotou a mesma posição do receptor da ação, no local de descanso ou forrageamento.
	Deslocar II	Um indivíduo ao perceber a presença de outro indivíduo, visualizando-o ou ouvindo suas vocalizações, se afasta rapidamente, abandonando seu sítio de forrageamento ou descanso. Contrário a categoria Deslocar I, o agente não necessita adotar a mesma posição do receptor.

Tabela 1. Continuação

Tipo	Categorias	Descrições das categorias
	Afugentar	Locomoção rápida de um indivíduo na direção de outro que se afasta rapidamente. O agente, geralmente, emite vocalizações agonísticas (para a descrição das vocalizações ver Mendes, 1995; Strier, 1986) para o receptor, e não o persegue enquanto ele foge.
	Perseguir	Locomoção rápida de um indivíduo na direção de outro que se afasta rapidamente. O agente, geralmente, emite vocalizações agonísticas (para a descrição das vocalizações ver Mendes, 1995; Strier, 1986) para o receptor, e o persegue enquanto ele foge.
	Arrancar	Retirada de alimento da mão de outro indivíduo.
Afiliativa	Brincadeira	Dois ou mais indivíduos interagem em contexto lúdico.
	Toque	Um indivíduo estica seu braço, perna ou cauda e coloca o braço, perna ou a cauda em contato com o corpo de outro indivíduo.
	Abraço	Um indivíduo passa seus braços e, algumas vezes, as pernas ao redor de outro indivíduo.
	Catação	Um indivíduo usa dentes ou mãos para manipular a pele e o pêlo de outro indivíduo.
Reprodutiva	Cópula	Ato sexual que se caracteriza pela monta e penetração (com ou sem ejaculação).
Dinâmica espacial	Aproximação	O indivíduo focal move-se diminuindo a distância espacial entre ele e seu vizinho e, conseqüentemente, muda de categoria de distância, ou o vizinho move-se diminuindo a distância espacial entre ele e o indivíduo focal.
	Afastamento	O indivíduo focal move-se aumentando a distância espacial entre ele e seu vizinho e, conseqüentemente, muda de categoria de distância, ou o vizinho move-se aumentando a distância espacial entre ele e seu vizinho.

Tabela 2. Categorias de distância ou vizinhança.

Categorias	Descrições das categorias
R0	Vizinhos em contato com o indivíduo focal.
R1	Vizinhos que estão dentro de um raio de um metro de distância do indivíduo focal.
R5	Vizinhos que estão dentro de um raio de cinco metros de distância do indivíduo focal.
R10	Vizinhos que estão dentro de um raio de dez metros de distância do indivíduo focal.

2.5- Análise dos Dados

No total, 1.526 amostras focais, correspondentes a 15.012 registros focais (ou 250,2 horas de observação focal) foram coletadas durante o período de abril de 2004 até fevereiro de 2005, e no mês de julho de 2005 (Tabela 3). As amostras focais com duração inferior a 8 minutos foram desprezadas na análise dos dados. Além disso, um macho UM (Marvin/MV) foi excluído das análises, pois desapareceu em junho de 2004, não sendo mais observado até o final da pesquisa.

Tabela 3. Distribuição das amostras focais e horas de observações focais para cada indivíduo, durante o período de abril de 2004 até fevereiro de 2005, e no mês de julho de 2005.

Indivíduos	Unidade dos Machos (UM)		Indivíduos	Grupo Nadir (GN)	
	amostras focais	horas focais		amostras focais	horas focais
GOum	51	8,3	BUim	91	14,9
JUum	103	16,9	DAim	102	16,7
MVum	12	2,0	INim	107	17,5
OTum	97	16,0	ULim	93	15,3
Plum	110	18,1	BTre	69	11,2
QUIum	106	17,4	DPre	69	11,3
RDum	108	17,7	FBre	63	10,4
SNum	101	16,7	JEre	68	11,1
VEum	101	16,5	KDre	75	12,4
Total	789	129,5	Total	737	120,7

Todos os dados comportamentais foram transcritos para planilhas do programa Excel e as análises estatísticas realizadas no programa BioEstat 3.0 (Ayres et al., 2003). Utilizei os testes estatísticos não paramétricos Mann-Whitney (U) e Qui-quadrado (χ^2) para a comparação de amostras independentes. E os testes estatísticos não paramétricos Wilcoxon (Z) e Friedman (χ_r^2) para amostras relacionadas. Em todos os testes foi considerado um nível de significância de 5%.

Devido à baixa frequência de interações agonísticas e cópulas, considerei todos os registros destas interações (independentemente de terem sido observadas durante as amostras focais ou não), e não apliquei nenhum teste estatístico.

2.5.1- Interações sociais entre a Unidade de Machos e o grupo Nadir

Hipótese 1: A UM e os machos adultos do grupo Nadir pertencem a dois grupos sociais distintos.

Para a análise dos dados de distância interindividual, utilizei: (1) o método da Árvore Geradora Mínima (AGM), um método da teoria de Grafos, para a visualização gráfica das relações sociais (Izar *et al.*, 2005), e (2) o índice de Jaccard, que é um índice de associação espacial.

A Árvore Geradora Mínima é um grafo conexo com n vértices, neste trabalho os vértices são representados pelos indivíduos, e $(n - 1)$ arcos, ligações entre os indivíduos (Izar *et al.*, 2005). Seguindo a metodologia de Izar (1994), uma AGM foi construída a partir de uma matriz indivíduos x instantes ($n \times p$), em que cada minuto de registro de cada amostra de animal focal foi considerado um instante. Para cada instante registrei os indivíduos presentes na área próxima ao animal focal (dentro das categorias de distância: R0, R1, R5 e R10), aos quais atribui o valor 1 na matriz. Aos indivíduos distantes do animal focal (fora das categorias de distância), atribuí o valor 0 na matriz.

A partir da matriz $n \times p$ obtive uma matriz de similaridade $S_j(AB)$ entre os indivíduos.

Para medir a similaridade entre dois indivíduos utilizei o índice de Jaccard: $S_j(AB) = \frac{a}{a + b + c}$,

onde a representa o número de observações em que os indivíduos A e B estavam presentes na mesma categoria de distância, b o número de observações de A sem B e c o número de observações de B sem A. A matriz de similaridade foi convertida para uma matriz de distância (variando de 0 a 1), ou *dissimilaridade*, através de uma transformação recíproca:

$\frac{1}{S_j(AB)}$. A partir da matriz de dissimilaridade é construída a AGM, em que o comprimento do arco é inversamente proporcional à frequência de interação entre dois indivíduos.

Foram construídas árvores para cada mês de observação, com dois tipos de composição, para cada categoria de distância (R0, R1, R5 e R10): árvores com todos os indivíduos, de todas as classes sexo-etárias, presentes dentro da categoria de distância e árvores somente com machos adultos. Como uma AGM possibilita a visualização gráfica das relações de proximidade mais fortes entre os indivíduos, com a sua construção objetivou-se verificar se haveria a formação de agrupamentos característicos em relação ao seu grupo de origem. Assim, espera-se que machos UM estejam ligados entre si formando um agrupamento separado dos machos adultos GN.

Para conduzir as análises estatísticas, utilizei o índice de Jaccard médio de cada macho em díades intragrupo e em díades entre grupos nas associações espaciais de R0 e R5. Para simplificar as análises, optei pela utilização de somente duas categorias de distância, R0 (a categoria que indica maior intimidade entre os indivíduos) e R5 (os resultados de R5 e R10 foram bastante similares e optamos por utilizar apenas uma das duas categorias). O índice de Jaccard médio de cada macho foi calculado da seguinte maneira:

- A partir da matriz de similaridade S_j entre os indivíduos para cada mês, obtive um índice de Jaccard médio de cada macho, para as diferentes associações, para cada mês (exemplo na Tabela 4).

Tabela 4. Matriz de similaridade $S_j(AB)$ entre os machos UM, na categoria de distância R5, do mês de agosto*.

	JUum	OTum	PIum	QUIum	RDum	SNum	VEum	Média
JUum		0,1699	0,3240	0,0387	0,3086	0,1154	0,2318	0,1981
OTum	0,1699		0,1858	0,0381	0,2249	0,0787	0,2032	0,1501
PIum	0,3240	0,1858		0,0588	0,2556	0,1601	0,2255	0,2016
QUIum	0,0387	0,0381	0,0588		0,0644	0,0822	0,0794	0,0603
RDum	0,3086	0,2249	0,2556	0,0644		0,2749	0,5220	0,2751
SNum	0,1154	0,0787	0,1601	0,0822	0,2749		0,2357	0,1578
VEum	0,2318	0,2032	0,2255	0,0794	0,5220	0,2357		0,2496

*Os indivíduos GO e MV não foram observados neste mês

- Em seguida, através do índice de Jaccard médio de cada macho para cada mês calculei o índice de Jaccard médio, de cada macho, para o período total de estudo (exemplo, Tabela 5).

Tabela 5. Índice de Jaccard médio de cada macho UM, para as diferentes associações, na categoria de distância R5*.

	UM	machos adultos GN	imigrantes	residentes	fêmeas GN	todos os indivíduos do grupo GN
GOum	0,0105	0,0053	0,0118	0,0000	0,0139	0,0089
JUum	0,1609	0,0028	0,0062	0,0000	0,0128	0,0134
MVum	0,1059	0,0025	0,0057	0,0000	0,0024	0,0285
OTum	0,0756	0,0042	0,0038	0,0044	0,0062	0,0092
PIum	0,1284	0,0022	0,0050	0,0000	0,0017	0,0042
QUIum	0,0824	0,0020	0,0029	0,0012	0,0014	0,0016
RDum	0,1859	0,0048	0,0108	0,0000	0,0054	0,0063
SNum	0,1299	0,0037	0,0083	0,0000	0,0216	0,0166
VEum	0,1660	0,0040	0,0091	0,0000	0,0118	0,0097

*Machos adultos GN (composto por machos imigrantes e residentes), fêmeas GN (por fêmeas adultas) e todos os indivíduos do grupo GN (composto por todas as classes sexo-etárias, com exceção dos machos adultos).

A fim de verificar a hipótese nula de que não há diferença na frequência de associação dos machos UM (1) entre si, (2) com machos adultos GN e (3) com fêmeas adultas

GN, apliquei as análises não paramétricas de variância Friedman. O mesmo teste foi utilizado para comparar as associações dos machos adultos GN (1) entre si, (2) com machos UM e (3) com fêmeas adultas GN.

Para verificar a hipótese nula de que as interações afiliativas ocorrem na mesma frequência entre indivíduos do mesmo grupo e dos dois grupos, utilizei o teste Qui-quadrado.

Hipótese 2: As interações sociais entre os machos UM e os machos imigrantes são diferenciadas das interações sociais entre os machos UM e os machos residentes.

Com o objetivo de verificar a hipótese nula de que os machos UM se associam indiscriminadamente com machos imigrantes e residentes, comparei o índice de Jaccard médio de cada macho nas associações entre machos UM com imigrantes e UM com residentes, aplicando o teste não paramétrico Wilcoxon.

2.5.2- Comparação entre o comportamento dos machos UM e machos GN

Hipótese 3: Os machos da UM e os machos adultos do grupo Nadir diferem na frequência de cópulas, interações afiliativas e agonísticas, e no padrão de distância interindividual.

Para comparar o padrão de distância interindividual dos machos UM e machos GN, utilizei: (1) o índice de Jaccard e (2) calculei o tempo médio que cada indivíduo focal foi observado em proximidade a um outro indivíduo, dentro de um raio de até cinco metros. Segui o mesmo procedimento da seção 2.5.1 para obter o índice de Jaccard médio de cada indivíduo focal. Em seguida, apliquei o teste estatístico Mann-Whitney para verificar as possíveis diferenças no padrão de distância interindividual entre machos UM e entre machos adultos GN. Também foram realizadas comparações entre as associações dos machos UM com fêmeas adultas GN x machos adultos GN com fêmeas adultas GN, e machos UM com os

indivíduos do grupo GN (com exceção dos machos adultos) x machos adultos GN com os indivíduos do grupo GN (com exceção dos machos adultos).

Com a finalidade de verificar qual a importância da sazonalidade reprodutiva das fêmeas sobre as associações espaciais dos indivíduos focais, testei a hipótese nula de que não há variação sazonal entre associações de machos com fêmeas adultas. Para isso, utilizei o teste não paramétrico Wilcoxon, comparando dois períodos do ano: estação seca e estação chuvosa (período do ano na qual se concentra o maior número de cópulas). Ou seja, associações de machos UM com fêmeas GN durante estação seca x associações de machos UM com fêmeas GN durante estação chuvosa. Realizei o mesmo procedimento para as associações dos machos GN com fêmeas GN. Nas análises utilizei somente três meses para cada estação: seca (julho, agosto e setembro) e chuvosa (outubro, novembro e dezembro).

Como uma forma de complementar as análises feitas através do índice de Jaccard, calculei o tempo médio que cada indivíduo focal foi observado em proximidade a machos adultos e outros indivíduos de outras classes sexo-etárias. Primeiro, para cada mês, calculei a proporção do tempo que cada indivíduo focal passou acompanhado, dividindo a soma dos minutos em que foram observados acompanhados pelo tempo de observação total daquele mês. Em seguida, o tempo médio que cada indivíduo passou acompanhado foi obtido pela média das proporções entre todos os meses. Somente o indivíduo mais próximo do focal foi considerado como seu vizinho. Ou seja, caso houvesse, em uma amostra focal, dois vizinhos, um macho adulto dentro da categoria de distância raio 1 m (R1), e uma fêmea adulta dentro da categoria de distância raio 5 m (R5), somente o vizinho mais próximo, o macho adulto, era incluído nas análises. Para comparar o tempo gasto pelos machos UM na companhia de outros machos UM x com indivíduos de outras classes sexo-etárias, e GN na companhia de outros machos GN x com indivíduos de outras classes sexo-etárias, utilizei o teste não paramétrico Wilcoxon.

Dentro da amostra focal de cada macho UM verifiquei quantas interações eram com outros machos UM, em seguida a frequência de interações afiliativas de cada amostra foi somada, obtendo-se uma frequência mensal. Para diminuir a influência do tempo de observação sobre a frequência do comportamento registrado, dividi a frequência mensal de cada macho UM pelo seu número de minutos focais, correspondente a cada mês. A frequência média de interações afiliativas de cada indivíduo focal, para o período total de estudo, foi obtida através da média das proporções de cada mês. O mesmo procedimento foi adotado para os machos GN. Assim, para verificar a hipótese nula de que não há diferença na frequência de interações afiliativas entre os machos UM x entre os machos GN foi aplicado o teste não paramétrico Mann-Whitney.

Dividi a frequência de cópula de cada macho UM e GN pela soma de minutos focais, dos meses em que foram registradas cópulas¹ (setembro, outubro, novembro e dezembro de 2004, janeiro e fevereiro de 2005), obtendo um valor estimado, pois a maioria das cópulas foi observada fora das amostras focais. Isso foi feito para diminuir a influência do tempo de observação de cada indivíduo sobre a frequência do comportamento registrado. O teste não paramétrico Mann-Whitney foi utilizado para comparar a frequência de cópulas dos machos UM e machos GN.

2.5.3- Relações sociais entre os machos GN

Hipótese 4: Os machos que pertenciam a UM e se transferiram para o grupo Nadir (imigrantes) adotam estratégias comportamentais para entrar na subunidade social formada pelos machos residentes.

Apliquei o teste não paramétrico Wilcoxon para comparar as associações de BUim, DAim, INim e ULim com outros imigrantes x com residentes. Diferente que foi feito para as

¹ Durante os meses de abril e maio registrei três cópulas, duas dos machos GN e uma dos machos UM. As três cópulas não foram incluídas nas análises nos testes estatísticos.

análises anteriores (comparações entre os valores individuais do índice de Jaccard médio para todo o período de estudo), nesta seção as comparações foram feitas entre os valores mensais de cada indivíduo nas associações com diferentes agrupamentos de machos.

A fim de verificar se determinado indivíduo era o responsável por iniciar ou evitar proximidade com outros, utilizei um índice de manutenção de proximidade, ou índice de Hinde (Hinde, 1977), através da fórmula: $IH = (APx/APx + APy) - (AFx/AFx + AFy)$. Onde APx é a frequência com que o indivíduo x se aproxima do indivíduo y, APy é a frequência com que y se aproxima de x, AFx é a frequência com que x se afasta de y e AFy é a frequência com que y se afasta de x.

Um índice de assimetria de afiliação foi obtido pela fórmula (Robbins, 1996): $IA = (Ax - Ay)/(Ax + Ay)$, para indicar a direção das interações afiliativas. Ax é a frequência de comportamentos afiliativos direcionada do indivíduo x para o y e Ay é a frequência de comportamentos afiliativos direcionada do indivíduo y para o x.

Como meu objetivo foi calcular um índice para cada indivíduo nas suas associações com outros machos, tanto para manutenção de proximidade quanto para afiliação, adotei o seguinte procedimento:

- calculei um índice para cada díade (exemplo, Tabela 6 e 7).

Tabela 6. Matriz contendo os valores do índice de manutenção de proximidade, para o período total de estudo.

	BUim	DAim	INim	ULim	BTre	DPre	FBre	JEre	KDre
BUim		-0,50	0,00	-0,50	0,67	0,17	1,00	-1,00	0,53
DAim	0,50		0,00	-0,17	0,20	-0,25	0,50	0,67	0,42
INim	0,00	0,00		1,00	0,43	0,33	0,00	-0,50	0,50
ULim	0,50	0,17	-1,00		0,46	0,55	0,30	0,23	0,29
BTre	-0,67	-0,20	-0,43	-0,46		0,10	0,13	0,00	-0,50
DPre	-0,17	0,25	-0,33	-0,55	-0,10		-0,33	-0,47	-0,50
FBre	-1,00	-0,50	0,00	-0,30	-0,13	0,33		0,33	0,20
JEre	1,00	-0,67	-0,50	-0,23	0,00	0,47	-0,33		-0,50
KDre	-0,53	-0,42	-0,50	-0,29	0,50	0,50	-0,20	0,50	

Tabela 7. Matriz contendo os valores do índice de assimetria de afiliação, para o período total de estudo.

	BUim	DAim	INim	ULim	BTre	DPre	FBre	JEre	KDre
BUim		0.00	0.00	0.00	1.00	1.00	1.00	0.00	0.71
DAim	0.00		1.00	0.00	-1.00	0.33	1.00	1.00	0.50
INim	0.00	0.00		0.00	0.33	0.20	1.00	1.00	1.00
ULim	0.00	0.00	0.00		0.38	1.00	0.60	1.00	1.00
BTre	-1.00	1.00	-0.33	-0.38		0.33	0.00	0.00	0.00
DPre	-1.00	-0.33	-0.20	-1.00	-0.33		-1.00	0.00	0.00
FBre	-1.00	-1.00	-1.00	-0.60	0.00	1.00		0.00	1.00
JEre	0.00	-1.00	-1.00	-1.00	0.00	0.00	0.00		0.00
KDre	-0.71	-0.50	-1.00	-1.00	0.00	0.00	-1.00	0.00	

- o índice individual foi obtido através da média dos valores das díades, e calculadas para as associações com diferentes agrupamentos de machos (exemplo, Tabela 8 e 9).

Tabela 8. Índice de manutenção de proximidade de cada indivíduo com diferentes agrupamentos de machos.

índice individual dos imigrantes			índice individual dos residentes		
	machos adultos GN	residentes		machos adultos GN	imigrantes
BUim	0,05	0,27	BTre	-0,25	-0,44
DAim	0,23	0,31	DPre	-0,27	-0,20
INim	0,22	0,15	FBre	-0,13	-0,45
ULim	0,19	0,37	JEre	-0,10	-0,10
			KDre	-0,05	-0,43

Tabela 9. Índice de assimetria de afiliação de cada indivíduo com diferentes agrupamentos de machos.

índice individual dos imigrantes			índice individual dos residentes		
	machos adultos GN	residentes		machos adultos GN	imigrantes
BUim	0.46	0.74	BTre	-0.05	-0.18
DAim	0.35	0.37	DPre	-0.48	-0.63
INim	0.44	0.71	FBre	-0.20	-0.90
ULim	0.50	0.80	JEre	-0.38	-0.75
			KDre	-0.53	-0.80

Os valores do índice de manutenção de proximidade e do índice de assimetria de afiliação variam entre -1 e 1. Para o índice de manutenção de proximidade, um valor negativo significa que o indivíduo focal evita proximidade com seus vizinhos, e um valor positivo é responsável por manter proximidade. Em relação ao índice de assimetria de afiliação, um valor positivo indica que o indivíduo focal inicia mais comportamentos afiliativos do que recebe, já um valor negativo o oposto, recebe mais comportamentos afiliativos do que inicia.

Para verificar se a frequência de interações afiliativas varia de acordo as diferentes associações de machos (imigrantes-imigrantes, residentes-residentes e imigrantes-residentes), utilizei o teste Qui-quadrado.

Dividi a frequência de cópula de cada macho imigrante e residente pela soma de minutos focais, dos meses em que foram registradas cópulas² (setembro, outubro, novembro e dezembro de 2004, janeiro e fevereiro de 2005), obtendo um valor estimado, pois a maioria das cópulas foi observada fora das amostras focais. Isto foi feito para diminuir a influência do tempo de observação de cada indivíduo sobre a frequência do comportamento registrado. O teste não paramétrico Mann-Whitney foi utilizado para comparar a frequência de cópulas dos imigrantes e residentes GN.

² Durante os meses de abril e maio registrei duas cópulas, de um imigrante e de um residente. As duas cópulas não foram incluídas nas análises nos testes estatísticos.

3- Resultados

3.1- Interações sociais entre a Unidade de Machos e o Grupo Nadir

3.1.1- Distância interindividual

Dos quatro grupos mistos da EBC, os machos UM se associaram somente com o grupo Nadir. Interações sociais com os outros grupos mistos caracterizaram-se como encontros intergrupais, onde após interagirem de maneira agonística durante um período de tempo, os dois grupos se distanciavam. Em 161 dias de observação, 31,1% (n=50) dos dias os machos UM mantiveram-se na periferia ou dentro do grupo Nadir, mas quando isto acontecia permaneciam distantes dos machos adultos GN. Em algumas ocasiões, quando a UM não estava associada com o grupo GN, foram observadas fêmeas adultas e subadultas GN e, também, alguns machos subadultos GN se associando com a UM. Entre os machos adultos GN, BUim foi o único que foi observado na UM, permanecendo nela por alguns dias. Em julho de 2004, BUim passou 4 dias viajando com a UM e, no mês de novembro de 2004, 5 dias.

Foram construídas 46 árvores (R0, R1 e R5 para 12 meses e R10 para 10 meses) compostas por indivíduos de todas as classes sexo-etárias que foram registrados como vizinhos dos indivíduos focais. De um modo geral, nas quatro categorias de distância, verificamos que os machos UM e machos adultos GN formam dois grupos distintos. Em 23,9% (n=11) das árvores o agrupamento formado por machos UM não aparece ligado ao agrupamento formado por machos adultos GN (Figura 3), em 19,6% (n=9) das árvores, a ligação entre o agrupamento formado por machos UM e por machos adultos GN foi feita através de um macho imigrante (Figura 4), em 32,6% (n=15), por uma fêmea adulta GN (Figura 5), em 10,9% (n=5), por um macho subadulto (Figura 6), em 6,5% (n=3), por um juvenil (Figura 7) e em 6,5% (n=3), por uma fêmea subadulta GN (Figura 8). Ao excluir, das 46 árvores, todos os indivíduos que não eram machos adultos, verifiquei que em 45,6%

(n=21) das árvores reconstruídas não houve ligação entre o agrupamento de machos UM com o de machos adultos GN (Figura 9), em 52,2% (n=24) a ligação foi feita através de um macho imigrante (Figura 10), e em somente 2,2% (n=1) feita através de um macho residente (Figura 11).

Figura 3. Árvore geradora mínima, do mês de agosto/04 para categoria de distância R1, composta por indivíduos de todas as classes sexo-etárias que foram registrados como vizinhos dos indivíduos focais. Os indivíduos são representados através de letras maiúsculas e as classes sexo-etárias por letras minúsculas (com exceção dos machos adultos). Machos adultos: im (imigrantes), re (residentes) e um (unidade de machos). Classes sexo-etárias: fa (fêmea adulta), fs (fêmea subadulta), ms (macho subadulto), juvf (fêmea juvenil), juvm (macho juvenil) e infm (macho infante).

Figura 4. Árvore geradora mínima, do mês de julho/04 para categoria de distância R1, composta por indivíduos de todas as classes sexo-etárias que foram registrados como vizinhos dos indivíduos focais. Os indivíduos são representados através de letras maiúsculas e as classes sexo-etárias por letras minúsculas (com exceção dos machos adultos). Machos adultos: im (imigrantes), re (residentes) e um (unidade de machos). Classes sexo-etárias: fa (fêmea adulta), fs (fêmea subadulta) e ms (macho subadulto).

Figura 6. Árvore geradora mínima, do mês de setembro/04 para categoria de distância R5, composta por indivíduos de todas as classes sexo-etárias que foram registrados como vizinhos dos indivíduos focais. Os indivíduos são representados através de letras maiúsculas e as classes sexo-etárias por letras minúsculas (com exceção dos machos adultos). Machos adultos: im (imigrantes), re (residentes) e um (unidade de machos). Classes sexo-etárias: fa (fêmea adulta), fs (fêmea subadulta), ms (macho subadulto) e juvm (macho juvenil).

Figura 7. Árvore geradora mínima, do mês de agosto/04 para categoria de distância R5, composta por indivíduos de todas as classes sexo-etárias que foram registrados como vizinhos dos indivíduos focais. Os indivíduos são representados através de letras maiúsculas e as classes sexo-etárias por letras minúsculas (com exceção dos machos adultos). Machos adultos: im (imigrantes), re (residentes) e um (unidade de machos). Classes sexo-etárias: fa (fêmea adulta), fs (fêmea subadulto), ms (macho subadulto), juvf (fêmea juvenil), juvm (macho juvenil) e infm (macho infante).

Figura 8. Árvore geradora mínima, do mês de julho/05 para categoria de distância R5, composta por indivíduos de todas as classes sexo-etárias que foram registrados como vizinhos dos indivíduos focais. Os indivíduos são representados através de letras maiúsculas e as classes sexo-etárias por letras minúsculas (com exceção dos machos adultos). Machos adultos: im (imigrantes), re (residentes) e um (unidade de machos). Classes sexo-etárias: fa (fêmea adulta), fs (fêmea subadulta), ms (macho subadulto), juvf (fêmea juvenil), juvm (macho juvenil) e infm (macho infante).

Figura 9. Árvore geradora mínima, do mês de agosto/04 para categoria de distância R5, composta somente por machos adultos. Machos adultos: im (imigrantes), re (residentes) e um (unidade de machos). As letras maiúsculas representam os indivíduos.

Figura 10. Árvore geradora mínima, do mês de julho/04 para categoria de distância R0, composta somente por machos adultos. Machos adultos: im (imigrantes), re (residentes) e um (unidade de machos). As letras maiúsculas representam os indivíduos.

Figura 11. Árvore geradora mínima, do mês de agosto/04 para categoria de distância R10, composta somente por machos adultos. Machos adultos: im (imigrantes), re (residentes) e um (unidade de machos). As letras maiúsculas representam os indivíduos.

Entre as associações dos machos UM analisadas (machos UM com machos UM, machos UM com machos GN e machos UM com fêmeas adultas GN), os maiores valores medianos do índice de Jaccard foram para as associações de machos UM com machos UM (Figura 12), nas duas categorias de distância, R0 ($M=0,0173$) e R5 ($M=0,1303$). Observei uma variação significativa nas associações intra e intergrupais dos machos UM para as categorias de distância R0 ($\chi_r^2=14,2500$, $df=2$, $p<0,001$) e R5 ($\chi_r^2=16,0000$, $df=2$, $p<0,001$). Houve diferença significativa ao comparar as associações dos machos UM com machos UM x machos UM com machos GN ($p<0,05$), e não houve diferença nas associações dos machos UM com machos UM x machos UM com fêmeas adultas GN ($p>0,05$) e machos UM com machos GN x machos UM com fêmeas adultas GN ($p>0,05$).

Figura 12. Valores medianos do índice de Jaccard das associações de UM com UM, UM com machos GN e UM com fêmeas adultas GN, para as categorias de distâncias R0 e R5.

O mesmo padrão de associações foi observado para os machos GN, ou seja, os maiores valores medianos do índice de Jaccard foram entre as associações de machos do mesmo grupo (Figura 13), associações de machos GN com machos GN, R0 ($M=0,0066$) e R5 ($M=0,0649$). Verifiquei uma variação significativa nas associações intra e intergrupais dos machos GN para as categorias de distância R0 ($\chi^2=13,7222$, $df=2$, $p<0,005$) e R5 ($\chi^2=18,0000$, $df=2$, $p<0,001$), sendo as associações dos machos GN com machos GN x machos GN com machos UM as únicas que apresentaram uma diferença significativa ($p<0,05$). Não houve diferença nas associações dos machos GN com machos GN x machos GN com fêmeas adultas GN ($p<0,05$), e machos GN com machos UM x machos GN com fêmeas adultas GN ($p<0,05$).

Figura 13. Valores medianos do índice de Jaccard das associações de machos GN com machos GN, machos GN com machos UM e machos GN com fêmeas adultas GN, para as categorias de distâncias R0 e R5.

Para as associações entre os machos UM e machos GN, os machos UM associaram-se significativamente mais com machos imigrantes do que com machos residentes, nas duas categorias de distância R0 (Figura 14a, $Z=-2,2014$, $p<0,05$) e R5 (Figura 14b, $Z=-2,5205$, $p<0,05$). Entre os imigrantes, BUim e ULim foram os que apresentaram os maiores valores médios do índice de Jaccard, valor médio de todo o período de estudo, nas associações com machos UM (Figura 15a e 15b). Entretanto, mesmo ao retirar BUim e ULim das análises, os machos UM continuaram se associando significativamente mais com os imigrantes do que com os residentes, para a categoria de distância R5 ($Z=-2,0284$, $p<0,05$).

Associações dos machos UM com machos GN R0 (a)

Associações dos machos UM com machos GN R5 (b)

Figura 14. Valores médios do Índice de Jaccard de cada macho UM nas associações com machos adultos GN, imigrantes e residentes, para as categorias de distâncias (a) R0 ($Z=-2,2014$, $p<0,05$) e (b) R5 ($Z=-2,5205$, $p<0,05$).

Figura 15. Índice de Jaccard médio de cada macho adulto GN nas associações com machos UM, para as categorias de distâncias (a) R0 e (b) R5.

3.1.2- Interações afiliativas e interações agonísticas

As interações afiliativas diádicas entre machos adultos, registradas durante as amostras de animal focal, totalizaram 193 interações: 56% (n=108) foram díades UM-UM, 6,2% (n=12) díades UM-GN, e 37,8% (n=73) díades GN-GN. Das 12 interações afiliativas diádicas UM-GN, 75% (n=9) foram díades UM-imigrante e 25% (n=3) díades UM-residente.

A frequência de interações afiliativas diádicas entre os machos variou de acordo com o grupo de origem (interações intragrupo ou intergrupo; $\chi^2=206,338$; gl=2; $p<0,001$). As interações afiliativas intragrupais (UM-UM e GN-GN) ocorreram em frequência acima do esperado e as intergrupais (UM-GN), abaixo do esperado (Tabela 10). Ou seja, machos UM são mais afiliativos com outros machos UM do que com machos GN, e vice-versa.

Em relação às interações agonísticas, foram observadas 32 interações agonísticas diádicas, através do método de todas as ocorrências, entre os machos adultos: 6,2% (n=2) foram díades UM-UM, 71,9% (n=23) díades UM-GN, e 21,9% (n=7) díades GN-GN. Das 23 interações agonísticas diádicas UM-GN (Figura 16): em 87% (n=20) a direção da interação foi de residente para macho UM, 8,7% (n=2) de imigrante para macho UM e 4,3% (n=1) de macho UM para imigrante.

Tabela 10. Frequência observada e esperada das interações afiliativas diádicas intra e intergrupais entre machos adultos, e os resíduos do teste χ^2 ($\chi^2=206,338$; gl=2; $p<0,001$).

díades	Interações afiliativas		
	observada (N)	esperada (N)	resíduo
UM-UM	108	39,7	68,3
UM-GN	12	102,2	-90,2
GN-GN	73	51,1	21,9

As frequências de interações afiliativas esperadas foram calculadas utilizando a proporção entre a frequência de díades possíveis para cada interação (UM-UM, UM-GN e GN-GN) em relação à frequência total de díades possíveis.

Figura 16. Interações agonísticas diádicas entre os machos UM e machos GN, (*) agente da interação.

Além das 23 interações agonísticas diádicas UM-GN, observaram-se mais 21 interações agonísticas UM-GN, sendo os machos UM os receptores da interação. Estas interações se diferenciaram das demais, pois somente consegui identificar o grupo (machos UM ou GN) agente ou o receptor da interação e não, especificamente, para qual indivíduo o comportamento agonístico foi direcionado, semelhante ao que ocorre em encontros intergrupais. Por exemplo, no dia 21 de maio, os machos UM e algumas fêmeas GN estavam se alimentando na mesma árvore, ao perceberem a presença dos machos GN, que se aproximavam rapidamente e emitiam vocalizações agonísticas, os machos UM saíram da fonte alimentar e se afastaram, permanecendo fora do campo de visão dos machos GN, mas próximo aos outros indivíduos do grupo GN.

3.2- Comparação entre o comportamento dos machos UM e machos GN

3.2.1- Distância interindividual

Nas três comparações realizadas para cada categoria de distância, R0 e R5: 1) associações dos machos UM com todos os indivíduos do grupo GN (com exceção dos machos adultos) x associações dos machos adultos GN com todos os indivíduos do grupo GN (com

exceção dos machos adultos), 2) associações entre os machos UM x associações entre machos GN, e 3) associações dos machos UM com fêmeas adultas GN x associações dos machos GN com fêmeas adultas GN, verifiquei diferenças significativas (Figura 17 a e 17b).

Os machos GN associaram-se mais com todos os indivíduos do grupo GN, R0 ($U=2,2132$, $p<0,05$) e R5 ($U=3,4641$, $p<0,001$), apresentando um maior valor mediano do índice de Jaccard, R0 ($M=0,0054$) e R5 ($M=0,0204$), do que os machos UM, R0 ($M=0,0018$) e R5 ($M=0,0071$). Nas associações entre machos do mesmo grupo, os machos UM associaram-se mais entre si do que os machos GN. Observei uma diferença significativa, para as duas categorias de distância, R0 ($U=2,7905$, $p<0,01$) e R5 ($U=3,4641$, $p<0,001$), sendo que os machos UM apresentaram um maior valor mediano do índice de Jaccard, R0 ($M=0,0173$) e R5 ($M=0,1303$), quando comparados com GN, R0 ($M=0,0066$) e R5 ($M=0,0649$). Nas associações com fêmeas adultas GN, somente na categoria R5 houve uma diferença significativa, R0 ($U=0,2887$, $p>0,05$) e R5 ($U=2,9830$, $p<0,005$), entre machos UM e machos GN. Os machos GN associaram-se mais com as fêmeas adultas GN do que os machos UM, apresentando um maior valor mediano do índice de Jaccard, UM ($M=0,0074$) e GN ($M=0,0173$).

Figura 17. Valores medianos do índice de Jaccard das associações de machos UM e GN para com: todos os indivíduos do grupo GN (exceção machos adultos), machos adultos (pertencentes ao mesmo grupo), e fêmeas adultas GN, para as categorias de distância R0 (a) e R5 (b). * indica diferença significativa ($p < 0,05$, teste Mann-Whitney).

Machos UM e machos GN apresentaram valores semelhantes quanto ao tempo que passaram acompanhados, ou seja, em proximidade a um outro indivíduo dentro de um raio de até cinco metros (machos UM=40,5 $\pm$ 9,6%, machos GN=38,9 $\pm$ 6,9%). Diferenças significativas (Figura 18a, Z=-2,5205, $p<0,05$) foram observadas ao comparar o tempo que os machos UM passaram na companhia de outros machos UM e o tempo gasto na companhia de outros indivíduos (todos os indivíduos do grupo Nadir, de todas as classes sexo-etárias), sendo que os machos UM passaram uma maior proporção de tempo próximos a outros machos UM. No entanto, machos GN não apresentaram diferenças significativas (Figura 18b, Z=-1,2439, $p>0,05$) entre o tempo gasto na companhia de outros machos GN e o tempo gasto na companhia de outros indivíduos (machos UM e todos os indivíduos do grupo Nadir, com exceção dos machos adultos GN).

Analizando a relação entre sazonalidade (período seco do ano x período chuvoso do ano) e o padrão de associação com fêmeas adultas, observei uma diferença significativa somente para as associações dos machos GN com as fêmeas adultas GN, R0 (Figura 19a, Z=-1,9604, $p<0,05$) e R5 (Figura 19b, Z=-2,4286, $p<0,05$), sendo que os machos GN associam-se mais com fêmeas adultas GN no período chuvoso. Para as associações dos machos UM com as fêmeas adultas GN não houve uma diferença significativa, R0 (Figura 20a, Z=-0,7001, $p>0,05$) e R5 (Figura 20b, Z=-1,5403, $p>0,05$), entre os dois períodos do ano.

Figura 18. (a) Tempo médio que machos UM passaram acompanhados de outros machos UM e de outros indivíduos (todos os indivíduos do grupo Nadir, de todas as classes sexo-etárias) ($Z=-2,5205$, $p<0,05$), e (b) tempo médio que machos GN passaram acompanhados de outros machos GN e de outros indivíduos (machos UM e todos os indivíduos do grupo Nadir, com exceção dos machos adultos GN) ($Z=-1,2439$, $p>0,05$).

Associações dos machos GN com fêmeas adultas GN
Raio 0 (a)

Associações dos machos GN com fêmeas adultas GN
Raio 5 (b)

Figura 19. Valores médios do índice de Jaccard do período seco e chuvoso, para as associações dos machos GN com fêmeas adultas GN, (a) R0 ($Z=-1,9604$, $p<0,05$) e (b) R5 ($Z=-2,4286$, $p<0,05$).

Figura 20. Valores médios do índice de Jaccard do período seco e chuvoso, para as associações dos machos UM com fêmeas adultas GN, (a) R0 ($Z=-0,7001$, $p>0,05$) e (b) R5 ($Z=-1,5403$, $p>0,05$).

3.2.2- Interações afiliativas e agonísticas

Ao realizar a comparação entre a frequência média de interações afiliativas entre os machos UM x a frequência média de interações afiliativas entre os machos GN, não observei uma diferença significativa ($Z=1,6358$, $p>0,05$, UM $M=0,016$, GN $M=0,0094$).

Dentre 34 abraços poliádicos (com mais de dois machos), observamos 79,4% ($n=27$) entre machos UM, 8,8% ($n=3$) entre os machos GN, e 11,8% ($n=4$) compostos por UM e imigrantes.

Das 9 interações agonísticas intragrupais entre os machos adultos, registradas através do método de todas as ocorrências, 22,2% ($n=2$) foram díades UM-UM e 77,8% ($n=7$) díades GN-GN.

3.2.3-Interações reprodutivas

Durante todo período de estudo observei 63 cópulas com as fêmeas GN, 24 de machos UM e 39 de machos GN. Os machos GN apresentaram uma frequência média de $4,3 \pm 3,0$ cópulas por indivíduo, e os machos UM $3,0 \pm 2,9$ cópulas por indivíduo. Das cópulas dos machos UM, 62,5% ($n=15$) ocorreram quando algum deles estava associado com o grupo Nadir, e 37,5% ($n=9$) quando estavam separados do grupo Nadir. Não houve diferença significativa ao comparar a frequência de cópulas por minutos focais entre os machos UM e GN ($U=1,0104$, $p>0,05$, UM $M=0,005$, GN $M=0,011$).

3.3- Relações sociais entre os machos GN

3.3.1- Distância interindividual

Os valores médios dos índices de Jaccard de cada macho imigrante (BUim, DAim, INim e ULim), nas suas associações com outros imigrantes e com residentes, indicaram que imigrantes se associam mais com os residentes do que com outros imigrantes. No entanto,

somente as associações de BUim (Figura 21a, R0, $Z=-2,0284$, $p<0,05$; Figura 21b, R5, $Z=-2,1965$, $p<0,05$), INim (Figura 22a, R0, $Z=-2,5205$, $p<0,05$; Figura 22b, R5, $Z=-2,4895$, $p<0,05$) e ULim (Figura 23a, R0, $Z=-2,6656$, $p<0,01$; Figura 23b, R5, $Z=-2,4973$, $p<0,05$) foram estatisticamente significativas, sendo a comparação para as associações de DAim não significativa (Figura 24a, R0, $Z=-0,8885$, $p>0,05$; Figura 24b, R5, $Z=-1,3336$, $p>0,05$). O valor médio do índice de manutenção de proximidade, ou índice de Hinde, de cada indivíduo, calculado através de todas as associações possíveis entre os machos GN (imigrantes-imigrantes, residentes-residentes, e imigrantes-residentes), indicou que os imigrantes, nas suas associações com os outros machos do grupo, foram os responsáveis pela aproximação. De maneira oposta, os residentes, nas suas associações com os outros machos do grupo, foram os responsáveis pelos afastamentos (Figura 25a). Resultado similar foi encontrado ao analisar somente as associações imigrantes-residentes (Figura 25b): 1) todos os imigrantes apresentaram um índice médio positivo nas suas associações com os residentes e 2) todos os residentes apresentaram um índice médio negativo nas suas associações com os imigrantes.

Figura 21. Valores médios do índice de Jaccard de BUim nas associações com imigrantes e com residentes, para as categorias de distância (a) R0 ($Z=-2,0284$, $p<0,05$) e (b) R5 ($Z=-2,1965$, $p<0,05$).

Figura 22. Valores médios do índice de Jaccard de INim nas associações com imigrantes e com residentes, para as categorias de distância (a) R0 ($Z=-2,5205$, $p<0,05$) e (b) R5 ($Z=-2,4895$, $p<0,05$).

Figura 23. Valores médios do índice de Jaccard de ULim nas associações com imigrantes e com residentes, para as categorias de distância (a) R0 ($Z=-2,6656$, $p<0,01$) e (b) R5 ($Z=-2,4973$, $p<0,05$).

Figura 24. Valores médios do índice de Jaccard de DAim nas associações com imigrantes e com residentes, para as categorias de distância (a) R0 ($Z=-0,8885$, $p>0,05$) e (b) R5 ($Z=-1,3336$, $p>0,05$).

Figura 25. Valor médio do índice de Hinde, ou índice de manutenção de proximidade, de cada macho adulto GN, nas associações: (a) com todos os machos adultos GN, e (b) entre imigrantes e residentes.

3.3.2- Interações afiliativas e agonísticas

As interações afiliativas diádicas entre machos adultos GN, registradas durante as amostras de animal focal, totalizaram 73 interações: 1,4% (n=1) foram díades imigrantes-imigrantes, 84,9% (n=62) díades imigrantes-residentes e 13,7% (n=10) residentes-residentes. A frequência de interações afiliativas diádicas entre os machos variou de acordo com o tipo de agrupamento de machos (imigrantes-imigrantes, imigrantes-residentes, residentes-residentes, $\chi^2=26,810$, gl=2, $p<0,001$). As interações afiliativas diádicas imigrantes-residentes ocorreram em frequência acima do esperado; e imigrantes-imigrantes e residentes-residentes, abaixo do esperado (Tabela 11).

Tabela 11. Frequência observada e esperada das interações afiliativas diádicas entre machos adultos GN, e os resíduos do teste χ^2 ($\chi^2=26,810$, gl=2, $p<0,001$).

díades	Interações afiliativas		
	observada (N)	esperada (N)	resíduo
im-im	1	12,2	-11,2
im-re	62	40,6	21,5
re-re	10	20,3	-10,3

As frequências de interações afiliativas esperadas foram calculadas utilizando a proporção entre a frequência de díades possíveis para cada interação (im-im, im-re e re-re) em relação à frequência total de díades possíveis.

O valor médio do índice de assimetria de afiliação de cada indivíduo, calculado através de todas as interações possíveis entre os machos GN (imigrantes-imigrantes, residentes-residentes, e imigrantes-residentes), indicou que os imigrantes, nas suas interações com os outros machos do grupo, foram os responsáveis pelas interações afiliativas. De maneira oposta, os residentes, nas suas interações com os outros machos do grupo, foram os receptores das interações afiliativas (Figura 26a). Resultado similar foi encontrado ao analisar somente as interações imigrantes-residentes (Figura 26b): 1) todos os imigrantes apresentaram

um índice médio positivo nas suas interações com os residentes e 2) todos os residentes apresentaram um índice médio negativo nas suas interações com os imigrantes.

As interações agonísticas diádicas, registradas através do método de todas as ocorrências, totalizaram 7 interações, sendo que: 6 foram de díades residentes-imigrantes (em 3 díades a direção da interação foi de residentes para imigrantes e nas outras 3, de imigrantes para residentes) e 1 díade residente-macho adulto GN não identificado.

Duas interações agonísticas diádicas, das três mencionadas acima, na qual a direção do comportamento foi de um imigrante para um residente, caracterizaram-se pela incerteza de que realmente expressavam agonismo. Mendes (1990) classificou interações deste tipo como ambíguas, ou seja, interações que se enquadram dentro das definições das categorias comportamentais, mas a impressão subjetiva do pesquisador é a de que não refletem agonismo ou competição entre os interagentes (ver também em Mendes, 1993). Nas duas interações, um residente estava se alimentando quando um imigrante, que estava próximo a ele, se aproximou e estabeleceu contato físico, tocando-o. O residente se afasta e o imigrante começa a se alimentar no local onde estava o residente. De acordo com a definição da categoria comportamental “Deslocar I”, descrita neste trabalho, o residente foi deslocado pelo imigrante, mas minha impressão subjetiva foi a de que ele simplesmente estava se afastando do imigrante.

Duas interações, que não foram contabilizadas dentro das 7 interações agonísticas, pois não se enquadram dentro das definições de nenhuma das categorias comportamentais, serão descritas uma vez que podem indicar uma relação de dominância entre residentes e imigrantes. A primeira interação foi entre KDre, macho residente, e INim, macho imigrante. Nesta interação, poucos segundos após INim montar em DR (fêmea adulta GN) para tentar copular, KDre se aproxima, em seguida INim se afasta de DR para se aproximar de KDre, e estabelecer contato físico com ele (INim toca KDre). A outra interação foi entre DPre, macho

residente, e dois machos imigrantes, ULim e DAim. Os dois machos imigrantes estavam se alimentando na mesma árvore, quando percebem a aproximação de DPre param de se alimentar. Após alguns segundos, ULim e DAim saem da árvore para se aproximarem de DPre, e tocá-lo. Em seguida DPre se afasta e vai se alimentar na mesma árvore que estavam ULim e DAim.

3.3.3- Interações reprodutivas

Das 39 cópulas dos machos GN, 28,2% (n=11) foram dos machos imigrantes, com uma frequência média de $2,8 \pm 1,0$ cópulas por indivíduo, e 71,8% (n=28) dos machos residentes, frequência média de $5,6 \pm 3,6$ cópulas por indivíduo. Não houve diferença significativa ao comparar a frequência de cópulas por minutos focais entre os imigrantes e os residentes (U=1,4697, $p>0,05$, imigrantes M=0,0055, residentes M=0,013).

Figura 26. Valor médio do índice de assimetria de afiliação, de cada macho adulto GN, nas associações: (a) com todos os machos adultos GN, e (b) entre imigrantes e residentes.

4- Discussão

4.1-Interações sociais entre a Unidade de Machos e o Grupo Nadir

Duas hipóteses foram formuladas quanto às interações sociais entre os indivíduos da UM e do grupo Nadir. A primeira hipótese, de que a UM e os machos adultos GN constituem dois grupos sociais distintos foi corroborada pelos resultados aqui apresentados. Apesar dos machos UM serem observados freqüentemente próximos ao grupo Nadir, na periferia ou até mesmo dentro do grupo, os dados sobre associação espacial indicaram que os machos UM e os machos GN segregam-se em dois grupos. Além disso, houve baixa freqüência de interações afiliativas entre os machos dos dois grupos, ao contrário do padrão da espécie para machos de um mesmo grupo social, e exibição de interações agonísticas, padrão da espécie para interações entre machos de grupos sociais distintos.

A segunda hipótese, de que as interações sociais entre os machos UM e os machos que saíram da UM (imigrantes) seriam diferenciadas das interações sociais entre os machos UM e os machos residentes, também foi corroborada pelos dados aqui apresentados. Nas AGMs, as ligações feitas por machos adultos, entre o agrupamento formado por machos UM e o agrupamento formado por machos GN, foram realizadas pelos imigrantes. Com exceção de uma AGM, construída somente com machos adultos, em que a ligação foi feita por um residente. Além disso, a baixa freqüência de comportamentos agonísticos direcionados pelos imigrantes para os machos UM, comportamento oposto àquele demonstrado pelos residentes, e a maior associação espacial entre machos UM e imigrantes, evidenciaram uma maior tolerância entre machos UM e imigrantes.

O grau de tolerância diferencial entre machos UM e imigrantes, e entre machos UM e residentes, pode ser decorrente da maior familiaridade entre os machos UM e imigrantes. A familiaridade e parentesco entre indivíduos de grupos distintos são fatores importantes que influenciam a natureza e a qualidade das interações sociais intergrupais (Bartlett, 2003;

Cheney, 1987; Lee, 1983). Bartlett (2003), ao investigar as interações sociais intergrupais em gibões (*Hylobates lar*), verificou que a afiliação e a ausência de agressividade entre indivíduos de dois grupos distintos foram resultantes da familiaridade, e talvez parentesco, entre eles. Familiaridade também é um fator facilitador para a aceitação de um indivíduo num novo grupo social, pois a presença de algum indivíduo familiar pode reduzir a agressividade direcionada para o imigrante. French *et al.* (1995), num estudo experimental com sagüi-de-Wied (*Callithrix kuhli*), também verificaram a importância da familiaridade na manifestação de comportamentos agonísticos para coespecíficos. Nesse estudo, os indivíduos manifestaram menos comportamentos agonísticos para aqueles que eram familiares e mais comportamentos agonísticos para os não familiares.

Então, ao analisar as interações sociais entre os machos UM e machos GN deve-se considerar a história de vida dos indivíduos, já que relações sociais estabelecidas no passado são um fator importante para regular a tolerância e agressividade. Embora os indivíduos deste estudo (machos UM, imigrantes e residentes) sejam originários do mesmo grupo (Strier *et al.*, 2006b, ver Métodos), a separação entre os imigrantes e os machos UM ocorreu num momento mais recente do que entre os residentes e machos UM. Assim, machos UM e imigrantes são mais familiares entre si, e talvez as relações sociais estabelecidas anteriormente entre eles ainda persistam após a separação.

4.2- Comparação entre o comportamento dos machos UM e machos GN

A terceira hipótese deste trabalho, de que os machos UM e os machos adultos GN difeririam na frequência de cópulas, interações afiliativas e agonísticas, e no padrão de distância interindividual, não pode ser corroborada completamente pelos resultados apresentados. Os machos UM e GN diferiram somente em relação ao padrão de distância interindividual, uma vez que os machos UM apresentaram maiores índices de associação espacial entre si do que os machos GN. Esse resultado provavelmente se deve ao fato de que

machos GN distribuem seu tempo na companhia das outras classes sexo-etárias (por exemplo, fêmeas adultas, fêmeas subadultas, machos subadultos e etc.), já que: (1) as associações dos machos GN com os indivíduos de outras classes sexo-etárias foram significativamente maiores do que as associações dos machos UM com os indivíduos de outras classes sexo-etárias, (2) não houve uma diferença significativa ao comparar a soma do tempo que os machos GN passam na companhia de indivíduos de outras classes sexo-etárias, que não macho adulto, com o tempo que passam acompanhados de somente machos adultos GN, e (3) o mesmo não foi observado para os machos UM, sendo que os machos UM passam mais tempo acompanhados de outros machos UM do que de indivíduos de outras classes sexo-etárias.

Mas por que os machos UM não distribuía seu tempo na companhia das diversas classes sexo-etárias, como fizeram os machos GN? Provavelmente, porque a presença dos machos adultos GN era um fator que intimidava os machos UM a se aproximarem do grupo Nadir, pois em muitas ocasiões os machos GN direcionaram comportamentos agonísticos para os machos UM. Assim, os machos UM teriam um menor grau de acessibilidade aos indivíduos do grupo Nadir, já que em muitas ocasiões afastavam-se do grupo ao perceberem a presença dos machos GN. Nesse aspecto, uma característica comportamental exibida por unidades de machos de algumas espécies de primatas (Pusey & Packer, 1987), a subordinação aos grupos mistos, foi observada na UM. O tamanho do grupo e a idade dos indivíduos que o compõem são alguns dos fatores que influenciam os encontros intergrupais (Cheney, 1987; Lee, 1983), geralmente determinando a subordinação das unidades de machos. Na EBC, a UM tem-se demonstrado subordinada aos grupos mistos (Boubli *et al.*, 2005) e, possivelmente, o maior número de indivíduos nos grupos mistos é um fator que a intimida, já que nos muriquis tanto machos quanto fêmeas participam dos encontros intergrupais (Strier, 1986).

É possível que a subordinação da UM aos machos GN, dificultando seu acesso aos indivíduos do grupo Nadir, seja responsável pela ausência de sazonalidade no padrão de associação espacial dos machos UM com as fêmeas adultas GN. Como em muriquis a maioria das cópulas ocorre no período chuvoso, era de se esperar maior associação espacial dos machos UM com as fêmeas nesse período do que no período seco. No entanto, somente os machos GN apresentaram essa sazonalidade nas associações espaciais com as fêmeas adultas GN.

Esse menor grau de acessibilidade não impediu que os machos UM copulassem com as fêmeas GN. Assim, diferente das unidades de machos das espécies em que esse tipo de agrupamento é uma característica normal da organização social (Pusey & Packer, 1987), a UM não se apresentou como uma unidade social não reprodutiva. O fato da maioria das cópulas obtidas pelos machos UM ter ocorrido quando estavam associados com o grupo GN, sugere que os machos UM se associam com o grupo GN para monitorar a disponibilidade de fêmeas e assim obter cópulas (Strier, *et al.*, 2006; Boubli *et al.*, em prep.).

Apesar do método aplicado neste trabalho não ser o mais adequado para fazer uma comparação entre a frequência de cópulas dos machos UM e GN, diversos fatores, além do metodológico, podem ter conduzido à alta frequência observada de cópulas dos machos UM, ocasionando uma ausência de diferença significativa entre a frequência de cópulas dos dois grupos de machos. Em primeiro lugar, como já discutido, machos GN e UM são provenientes do mesmo grupo original, o que implica num certo grau de parentesco entre eles, favorecendo uma maior tolerância dos machos GN com a UM. Em segundo lugar, a familiaridade entre os machos UM e as fêmeas GN também pode ter contribuído para a aquisição de cópulas por parte dos machos UM.

Em terceiro lugar, fêmeas muriquis são de fato um recurso de difícil monopolização, pois além de possuírem um comportamento promíscuo, pode haver mais de uma fêmea

sexualmente receptiva no grupo, separadas em subgrupos distantes uns dos outros. De fato, associações temporárias entre machos extragrupo e um grupo misto já foram relatadas por Strier *et al.* (1993). Segundo os autores, sete machos do grupo Jaó eram observados freqüentemente se associando com as fêmeas do grupo Matão, e também copulando (Strier, 1997a). Para isso, afugentavam os machos do grupo Matão ou associavam-se a um subgrupo de fêmeas, acompanhadas de suas proles, que estavam separadas do resto do grupo. Para os machos do grupo Nadir, que tem uma alta proporção de fêmeas por macho (Tabela 12), a dificuldade de monopolização das fêmeas contra o assédio de machos extragrupo, como da UM, pode ser ainda maior.

Tabela 12. Proporção sexual dos quatro grupos mistos de muriquis-do-norte da EBC.

classes sexo-etárias	Matão		Matão II		Nadir		Jaó	
	N	PS	N	PS	N	PS	N	PS
M adultos e subadultos	23	0,74	11	0,85	12	0,55	11	0,52
F adultas e subadultas	31		13		22		21	

Fonte: Strier, K. B., Boubli, J. P., Possamai, C. B. & Mendes, S. L. (2006). Population demography of northern muriquis (*Brachyteles hypoxanthus*) at the Estação Biológica de Caratinga/Reserva Particular do Patrimônio Natural-Feliciano Miguel Abdala, Minas Gerais, Brazil. *American Journal of Physical Anthropology* 130: 227-237.

M: machos, F: fêmeas, PS: proporção sexual (medida como a razão entre o número de machos adultos e subadultos e o número de fêmeas adultas e subadultas).

É importante ressaltar que a possibilidade dos machos UM de interagir com os indivíduos do grupo Nadir, e copular com as fêmeas GN, não é restringida apenas pela presença dos machos GN, mas deve ser afetada também pela preferência dos outros indivíduos do grupo GN. É possível que os indivíduos do grupo Nadir prefiram interagir mais com os machos do seu próprio grupo a interagir com os machos UM.

Alianças entre muriquis machos são estabelecidas e mantidas através de interações afiliativas, sendo importantes para impedir que machos extragrupo adentrem no grupo e copulem com as fêmeas em estro (Strier *et al.*, 1993). Assim, esperava-se que os machos GN

apresentassem uma maior frequência de interações afiliativas entre si do que os machos UM, pois os machos UM não defendem um grupo de fêmeas, como fazem os machos GN. Essa ausência de fêmeas para defender poderia provocar um relaxamento nos laços sociais entre os machos UM, e, conseqüentemente, uma menor frequência de interações afiliativas. No entanto, os machos UM e GN não diferiram na frequência de interações afiliativas, sendo que os machos UM exibiram o padrão comportamental típico de muriquis machos: forte afiliação e associação espacial, e baixa frequência de interações agonísticas entre membros de um mesmo grupo (Mendes, 1990; Strier, 1986, 1992, 1994a).

O número reduzido de parceiros para interagir, devido à pouca acessibilidade aos indivíduos GN, e o fato de passarem uma elevada proporção de tempo próximo uns dos outros, acarretaram numa elevada frequência de interações afiliativas entre os machos UM. A maior frequência de abraços poliádicos entre os machos UM do que entre os machos GN exemplifica o argumento anterior. Como machos GN distribuem seu tempo na companhia das outras classes sexo-etárias, a possibilidade de se envolverem em abraços poliádicos compostos somente por machos seria menor do que para os machos UM.

Além disso, a afiliação entre machos muriquis pode ser um caráter comportamental pouco flexível, e somente mudanças ambientais mais drásticas poderiam alterar o padrão atual de afiliação e agressão. Segundo Strier *et al.* (2006), quando houver uma inversão na atual proporção sexual da população, ou seja, de um maior número de fêmeas por machos para um maior número de machos por fêmeas, poderá ocorrer uma diminuição na tolerância e igualitarismo nas relações, e um aumento nos níveis de agressão.

4.3- Relações sociais entre os machos GN

A quarta hipótese deste estudo, de que os machos que pertenciam à UM e se transferiram para o grupo Nadir adotariam estratégias comportamentais para entrar na

subunidade social formada pelos machos do grupo Nadir, foi corroborada pelos resultados apresentados. Os imigrantes, além de se associarem mais com os residentes do que entre si, foram os responsáveis pela manutenção de proximidade e interações afiliativas com os residentes.

A responsabilidade pela manutenção de proximidade é uma característica também apresentada por machos imaturos de muriquis-do-norte nas interações sociais com os machos adultos (Oliveira, 2007), e por machos adultos jovens nas interações com machos mais velhos (Strier *et al.*, 2002). Este comportamento é exibido pelos machos imaturos durante seu desenvolvimento social, e tem a função de auxiliar no estabelecimento de relações sociais com os machos adultos. Então, utilizando este mesmo princípio, associar-se com os machos residentes e direcionar comportamentos afiliativos para eles pode ser uma maneira dos imigrantes estabelecerem e manterem uma relação social mais íntima com os residentes, e conseqüentemente entrarem e serem aceitos na subunidade social formada por eles.

Em algumas espécies de primatas, os machos, ao se transferirem de um grupo para outro, podem entrar no novo grupo social de forma agressiva, expulsando os machos residentes (Hanuman: Hrdy, 1977), ou brigando por um alto status social sem a expulsão dos machos residentes (macaco *Cynomolgus*, *Macaca fascicularis*: van Noordwijk *et al.*, 1985). Mas há espécies em que os machos apresentam tanto um padrão de transferência agressiva quanto podem se transferir pacificamente para outro grupo, sendo o padrão apresentado geralmente relacionado com a idade do macho imigrante (caiarara, *Cebus capucinus*: Jack & Fedigan, 2004; macaco-japonês: Suzuki *et al.*, 1998). Ao entrar de forma pacífica no grupo, os machos inicialmente interagem com os machos periféricos e adquirem um baixo status dentro da hierarquia social (Pusey & Packer, 1987; Sprague *et al.*, 1998).

No presente estudo, a baixa frequência de interações agonísticas impossibilitou a verificação de uma hierarquia de dominância entre os machos GN. No entanto, a análise dos

dados revelou uma assimetria nas relações sociais entre os machos adultos GN. Os imigrantes, além de se associarem mais com os residentes do que entre si, foram os responsáveis pela manutenção de proximidade e interações afiliativas com os residentes. A atratividade que os indivíduos de alto status social exercem sobre os demais indivíduos do grupo é uma característica compartilhada por várias espécies de primatas (Hinde, 1983b, Seyfarth, 1983). Nas relações de catação entre machos adultos de chimpanzés, que habitam o Parque Nacional de Kibale, os indivíduos de alto status social são mais atrativos, possuindo mais parceiros e recebendo mais catação do que os machos de baixo status social (Watts, 2000b). Na sociedade dos bonobos (*Pan paniscus*), as fêmeas, que são os indivíduos dominantes, recebem mais catação do que as outras classes sexo-etárias, e nas relações entre machos e fêmeas, os machos são os responsáveis pela maioria das interações de catação (Franz, 1999). Da mesma forma, Mendes (1990) considerou que as relações sociais diferenciadas entre muriquis machos revelam a existência de uma hierarquia afiliativa. O autor foi capaz de ordenar os machos de um grupo de muriquis de acordo com o número de interações afiliativas recebidos. O fato de haver uma hierarquia afiliativa sugere que há uma atratividade diferencial entre os indivíduos. Os resultados apresentados neste trabalho sugerem a existência de um status social diferenciado entre imigrantes e residentes, sendo os imigrantes subordinados aos residentes.

Duas interações entre residentes e um imigrante (INim) podem apoiar essa hipótese. Na primeira interação, FBre e mais um residente (não foi possível identificá-lo) afugentaram INim, aproximando-se rapidamente e emitindo vocalizações agonísticas. Naquele momento, INim estava parado próximo à DR, uma fêmea adulta que foi observada copulando no dia anterior. Na segunda interação, poucos segundos após INim montar em DR para tentar copular, KDre se aproxima, em seguida INim se afasta de DR para se aproximar de KDre, e estabelecer contato físico com ele (INim toca KDre). Na EBC, relatos de monopolização de fêmeas se restringiram apenas a interações intergrupais, como o descrito por Cäsar (2003),

que relata um caso de monopolização de uma fêmea por vários machos contra machos extragrupo.

Os resultados a respeito das cópulas dos imigrantes e residentes não puderam ser relacionados ao suposto status social superior dos residentes, devido à ausência de uma diferença significativa ao comparar a frequência de cópulas dos dois agrupamentos de machos. Entretanto, os resultados apresentados sobre o padrão de cópulas devem ser analisados com certo cuidado, já que ao dividir a frequência de cópulas pelo número de minutos focais obteve-se apenas uma estimativa, e a baixa frequência de cópulas também impede uma análise mais conclusiva. Estudos sociosexuais poderão aprofundar o tema e detectar possíveis diferenças entre os imigrantes e residentes.

4.4- Considerações finais

De acordo com Hinde (1983a), relações de parentesco ou familiaridade, e status social são alguns dos fatores proximais que afetam as interações, relações e estrutura social dos primatas. Baseando-se nesses princípios, a tolerância entre os machos UM e machos GN, principalmente com os imigrantes, foi explicada pela familiaridade entre eles. Pode-se supor que também há relações de parentesco, uma vez que muriquis machos são filopátricos, e os indivíduos deste estudo são todos provenientes do mesmo grupo. Ao analisar as relações sociais entre os machos GN, inferi um status social diferenciado entre imigrantes e residentes, devido a maior atratividade que os residentes exerceram sobre os imigrantes.

Devido à alta frequência de cópulas obtidas pelos machos UM, pode-se perguntar se haveria vantagens em se juntar permanentemente ao grupo Nadir. Associar-se temporariamente com grupos mistos, mantendo-se na periferia desses grupos, pode ser uma estratégia vantajosa para os machos UM, pois se submetem a uma menor competição alimentar intragrupal, e continuam copulando. Em contrapartida, há uma desvantagem em

termos energéticos, já que machos UM são constantemente alvos de interações agonísticas durante os encontros intergrupais, sendo que em muitas ocasiões abandonam uma fonte alimentar ao perceberem a presença de machos desses grupos. Pesquisas mais detalhadas a respeito da ecologia dos machos UM, comparando-os com os machos dos grupos mistos (por exemplo, orçamento de tempo, deslocamento diário e área de vida) poderão verificar se realmente os machos UM sofrem um déficit energético em relação aos outros machos.

A sugestão de uma diferença de status social entre machos residentes e imigrantes do grupo Nadir é relevante para a discussão do sistema social típico de muriquis. Se muriquis são, de fato, uma espécie tipicamente igualitária, sem relações de dominância agonística, então esse resultado revela uma situação temporária anômala, enquanto as relações entre os machos se desenvolvem, e ao longo dos anos relações igualitárias serão estabelecidas? Por outro lado, os resultados aqui apresentados podem ser evidência de que muriquis são capazes de estabelecer relações de dominância entre machos adultos.

Apesar de alguns itens serem discutidos de maneira especulativa, este trabalho forneceu importantes resultados para uma maior compreensão da flexibilidade comportamental do muriqui-do-norte. Talvez, sob outras condições ambientais, uma área de mata maior e uma densidade populacional mais baixa, a dinâmica social intergrupar entre machos UM e grupo Nadir poderia ser diferente do observado neste trabalho. A área de mata reduzida da EBC e a alta densidade populacional (0,24 ind/ha), 226 indivíduos numa área de 957 ha (Strier *et al.*, 2006), são fatores que podem restringir a formação de um novo grupo misto na EBC, conduzindo à atual dinâmica intergrupar. A continuidade do acompanhamento da UM possibilitará verificar se os machos UM irão se transferir para o grupo Nadir ou se manterão o mesmo tipo de associação apresentado neste trabalho. Caso os machos UM mantenham o mesmo padrão comportamental, ou seja, associações com o grupo Nadir, sem possuírem uma relação afiliativa com os machos GN, uma nova organização e estrutura social

estaria emergindo. Esta capacidade de se adaptar a condições demográficas específicas, variando sua organização e estrutura social, evidencia a flexibilidade comportamental da espécie.

Referências

- Ab'Saber, A. N. (1977). Os domínios morfoclimáticos da América do Sul. *Geomorfologia* 52: 1-23.
- Aguirre, A. C. (1971). O mono *Brachyteles arachnoides* (E. Geoffroy). *Anais da Academia Brasileira de Ciência*, Rio de Janeiro.
- Alcock, J. (2001). *Animal behavior: an evolutionary approach* (7th ed.). Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates.
- Altmann, J. (1974). Observational study of behaviour: sampling methods. *Behaviour* 49: 223-265.
- Andrade, P. S. (1996). *O estudo da estrutura social dos monos (Brachyteles arachnoides-Cebidae: Primates, Geoffroy 1806) de Rio Casca (MG), através da teoria dos grafos*. Dissertação de mestrado, Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Ayres, M., Ayres Jr., M., Ayres, D. L. & Santos, A. S. (2003). *BioEstat 3.0: aplicações estatísticas nas áreas das ciências bio-médicas*. Belém, PA: Sociedade Civil Mamirauá.
- Bartlett, T. Q. (2003). Intragroup and intergroup social interactions in white-handed gibbons. *International Journal of Primatology* 24 (2): 239-259.
- Barton, R. A., Byrne, R. W. & Whiten, A. (1996). Ecology, feeding competition and social structure in baboons. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 38: 321-329.
- Boinski, S. (1994). Affiliation patterns among male costa rican squirrel monkeys. *Behaviour* 130 (3-4): 191-209.
- Boubli, J. P., Tokuda, M., Possamai, C., Fidelis, J., Guedes, D. & Strier, K. B. (2005). Dinâmica intergrupar de muriquis-do-norte, *Brachyteles hypoxanthus*, na Estação Biológica de Caratinga, MG: o comportamento de uma unidade de machos (*all male band*) no vale do Jaó (p. 41). In *Livro de Resumos. XI Congresso Brasileiro de Primatologia*, 2005, Porto Alegre, Brasil.
- Carvalho Júnior, O. (1996). *Dieta, padrões de atividade e de agrupamento do mono-carvoeiro (Brachyteles arachnoides) no Parque Estadual de Carlos Botelho-SP*. Dissertação de mestrado, Universidade Federal do Pará, Belém.

- Cäsar, C. (2003). *Padrão de comportamento na formação de sub-grupos em machos adultos muriquis (Brachyteles hypoxanthus)*. Dissertação de mestrado, Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais, Belo Horizonte.
- Castro, M. I. (2001). RPPN Feliciano Miguel Abdala- A Protected Area for the Northern Muriqui. *Neotropical Primates* 9 (3): 128-129.
- Cheney, D. L. (1987). Interactions and relationships between groups. In Smuts, B. B., Cheney, D. L., Seyfarth, R. M., Wrangham, R. W. & Struhsaker, T. T. (eds.). *Primate Societies*. (pp. 267-281). Chicago: University of Chicago Press.
- Colmenares, F. (1992). Clans and harems in a colony of hamadryas and hybrid baboons: male kinship, familiarity and the formation of brother-teams. *Behaviour* 121(1-2): 61-94.
- Costa, C. G. (2000). *As dinâmicas das relações sociosexuais no mono-carvoeiro (Brachyteles arachnoides) na Estação Biológica de Caratinga, Minas Gerais*. Dissertação de mestrado, Universidade Federal do Pará, Belém.
- Crockett, C. M. & Eisenberg, J. F. (1987). Howlers: variations in group size and demography. In Smuts, B. B., Cheney, D. L., Seyfarth, R. M., Wrangham, R. W. & Struhsaker, T. T. (eds.). *Primate Societies*. (pp. 250-266). Chicago: University of Chicago Press.
- Di Fiori, A. D. & Rendall, D. (1994). Evolution of social organization: a reappraisal for primates by using phylogenetic methods. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America* 91: 9941-9945.
- Dib, L. T. R. (2000). *Distâncias interindividuais e dinâmicas sociais em machos adultos muriquis (Brachyteles arachnoides hypoxanthus) do grupo "Matão" da Estação Biológica de Caratinga (Minas Gerais, Brasil)*. Dissertação de mestrado, Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte.
- Dixson, A. F. (1998). *Primate sexuality: comparative studies of the prosimians, monkeys, apes, and human beings*. Oxford: Oxford University Press.
- Estrada, A., Mendoza, A., Castellanos, L., Pacheco, R., Belle, S. V., Garcia, Y. & Muñoz, D. (2002). Population of the black howler monkey (*Alouatta pigra*) in a fragmented landscape in Palenque, Chiapas, Mexico. *American Journal of Primatology* 58: 45-55.
- Fedigan, L. M. (1982). *Primate paradigms: sex roles and social bonds*. Montreal, Canada: Eden Press.

- Franz, C. (1999). Allogrooming behavior and grooming site preferences in captive bonobos (*Pan paniscus*): association with female dominance. *International Journal of Primatology* 20 (4): 525-546.
- French, J. A., Schaffner, C. M., Shepherd, R. E. & Miller, M. E. (1995). Familiarity with intruders modulates agonism towards outgroup conspecifics in Wied's black-tufted-ear marmoset (*Callithrix kuhli*: Primates, Callitrichidae). *Ethology* 99: 24-38.
- Glenn, M. E., Matsuda, R. & Bensen, K. J. (2002). Unique behavior of the mona monkey (*Cercopithecus mona*): all-male groups and copulations calls. In Glenn, M. E & Cords, M. (eds.). *The guenons: diversity and adaptation in african monkeys*. (pp. 133-144). New York: Klumer Academic/Plenum Publishers.
- Goldizen, A. W., Mendelson, J., van Vlaardingen, M. & Terborgh, J. (1996). Saddle-back tamarin (*Saguinus fuscicollis*) reproductive strategies: evidence from a thirteen-year study of a marked population. *American Journal of Primatology* 38: 57-83.
- Google Earth. (2007). <http://earth.google.com/>. Acesso em: 18 de junho de 2007.
- Groves, C. (2001). *Primate taxonomy*. Washington, DC: Smithsonian Institution Press.
- Hatton, J., Smart, N. & Thomson, K. (1984). In urgent need for protection: habitat for woolly spider monkey. *Oryx* 18 (1): 24-29.
- Hinde, R. A. (1977). On assessing the basis of partner preferences. *Behaviour* 62: 1-9.
- Hinde, R. A. (1983a). A conceptual framework. In Hinde, R. A. (ed.). *Primate Social Relationships*. (pp. 1-7). Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- Hinde, R. A. (1983b). Description. In Hinde, R. A. (ed.). *Primate Social Relationships*. (pp. 176-182). Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- Hrdy, S. B. (1977) *The langurs of Abu: female and male strategies of reproduction*. Cambridge, England: Harvard University Press.
- Izar, P. (1994). *Análise da estrutura social de um grupo de macacos-prego (Cebus apella) em condições de semi-cativeiro*. Dissertação de mestrado, Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, São Paulo.

- Izar, P. (2004). Female social relationships of *Cebus apella nigrinus* in a Southeastern Atlantic Forest: an analysis through ecological models of primate social evolution. *Behaviour* 141: 77-99.
- Izar, P., Japyassú, H. F. & Alberts, C. C. (2005). Métodos da teoria dos grafos para análise quantitativa do comportamento. In Garcia, A., Tokumaru, R. S., & Borloti, E. B. (eds.). *Etologia: uma perspectiva histórica e tendências contemporâneas*. (pp. 249-258). Vitória, ES: Multiplicidade.
- Jack, K. M. & Fedigan, L. (2004). Male dispersal patterns in white-faced capuchins, *Cebus capucinus*. Part 2: patterns and causes of secondary dispersal. *Animal Behaviour* 67: 771-782.
- Kappeler, P. M. & van Schaik, C. P. (2002). Evolution of primate social systems. *International Journal of Primatology* 23 (4): 707-740.
- Kirkpatrick, R. C., Long, Y. C., Zhong, T. & Xiao, L. (1998). Social organization and range use in the yunnan snub-nosed monkey *Rhinopithecus bieti*. *International Journal of Primatology* 19 (1): 13-51.
- Koehler, A., Pereira, L. C. M. & Nicola, P. A. (2002). New locality for the woolly spider monkey, *Brachyteles arachnoides* (E. Geoffroy, 1806) in Parana State, and urgency of strategies for conservation. *Estudos de Biologia* 24: 25-28.
- Koenig, A. (2002). Competition for resources and its behavioral consequences among female primates. *International Journal of Primatology* 23 (4): 759-783.
- Koenig, A. & Borries, C. (2001). Socioecology of Hanuman langurs: the story of their success. *Evolutionary Anthropology* 10: 122-137.
- Konstant, W. R., Mittermeier, R. A., Rylands, A. B., Butynski, T. M., Eudey, A. A., Ganzhorn, J. & Kormos, R. (2002). The world's top 25 most endangered primates-2002. *Neotropical Primates* 10: 128-131.
- Korstjens, A. H., Sterck, E. H. M. & Noë, R. (2002). How adaptive or phylogenetically inert is primate social behaviour? A test with two sympatric colobines. *Behaviour* 139: 203-225.
- Kummer, H. (1984). From laboratory to desert and back: a social system of hamadrias baboons. *Animal Behaviour* (32): 965-971.

- Lee, P. C. (1983). Home range, territory and intergroup encounters. In Hinde, R. A. (ed.). *Primate Social Relationships*. (pp. 231-233). Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- Levréro, F., Gatti, S., Ménard, N., Petit, E., Caillaud, D. & Gautier-Hion, A. (2006). Living in nonbreeding groups: an alternative Strategy for maturing gorillas. *American Journal of Primatology* 68: 275–291.
- Lott, D. F. (1984). Intraspecific variation in the social systems of wild vertebrates. *Behaviour* 88: 266-325.
- Lott, D. F. (1991). *Intraspecific variation in the social systems of wild vertebrates*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Melo, F. R., Chiarello, A. G., Faria, M. B., Oliveira, P. A., Freitas, R. L. A., Lima, F. S. & Ferraz, D. S. (2004). Novos registros de muriqui-do-norte (*Brachyteles hypoxanthus*) no vale do rio Jequitinhonha, Minas Gerais e Bahia. *Neotropical Primates* 12 (3): 139–142.
- Mendes, F. D. C. (1990). *Afiliação e hierarquia no muriqui: O grupo Matão de Caratinga*. Dissertação de mestrado, Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Mendes, F. D. C. (1993). Métodos e estratégias informais na primatologia de campo. In Yamamoto, M. E & Sousa, M. B. C. (eds.). *A primatologia no Brasil IV*. (pp. 305-327). Natal, RN: SEEMA/UFRN.
- Mendes, F. D. C. (1995). *Interações vocais do muriqui (Brachyteles arachnoides)*. Tese de doutorado, Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Milton, K. (1985). Mating patterns of woolly spider monkeys, *Brachyteles arachnoides*: Implications for female choice. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 17: 53-59.
- Mitchell, C. L. (1994). Migration alliances and coalitions among adult male south american squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*). *Behaviour* 130 (3-4): 169-190.
- Mitchell, C. L., Boinski, S. & van Schaik, C. P. (1991). Competitive regimes and female bonding in two species of squirrel monkey (*Saimiri oerstedii* and *S. Sciureus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 28: 55-60.
- Moraes, P. L. R., Carvalho Júnior, O. & Strier, K. B. (1998). Population variation in patch and party size in muriquis (*Brachyteles arachnoides*). *International Journal of Primatology* 19 (2): 325-337.

- Mourthé, I. M. C. (2006). *A ecologia do forrageamento do muriqui-do-norte (Brachyteles hypoxanthus Kuhl, 1820)*. Dissertação de mestrado, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte.
- Murai, T. (2004). Social behaviors of all-male proboscis monkeys when joined by females. *Ecological research* 19:451-454.
- Murai, T., Mohamed, M., Bernard, H., Mahedi, P. A., Saburi, R. & Higashi, S. (2007). Female transfer between one-male groups of proboscis monkey (*Nasalis larvatus*). *Primates* 48: 117-121.
- Nishimura, A. (2003). Reproductive parameters of wild female *Lagothrix lagotricha*. *International Journal of Primatology* 24 (4): 707-722.
- van Noordwijk, M. A. & van Schaik, C. P. (1985). Male migration and rank acquisition in wild long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *Animal Behaviour* 33: 849-861.
- Odalia, A. R. (1992). *O filhote muriqui (Brachyteles arachnoides): um estudo do desenvolvimento da independência*. Dissertação de mestrado, Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Odalia, A. R. (1998). *Desenvolvimento comportamental do muriqui (Brachyteles arachnoides) na Estação Biológica de Caratinga, Minas Gerais*. Tese de doutorado, Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Ohsawa, H. (2003). Long-term study of the social dynamics of patas monkeys (*Erythrocebus patas*): group male supplanting and changes to the multi-male situation. *Primates* 44: 99–107.
- Oliveira, R. C. R. (2007). *Desenvolvimento das relações sociais em machos imaturos de muriquis Brachyteles hypoxanthus (Kuhl, 1820)*. Dissertação de mestrado, Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais, Belo Horizonte.
- Oliveira-Filho, A. T. & Fontes, M.A.L. (2000). Patterns of floristic differentiation among Atlantic forests in Southeastern Brazil and the influence of climate. *Biotropica* 32 (4b): 793-810.
- Printes, R. C. & Strier, K. B. (1999). Behavioral correlates of dispersal in female muriqui (*Brachyteles arachnoides*). *International Journal of Primatology* 20 (6): 941-960.

- Pusey, A. E. & Packer, C. (1987). Dispersal and philopatry. In Smuts, B. B., Cheney, D. L., Seyfarth, R. M., Wrangham, R. W. & Struhsaker, T. T. (eds.). *Primate Societies*. (pp. 250-266). Chicago: University of Chicago Press.
- Rajpurohit, L. S., Sommer, V. & Mohnot, S. M. (1995). Wanderers between harems and bachelor bands: Male Hanuman langurs (*Presbytis entellus*) at Jodhpur in Rajasthan. *Behaviour* 132 (3-4): 255-299.
- Robbins, M. M. (1995). A demographic analysis of male life history and social structure of mountain gorillas. *Behaviour* 132: 21-48.
- Robbins, M. M. (1996). Male-male interactions in heterosexual and all-male wild mountain gorilla groups. *Ethology* 102: 942-965.
- Rylands, A. B., Mittermeier, R. A. & Rodriguez-Luna, E. (1995). A species list for new world primates (Platyrrhini): distribution by country, endemism, and conservation status according to the mace-land system. *Neotropical Primates* 3: 113-160.
- Rylands, A. B., Mittermeier, R. A. & Rodriguez-Luna, E. (1997). Conservation of neotropical primates: threatened species and an analysis of primate diversity by country and region. *Folia Primatologica*. 68: 134-160.
- van Schaik, C. P. (1989). The ecology of relationships amongst female primates. In Standen, V. & Foley, R. A. (eds.). *Comparative Socioecology. The Behavioral Ecology of Humans and Other Mammals*. (pp. 195-218). Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- Seyfarth, R. M. (1983). Grooming and social competition in primates. In Hinde, R. A. (ed.). *Primate Social Relationships*. (pp. 182-190). Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- Sprague, D. S., Suzuki, S., Takahashi, H. & Sato, S. (1998). Male life history in natural populations of Japanese macaques: migration, dominance rank, and troop participation of males in two habitats. *Primates* 39(3): 351-363.
- Stammbach, E. (1987). Desert, forest and montane baboons: Multilevel-societies. In Smuts, B. B., Cheney, D. L., Seyfarth, R. M., Wrangham, R. W. & Struhsaker, T. T. (eds.). *Primate Societies*. (pp. 250-266). Chicago: University of Chicago Press.
- Steenbeek, R., Sterck, E. H. M., de Vries, H. & van Hooff, J. A. R. A. M. (2000). Costs and benefits of the one-male, age-graded, and all-male phases in wild Thomas's langur groups. In Kappeler, P.M. (eds.). *Primate males: causes and consequences of variation in group composition*. (pp. 130-145). Cambridge: Cambridge University Press.

- Strier, K. B. (1986). *The behavior and ecology of the woolly spider monkey, or muriqui (Brachyteles arachnoids E. Geoffroy, 1806)*. Ph. D. Thesis. Harvard University, Cambridge, USA.
- Strier, K. B. (1989). Effects of patch size on feeding associations in muriquis (*Brachyteles arachnoides*). *Folia Primatologica* 52: 70-77.
- Strier, K. B. (1990). New world primates, new frontiers: insights from the woolly spider monkey, or muriqui (*Brachyteles arachnoides*). *International Journal of Primatology* 11 (1): 7-19.
- Strier, K. B. (1991). Diet in one group of woolly spider monkeys, or muriquis (*Brachyteles arachnoides*). *American Journal of Primatology*, 23: 113-126.
- Strier, K. B. (1992). Causes and consequences of nonaggression in the woolly spider monkey, or muriqui (*Brachyteles arachnoides*). In Silverberg, J & Gray, P. (eds.). *Aggression and Peacefulness in Humans and Others Primates*. (pp. 100-116). New York: Oxford University Press.
- Strier, K. B. (1994a). Brotherhoods among atelins: kinship, affiliation, and competition. *Behaviour* 130: 151-167.
- Strier, K. B. (1994b). Myth of typical primate. *Yearbook of physical anthropology* 37: 233-271.
- Strier, K. B. (1996). Reproductive ecology of female muriquis (*Brachyteles arachnoides*). In Norconk, M. A., Rosenberger, A. L. & Garber, P. A. (eds.). *Adaptive radiations of neotropical primates*. (pp. 511-532). New York: Plenum Press.
- Strier, K. B. (1997a). Mate preferences of wild muriqui monkeys (*Brachyteles arachnoides*): reproductive and social correlates. *Folia Primatologica*. 68: 120-133.
- Strier, K. B. (1997b). Subtle cues of social relations in male muriqui monkeys (*Brachyteles arachnoides*). In Kinzey, W. G. (eds.). *New world Primates: ecology, evolution, and behavior*. (pp. 109-118). New York: Aldine de Gruyter.
- Strier, K. B., Mendes, F. D. C., Rímoli, J. & Rímoli, A. O. (1993). Demography and social structure of one group of muriquis (*Brachyteles arachnoides*). *International Journal of Primatology*, 14 (4): 513-526.

- Strier, K. B. & Fonseca, G. A. B. (1996/1997). The endangered muriqui in Brazil's Atlantic Forest. *Primate Conservation* 17: 131-137.
- Strier, K. B., Carvalho, D. S. & Bejar, N. O. (2000). Prescription for peacefulness. In Aureli, F. & de Waal, F. B. M. (eds.). *Natural conflict resolution*. (pp. 315-317). Berkeley: University of California Press.
- Strier, K. B., Dib, L. T. & Figueira, J. E. C. (2002). Social dynamics of male muriquis (*Brachyteles arachnoides hypoxanthus*). *Behaviour* 139: 315-342.
- Strier, K. B., Mendes, S. L., Boubli, J. P., Dias, L. G. (2005). Northern muriqui. In Mittermeier, R. A., Valladares-Pádua, C., Rylands, A. B., Eudey, A. A., Butynski, T. M., Ganzhorn, J. U., Kormos, R., Aguiar, J. M. & Walker, S. (eds). *Primates in peril: the world's 25 most endangered primates 2004-2006*. (pp. 21-22). Washington, DC: IUCN/SSC Primate Specialist Group, International Primatological Society, and Conservation International.
- Strier, K. B. & Boubli, J. P. (2006). A History of long-term research and conservation of northern muriquis (*Brachyteles hypoxanthus*) at the Estação Biológica de Caratinga/RPPN-FMA. *Primate Conservation* 20: 53-63.
- Strier, K. B., Boubli, J. P., Possamai, C. B. & Mendes, S. L. (2006). Population demography of northern muriquis (*Brachyteles hypoxanthus*) at the Estação Biológica de Caratinga/Reserva Particular do Patrimônio Natural-Feliciano Miguel Abdala, Minas Gerais, Brazil. *American Journal of Physical Anthropology* 130: 227-237.
- Suzuki, S., Hill, D. A. & Sprague, D. S. (1998). Intertroop transfer and dominance rank structure of nonnatal male Japanese macaques in Yakushima, Japan. *International Journal of Primatology* 19 (4): 703-722.
- Talebi, M., Bastos, A. & Lee, P. C. (2005). Diet of southern muriquis in continuous Brazilian Atlantic Forest. *International Journal of Primatology* 26 (5): 1175-1187.
- Tutin, C. E. G. (1996). Ranging and social structure of lowland gorillas in the Lopé Reserve, Gabon. In McGrew, W. C., Marchant, L. F. & Nishida, T. (eds). *Great ape societies*. (pp. 58-70). Cambridge: Cambridge University Press.
- Watts, D. P. (2000a). Causes and consequences of variation in male mountain gorilla life histories and group membership. In Kappeler, P. M. (ed.). *Primate males: causes and consequences of variation in group composition*. (pp. 169-179). Cambridge: Cambridge University Press.

- Watts, D. P. (2000b). Grooming between male chimpanzees at Ngogo, Kibale National Park. II. Influence of male rank and possible competition for partners. *International Journal of Primatology* 21 (2): 211-238.
- Yamagiwa, J. (1987). Male life history and the social structure of wild mountain gorillas (*Gorilla gorilla beringei*). In Kawano, S., Connell, J. H. & Hidaka, T. (eds.). *Evolution and Coadaptation in Biotic Communities*. (pp. 31-51). Tokyo: University of Tokyo.
- Yamagiwa, J., Kahekwa, J. & Basabose, A. K. (2003). Intra-specific variation in social organization of gorillas: implications for their social evolution. *Primates* 44: 359–369.
- Yamagiwa, J., Mwanza, N., Spangenberg, A., Maruhashi, T., Yumoto, T., Fischer, A. & Steinhauer, B. B. (1993). A census of the eastern lowland gorillas *Gorilla gorilla graueri* in Kahuzi-Biega National Park with reference to mountain gorillas *G.g. beringei* in the Virunga region, Zaire. *Biological Conservation* 64:83–89.