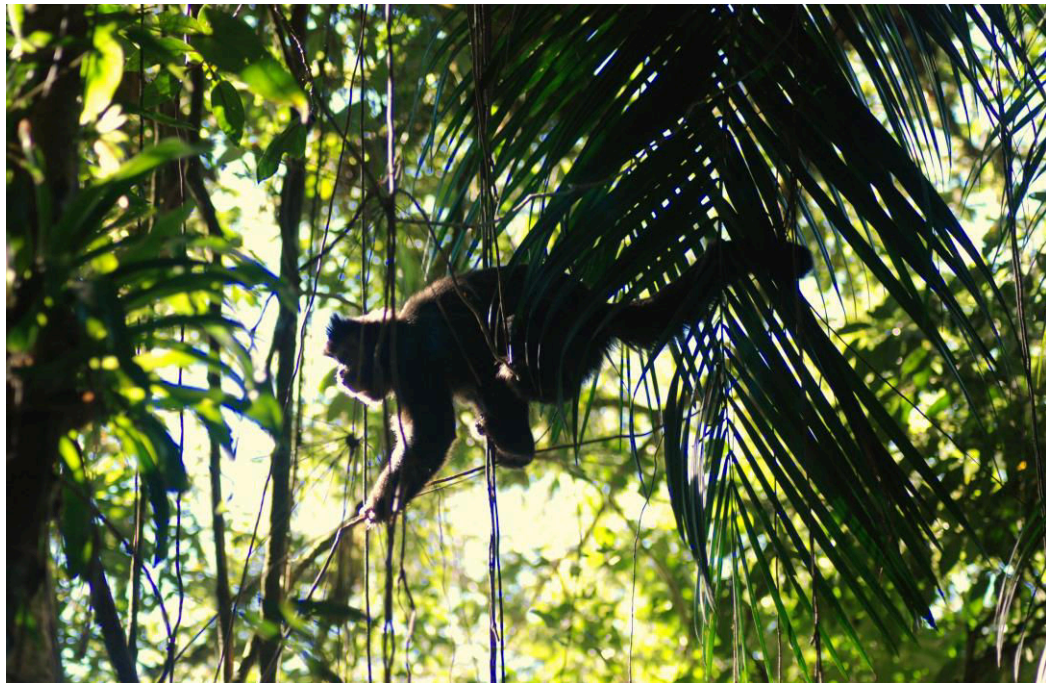


UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO  
INSTITUTO DE PSICOLOGIA  
DEPARTAMENTO DE PSICOLOGIA EXPERIMENTAL

MARCOS TOKUDA

Dispersão e estrutura social de macacos-prego (*Sapajus nigritus*) do  
Parque Estadual Carlos Botelho, São Paulo



SÃO PAULO

2012

MARCOS TOKUDA

**Dispersão e estrutura social de macacos-prego (*Sapajus nigritus*) do  
Parque Estadual Carlos Botelho, São Paulo**

(Versão corrigida)

Tese apresentada ao Instituto de Psicologia da  
Universidade de São Paulo, como parte dos  
requisitos para obtenção do grau de Doutor em  
Psicologia.

Área de concentração: Psicologia Experimental

Orientadora: Patrícia Izar Mauro

Co-orientadora: Milene Moura Martins

SÃO PAULO

2012

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

Catálogo na publicação  
Biblioteca Dante Moreira Leite  
Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo

Marcos, Tokuda.

Dispersão e estrutura social de macacos-prego (*Sapajus nigritus*) do Parque Estadual Carlos Botelho, São Paulo / Marcos Tokuda; orientadora Patricia Izar Mauro. -- São Paulo, 2012.

123 f.

Tese (Doutorado – Programa de Pós-Graduação em Psicologia. Área de Concentração: Psicologia Experimental) – Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo.

1. Macacos-prego 2. Comportamento social (animal) 3. Estrutura de parentesco 4. Estrutura social; 5. Ecologia comportamental I. Título.

QL737.P925

Nome: Tokuda, Marcos

Título: Dispersão e estrutura social de macacos-prego (*Sapajus nigritus*) do Parque Estadual Carlos Botelho, São Paulo.

Tese apresentada ao Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo para obtenção do título de Doutor em Psicologia.

Aprovado em: \_\_\_\_/\_\_\_\_/\_\_\_\_

Banca Examinadora

Prof. Dr. \_\_\_\_\_

Instituição: \_\_\_\_\_

Assinatura: \_\_\_\_\_

Prof. Dr. \_\_\_\_\_

Instituição: \_\_\_\_\_

Assinatura: \_\_\_\_\_

Prof. Dr. \_\_\_\_\_

Instituição: \_\_\_\_\_

Assinatura: \_\_\_\_\_

Prof. Dr. \_\_\_\_\_

Instituição: \_\_\_\_\_

Assinatura: \_\_\_\_\_

Prof. Dr. \_\_\_\_\_

Instituição: \_\_\_\_\_

Assinatura: \_\_\_\_\_

## AGRADECIMENTOS

Em primeiro lugar, agradeço a toda minha família e amigos, especialmente à minha mãe, Irene, que sempre me incentivou e apoiou durante esta longa trajetória acadêmica. À Andrea, pela ajuda, amor e compreensão nos momentos de ausência. E à Yumi, por simplesmente fazer parte da minha vida.

À minha orientadora, Dra. Patrícia Izar Mauro, pela convivência, ensinamentos, orientação, e confiança. Além de ter sido uma pessoa fundamental para meu crescimento científico e intelectual.

À Dra. Milene Moura Martins, por ter aceitado me co-orientar, pela atenção e ajuda durante o doutorado.

Ao Dr. Pedro Manoel Galetti Jr., por ter permitido que eu utilizasse as dependências e equipamentos do Laboratório de Biodiversidade Molecular e Conservação/UFSCar, fornecendo todo o suporte necessário para o desenvolvimento deste projeto.

Ao Eraldo Vieira, pela ajuda na coleta de dados de campo, pelas conversas durante os longos dias na mata, e por ter compartilhado comigo a sua grande experiência sobre a mata e os macacos.

Ao Instituto Florestal e José Carlos Maia, que permitiram a realização desta pesquisa no Parque Estadual Carlos Botelho (PECB).

Aos funcionários do PECB, pela ajuda e conversas: Natanael, Nerci, Kátia, Douglas, Glacy, Fernando, Chico e Edmilson.

À Dra. Briseida Resende e Dra. Cibele Biondo, por terem aceitado fazer parte da banca de qualificação, e pelos valiosos comentários, que foram muito importantes para a conclusão deste trabalho.

Aos funcionários do Departamento de Psicologia Experimental da USP, em particular, à Sônia Maria Caetano de Souza e à Gizele Zago.

Aos professores do Departamento de Psicologia Experimental, pelas aulas e ensinamentos.

Aos colegas do Laboratório de Etologia Cognitiva: Carlos, Camila, Irene, Lucas, Marcelo, Marianas (Dutra, Lee, Xá), Michele, Olívia, Priscila, Tiago, Zé. E especialmente, à Olívia de Mendonça Furtado pelos dados e pelos cocôis.

Aos colegas do Laboratório de Biodiversidade Molecular e Conservação, e à Dra. Patrícia Domingues de Freitas, pela troca de experiências e convivência durante minhas estadias em São Carlos.

À Dra. Andrea Presotto, pela confecção do mapa das áreas de vida dos grupos estudados, e à Irene Del Mal, pela ajuda na organização dos dados de GPS e análise no ArcView.

Ao Dr. Jean P. Boubli, pela ajuda com o Abstract.

À CAPES, pela concessão da bolsa no primeiro ano do doutorado.

À FAPESP, pela concessão da bolsa de doutorado (09/50182-2) e pelo apoio financeiro (09/51589-9) para a realização desta pesquisa.

Aos macacos-prego, por permitirem que esse trabalho fosse realizado, e pelas várias amostras fecais que forneceram.

## RESUMO

Tokuda, M. (2012). Dispersão e estrutura social de macacos-prego (*Sapajus nigritus*) do Parque Estadual Carlos Botelho, São Paulo. Tese de Doutorado, Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, São Paulo.

Padrões de assimetria sexual na dispersão e relações de parentesco são fatores intimamente relacionados e considerados fundamentais para a compreensão da estrutura social dos primatas. Apesar da relevância desses dois assuntos, pouco se sabe sobre como eles afetam o comportamento individual e a estrutura social nos primatas neotropicais. Assim, essa pesquisa teve como objetivos: determinar o padrão de dispersão de uma população selvagem de macacos-prego (*Sapajus nigritus*) por meio de análises genéticas e examinar o efeito do parentesco sobre a estrutura social dos grupos de *S. nigritus*. Esta pesquisa foi realizada no Parque Estadual Carlos Botelho, localizado no município de São Miguel Arcanjo/SP. Todo material genético foi obtido através de amostras fecais dos indivíduos adultos e subadultos de três grupos sociais. Após a extração do DNA, parte dele foi amplificada através da técnica da Reação em Cadeia da Polimerase. Para as análises genéticas utilizamos marcadores moleculares do tipo microssatélites. Os métodos de amostragem por varredura instantânea e ad libitum foram utilizados para o registro do comportamento dos indivíduos adultos de dois grupos. Os dados genéticos obtidos nesta tese indicaram que ambos os sexos dispersam, pois: 1) o grau de parentesco intragrupo entre machos não diferiu do grau de parentesco entre fêmeas, 2) não houve diferenciação genética ao analisar a distribuição das frequências alélicas de machos e de fêmeas, e 3) não houve diferença entre machos e fêmeas quanto à probabilidade de terem nascido dentro dos grupos sociais nos quais foram amostrados. Os resultados de associações espaciais e interações sociais indicaram que as fêmeas adultas não formam fortes relações sociais entre si, sendo pouco afiliativas. Os machos adultos estabelecem fracas relações sociais, que podem ser classificadas como tolerantes e caracterizadas pela ausência de catação e pela baixa frequência de interações agonísticas. As relações sociais mais fortes observadas dentro de cada grupo social foram entre machos e fêmeas. Além de machos e fêmeas associarem-se espacialmente e catarem-se mais do que as díades compostas somente por fêmeas ou por machos, eles também interagiram de maneira agonística numa menor frequência. As díades consideradas como aparentadas não demonstraram ser mais afiliativas ou manter maior proximidade espacial quando comparadas com as díades não aparentadas. O baixo grau de parentesco/familiaridade parece ser um fator importante como uma explicação geral para as fracas relações sociais de fêmeas no PECB. No entanto, em termos individuais, aparentemente, esse fator exerceu pouca influência sobre as relações sociais entre as fêmeas e entre os machos. Os resultados apresentados nesta tese ampliam o conhecimento sobre relações sociais em primatas neotropicais e os possíveis fatores que as afetam. O padrão de dispersão e a estrutura social são elementos do sistema social de primatas neotropicais altamente flexíveis, variando entre populações da mesma espécie ou mesmo entre grupos de uma mesma população. Além disso, a alegada assimetria sexual na dispersão talvez não seja passível de generalização entre as populações de *Sapajus*, e talvez dispersão de ambos os sexos nesse gênero possa ser mais comum do que previamente se considerava.

Palavras-chave: Dispersão, estrutura social, parentesco, ecologia molecular, comportamento animal, macaco-prego, *Sapajus nigritus*.

## ABSTRACT

Tokuda, M. (2012). Dispersal and social structure in black capuchin monkeys (*Sapajus nigritus*) of Carlos Botelho State Park, São Paulo. Doctoral Thesis, Institute of Psychology, University of São Paulo, São Paulo.

Sex-biased dispersal patterns and kinship are related factors extremely important to understand the social structure of primates. In spite of their importance, little is known about how these factors affect individual behavior and the social structure of neotropical primates. Therefore, the aims of this research were: to determine the dispersal pattern of a wild population of black capuchin monkeys (*Sapajus nigritus*) through genetic analyses, and to verify the effect of kinship on the social structure of groups of *S. nigritus*. This research was conducted at Carlos Botelho State Park, in the municipality of São Miguel Arcanjo/SP. We used DNA from fecal samples of adult and subadult members from three wild social groups. DNA was amplified by Polymerase Chain Reaction and microsatellite molecular markers were used. Behavioral data were collected systematically for two groups, and we used scan sampling and ad libitum methods to record the behavior of adults. Genetic data indicated that both sexes disperse from their natal groups, since: 1) relatedness between males was not statistically different from relatedness between females, 2) there was no difference between males and females in population genetic differentiation, and 3) there was no difference between males and females in the probability of being born in the group from which they were sampled. The results of the spatial association and social interactions analysis indicate that females are little affiliative and do not form strong relationships among themselves. Adult males established weak relationships, being classified as tolerant, and characterized by no grooming interactions and by low frequency of agonism. The strongest social relationships observed within each group were between males and females. They associated and groomed more than female dyads and male dyads. Moreover, there were fewer agonistic interactions between males and females as compared to same sex dyads. Related and unrelated dyads showed similar rates of association and affiliative behavior. The low level of relatedness/familiarity might be an important factor contributing to the weak social relationship among females in the PECB. However, at the individual level, kinship had low influence on male and female social relationships. The results presented here extended our knowledge about social relationships of neotropical primates and about the factors that influence the relationships. The dispersal pattern and the social structure are flexible elements of social systems, and can vary among populations of the same species or among groups of the same population. In addition, male-biased dispersal is not a general characteristic for all populations of *Sapajus*, and dispersal by both sexes might be more common than previously thought.

Keywords: Dispersal, social structure, kinship, molecular ecology, animal behavior, capuchin monkey, *Sapajus nigritus*.



## LISTA DE FIGURAS

### **CAPÍTULO I - INTRODUÇÃO: APRESENTAÇÃO DA TESE**





- FIGURA 1.1 - (A) Mapa do estado de São Paulo com a localização do Parque Estadual Carlos Botelho (mapa de unidades de conservação do estado de São Paulo produzido pela Fundação Florestal <http://www.fflorestal.sp.gov.br/mapas.php>), (B) Parque Estadual Carlos Botelho (Foto: Lucas Peternelli), (C) unidades de conservação do contínuo ecológico de Paranapiacaba (mapa extraído do plano de manejo do Parque Estadual Carlos Botelho, e produzido pela Fundação Florestal). .....19
- FIGURA 1.2 - (A) Delimitação do PECEB e municípios abrangidos pelo parque (mapa extraído do Plano de manejo do Parque Estadual Carlos Botelho, e produzido pela Fundação Florestal), (B) imagem do contínuo ecológico de Paranapiacaba (fonte: Google earth, 2012). .....20
- FIGURA 1.3 - Biomassa média anual de frutos, temperatura e pluviosidade média anual no PECEB entre os anos de 2004-2008 (figura modificada de Izar et al., 2012). .....21
- FIGURA 1.4 - Mapa da distribuição geográfica de *S. nigritus* (extraído de Silva Jr, 2001). .....24

### **CAPÍTULO II - DISPERSÃO DE MACHOS E DE FÊMEAS DE MACACOS-PREGO (SAPAJUS NIGRITUS) EVIDENCIADA POR ANÁLISES GENÉTICAS**

- FIGURA 2.1 - Grupo Testa: (A) macho adulto (Rambo), (B) infante, (C) fêmea adulta (Ruth). Grupo Pimenta: (D) fêmea adulta (Elis), (E) macho adulto (Benjamim), (F) fêmea adulta (Ruiva, fotos: Marcos Tokuda). .....38
- FIGURA 2.2 - Área de vida dos três grupos de macacos-prego estudados no PECEB. ....40
- FIGURA 2.3 - Porcentagem de díades aparentadas de fêmeas e machos intragrupo e intergrupo dos três grupos de macacos-prego estudados no PECEB. ....53

### **CAPÍTULO III - ASSOCIAÇÕES ESPACIAIS E INTERAÇÕES SOCIAIS ENTRE INDIVÍDUOS ADULTOS DE MACACOS-PREGO (SAPAJUS NIGRITUS)**

- FIGURA 3.1 - Tempo de contato mensal (horas) por grupo social estudado no PECEB. ....73

- FIGURA 3.2 - Medidas de força e centralidade dos indivíduos adultos de dois grupos, Pimenta e Testa, de macacos-prego do Parque Estadual Carlos Botelho (macho adulto indicado com \*). .....78
- FIGURA 3.3 - (A) Sociograma do grupo Pimenta com todas as associações observadas. (B) Sociograma composto por associações com valores maiores que a média grupal (associações > 0,03).  = macho adulto,  = fêmea adulta. As linhas vermelhas representam as associações intrasexuais (M-M e F-F), e as linhas pretas representam as associações intersexuais (M-F). Os valores dos índices de associação são representados pela espessura das linhas. ....80
- FIGURA 3.4 - (A) Sociograma do grupo Testa com todas as associações observadas. (B) Sociograma composto por associações com valores maiores que a média grupal (associações > 0,03).  = macho adulto,  = fêmea adulta. As linhas vermelhas representam as associações intrasexuais (M-M e F-F), e as linhas pretas representam as associações intersexuais (M-F). Os valores dos índices de associação são representados pela espessura das linhas. ....81
- FIGURA 3.5 - Árvore de dominância entre as fêmeas adultas do grupo Pimenta. ....86
- FIGURA 3.6 - Árvore de dominância entre os machos adultos do grupo Testa. ....89

## LISTA DE TABELAS

### **CAPÍTULO II - DISPERSÃO DE MACHOS E DE FÊMEAS DE MACACOS-PREGO (SAPAJUS NIGRITUS) EVIDENCIADA POR ANÁLISES GENÉTICAS**

TABELA 2.1 - Identificação dos indivíduos adultos e subadultos dos grupos de macacos-prego estudados no PECB: Pimenta, Testa e Pitoco. ....	39
TABELA 2.2 - Locos de microssatélites e sequência dos primers testados. ....	43
TABELA 2.3 - Número de indivíduos genotipados (N) para cada loco, e número de indivíduos cujo genótipo foi obtido através de três repetições de genotipagem para genótipos homocigotos e duas repetições para genótipos heterocigotos (N Repetições). ....	48
TABELA 2.4 - Características dos locos de microssatélites utilizados neste estudo. ....	49
TABELA 2.5 - Valores da média ( $\pm$ DP) e mediana para o coeficiente de parentesco (rML) das díades de fêmeas e díades de machos dos três grupos de macacos-prego estudados no PECB. ....	51
TABELA 2.6 - Relações de parentesco mais prováveis entre as fêmeas dos três grupos de macacos-prego estudados no PECB. ....	51
TABELA 2.7 - Relações de parentesco mais prováveis entre os machos dos três grupos de macacos-prego estudados no PECB. ....	52
TABELA 2.8 - Díades de fêmeas aparentadas e não aparentadas dos três grupos de macacos-prego estudados no PECB. ....	52
TABELA 2.9 - Díades de machos aparentados e não aparentados dos três grupos de macacos-prego estudados no PECB. ....	53
TABELA 2.10 - Parâmetros genéticos definidos para fêmeas e machos adultos dos três grupos de macacos-prego estudados no PECB. ....	54

### **CAPÍTULO III - ASSOCIAÇÕES ESPACIAIS E INTERAÇÕES SOCIAIS ENTRE INDIVÍDUOS ADULTOS DE MACACOS-PREGO (SAPAJUS NIGRITUS)**

TABELA 3.1 - Valores da média ( $\pm$ DP) e mediana do índice de associação das díades entre machos, entre machos e fêmeas, e entre fêmeas de dois grupos de macacos-prego do PECB. ....	79
------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	----

TABELA 3.2 - Matriz com os valores do coeficiente de parentesco (parte superior da matriz, destacada em cinza) e índice de associação (parte inferior da matriz) entre os indivíduos do grupo Pimenta .....	82
TABELA 3.3 - Matriz com os valores do coeficiente de parentesco (parte superior da matriz, destacada em cinza) e índice de associação (parte inferior da matriz) entre os indivíduos do grupo Testa.....	82
TABELA 3.4 - Frequência observada e esperada das interações de catação entre machos, entre machos e fêmeas, e entre fêmeas de dois grupos de macacos-prego do PECB .....	83
TABELA 3.5 - Valores da média ( $\pm$ DP) e mediana da taxa de catação das díades entre machos, entre machos e fêmeas, e entre fêmeas de dois grupos de macacos-prego do PECB .....	84
TABELA 3.6 - Matriz com os valores do coeficiente de parentesco (parte superior da matriz, destacado em cinza) e taxa de catação (parte inferior da matriz) entre os indivíduos do grupo Pimenta .....	84
TABELA 3.7 - Matriz com os valores do coeficiente de parentesco (parte superior da matriz, destacado em cinza) e taxa de catação (parte inferior da matriz) entre os indivíduos do grupo Testa.....	85
TABELA 3.8 - Interações agonísticas entre indivíduos adultos do grupo Pimenta .....	86
TABELA 3.9 - Frequência observada e esperada das interações agonísticas entre machos, entre machos e fêmeas, e entre fêmeas de dois grupos de macacos-prego do PECB .....	87
TABELA 3.10 - Valores da média ( $\pm$ DP) e mediana da taxa de interação agonística das díades entre machos, entre machos e fêmeas, e entre fêmeas de dois grupos de macacos-prego do PECB.....	88
TABELA 3.11- Interações agonísticas entre indivíduos adultos do grupo Testa .....	88

## SUMÁRIO

<b>CAPÍTULO I - INTRODUÇÃO: APRESENTAÇÃO DA TESE .....</b>	<b>14</b>
1- INTRODUÇÃO.....	15
2- ÁREA DE ESTUDO: O PARQUE ESTADUAL CARLOS BOTELHO.....	17
3- A ESPÉCIE SAPAJUS NIGRITUS.....	22
<b>CAPÍTULO II - DISPERSÃO DE MACHOS E DE FÊMEAS DE MACACOS-PREGO (SAPAJUS NIGRITUS) EVIDENCIADA POR ANÁLISES GENÉTICAS .....</b>	<b>27</b>
1- INTRODUÇÃO.....	28
1.1- Custos e benefícios da dispersão .....	30
1.2- Assimetria sexual na dispersão .....	31
1.3- Filopatria e dispersão nos primatas.....	33
1.4- Dispersão nos gêneros Sapajus e Cebus .....	34
2- OBJETIVO E HIPÓTESES.....	36
3- MATERIAS E MÉTODOS .....	37
3.1- Área de estudo .....	37
3.2- Grupos de estudo .....	37
3.3- Coleta de fezes.....	38
3.4- Extração de DNA.....	41
3.5- Reação em cadeia da polimerase (PCR) e genotipagem.....	41
3.6- Análise dos dados genéticos .....	45
4- RESULTADOS .....	48
4.1- Caracterização genética da população .....	48
4.2- Evidências indiretas de dispersão de fêmeas .....	50
4.3- Relações de parentesco .....	50
4.4- Índice de fixação e teste de atribuição .....	54
5- DISCUSSÃO .....	55

5.1- Padrão de dispersão de Sapajus nigritus no PECB.....	55
5.2- Dispersão de fêmeas no PECB .....	59
5.3- Dispersão como uma característica flexível do sistema social em macacos-prego.....	62
<b>CAPÍTULO III - ASSOCIAÇÕES ESPACIAIS E INTERAÇÕES SOCIAIS ENTRE INDIVÍDUOS ADULTOS DE MACACOS-PREGO (SAPAJUS NIGRITUS).....</b>	<b>64</b>
1- INTRODUÇÃO.....	65
1.1- Estrutura social nos primatas não humanos.....	65
1.2- Parentesco nos primatas não humanos.....	66
1.3- Relações sociais e dispersão .....	68
1.4- Estrutura e relação sociais em Cebus e Sapajus .....	69
2- OBJETIVO E HIPÓTESES.....	71
3- MATERIAS E MÉTODOS .....	72
3.1- Área de estudo .....	72
3.2- Grupos de estudo .....	72
3.3- Coleta de dados.....	72
3.4- Análise dos dados comportamentais.....	74
3.5- Parentesco .....	76
4- RESULTADOS .....	78
4.1- Distância interindividual.....	78
4.2- Catações.....	82
4.3- Interações agonísticas .....	85
4.4- Correlações: hierarquia de dominância, associações espaciais e medidas de rede social .....	89
5- DISCUSSÃO .....	90
5.1- Relações sociais entre fêmeas.....	90
5.2- Relações sociais entre machos .....	93
5.3- Relações sociais entre machos e fêmeas.....	95
6- CONCLUSÃO .....	97

**EPÍLOGO: SÍNTESE DOS PRINCIPAIS RESULTADOS E CONCLUSÕES .....99**

**REFERÊNCIAS.....104**

# **CAPÍTULO I**

## **INTRODUÇÃO: APRESENTAÇÃO DA TESE**



## 1- INTRODUÇÃO

Desde o início do século XX, quando os fundadores da Etologia, Konrad Lorenz e Niko Tinbergen, enfatizaram a importância de estudos realizados no ambiente natural de uma espécie, o registro de comportamentos por meio da observação naturalística em campo tem sido uma das principais fontes de dados nas pesquisas sobre comportamento animal. Esse tipo de metodologia de pesquisa é amplamente difundido nos estudos sobre espécies sociais, especialmente primatas. No entanto, mesmo com estudos de longo prazo, certas características do sistema social são de difícil investigação unicamente pelo método observacional, como, por exemplo, padrões de dispersão e relações de parentesco entre os membros de um grupo (ver Harris, Caillaud, Chapman & Vigilant, 2009; Möller & Beheregaray, 2004).

Nos últimos anos, técnicas de genética molecular têm sido utilizadas com uma frequência crescente nos estudos sobre comportamento animal, para complementar as informações obtidas no campo. Os recentes avanços nas técnicas moleculares, a maior facilidade na sua aplicação, a diminuição dos custos de equipamentos e reagentes e a possibilidade de se obter material genético de uma maneira não invasiva (por exemplo, a partir de fezes) têm contribuído para a sua difusão nos estudos comportamentais. Técnicas moleculares passaram a ser uma ferramenta extremamente útil e fundamental nos estudos sobre dispersão, estrutura social, e sistema de acasalamento, contribuindo muito para a compreensão do sistema social dos animais (Di Fiore, 2003; Freeland, 2005; Kappeler, Wimmer, Zinner & Tautz, 2002; Lawson Handley & Perrin, 2007; Nutt, 2008).

Neste trabalho, utilizamos técnicas de genética molecular para a caracterização do padrão de dispersão de uma espécie de primata neotropical, o macaco-prego (*Sapajus nigritus*). Além disso, por meio das análises genéticas foi determinado o grau de parentesco entre os indivíduos dentro dos grupos sociais e entre os grupos. As informações obtidas pelas análises genéticas foram integradas às observações sobre comportamento social, com o objetivo de compreender a estrutura social dos grupos selvagens de macacos-prego no Parque Estadual Carlos Botelho (PECB), uma área de Mata Atlântica, no Estado de São Paulo.

O estudo de longo prazo sobre comportamento, ecologia e demografia de macacos-prego no PECB, iniciado em 2001, gerou importantes informações a respeito de aspectos

comportamentais e ecológicos do sistema social do gênero Sapajus. Até o momento, filopatria de fêmeas e dispersão de machos era o padrão de dispersão observado em todas as populações de Sapajus (Di Bitetti, 1997; Fragaszy, Visalberghi & Fedigan, 2004; Izar et al., 2012). No entanto, observações de campo indicaram que as fêmeas de macacos-prego no PECB também dispersam (Izar, 2004; Izar et al., 2012). A hipótese de que fêmeas migram de um grupo para outro foi baseada em poucas observações diretas, tornando necessária a utilização de técnicas moleculares para a confirmação deste padrão de dispersão. Outra particularidade observada na população de macacos-prego do PECB é a fraca relação social entre as fêmeas pertencentes ao mesmo grupo social (Izar et al., 2012), o que seria uma evidência comportamental de que as fêmeas dispersam de seus grupos natais, pois nas populações em que filopatria de fêmeas é a regra, elas formam fortes laços afiliativos, sendo as interações de catação e as coalizões mais frequentes entre elas do que entre machos (*S. nigritus*: Di Bitetti, 1997; Di Bitetti & Janson, 2001; *S. libidinosus*: Verderane, 2010). Assim, o padrão de dispersão explicaria, pelo menos em parte, a baixa frequência de interações afiliativas entre as fêmeas no PECB (Izar, 2004; Izar et al., 2012).

A partir dessas observações preliminares, o objetivo desta tese foi investigar as hipóteses de que (1) tanto machos quanto fêmeas migram entre grupos na população de macacos-prego no PECB, e (2) a migração de fêmeas conduz a uma diminuição no grau de parentesco entre elas dentro de cada grupo, o que está relacionado à baixa frequência de interações afiliativas entre elas. Os testes dessas hipóteses são apresentados na forma de dois capítulos. O capítulo II desta tese investiga o padrão de dispersão em três grupos sociais de macacos-prego através de análises de genética molecular. No capítulo III, analisaremos a relação entre dispersão, parentesco e relações sociais entre fêmeas adultas, além de estendermos nossas análises e discussões para outras as classes sexo-etárias de indivíduos dos grupos sociais.

Padrões de assimetria sexual na dispersão, ou seja, indivíduos de um sexo que têm a maior tendência para dispersar do seu grupo social, e relações de parentesco são fatores intimamente relacionados e considerados fundamentais para a compreensão da estrutura social nos primatas (ver Di Fiore, Link, Schmitt & Spehar, 2009; Harris et al., 2009). Apesar da relevância desses dois assuntos, pouco se sabe sobre como eles afetam o comportamento individual e a estrutura social nos primatas neotropicais. Além disso, a variação intraespecífica no padrão de dispersão e estrutura social abre caminho para discussões sobre a flexibilidade de

certos componentes do sistema social em contraste com características comportamentais filogeneticamente inertes.

Distinguir traços comportamentais conservativos e flexíveis do sistema social é importante para fazer inferências sobre as pressões seletivas ocorridas no passado que resultaram em diferentes padrões comportamentais (Strier, 2009). Diante disso, o estudo do sistema social de primatas num habitat preservado que não sofre uma alta influência antrópica (por exemplo, caça, culturas agrícolas, extração de madeira) é de extrema importância, pois revela os padrões comportamentais naturais das espécies (Caro & Sherman, 2011; Janson, 2000). Assim, o PECB, que é uma área de floresta contínua e bastante preservada, se qualifica como um lugar adequado para a condução de estudos sobre sistema social.

## **2- ÁREA DE ESTUDO: O PARQUE ESTADUAL CARLOS BOTELHO**

Esta pesquisa foi realizada no Parque Estadual Carlos Botelho/PECB, localizado entre os municípios de São Miguel Arcanjo, Tapiraí, Sete Barras e Capão Bonito, na região sudeste do Estado de São Paulo, entre as coordenadas geográficas 24° 06' 55" e 24° 14' 41" S e 47° 47' 18" e 48° 07' 17" O. O PECB abrange uma área de 37.644 ha, e junto com mais três outros parques, Parque Estadual Turístico do Alto do Ribeira, Parque Estadual Intervales e Estação Ecológica de Xitué, forma uma das últimas áreas remanescentes de Mata Atlântica contínua, com uma área total de 116.836,99 ha (Figura 1.1).

O PECB abrange um gradiente altitudinal que varia de 30 a 1003 m e cobre trechos de relevo montanhoso e escarpado da Serra de Paranapiacaba e os morros do Planalto de Guapiara (Domingues & Silva, 1988). Assim, o PECB é dividido em duas regiões geográficas, o núcleo São Miguel Arcanjo, região da sede, e o núcleo Sete Barras. O núcleo São Miguel Arcanjo está inserido na região do Planalto da Guapiara, na Bacia do Alto Paranapanema, abrangendo os municípios de São Miguel Arcanjo e Capão Bonito. O Núcleo Sete Barras está inserido na região do Vale do Ribeira, na Bacia do Rio Ribeira de Iguape, abrangendo os municípios de Sete Barras e Tapiraí (Figura 1.2). A pesquisa foi conduzida no núcleo São Miguel Arcanjo, considerada a região mais elevada do parque, localizado no Planalto de Guapiara com altitudes de 750 a 940

metros, e relevos do tipo morrotes, morrotes e morros paralelos e morros (Instituto Florestal, 2008). Os morrotes se caracterizam por formas de relevo com amplitudes de 25 a 60 m e encostas com inclinações de 15 a 30 %, os morrotes e morros paralelos apresentam formas de relevo com amplitudes de 40 a 90 m, inclinações de encosta de 12 a 35 %, os morros são terrenos com formas de relevo de amplitudes de 110 a 220 m e inclinação de encostas de 24 a 46 %.

De modo geral, no PECB a pluviosidade média anual varia de 1700 a 2400 mm, sem déficit hídrico significativo ao longo do ano, e a temperatura média anual varia de 17° a 22°C. O clima é subtropical úmido com verão quente (Cfa, segundo a classificação de Köppen), os meses com temperaturas mais baixas são junho, julho e agosto, com médias térmicas em torno de 18°C. Os meses mais quentes são dezembro, janeiro e fevereiro, superando os 25°C de média (Instituto Florestal, 2008). Devido à diversificação do relevo, observa-se uma variação da temperatura ao longo do PECB, assim, na região do núcleo São Miguel Arcanjo a temperatura é mais amena que na parte baixa do parque, núcleo Sete Barras. No núcleo São Miguel Arcanjo, a pluviosidade é menor entre os meses de abril a setembro (estação seca), e maior entre outubro e março (estação chuvosa) (Izar et al., 2012).

A formação vegetal é classificada como Floresta Ombrófila Densa, com predomínio das subformações montana e sub-montana, sendo a maior parte da cobertura vegetal representada por florestas não perturbadas ou com perturbações pouco significativas. No PECB foi listado um total de 1.143 espécies de plantas vasculares pertencentes a 140 famílias e 528 gêneros (Lima et al., 2011; Lima, Souza, Dittrich & Salino, 2012). Segundo Lima et al. (2011, 2012), as 10 famílias mais ricas em número de espécies são: Myrtaceae (85 espécies), Orchidaceae (81), Fabaceae (57), Asteraceae (54), Melastomataceae (54), Lauraceae (53), Rubiaceae (51), Bromeliaceae (43), Piperaceae (30) e Solanaceae (25). Os 10 gêneros mais ricos são (Lima et al., 2012): *Eugenia* (34 espécies), *Ocotea* (26), *Leandra* (18), *Myrcia* (18), *Vriesea* (18), *Piper* (16), *Solanum* (16), *Miconia* (14), *Mollinedia* (13) e *Peperomia* (12). Entre as pteridófitas (123 espécies), as cinco famílias mais ricas são (Lima et al., 2012): *Polypodiaceae* (23), *Dryopteridaceae* (18), *Hymenophyllaceae* (17), *Aspleniaceae* (11) e *Cyatheaceae* (nove), que juntas representam 63% das espécies de pteridófitas.

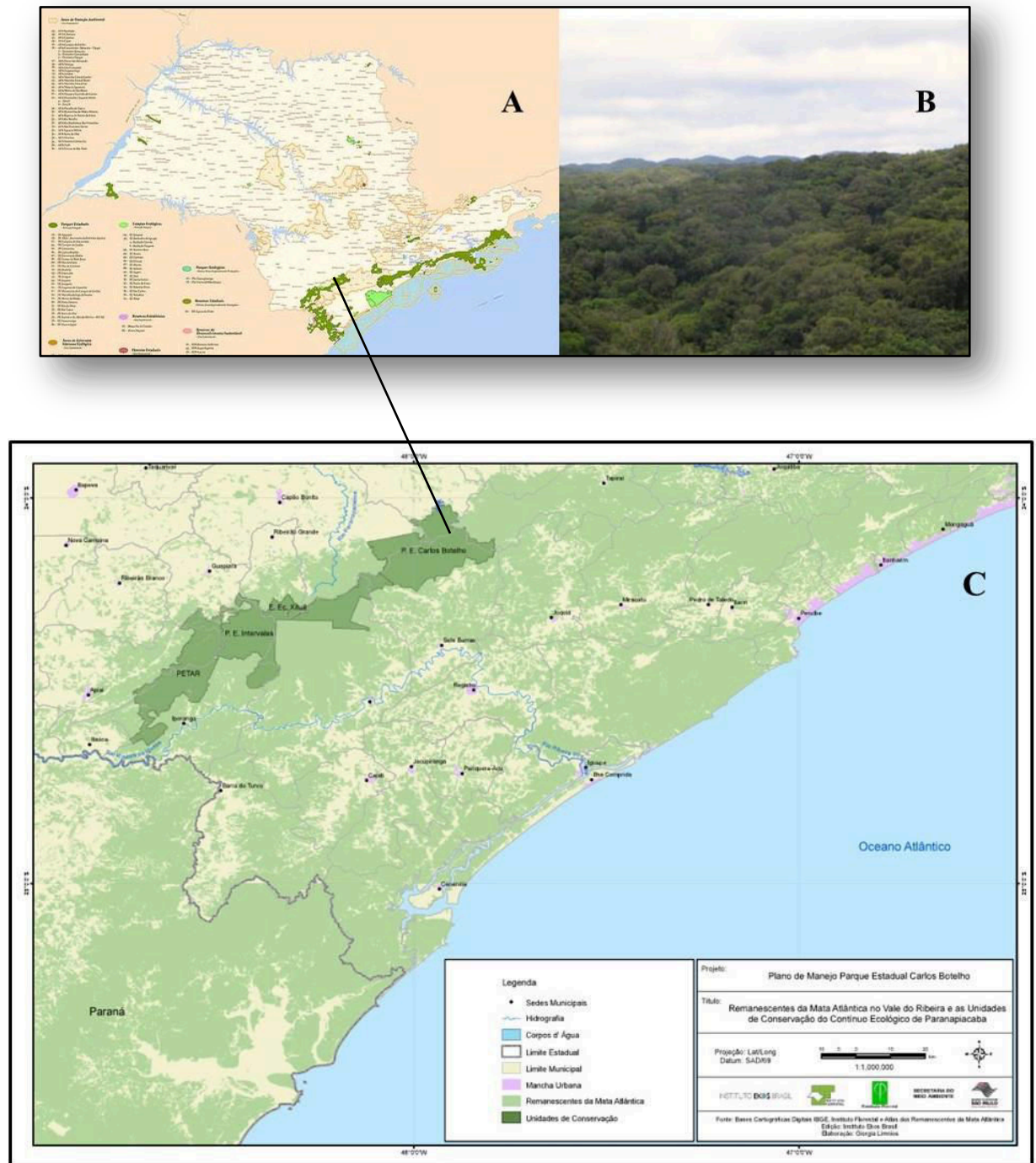


Figura 1.1. (A) Mapa do estado de São Paulo com a localização do Parque Estadual Carlos Botelho (mapa de unidades de conservação do estado de São Paulo produzido pela Fundação Florestal <http://www.fflorestal.sp.gov.br/mapas.php>), (B) Parque Estadual Carlos Botelho (Foto: Lucas Peternelli), (C) unidades de conservação do contínuo ecológico de Paranapiacaba (mapa extraído do plano de manejo do Parque Estadual Carlos Botelho, e produzido pela Fundação Florestal).



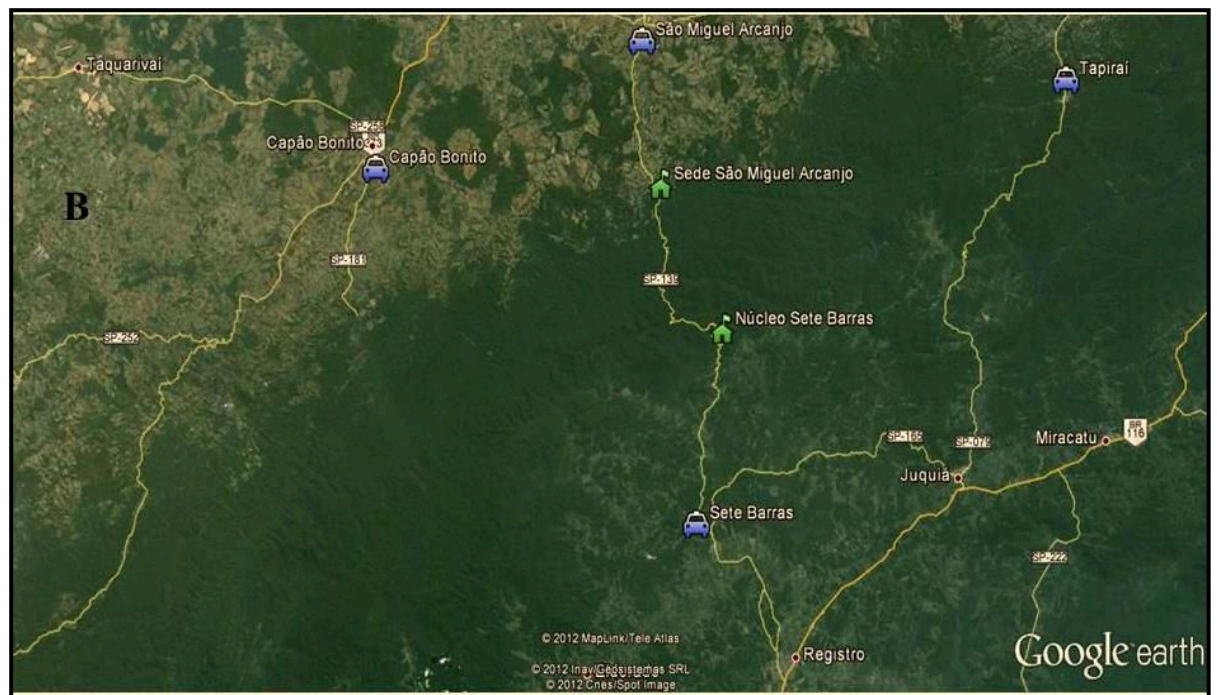
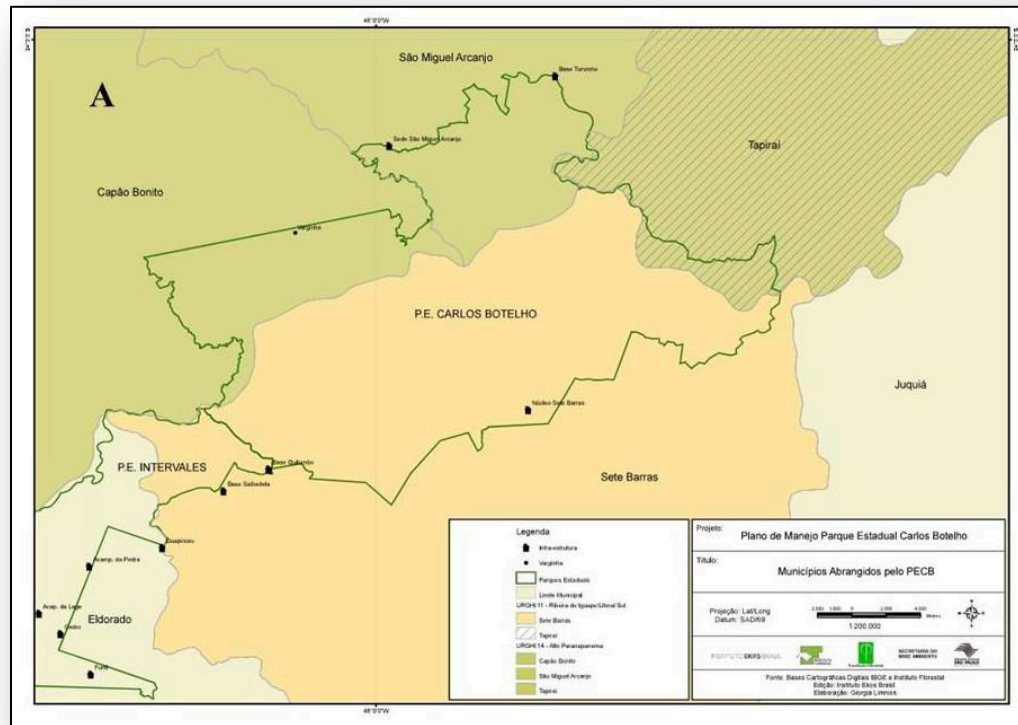


Figura 1.2. (A) Delimitação do PECSB e municípios abrangidos pelo parque (mapa extraído do Plano de manejo do Parque Estadual Carlos Botelho, e produzido pela Fundação Florestal), (B) imagem do contínuo ecológico de Paranapiacaba (fonte: Google earth, 2012).

Embora não haja uma diferença acentuada na produção de frutos entre a estação seca e chuvosa, a produção de frutos tende a acompanhar o padrão de pluviosidade. Assim, na estação chuvosa a disponibilidade de frutos é maior do que na estação seca (Figura 1.3; Izar et al., 2012). Essa diferença na disponibilidade de frutos entre as duas estações se reflete na variação da dieta dos macacos-prego ao longo do ano. Na estação chuvosa, os animais gastam mais tempo forrageando por frutos do que na estação seca (Izar, 2004; Izar et al., 2012; Santos, 2009; Taira, 2007).

O estudo de Izar et al. (2012) indicou que no PECB a disponibilidade de frutos para os macacos-prego possivelmente não é alta. Tal conclusão baseou-se na comparação com uma área de ecótono cerrado/caatinga (Fazenda Boa Vista/FBV), com acentuado déficit hídrico e elevadas temperaturas ao longo do ano, onde a produção de biomassa de frutos foi maior. Além disso, alguns parâmetros reprodutivos e comportamentais dos animais do PECB, quando comparados com macacos-prego (*S. libidinosus*) da FBV, indicam uma menor disponibilidade de alimentos, por exemplo: maior intervalo reprodutivo das fêmeas no PECB do que na FBV e também em outras localidades (Izar, Stone, Carnegie & Nakai, 2009), maior deslocamento diário e área de vida dos grupos no PECB, e alto grau de folivoria no PECB.

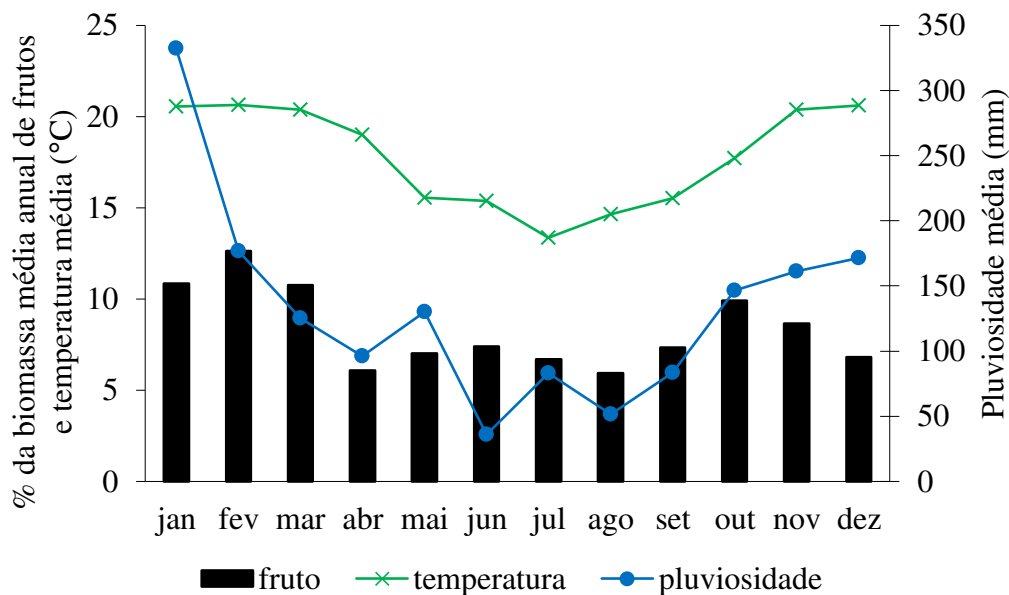


Figura 1.3. Biomassa média anual de frutos, temperatura e pluviosidade média anual no PECB entre os anos de 2004-2008 (figura modificada de Izar et al., 2012).

Outro fator sugestivo da baixa disponibilidade de frutos no PECB é a baixa densidade demográfica de macacos-prego. Izar (2004) a estimou em 2.3 indivíduos/km<sup>2</sup>, um valor considerado baixo quando comparado com outras localidades. Por exemplo, no Parque Nacional do Iguaçu/Argentina, Di Bitetti (2001) estima 16 indivíduos/km<sup>2</sup>. A disponibilidade de alimentos é considerada como o principal fator determinante da densidade populacional de primatas (Marshall & Leighton, 2006; Stevenson, 2001), assim a baixa densidade populacional no PECB possivelmente estaria relacionada com a baixa disponibilidade de frutos.

Em relação à fauna, no PECB foram registradas: 56 espécies de peixes, 70 de anfíbios, 31 de répteis, 342 espécies de aves, 25 espécies de pequenos mamíferos e 35 espécies de médios e grandes mamíferos (Instituto Florestal, 2008). Entre as espécies de primatas estão o macaco-prego (*Sapajus nigritus*), o bugio (*Alouatta clamitans*) e o miquiqui-do-sul (*Brachyteles arachnoides*). Além dos primatas, destaca-se a presença de espécies de mamíferos de médio e grande porte, como: a anta (*Tapirus terrestris*), o cateto (*Pecari tajacu*), o queixada (*Tayassu pecari*), a onça-parda (*Puma concolor*), a onça-pintada (*Panthera onca*), o cachorro-vinagre (*Speothos venaticus*); e também de aves como: a jacutinga (*Aburria jacutinga*), o jacu (*Penelope obscura*), o gavião-pega-macaco (*Spizaetus tyrannus*), o gavião-pato (*Spizaetus melanoleucus*) e o gavião-de-penacho (*Spizaetus ornatus*).

Apesar da presença de animais na área de estudo que podem ser considerados como possíveis predadores de macacos-prego, por exemplo, a onça-parda, a onça-pintada, e o gavião-pega-macaco, além da jaguatirica (*Leopardus pardalis*) e da irara (*Eira barbara*), o risco de predação no local é considerado baixo, uma vez que nenhum evento de predação foi observado desde o início do estudo de longo prazo com macacos-prego. O encontro com predadores é um evento raro, e os macacos-prego emitem vocalizações de alarme com baixa frequência (Izar, 2004; Izar et al., 2012).

### **3- A ESPÉCIE SAPAJUS NIGRITUS**

De acordo com a antiga classificação taxonômica, as espécies de primatas neotropicais popularmente conhecidas como macacos-prego e caiararas compunham um único gênero, *Cebus*.



Atualmente, de acordo com recentes revisões (Lynch Alfaro et al., 2012a; Lynch Alfaro, Silva Jr & Rylands, 2012b; Silva Jr, 2001), as espécies de macacos-prego foram agrupadas em um novo gênero, *Sapajus*, e as espécies de caiararas mantidas no gênero *Cebus*. A presença de tufos e uma anatomia corporal mais robusta são as principais características anatômicas do gênero *Sapajus* que permitem distingui-lo do gênero *Cebus* (Lynch Alfaro et al., 2012b; Silva Jr, 2001). Além das diferenças anatômicas que sugerem a divisão taxonômica de *Cebus* e *Sapajus* em dois grupos distintos, Lynch Alfaro et al. (2012a), com base em dados moleculares, confirmaram a divergência entre os dois gêneros e estimaram a sua ocorrência há cerca de 6,2 milhões de anos.

Os dois gêneros juntos apresentam uma ampla distribuição geográfica, estendendo-se por toda a região Neotropical (Fragaszy et al., 2004). *Cebus* está presente na América Central, norte da América do sul, região amazônica, Equador, Colômbia, Venezuela, Peru e Bolívia. As espécies do gênero *Sapajus* são encontradas praticamente em todo território brasileiro, nos países da região amazônica, Bolívia, sul do Paraguai e noroeste da Argentina. O gênero *Sapajus* é composto por oito espécies (Oliveira & Langguth, 2006; Silva Jr, 2001): *S. apella*, *S. macrocephalus*, *S. libidinosus*, *S. nigritus*, *S. xanthosternus*, *S. robustus*, *S. cay* e *S. flavius*.

*S. nigritus* é a espécie presente na Mata Atlântica do sudeste e do sul do Brasil (estados do Rio de Janeiro, São Paulo, Paraná, Santa Catarina, Rio Grande do Sul) e, também, no nordeste da Argentina, na província de Misiones (Rylands, Kierulff, & Mittermeier, 2005). Sua distribuição geográfica ao norte se restringe ao sul do rio Doce, não vai além da margem direita, e estendendo-se em direção noroeste, ao logo da Mata Atlântica de Minas Gerais. A oeste, sua distribuição é limitada pelo Rio Paraná (Figura 1.4; Silva Jr, 2001; Vilanova, Silva Jr, Grelle, Marroig & Cerqueira, 2005). *S. nigritus* é uma espécie restrita à Mata Atlântica, sendo a vegetação o principal fator limitante de sua distribuição a noroeste e ao sul. A noroeste, sua distribuição é interrompida com o início do Cerrado, na latitude aproximada do rio Grande, ao sul do Triângulo Mineiro, e das cabeceiras do rio São Francisco, e ao sul é interrompida pela Savana Uruguaia (Silva Jr, 2001; Vilanova et al., 2005).

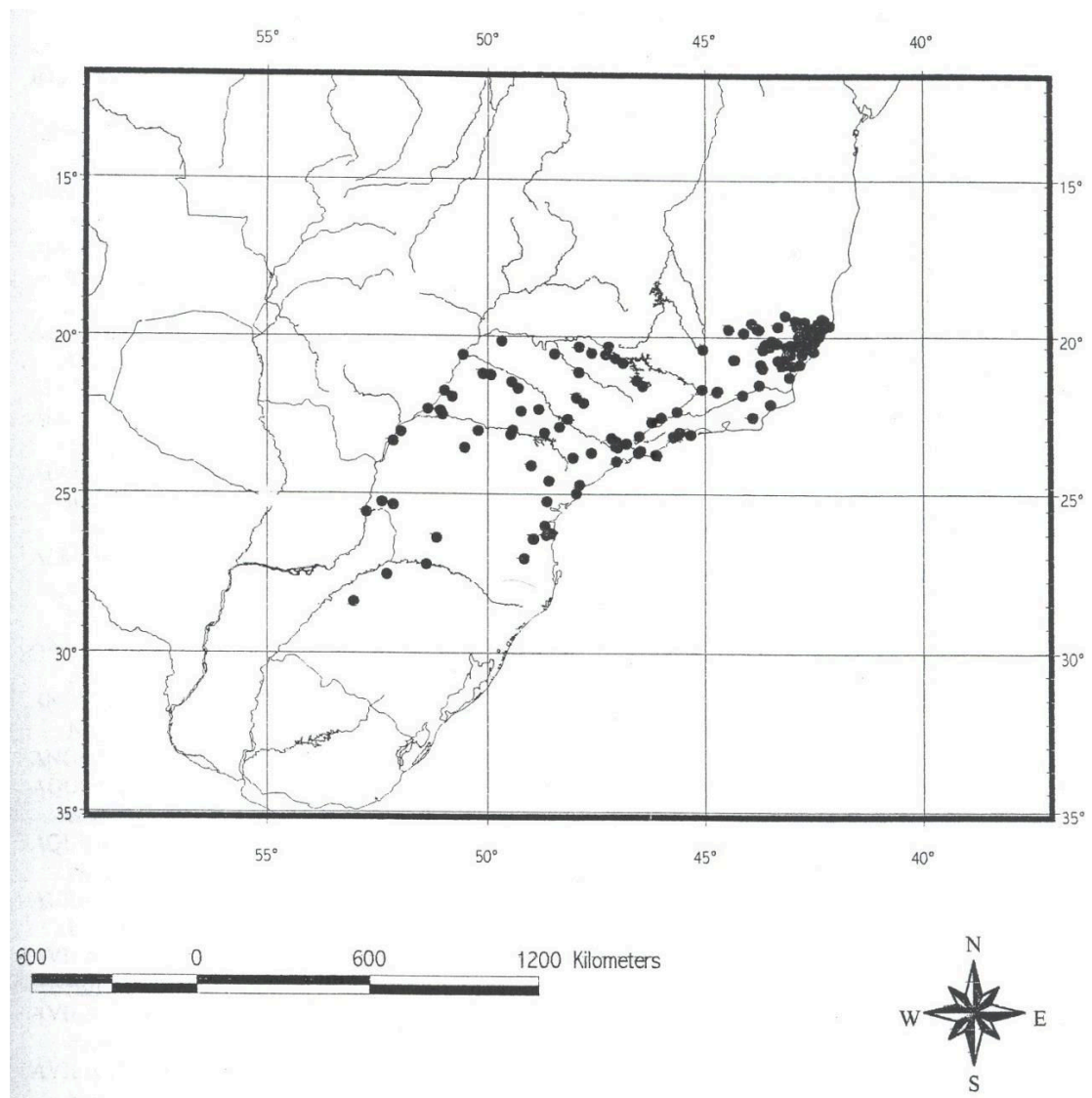


Figura 1.4. Mapa da distribuição geográfica de *S. nigritus* (extraído de Silva Jr, 2001).

Como todas as espécies do gênero *Sapajus*, *S. nigritus* são primatas essencialmente frugívoro-insetívoros, mas podem ser considerados como generalistas, possuindo hábitos alimentares extremamente flexíveis (Fragaszy et al., 2004). Durante períodos de escassez de frutos e artrópodes, sua dieta pode ser complementada com: sementes (Galetti & Pedroni, 1994), folhas, como bromélias (Brown & Zunino, 1990) e pecíolo da folha da palmeira *Euterpe edulis* (Rímoli, Strier & Ferrari, 2008; Taira, 2007), e alimentos provenientes do meio antrópico, como milho, mandioca, batata e cana-de-açúcar (Ludwig, Aguiar & Rocha, 2006; Rímoli et al., 2008). Além disso, devido à sua grande habilidade manipulativa, são capazes de explorar recursos

alimentares que requerem complexas técnicas extrativas, por exemplo, cerne de palmeiras (Fragaszy et al., 2004; Taira, 2007).

Os principais estudos com *S. nigritus* foram realizados na Argentina, no Parque Nacional de Iguazu/PNI, e no Brasil, no Parque Estadual Carlos Botelho/PECB e na Reserva Particular de Patrimônio Natural Feliciano Miguel Abdala/RPPN-FMA. *S. nigritus* apresenta uma organização social do tipo multi-machos, com um sistema de acasalamento que pode ser caracterizado como poligínico, pois o macho dominante monopoliza a maioria das cópulas (Di Bitetti & Janson, 2001; Izar et al., 2009). Durante o período proceptivo, as fêmeas de macacos-prego solicitam e copulam preferencialmente com o macho dominante (Di Bitetti & Janson, 2001; Izar et al., 2009; Izar et al., 2012; Lynch Alfaro, 2005). Este período é caracterizado pela exibição de comportamentos esteriotipados pela fêmea, como a exibição de expressões faciais e posturas corporais, e emissão de vocalizações para o macho, além de constantemente o seguir (Carosi, Linn & Visalberghi, 2005). Essa é uma característica de todas as espécies de *Sapajus*, que também não apresenta variação entre populações, mesmo em face de variações ecológicas (Izar et al., 2012), embora certas circunstâncias demográficas possam levar a uma diminuição na possibilidade de monopolização das fêmeas pelo macho dominante (Izar et al., 2009).

Ao contrário do sistema de acasalamento, que parece ser um elemento conservativo do sistema social no gênero *Sapajus*, a coesão espaço-temporal dos grupos sociais, o padrão de dispersão, e a estrutura social são mais flexíveis; e variações intra e interespecíficas são causadas principalmente por fatores ecológicos (Izar et al., 2012). Os grupos de *S. nigritus* do PECB e da RPPN-FMA têm apresentado uma coesão espaço-temporal mais fluida (Izar, 2004; Lynch Alfaro, 2007; Nakai, 2007) do que os do PNI (Di Bitetti, 2001). Além disso, filopatria de fêmeas e dispersão de machos dos grupos natais é o padrão de dispersão observado na maioria das populações de *Sapajus* e *Cebus* (Di Bitetti, 1997; Fragaszy et al., 2004; Jack & Fedigan, 2004a,b; Robinson, 1988). No entanto, no PECB a migração de fêmeas parece ser um fenômeno comum (Izar, 2004; Izar et al., 2012). Também, o padrão de relações sociais entre fêmeas parece variar entre as populações. Enquanto as fêmeas no PNI se organizam numa hierarquia de dominância linear e formam fortes laços afiliativos (Di Bitetti, 1997), as fêmeas do PECB são caracterizadas pela ausência de uma hierarquia de dominância e por não estabelecerem fortes laços afiliativos (Izar, 2004; Izar et al., 2012).

As particularidades observadas na população de macacos-prego do PECB tornam esta população interessante para estudos socioecológicos e, em conjunto com estudos genéticos, importantes questões que afetam o sistema social dos primatas podem ser estudadas. Assim, como já mencionado anteriormente, nesta tese investigaremos o padrão de dispersão através de análises de genética molecular, e analisaremos a relação entre dispersão, parentesco e relações sociais entre fêmeas adultas, além de estendermos nossas análises e discussões para outras classes sexo-etárias de indivíduos dos grupos sociais.

## **CAPÍTULO II**

### **DISPERSÃO DE MACHOS E DE FÊMEAS DE MACACOS- PREGO (SAPAJUS NIGRITUS) EVIDENCIADA POR ANÁLISES GENÉTICAS**

## 1-INTRODUÇÃO

Dispersão é assunto de extrema importância em diversas áreas da biologia. Na genética de populações, o movimento de indivíduos de uma população, ou deme, para outra é fundamental para a compreensão da estrutura genética das populações. Nos estudos sobre comportamento e ecologia, pesquisadores estão interessados em saber quais, e como, fatores ecológicos e sociais afetam a decisão de indivíduos por ficar ou dispersar de sua área de vida ou grupo social. Além disso, a dispersão é um processo demográfico que exerce uma forte influência sobre a composição de grupos sociais e também sobre a estrutura de parentesco dentro de grupos (Sugg, Chesser, Dobson & Hoogland, 1996), o que torna seu estudo importante para a compreensão de sistemas sociais. Na biologia da conservação, informações sobre dispersão podem ser aplicadas em programas de conservação. Para tomadas de decisão de manejo, é fundamental saber qual sexo dispersa, em que período da vida os indivíduos dispersam e como eles dispersam.

Apesar da importância do tema, as informações disponíveis para muitas espécies ainda são escassas, especialmente para aquelas que possuem um período de vida longo e que demoram para atingir a maturidade sexual, assim como aquelas que possuem comportamentos crípticos e de difícil observação na natureza. Nessas espécies, estudar e registrar eventos de dispersão é uma tarefa extremamente difícil, pois muitos indivíduos dispersam somente uma vez durante toda sua vida, e a duração dos estudos de campo normalmente não possibilita o registro de uma quantidade suficiente de eventos, o que torna essas informações anedóticas e de difícil publicação (Jack & Isbell, 2009). Como dispersão é um evento raro e de difícil documentação através de observação direta, estudos moleculares tornaram-se uma importante ferramenta para a inferência de padrões de dispersão (Lawson Handley & Perrin, 2007).

A inclusão de dados genéticos aos estudos de dispersão possibilitou a caracterização do padrão de dispersão em muitos grupos de espécies animais, por exemplo, em mamíferos (golfinho-nariz-de-garrafa-do-índico, *Tursiops aduncus*: Möller & Beheregaray, 2004; queixadas, *Tayassu pecari*: Biondo, Keuroghlian, Gongora & Miyaki, 2011; micos-de-cheiro, *Saimiri oerstedii citrinellus*: Blair & Melnick, 2012), répteis (lagarto, *Oligosoma grande*: Berry, Tocher & Sarre, 2004), anfíbios (salamandra, *Plethodon cinereus*: Liebgold, Brodie & Cabe, 2010) e aves (*Ramphocinclus brachyurus*: Temple, Hoffman, & Amos, 2006; gaio marrom, *Cyanocorax*

morio: Williams & Rabenold, 2005). Como uma ferramenta complementar aos dados observacionais, técnicas genéticas são extremamente úteis já que podem identificar não apenas qual sexo dispersa, mas também a frequência (Costello, Creel, Kalinowski, Vu & Quigley, 2008; Seielstad, Minch & Cavalli-Sforza, 1998) e a escala espacial (Fontanillas, Petit & Perrin, 2004; Proctor, McLellan, Strobeck & Barclay, 2004) da ocorrência da dispersão. Além disso, a combinação de dados obtidos por observações diretas de campo e técnicas genéticas pode evidenciar uma maior diversidade e flexibilidade no padrão de dispersão. Por exemplo, no estudo de Harris et al. (2009) com macacos colobus (*Colobus guereza*), os dados de observações diretas indicaram que fêmeas eram filopátricas e machos migravam entre grupos sociais. No entanto, ao utilizar dados genéticos, os autores descobriram que as fêmeas também dispersavam, mas numa frequência menor do que os machos. Assim, a combinação desses dois tipos de dados permitiu aos autores uma caracterização apurada do padrão de dispersão, algo impossível caso utilizassem somente os dados observacionais.

Os conceitos de dispersão e filopatria podem variar de um estudo para outro, dependendo da espécie estudada e da disciplina da qual o estudo faz parte. Por exemplo, em muitos estudos o termo dispersão geralmente é empregado quando um determinado indivíduo deixa sua área natal para viver em outro local (Clutton-Brock, 1989; Waser & Jones, 1983). Já outros estudos determinam se machos ou fêmeas dispersam ou são filopátricos com base na distância percorrida por eles além da sua área de vida natal (Clarke, Saether & Roskaft, 1997; Miller, Shaw, Inouye & Neubert, 2011). Assim, apesar de indivíduos de ambos os sexos deixarem sua área de vida natal, machos ou fêmeas são classificados como filopátricos se dispersarem a uma distância menor do que os indivíduos do outro sexo. Em ambos os casos, simplesmente deixar a área de vida natal ou dispersar a curta ou longa distância da área de vida natal, os conceitos de dispersão e filopatria estão intimamente relacionadas à localidade e não a coespecíficos.

Em estudos com espécies sociais, dispersão normalmente se refere à saída de indivíduos do seu grupo social, e filopatria à permanência de indivíduos no seu grupo natal. No entanto, o processo de dispersão pode envolver não somente a saída de indivíduos de seu grupo social, mas também a saída de indivíduos de sua área de vida familiar. Isbell e Van Vuren (1996) enfatizam a importância de se identificar esses dois tipos de dispersão, e os classificam como: dispersão social e dispersão local. Dispersão social e local são coincidentes em espécies territoriais, mas em

espécies cujos grupos sociais possuem uma alta sobreposição da área de vida, os indivíduos podem transferir-se de um grupo social para outro sem deixar sua área de vida familiar.

O processo de dispersão, seja ele local ou social, implica nas seguintes fases (Pusey & Packer, 1987): 1) emigração, ou seja, a saída do indivíduo de seu grupo social e/ou área de vida familiar, 2) solitária, caso o indivíduo não se transfira diretamente para um grupo social após a emigração, e 3) imigração, a entrada de um indivíduo num grupo social. Um indivíduo pode dispersar do seu grupo ou área de vida apenas uma vez durante toda sua vida, ou mais de uma vez. A primeira dispersão que um indivíduo realiza denomina-se dispersão primária, pois se refere exclusivamente à sua saída do grupo ou área de vida em que nasceu, o que geralmente acontece antes destes indivíduos atingirem a maturidade sexual. Qualquer dispersão subsequente à dispersão primária é nomeada dispersão secundária (Greenwood, 1980).

Um dos custos da dispersão é a perda de aliados, para evitar isso indivíduos podem realizar dispersão paralela, ou seja, emigrar acompanhado de outro membro do grupo ou imigrar para grupos onde indivíduos familiares residem (Cheney, 1983; van Hooff, 2000).

### **1.1- Custos e benefícios da dispersão**

Tanto a dispersão social quanto a dispersão local são atividades que podem implicar em altos custos para os indivíduos dispersores (Isbell & Van Vuren, 1996; Isbell, 2004; Lawson Handley & Perrin, 2007; Clutton-Brock & Lukas, 2012), acarretando uma redução na sobrevivência e no potencial reprodutivo (Ronce, 2007). Na dispersão social, os principais custos podem ser sofrer agressões de coespecíficos desconhecidos ao se transferir para um ambiente social não familiar (Armitage & Johns, 1982; Payne, Lawes & Henzi, 2003), e perder aliados sociais (Gouzoules & Gouzoules, 1987; Sterck, Watts & van Schaik, 1997). Em relação à dispersão local, os indivíduos podem ficar expostos a um maior risco de predação (Isbell, 1990) e também sofrer uma diminuição na eficiência de forrageamento, devido à falta de familiaridade com o novo ambiente (Isbell, 2004).

No entanto, dispersar não implica somente em custos, pois pode acarretar em benefícios para os indivíduos (Clutton-Brock & Lukas, 2012; Isbell, 2004). As três principais hipóteses a



respeito dos benefícios envolvidos na dispersão são: 1) indivíduos podem dispersar para aumentar suas chances reprodutivas (competição intrasexual por parceiros: Dobson, 1982; Greenwood, 1980; Moore & Alie, 1984; Jack & Fedigan, 2004b), 2) diminuir a competição alimentar (competição por recursos alimentares: Dobson, 1982), e 3) evitar endocruzamentos (Clutton-Brock & Lukas, 2012; Greenwood, 1980; Pusey & Packer, 1987). Essas três hipóteses não são necessariamente mutuamente excludentes, visto que múltiplos fatores podem atuar sobre o processo de dispersão (Dobson & Jones, 1985).

Em termos de causas próximas, foram observados diversos fatores que podem influenciar na dispersão (Lawson Handley & Perrin, 2007; Pusey & Packer, 1987): 1) agressão: indivíduos são forçados a deixar seu grupo social, em consequência das frequentes agressões recebidas (Kappeler & Fichtel, 2012); 2) atração sexual por membros de outros grupos: em muitas espécies, a dispersão de machos coincide com o período em que as fêmeas estão receptivas (Cheney & Seyfarth, 1983; Olupot & Waser, 2001); 3) escassez de alimento: dispersão é observada principalmente nos períodos de baixa oferta de recursos alimentares (Boutin, Gilbert, Krebs, Sinclair & Smith, 1985); e 4) fraco vínculo social com os membros do grupo: (Bekoff, 1977; Colvin, 1983).

## **1.2- Assimetria sexual na dispersão**

Um dos primeiros trabalhos a fazer uma extensa revisão do padrão de dispersão em diversas espécies de aves e mamíferos foi o de Greenwood (1980). Segundo o autor, nas aves e mamíferos, geralmente a dispersão é mais frequente em indivíduos de um dos sexos. Nas aves, as fêmeas dispersam e os machos são filopátricos, já nos mamíferos ocorre o inverso, as fêmeas são filopátricas e os machos dispersam. Numa tentativa de explicar esse padrão de dispersão, Greenwood observou que a assimetria sexual na dispersão está intimamente relacionada com o tipo de sistema de acasalamento e competição entre machos.

O balanço entre os custos e os benefícios da dispersão e da filopatria irá determinar se indivíduos irão dispersar ou não. A assimetria sexual na dispersão é o resultado desse balanço entre os custos e os benefícios atuando sobre cada um dos sexos. Essa assimetria sexual é

explicada em termos dos fatores limitantes que afetam o sucesso reprodutivo dos machos e das fêmeas, e também na assimetria entre os sexos no investimento parental. Uma vez que nas aves o monopólio de recursos é de vital importância para o sucesso reprodutivo dos machos, filopatria pode ser a estratégia mais vantajosa para eles, pois a familiaridade com sua área de vida natal facilita o estabelecimento de territórios (Greenwood, 1980). Diante dessa situação, a dispersão de fêmeas permite evitar endocruzamentos, ao mesmo tempo em que possibilita a escolha dos “melhores” machos. Assim, nas aves, o sistema de acasalamento monogâmico, aliado ao fato da competição entre machos por fêmeas ser mediada pela monopolização de recursos, acarreta o desenvolvimento de padrão de dispersão enviesado para fêmeas e filopatria de machos.

Já nos mamíferos, o predomínio de um sistema de acasalamento poligínico e poligâmico, com base na defesa de grupos de fêmeas pelos machos, ocasiona o padrão de dispersão enviesado para machos e filopatria de fêmeas. As diferenças sexuais no potencial reprodutivo que resulta em assimetria sexual no investimento parental, explica o predomínio de um sistema de acasalamento poligínico e poligâmico nos mamíferos (Trivers, 1972). Segundo Trivers (1972) como as fêmeas produzem gametas maiores do que os machos, seu investimento parental (qualquer investimento feito pelos pais direcionado à prole, aumentando sua chance de sobrevivência, que irá reduzir as chances dos pais de ter em proles no futuro) é maior mesmo na ausência de cuidado parental. Nos mamíferos, esse investimento parental é ainda maior para as fêmeas, pois além do custo energético da produção de gametas, também tem o alto custo energético da gestação e lactação. Devido ao alto custo energético que a reprodução impõe às fêmeas, recursos alimentares são considerados o fator primordial que limita o seu sucesso reprodutivo. Diante disso, a filopatria pode ser a estratégia mais vantajosa para as fêmeas, pois a familiaridade com sua área de vida promove o aumento do sucesso no forrageamento (Greenwood, 1980; Pusey & Packer, 1987; Wrangham, 1980).

Já o sucesso reprodutivo dos machos é limitado pela monopolização de fêmeas, ou seja, machos competem entre si pelo controle ao acesso às fêmeas, e não aos recursos como nas aves. Além disso, machos de mamíferos investem pouco no cuidado com a prole. Consequentemente, nos mamíferos, dispersar muitas vezes é a opção mais vantajosa para os machos (Pusey & Packer, 1987), pois podem deixar uma condição menos favorável, de intensa competição intragrupal por parceiras, e encontrar áreas ou grupos sociais com um maior número de fêmeas disponíveis (Moore & Alie, 1984). Assim, com base principalmente no trabalho de Greenwood

(1980), e em outros realizados na década de oitenta (Dobson, 1982; Pusey & Packer, 1987), passou-se a considerar que o padrão típico dos mamíferos é de machos dispersores e fêmeas filopátricas.

### **1.3- Filopatria e dispersão nos primatas**

Os primeiros estudos com primatas na natureza tiveram como objeto de estudo espécies do gênero *Papio* e outros primatas cercopitecóides. Esse viés nos estudos focando os cercopitecóides se deve à similaridade ecológica que eles possuem com os homínídeos, pois esses primeiros estudos tinham como principal interesse a construção de modelos evolutivos do comportamento humano (Strier, 1994; 2003). O fato dos cercopitecóides serem os mais bem estudados, aliado ao pouco conhecimento na época sobre as espécies neotropicais, contribuiu para a disseminação da ideia de que o padrão de dispersão observado nos cercopitecóides pudesse ser generalizado para outros grupos taxonômicos (Strier, 1994; 2003). O padrão registrado nos cercopitecóides, com raras exceções (dispersão prioritária de fêmeas em *Papio hamadryas* apontada por Hammond, Lawson Handley, Winney, Bruford & Perrin, 2006), é o típico dos mamíferos: dispersão de machos e filopatria de fêmeas (Di Fiore & Rendall, 1994; Pusey & Packer, 1987).

A ampliação dos estudos de campo, abrangendo um maior número de espécies, demonstrou que há uma grande diversidade no padrão de dispersão entre os primatas. Além de dispersão de machos e filopatria de fêmeas, muitas espécies apresentam dispersão de ambos os sexos (por exemplo, bugio, *Alouatta seniculus*: Crockett & Pope, 1993; macaco-narigudo, *Nasalis larvatus*: Murai et al., 2007; macaco colobus, *Colobus vellerosus*: Teichroeb, Wikberg & Sicotte, 2009), e filopatria de machos e dispersão de fêmeas (por exemplo, chimpanzés, *Pan troglodytes*: Goodall, 1986; bonobos, *Pan paniscus*: Eriksson et al., 2006; muriqui-do-norte, *Brachyteles hypoxanthus*: Strier, 1994). Assim, o padrão de dispersão de machos e filopatria de fêmeas não é tão comum quanto inicialmente se acreditava (Moore, 1984; Strier, 1994, 1999).

#### 1.4- Dispersão nos gêneros *Sapajus* e *Cebus*

O padrão de dispersão em *Cebus* e *Sapajus* é tradicionalmente descrito pela filopatria de fêmeas e dispersão de machos de seus grupos natais, sendo que ocasionalmente fêmeas podem dispersar (Fragaszy et al., 2004). Os principais estudos que fornecem informações detalhadas sobre dispersão (por exemplo, qual sexo dispersa, idade dos indivíduos dispersores, quais são os fatores que influenciam na dispersão, etc) são provenientes de estudos de longo prazo, com mais de 20 anos de duração, realizados em duas populações de *C. capucinus*, ambas localizadas na Costa Rica, Estação Biológica de Lomas Barbudal (Perry, Godoy & Lammers, 2012) e Parque Nacional Santa Rosa (Fedigan & Jack, 2012; Jack & Fedigan, 2004ab, 2009); e na população de *S. nigritus* do Parque Nacional de Iguazu (Di Bitetti, 1997; Janson, Baldovino & Di Bitetti, 2012).

Nas duas populações de *C. capucinus*, a dispersão paralela é comum entre os machos. Em Lomas Barbudal ela ocorre numa maior frequência e machos passam mais tempo nos seus grupos natais do que em Santa Rosa. A idade média dos machos ao realizar a dispersão de seus grupos natais é de 7,6 anos em Lomas Barbudal, e 4,17 anos em Santa Rosa (Jack & Fedigan, 2004ab; Fedigan & Jack, 2012; Perry et al., 2012). Em relação às fêmeas, filopatria é a regra para as duas populações, em Lomas Barbudal fêmeas nunca foram observadas dispersar de seus grupos natais (Perry et al., 2012), já em Santa Rosa elas ocasionalmente dispersam (Fedigan & Jack, 2012; Jack & Fedigan, 2009). Para *S. nigritus* do Parque Nacional de Iguazu, registrou-se que machos dispersam de seus grupos natais entre 5 e 7 anos de idade, média de 5,7 anos, e normalmente emigram sozinhos. As fêmeas são filopátricas (Di Bitetti, 1997), mas podem dispersar, principalmente, em decorrência da fissão permanente de grupos (Janson et al., 2012).

Em populações estudadas num período de tempo menor que as citadas anteriormente existem evidências de filopatria de fêmeas e dispersão de machos: 1) na população de *S. libidinosus* da Fazenda Boa Vista/Brasil (Izar et al., 2012; Verderane, 2010), uma área de ecótono cerrado/caatinga; e 2) *C. olivaceus* em Hato Masaguaral/Venezuela (Robinson, 1988). Embora a maioria dos estudos com *Sapajus* e *Cebus* indique que filopatria de fêmeas seja uma característica comum a muitas populações, a dispersão de fêmeas já foi observada em outras populações, além de *S. nigritus* do Parque Nacional de Iguazu e *C. capucinus* do Parque Nacional

Santa Rosa, por exemplo, *S. nigritus* no Parque Estadual Carlos Botelho/Brasil (Izar, 2004; Izar et al., 2012) e RPPN-Feliciano Miguel Abdala/Brazil (Lynch & Rímoli, 2000), *S. macrocephalus* em La Macarena (Izawa, 1994), e *C. olivaceus* em Hato Masaguaral/Venezuela (Robinson, Valderrama & Melnick, 2000).

## 2- OBJETIVO E HIPÓTESES

A dispersão é um dos principais temas para o estudo dos sistemas sociais dos primatas, dada a sua relevância para a compreensão da evolução da vida em grupo (ver Isbell & Van Vuren, 1996). No entanto, detectar padrões de dispersão através de observações diretas de campo é um processo demorado e que requer um alto investimento de campo. Além das dificuldades mencionadas anteriormente, para maioria das espécies de primatas adiciona-se o fato de serem animais de difícil captura para marcação, e especialmente para as espécies arborícolas que vivem em grupos grandes e fluidos, o reconhecimento individual é muito difícil.

O objetivo deste trabalho foi determinar o padrão de dispersão de *S. nigritus* no PECB através de dados genéticos, e desta maneira complementar as informações obtidas através de observações diretas de campo. Para isso a seguinte hipótese foi testada:

Hipótese 1: machos e fêmeas de *S. nigritus* dispersam de seus grupos natais no PECB.

Previsão 1: o grau de parentesco intragupo entre machos não diferirá do parentesco entre fêmeas, pois como não haverá filopatria de machos e de fêmeas os grupos sociais serão compostos na sua maior parte por indivíduos não aparentados.

Previsão 2: não haverá diferenciação genética ao analisar a distribuição das frequências aleléticas de machos e de fêmeas.

Previsão 3: não haverá diferença entre machos e fêmeas quanto à probabilidade de terem nascido dentro dos grupos sociais nos quais foram amostrados.

### **3- MATERIAS E MÉTODOS**

#### **3.1- Área de estudo**

Este estudo foi realizado no núcleo São Miguel Arcanjo do Parque Estadual Carlos Botelho, cuja descrição encontra-se no Capítulo I (página 17).

#### **3.2- Grupos de estudo**

A coleta de fezes para extração de DNA foi realizada em três grupos selvagens de *S. nigritus* (Pimenta, Testa e Pitoco). Os indivíduos adultos e subadultos que compõem esses grupos eram identificados através de suas marcas corporais (por exemplo, cicatrizes), tamanho do corpo, coloração da pelagem e forma do topete (Figura 2.1, Tabela 2.1). A maioria dos infantes e juvenis não era identificada individualmente, sendo os indivíduos tratados como classe sexo-etária. Infantes e juvenis, por supostamente estarem na fase pré-dispersiva, não foram incluídos na determinação do padrão de dispersão.

Os três grupos sociais possuem uma alta sobreposição das suas áreas de vida (Figura 2.2). Dos 312 ha estimados para área de vida do grupo Pimenta, 52% se sobrepõe com a área de vida do grupo Testa. Já para o grupo Testa, a área de vida foi estimada em 422 ha, sendo que 39% se sobrepõe com a área do grupo Pimenta. Apesar do grupo Pitoco ter sido acompanhado durante poucos dias, o que contribuiu para subestimar o tamanho de sua área de vida em 94 ha, houve uma alta sobreposição com o grupo Pimenta (98%) e grupo Testa (57%).

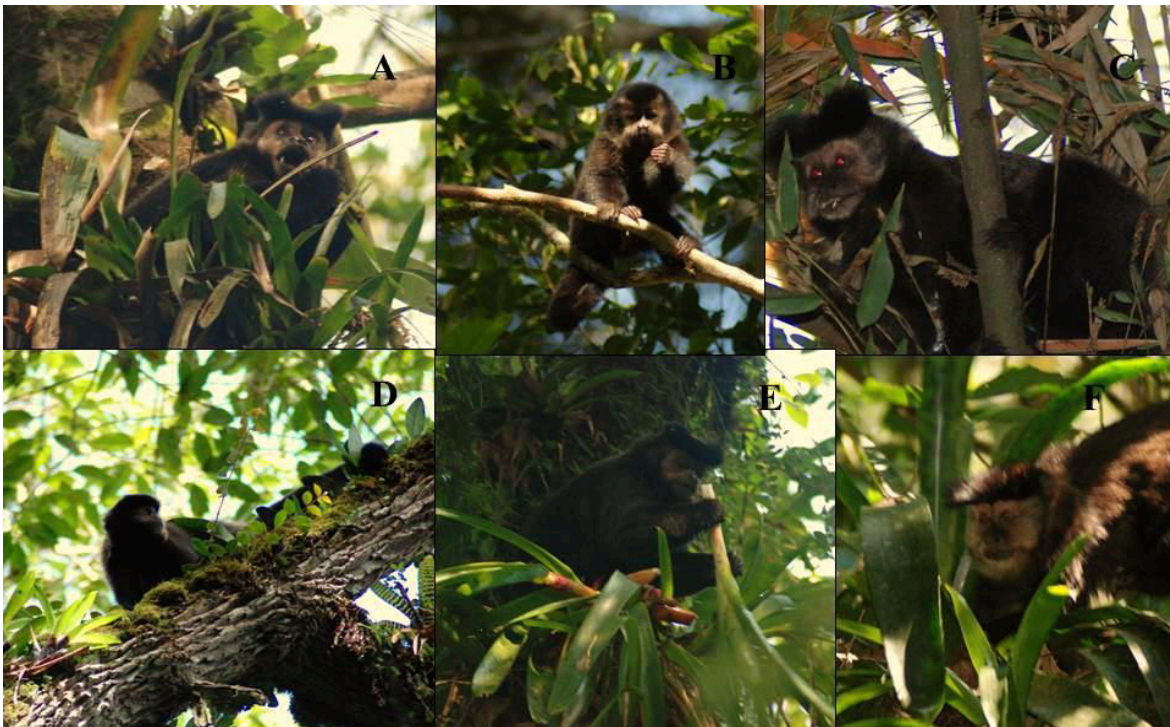


Figura 2.1. Grupo Testa: (A) macho adulto (Rambo), (B) infante, (C) fêmea adulta (Ruth). Grupo Pimenta: (D) fêmea adulta (Elis), (E) macho adulto (Benjamim), (F) fêmea adulta (Ruiva, fotos: Marcos Tokuda).

### 3.3- Coleta de fezes

Entre o período de janeiro de 2009 a agosto de 2010 foram coletadas 159 amostras de fezes. Todos os indivíduos adultos pertencentes aos grupos Pimenta e Testa tiveram suas fezes coletadas. No grupo Pitoco, somente uma fêmea adulta (MO) não teve nenhuma amostra fecal coletada. Entre os subadultos, amostras foram coletadas somente para: FL, JA e MA.

As fezes foram coletadas imediatamente após os animais defecarem, e para cada amostra fecal foram registrados: a data da coleta, a identidade ou a classe sexo-etária do indivíduo, e o nome do grupo social ao qual pertencia.



Tabela 2.1. Identificação dos indivíduos adultos e subadultos dos grupos de macacos-prego estudados no PECB: Pimenta, Testa e Pitoco.

<b>grupos</b>	<b>sujeito</b>	<b>sigla</b>	<b>sexo</b>	<b>idade</b>	<b>comentários</b>	
Pimenta	Benjamin	BN	macho	adulto	alfa	
	Ceni	CE	macho	adulto		
	Ruiva	RU	fêmea	adulta		
	Olívia	OL	fêmea	adulta		
	Elis	EL	fêmea	adulta		
	Preta	PRA	fêmea	adulta		
	Flor	FL	fêmea	subadulta		
Juvenis	JUV			6 indivíduos		
Infantes	INF			1-2 indivíduos		
Testa	Testa	TE	macho	adulto	alfa	
	Rambo	RO	macho	adulto		
	Senna	SN	macho	adulto		
	Júnior	JR	macho	adulto		
	Jackson	JA	macho	subadulto		
	Ana	AN	fêmea	adulta		
	Ruth	RT	fêmea	adulta		
	Raquel	RQ	fêmea	adulta		
	Boehmia	BH	fêmea	adulta		
	Bege	BG	fêmea	adulta		
	Kaiser	K	fêmea	adulta		
	Kely	KL	fêmea	subadulta		
	Fs	FS	fêmea	subadulta		
	Juvenis	JUV				6 indivíduos
Infantes	INF			2 indivíduos		
Pitoco	Hulk	HU	macho	adulto	alfa	
	Tyson	TY	macho	adulto		
	Sergio	SR	macho	adulto		
	Maguila	MA	macho	subadulto		
	Morena	MO	fêmea	adulta		
	Norma	NO	fêmea	adulta		
	Xuxa	XU	fêmea	adulta		
	Xaxa	XA	fêmea	adulta		
	Chita	CH	fêmea	subadulta		
	Juvenis	JUV				5 indivíduos
	Infantes	INF				2 indivíduos

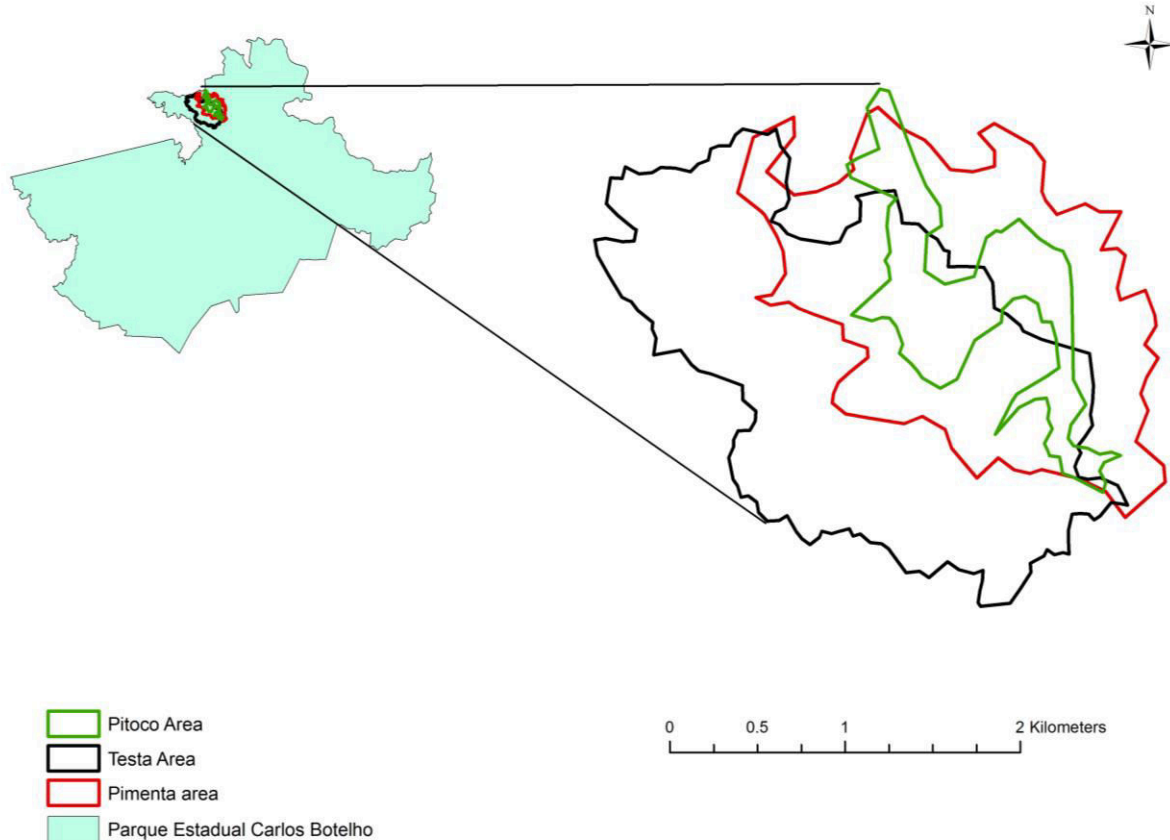


Figura 2.2. Área de vida<sup>1</sup> dos três grupos de macacos-prego estudados no PECB.

As amostras foram armazenadas em tubos de polipropileno (tipo falcon), e mantidas à temperatura ambiente até o término do período diário de coleta de dados. Ao retornar para o alojamento, três procedimentos foram utilizados para o armazenamento das amostras fecais:

- 1) Para as amostras coletadas de janeiro a maio de 2009 (N = 47) foi adicionada sílica nos tubos contendo as amostras fecais, e mantidas inicialmente na geladeira a temperatura de 4°C.
- 2) Para as amostras coletadas de junho de 2009 a janeiro de 2010 (N = 53) foi adicionado álcool nos tubos contendo as amostras fecais, e mantidas inicialmente à temperatura ambiente.

<sup>1</sup> Dados de coordenadas geográficas foram coletados a cada cinco minutos ou quando os animais se deslocavam a uma distância superior a 30 metros, e analisados no programa ArcView v9.2.

A partir de janeiro de 2010 todas as amostras que eram mantidas na geladeira e à temperatura ambiente foram armazenadas no freezer a temperatura de  $-20^{\circ}\text{C}$ .

- 3) As amostras coletadas de fevereiro a agosto de 2010 (N = 59) foram mantidas no freezer a temperatura de  $-20^{\circ}\text{C}$ .

### **3.4.- Extração de DNA**

Para a extração de DNA das amostras de fezes utilizamos um kit comercial (Qiagen-QIAamp DNA Stool Mini Kit). Algumas modificações foram introduzidas no protocolo de extração recomendado pelo manual, como sugeridas por Morin, Chambers, Boesch e Vigilant (2001) e Di Fiore et al. (2009): 1) o DNA foi extraído de aproximadamente 100 mg de fezes, 2) as amostras fecais foram incubadas à temperatura ambiente em buffer ASL por 30 a 60 minutos, ao invés de 10 minutos, 3) incubamos as amostras com proteinase K a  $70^{\circ}\text{C}$  por 30 minutos, ao invés de 10 minutos, 4) acrescentamos 100  $\mu\text{L}$  de buffer AE e incubamos à temperatura ambiente por 20 a 30 minutos, ao invés de 200  $\mu\text{L}$  e 1 minuto de incubação.

Embora a quantificação do DNA resultante do processo de extração não indique unicamente a quantidade de DNA de *S. nigritus*, pois nas fezes há DNA de animais e plantas consumidas pelo animal, optamos pela quantificação de algumas amostras em biofotômetro (Eppendorf). Este procedimento foi realizado para verificar se nós estávamos obtendo sucesso na extração de DNA. Para sete amostras quantificadas, obtive as seguintes concentrações (em nanogramas/microlitro): 145, 146, 149, 153, 167, 207 e 212 ng.

### **3.5- Reação em cadeia da polimerase (PCR) e genotipagem**

Após a extração do DNA, parte dele foi amplificado através da técnica da reação em cadeia da polimerase “*PCR-Polymerase Chain Reaction*” (Mullis & Faloona, 1987). Essa técnica permite a amplificação de regiões específicas do DNA.

Para a amplificação do DNA alvo é necessário que oligonucleotídeos sintéticos (primers), um dos tipos de marcadores moleculares, se liguem às regiões específicas. Os primers são sequências de 15 a 30 nucleotídeos que são usadas para flanquear as extremidades da região a ser amplificada, sendo desenhados e sintetizados de modo a se ligar às extremidades opostas de cada uma das cadeias de DNA. Além dos primers, numa reação de PCR são necessários: trifosfatos de desoxirribonucleotídeos (dNTPs), Taq polimerase (enzima indutora da reação de amplificação), solução tampão e magnésio.

Frascos com os volumes das reações são inseridos num termociclador, um equipamento que submete o conteúdo a ciclos de variação na temperatura durante determinados períodos de tempo. Cada ciclo de amplificação consiste de três fases: 1) desnaturação da fita dupla do DNA alvo a uma temperatura elevada ( $> 90^{\circ}\text{C}$ ), 2) hibridação dos primers ao DNA alvo por complementariedade de bases, que ocorre a temperaturas que variam entre  $40^{\circ}\text{C}$  e  $65^{\circ}\text{C}$ , dependendo do comprimento dos primers, e 3) extensão dos primers, a  $72^{\circ}\text{C}$ . A amplificação inicia-se sempre no extremo 3' do primer, criando uma cadeia dupla a partir de cada uma das cadeias simples. A Taq polimerase atua exclusivamente na direção 5' para 3', incorporando os nucleotídeos complementares à sequência alvo e utilizando os dNTPs da solução de PCR.

Utilizei marcadores moleculares do tipo microssatélites, ou seja, sequências de DNA repetitivo em tandem, com unidades de repetição muito curtas, de 2 a 6 nucleotídeos. Ao realizar a síntese dos primers, foi incorporada uma cauda universal M13 de 18 pares bases na sequência forward de cada primer na posição 5'-3'. Este procedimento foi proposto por Schuelke (2000) como uma forma mais econômica para marcação de primers com fluorescência para a posterior análise dos fragmentos em sequenciador automático.

Foram testados 17 locos de microssatélites (Tabela 2.2): quatro locos específicos (Escobar-Páramo, 2000), um loco desenvolvido para *Lagothrix lagotricha* (Escobar-Páramo, 2000), oito locos desenvolvidos para *C. capucinus* (Muniz & Vigilant, 2008), um loco desenvolvido para *Leontopithecus rosalia* (Grativol, Ballou & Fleischer, 2001), dois locos desenvolvidos para *Leontopithecus chrysopygus* (Perez-Sweeney et al. 2005), e um loco desenvolvido para *Leontopithecus chrysomelas* (Galbusera & Gillemot, 2008).

Tabela 2.2. Locos de microssatélites e sequência dos primers testados.

Locos	Sequências dos primers (5'-3')	Repetições
PEPC3 <sup>a</sup>	F: CATGGACTGCAATTCAAGCC R: ACTTCCAGCCTCCAAAACATATG	(GT) <sub>13</sub>
PEPC8 <sup>a</sup>	F: TTCAGGATGCATCAAATGATT R: TAGCAGTCTATTTAGGTGTTAAT	(CA) <sub>16</sub>
PEPC40 <sup>a</sup>	F: GACAGAGCAAGACTCCATCTC R: GATCAGTAAACACATGTGCAT	(CA) <sub>18</sub> (CT) <sub>14</sub> (CA) <sub>9</sub>
PEPC59 <sup>a</sup>	F: CAGTGGCAACTCTGTAAGGA R: GTGGAGTCAACATGCAGAGG	(GT) <sub>18</sub>
PEPL4 <sup>a</sup>	F: TGGAAGTTACGCTCAGCCTTC R: CTGGAGCATCTTGTAGTGCCAG	(TG) <sub>12</sub>
Ceb03 <sup>b</sup>	F: TGGAAGTGTGGGTATCAGTGT R: TGTCATTGCTTTTAGGGGTTTC	(GATA) <sub>11</sub>
Ceb08 <sup>b</sup>	F: GCCTGGGTAACAAGAGCA R: TATTTGAAACGGTGGGTCAG	(TAGA) <sub>12</sub>
Ceb09 <sup>b</sup>	F: GGGCTTCTCAGCCTCCAC R: CAGGGTTCTCCAAAGAAAGAGA	(ATCT) <sub>10</sub>
Ceb11 <sup>b</sup>	F: GCTTTCTGACTTGGGCTGAC R: TGGTTTGGATGCCTCTGAC	(TCTA) <sub>11</sub>
Ceb119 <sup>b</sup>	F: TGGGCAACAGAGCAAGAC R: ACTTGAGAGGTTGAAGCATGAG	(GATA) <sub>12</sub>
Ceb120 <sup>b</sup>	F: TTTGGGACTTGGACTGGTTC R: CCGGGTGTATTAGGGTCCTC	(CTAT) <sub>13</sub>
Ceb121 <sup>b</sup>	F: CCATTTAGGGGAGGAGAAGG R: TTGGTTGGTAGGCAGGTAGG	(CTAT) <sub>10</sub>
Ceb130 <sup>b</sup>	F: CAAAGTCCACTCACTTAACCAC R: AGAAGACCCTGCCTCAAG	(ATCT) <sub>9</sub>
Leon15c85 <sup>c</sup>	F: CTGATCCTTGAAGCAGCATTG R: GGTTAAAGGGGTTTCGTTCTGTG	(GA) <sub>17</sub>
Leon21c75 <sup>c</sup>	F: CAGTTGAGGGAACAGGAATTA R: CACTGCACTGACAGAGCAAG	(GT) <sub>19</sub> (NA) <sub>1</sub> (GT) <sub>5</sub>
Lr.P2BH6 <sup>d</sup>	F: TCTGTTTGAATCCCCAGTCC R: GCAGTCCCTCAAGGTTTTCT	(CA) <sub>19</sub>
Lchμ07 <sup>e</sup>	F: TCTCATTTCTTCTCATGGACTC R: GTTTCTTCTTACTCACAGCATGACCT	(TG) <sub>16</sub>

<sup>a</sup> Escobar-Páramo (2000), <sup>b</sup> Muniz e Vigilant (2008), <sup>c</sup> Perez-Sweeney et al. (2005), <sup>d</sup> Grativol et al. (2001), <sup>e</sup> Galbusera e Gillemot (2008).

As reações de PCR (10 μL) foram compostas por: 2μL de DNA, 5 μL de GoTaq Colorless Master Mix (Promega), 1 μL de BSA (Fermentas), 1 μL do primer forward e 1 μL do primer reverse. A programação básica do termociclador foi: 1 ciclo inicial de 95 °C por 3 min; 45 ciclos de 95 °C por 30 s, temperatura de anelamento (definida previamente) por 30 s, 72 °C por 30

s; extensão de 72 °C por 10-15 min. Além disso, utilizamos o método proposto por de Arruda, Goncalves, Schneider, da Silva & Morielle-Versute (2010), que consiste em inserir, na reação de PCR, o primer universal M13 marcado com fluorescência apenas instantes antes da sua participação na amplificação. Assim, após a extensão de 72 °C por 10-15 min, inserimos o primer universal M13 marcado com fluorescência nos frascos e realizamos mais 10 ciclos de 94 °C por 30 s, 53 °C por 45 s, 72 °C por 45 s; extensão final de 72 °C por 30 min.

As amostras que amplificaram e cujas bandas puderam ser visualizadas em gel de agarose (2%) foram genotipadas utilizando-se um seqüenciador automático MegaBACE ET-550R size standard (GE Healthcare, Wauwatosa, Wisconsin, U.S.A.), e o resultado obtido foi analisado com o programa FRAGMENT PROFILER (Amersham Biosciences).

Apesar das vantagens de uma técnica não invasiva, uma vez que não é necessária a captura dos animais, extratos de DNA fecal são caracterizados pelas baixas qualidade e concentração de DNA, e pela alta concentração de impurezas (Beja-Pereira, Oliveira, Alves, Schwartz & Luikart, 2009; Kohn & Wayne, 1997; Taberlet, Waits & Luikart, 1999; Vigilant, 2002). Erros de genotipagem são frequentes quando se utiliza DNA proveniente de técnicas não invasivas (Bonin et al., 2004; Pompanon, Bonin, Bellemain & Taberlet, 2005; Schwartz, Cushman, McKelvey, Hayden & Engkjer, 2006; Taberlet et al., 1996, 1999), o que implica em maior investimento de tempo quando comparado com técnicas invasivas que utilizam DNA proveniente de sangue ou tecido (Vigilant, 2002).

Erros de genotipagem podem gerar falsos genótipos, ou seja, o genótipo obtido através das análises moleculares não corresponde ao real genótipo do indivíduo em consideração. Os dois principais erros de genotipagem são (Bradley & Vigilant, 2002; Taberlet et al., 1996): 1) allelic dropout, quando ocorre a amplificação de apenas um dos dois alelos presentes em um indivíduo heterozigoto, e 2) a produção de alelos falsos, quando artefatos produzidos na reação de PCR são identificados erroneamente como alelos. Com o objetivo de minimizar os erros na genotipagem seguimos os mesmos critérios estabelecidos por Miotto, Cervini, Figueiredo, Begotti e Galetti Jr (2011) e Miotto, Cervini, Begotti e Galetti Jr (2012) para a obtenção de genótipos consistentes: 1) realizar três repetições de genotipagem para a confirmação de um genótipo homozigoto, 2) realizar duas repetições para a confirmação de um genótipo heterozigoto, 3) incluir nas análises: apenas amostras que foram genotipadas para no mínimo cinco locos e apenas locos genotipados para no mínimo 70% das amostras.

A análise genética referente a esse estudo foi realizada no Laboratório de Biodiversidade Molecular e Conservação, localizado no Departamento de Genética e Evolução da Universidade Federal de São Carlos/UFSCar (campus São Carlos).

### **3.6- Análise dos dados genéticos**

Utilizamos o programa computacional GENALEX versão 6.0 (Peakall & Smouse, 2006) para determinar as frequências alélicas em cada loco. O teste de equilíbrio de Hardy-Weinberg e o teste de desequilíbrio de ligação entre pares de locos foram realizados com o programa GENEPOP versão 4.0 (Raymond & Rousset, 1995). A heterozigidade esperada e a observada, e a probabilidade de exclusão do primeiro genitor foram calculados através do programa CERVUS versão 3.0 (Kalinowski, Taper & Marshall, 2007). O programa FSTAT versão 2.9.3 (Goudet, 2001) foi utilizado para determinar a riqueza alélica. A ocorrência de alelos nulos foi verificada através do programa Micro-Checker versão 2.2.3 (Van Oosterhout, Hutchinson, Wills & Shipley, 2004).

Para acessar o grau de parentesco entre os indivíduos dos três grupos sociais utilizamos um estimador de máxima verossimilhança, que determina o coeficiente de parentesco ( $r_{ML}$ ), (Wagner, Creel & Kalinowski, 2006) implementado no programa ML-RELATE (Kalinowski, Wagner & Taper, 2006). Este estimador permite que se faça a correção do coeficiente na presença de alelos nulos. O programa ML-RELATE calcula o coeficiente de parentesco de Wright (1922), sendo que o grau de parentesco entre os indivíduos é representado em escala absoluta, variando de zero a um (Wagner, Creel, Frank & Kalinowski, 2007).

A alta variância associada às médias de coeficientes de parentesco de díades de machos e de fêmeas restringiu o uso de testes paramétricos. Assim, comparações das medianas do coeficiente de parentesco entre as díades machos-machos x fêmeas-fêmeas foram realizadas em cada grupo social com o teste não paramétrico Mann-Whitney (U) utilizando o programa BioEstat 3.0 (M. Ayres, M. Ayres Jr., D. L. Ayres & Santos, 2003). Além disso, conduzimos o teste de Mantel, implementado no programa SOCPROG (Whitehead, 2009), com 1000 permutações, para comparar os valores do coeficiente de parentesco das díades intragrupo com valores das díades entre grupos, para díades entre machos e entre fêmeas.

O programa ML-RELATE também calcula as relações de parentesco mais prováveis entre díades de indivíduos. O programa apresenta quatro categorias de relações de parentesco: não aparentados (U), meio-irmãos (HS), irmãos completos (FS) e pais-filhos (PO). A definição mais confiável das categorias de relações de parentesco ocorre quando informações compondo o pedigree dos indivíduos estão disponíveis, condição quase sempre ausente para populações selvagens (Jones & Wang, 2010). Além disso, a probabilidade obtida para a categoria de relação de parentesco mais provável pode não ser muito maior do que a obtida para as outras categorias. Diante disso, discriminamos as díades somente como aparentadas e não aparentadas, sendo que para isso seguimos os seguintes passos: 1) calculamos a relação mais provável para todas as díades entre machos e entre fêmeas, 2) caso a relação mais provável fosse uma das categorias de aparentados (meio-irmãos, irmãos completos e pais-filhos) confrontamos a hipótese da relação mais provável com uma hipótese alternativa de que os indivíduos não são aparentados, 3) caso a relação mais provável fosse a de indivíduos não aparentados, confrontamos esta hipótese com a hipótese alternativa de que os indivíduos são meio-irmãos. Quando a comparação entre as duas hipóteses estava associado a um valor de  $p < 0,05$ , nós excluimos a hipótese alternativa e aceitamos a relação indicada como a mais provável.

Além do coeficiente de parentesco, o padrão de dispersão também foi verificado através dos parâmetros: 1) coeficiente de fixação  $F_{ST}$ , e 2) teste de atribuição por meio da média do índice de atribuição corrigido (mAIc) e da variância do índice de atribuição corrigido (vAIc). Para realização dos testes envolvendo esses parâmetros utilizamos o programa FSTAT versão 2.9.3 (Goudet, 2001). Os testes estatísticos foram unicaudais, sendo realizadas 10.000 permutações. Embora o baixo número de machos e de fêmeas por grupo possa diminuir a confiabilidade e acurácia dos resultados gerados por esses parâmetros (Goudet, Perrin & Waser, 2002), optamos por utilizá-los, já que são testes convencionalmente utilizados em estudos de dispersão, além de possibilitarem uma comparação com os resultados gerados pela análise de parentesco.

$F_{ST}$  é o índice de fixação usado para a determinação de diferença genética entre populações (Weir & Cockerham, 1984). Ao considerarmos grupos sociais como “populações”, podemos predizer que a frequência alélica dos indivíduos do sexo dispersor é mais homogênea do que a dos indivíduos do sexo filopátrico. Assim, o valor de  $F_{ST}$  deve ser maior para o sexo filopátrico do que para o sexo dispersor (Goudet et al., 2002). Os índices de atribuição permitem calcular a probabilidade de um indivíduo pertencer a determinada população (Favre, Balloux,



Goudet & Perrin, 1997), sendo que, no presente estudo, população equivale ao grupo natal. Valores positivos de mAIC indicam uma maior probabilidade de determinado indivíduo pertencer a determinada população, portanto, o sexo dispersor apresentará valores negativos (Goudet et al., 2002). Já para vAIC, espera-se maior valor no sexo dispersor, pois a variância da frequência alélica do conjunto formado por indivíduos desse sexo é mais alta (Goudet et al., 2002).

## 4- RESULTADOS

### 4.1- Caracterização genética da população

Dos 17 locos testados, nove locos (Tabela 2.3) apresentaram ampliações confiáveis, ou seja, ampliações que geraram picos de boa qualidade, sendo os alelos identificados facilmente, e com padrão de tamanhos de fragmentos consistentes. Os outros oito locos amplificaram nas amostras testadas, porém geraram resultados duvidosos. Na maioria das genotipagens o tamanho do fragmento era diferente do esperado, e também os eletroferogramas apresentaram picos de má qualidade. Devido à dificuldade de se obter repetições de genotipagem para algumas amostras, o critério de três repetições de genotipagem para a confirmação de um genótipo homozigoto e duas repetições para a confirmação de um genótipo heterozigoto não pôde ser aplicado para todas as amostras (Tabela 2.3). No entanto, esse critério foi aplicado em pelo menos metade das amostras em cada um dos nove locos. As amostras que não foram genotipadas para no mínimo cinco locos foram excluídas das análises, e eram referentes aos indivíduos: JR (macho adulto), K (fêmea adulta), FL (fêmea subadulta), MA (macho subadulto).

Tabela 2.3. Número de indivíduos genotipados (N) para cada loco, e número de indivíduos cujo genótipo foi obtido através de três repetições de genotipagem para genótipos homozigotos e duas repetições para genótipos heterozigotos (N Repetições).

Locos	N	N Repetições (%)
PEPC3	18	9 (50)
PEPC40	19	15 (79)
PEPC59	21	17 (81)
Ceb03	21	17 (81)
Ceb130	20	14 (70)
Leon21c75	18	12 (67)
Lchμ07	14	12 (86)
PEPL4	16	9 (56)
Ceb11	21	20 (95)

O número de alelos por loco variou de 2 a 12 (Tabela 2.4). Os locos Leon21c75 e Lchμ07 apresentaram um desvio significativo do equilíbrio de Hardy-Weinberg, sendo que ambos mostram deficiência de heterozigotos. Os locos com as menores porcentagens de repetições de genotipagens, PEPC3 (50%) e PEPL4 (56%), não apresentaram desvios do equilíbrio, o que sugere que os desvios encontrados em Leon21c75 e Lchμ07 não resultam de negligência durante a execução dos procedimentos técnicos. A população demonstrou não estar em equilíbrio de Hardy-Weinberg ( $p=0,00$ ). Nenhuma das combinações entre os nove locos apresentou desequilíbrio de ligação (valor crítico de  $p = 0,01767$ , após correção de Benjamini e Yekutieli). Porém, nos locos PEPC59 e PEPL4 foi detectada a presença de alelos nulos ( $p \leq 0,05$ ).

Tabela 2.4. Características dos locos de microssatélites utilizados neste estudo.

Locos	Ta (°C)	N	Na	Ra	Pe <sub>1</sub>	Ho	He	HW p
PEPC3	51	18	12	11,06	0,36	0,89	0,92	0,068
PEPC40	54	19	4	4,00	0,69	0,63	0,75	0,021
PEPC59	48	21	5	4,67	0,69	0,48	0,74	0,041
Ceb03	54	21	2	2,00	0,88	0,33	0,51	0,184
Ceb130	60	20	8	7,52	0,54	0,75	0,83	0,022
Ceb11	55	21	2	1,89	0,99	0,10	0,09	1,000
Leon21c75	52	18	5	4,73	0,76	0,44	0,68	0,001*
Lchμ07	53	14	8	8,00	0,48	0,86	0,88	0,002*
PEPL4	51	16	10	9,83	0,41	0,69	0,90	0,031
Média			6,22	5,93		0,57	0,70	
Todos os locos					0,01			

Ta = temperatura de anelamento, N = número de indivíduos genotipados, Na = número de alelos, Ra = riqueza alélica, Pe<sub>1</sub> = Probabilidade de exclusão do primeiro genitor, Ho = heterozigidade observada, He = heterozigidade esperada, HW p = valor de p no teste de equilíbrio de Hardy-Weinberg, \* = valor significativo para o teste de equilíbrio de Hardy-Weinberg após correção de Benjamini e Yekutieli (2001) ( $p < 0,01767$ ).

#### 4.2- Evidências indiretas de dispersão de fêmeas

Do início ao final do estudo não houve alteração no número e composição de adultos e subadultos em cada um dos grupos sociais, e não observamos diretamente nenhum evento de dispersão. Apesar disso, dois fatos podem indicar uma possível dispersão de fêmeas. De 14 a 17 de julho 2009, uma fêmea adulta desconhecida foi observada esporadicamente na periferia do grupo Pimenta. Essa fêmea poderia ser um indivíduo solitário, pois não havia nenhum outro grupo próximo ao grupo Pimenta quando ela foi observada, e estaria a procura de um grupo social para se transferir. Outra evidência é a presença de uma fêmea adulta, nomeada como Preta (PRA), no grupo Pimenta. PRA não era conhecida pelos pesquisadores anteriores a esse estudo, e possivelmente, transferiu-se para o grupo Pimenta em maio de 2009.

#### 4.3- Relações de parentesco

Ao compararmos os valores do coeficiente de parentesco (rML) de todas as díades de fêmeas com todas as díades de machos não observamos diferença significativa ( $U = 1163,50$ ;  $p = 0,86$ ; Tabela 2.5). Além disso, não houve diferença significativa nas comparações entre o rML de fêmeas com o rML de machos ao analisarmos somente as díades pertencentes ao mesmo grupo social ( $U = 79$ ;  $p = 0,46$ ; Tabela 2.5), e díades formadas por indivíduos de grupos sociais diferentes ( $U = 552$ ;  $p = 0,5$ ; Tabela 2.5). Comparações entre os valores de rML para díades intragrupo com díades entre grupo não indicaram diferença significativa tanto para fêmeas (teste Mantel:  $r = -0,02$ ;  $p = 0,53$ ) quanto para machos (teste Mantel:  $r = 0,26$ ;  $p = 0,08$ ).

As Tabelas 2.6 e 2.7 representam as relações de parentesco mais prováveis entre as fêmeas e entre os machos determinadas pelo programa ML-Relate. Utilizando essas relações de parentesco mais prováveis conseguimos classificar 34 díades de fêmeas (Tabela 2.8) e 25 díades de machos (Tabela 2.9) como díades aparentadas e díades não aparentadas (díades com  $P < 0,05$  para o teste entre as hipóteses). Entre os machos, 25% ( $N = 2$ ) das díades intragrupo ( $N = 8$ ) são de indivíduos aparentados e 12% ( $N = 2$ ) das díades intergrupo ( $N = 17$ ) são de indivíduos

aparentados. Já entre as fêmeas, 18% (N = 2) das díades intragrupo (N = 11) são de indivíduos aparentados e 17% (N = 4) das díades intergrupo (N = 23) são de indivíduos aparentados (Figura 2.3).

Tabela 2.5. Valores da média ( $\pm$  DP) e mediana para o coeficiente de parentesco (rML) das díades de fêmeas e díades de machos dos três grupos de macacos-prego estudados no PECB.

	Díades	N	Média $\pm$ DP	Mediana
Todas as díades	F-F	66	0,10 $\pm$ 0,16	0
	M-M	36	0,08 $\pm$ 0,17	0
Díades intragrupo	F-F	19	0,09 $\pm$ 0,09	0
	M-M	10	0,15 $\pm$ 0,13	0,02
Díades intergrupo	F-F	47	0,1 $\pm$ 0,15	0
	M-M	26	0,06 $\pm$ 0,10	0

F-F = díades de fêmeas, M-M = díades de machos, N = número de díades.

Tabela 2.6. Relações de parentesco mais prováveis entre as fêmeas dos três grupos de macacos-prego estudados no PECB.

	AN	BG	BH	RQ	RT	EL	PRA	RU	OL	MO	XA	XU
AN		PO	U	U	U	HS	U	U	U	U	U	HS
BG			U	U	U	HS	U	U	U	HS	U	U
BH				U	U	U	U	HS	FS	U	HS	U
RQ					U	U	U	HS	PO	U	U	U
RT						U	FS	HS	PO	U	U	HS
EL							U	U	U	U	HS	U
PRA								U	U	U	U	U
RU									FS	U	HS	U
OL										U	U	U
MO											U	U
XA												U
XU												

PO = mãe-filha, HS = meia-irmã, FS = irmãs completas, U = não aparentadas. Área em cinza = díades intragrupo, área em branco = díades intergrupo.

Tabela 2.7. Relações de parentesco mais prováveis entre os machos dos três grupos de macacos-prego estudados no PECB.

	TE	RO	SN	JA	BN	CN	HU	SE	TY
TE		U	FS	U	U	U	U	U	U
RO			U	U	U	U	HS	U	U
SN				U	U	U	U	U	U
JÁ					U	U	U	U	U
BN						U	U	U	U
CN							U	FS	FS
HU								U	U
SE									FS
TY									

PO = pai-filho, HS = meio-irmãos, FS = irmãos completos, U = não aparentados. Área em cinza = díades intragrupo, área em branco = díades intergrupo.

Tabela 2.8. Díades de fêmeas aparentadas e não aparentadas dos três grupos de macacos-prego estudados no PECB.

	AN	BG	BH	RQ	RT	EL	PRA	RU	OL	MO	XA	XU
AN		SIM	NÃO	NÃO	?	?	?	NÃO	NÃO	?	NÃO	?
BG			NÃO	NÃO	?	?	?	NÃO	NÃO	?	NÃO	?
BH				?	?	NÃO	NÃO	?	SIM	NÃO	?	NÃO
RQ					NÃO	?	NÃO	?	SIM	NÃO	NÃO	NÃO
RT						?	SIM	?	SIM	?	?	?
EL							?	NÃO	?	NÃO	?	?
PRA								NÃO	?	NÃO	?	?
RU									SIM	NÃO	?	?
OL										NÃO	?	NÃO
MO											NÃO	NÃO
XA												?
XU												

SIM = díades aparentadas; Não = díades não aparentadas; ? = díade que não foi possível classificar em aparentado ou não aparentado, valor de  $P > 0,05$  para o teste entre as hipóteses. Área em cinza = díades intragrupo, área em branco = díades intergrupo.

Tabela 2.9. Díades de machos aparentados e não aparentados dos três grupos de macacos-prego estudados no PECB.

	TE	RO	SN	JA	BN	CN	HU	SE	TY
TE		NÃO	SIM	NÃO	?	?	NÃO	NÃO	NÃO
RO			NÃO	NÃO	NÃO	NÃO	?	NÃO	NÃO
SN				?	NÃO	?	NÃO	NÃO	NÃO
JA					NÃO	?	NÃO	?	?
BN						?	?	NÃO	?
CN							NÃO	SIM	SIM
HU								NÃO	NÃO
SE									SIM
TY									

SIM = díades aparentadas; Não = díades não aparentadas; ? = díade que não foi possível classificar em aparentado ou não aparentado, valor de  $p > 0,05$  para o teste entre as hipóteses. Área em cinza = díades intragrupo, área em branco = díades intergrupo.

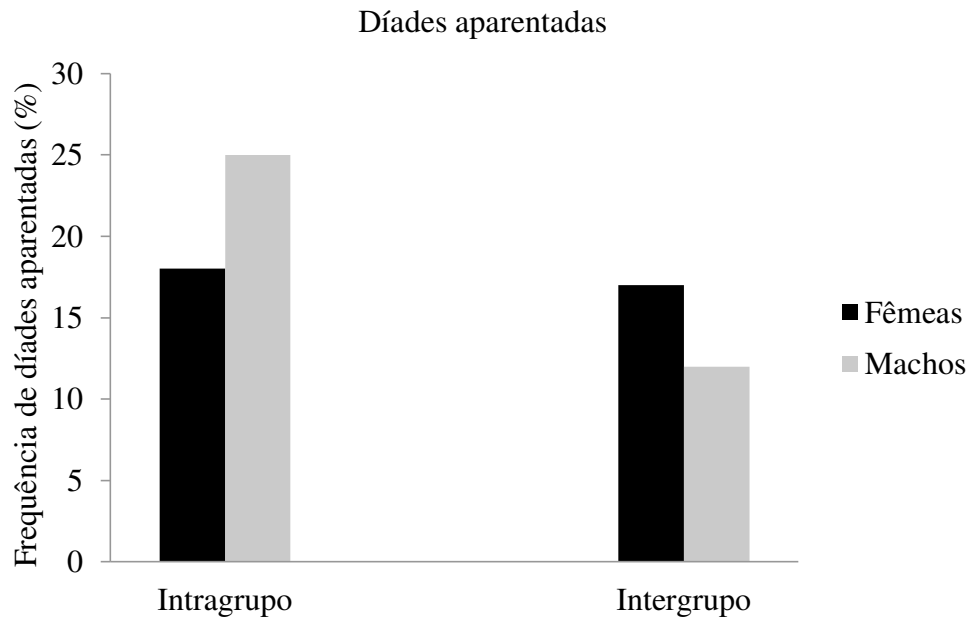


Figura 2.3. Porcentagem de díades aparentadas de fêmeas e machos intragrupo e intergrupo dos três grupos de macacos-prego estudados no PECB.

#### 4.4- Índice de fixação e teste de atribuição

Não observamos diferença significativa entre fêmeas e machos adultos para nenhum dos parâmetros (Tabela 2.10), o que indica que ambos os sexos são dispersores.

Tabela 2.10. Parâmetros genéticos definidos para fêmeas e machos adultos dos três grupos de macacos-prego estudados no PECB.

Parâmetros*	Fêmeas	Machos	p
$F_{ST}$	0,04	0,06	0,69
mAIC	-0,18	0,24	0,67
vAIC	3,08	3,73	0,28

\*Para definições do parâmetros ver MATERIAIS & MÉTODOS (Análise dos dados genéticos).



## 5- DISCUSSÃO

### 5.1- Padrão de dispersão de *Sapajus nigrurus* no PECB

Os registros de dispersão observados no decorrer do estudo de longo prazo no PECB sugerem que, além dos machos, as fêmeas também podem dispersar. Os dois relatos apresentados nesta tese somam-se aos outros 13 eventos de dispersão de fêmeas já observados anteriormente por outros pesquisadores (Izar et al., 2012; Nakai, 2007). Apesar de dados observacionais serem uma forte ferramenta nos estudos de dispersão, é necessária a combinação desses dados com dados genéticos quando se pretende a caracterização do padrão de dispersão de forma mais precisa (Harris et al., 2009).

As análises realizadas para três grupos sociais confirmaram as previsões estabelecidas anteriormente: 1) o grau de parentesco intragupo entre machos não diferiu do grau de parentesco entre fêmeas, sendo os grupos sociais compostos na sua maior parte por indivíduos não aparentados, 2) não houve diferenciação genética ao analisar a distribuição das frequências alélicas de machos e de fêmeas, e 3) não houve diferença entre machos e de fêmeas quanto à probabilidade de terem nascido dentro dos grupos sociais nos quais foram amostrados. Assim, os dados genéticos obtidos nesta tese indicam que ambos os sexos dispersam.

A inferência do coeficiente de parentesco e das relações de parentesco entre os indivíduos é limitada por uma série de fatores (por exemplo, número de locos, número de alelos por locos, a distribuição dos alelos nos locos e presença de alelos nulos) que podem interferir na precisão dos resultados gerados (Blouin, 2003). Assim, estimadores de coeficientes de parentesco e de relações de parentesco são frequentemente sujeitos a erros (Blouin, 2003; Csillery et al., 2006; Van Horn, Altmann & Alberts, 2008), e esses erros podem superestimar os valores do coeficiente de parentesco e das relações de parentesco (Costello et al., 2008; Van Horn et al., 2008). Por exemplo, Van Horn et al. (2008) encontraram resultados inconsistentes ao comparar as relações de parentesco conhecidas com os resultados gerados através das análises genéticas. Em seu estudo, 58% das díades identificadas como aparentadas através das análises genéticas eram na realidade díades não aparentadas. O principal objetivo do confronto entre hipóteses de relações

de parentesco foi o de procurar minimizar o risco de atribuir algum grau de parentesco a díades de macacos-prego não aparentadas. No presente estudo, o fato de díades aparentadas intragrupo serem minoria em relação ao total de díades possíveis sugere que as limitações relatadas acima provavelmente não se aplicam. A dispersão de machos e fêmeas foi o principal fator responsável pelo baixo grau de parentesco entre os indivíduos adultos dentro dos grupos sociais. Os eventos de dispersão registrados por observações de longo prazo, aliados às baixas frequências de comportamentos afiliativos, apontam para a relevância da dispersão de ambos os sexos.

Apesar do baixo grau de parentesco intragrupo, nos três grupos sociais foram identificadas algumas díades aparentadas. Além disso, as díades intragrupo aparentadas apresentaram um alto valor no coeficiente de parentesco (0,40-0,86). Assim, é possível que o alto grau de parentesco entre essas díades possa ser resultado principalmente de dois fatores: da ausência de dispersão por parte de alguns indivíduos ou dispersão paralela, pois esses dois fenômenos são observados em algumas espécies de primatas (bugio vermelho, *Alouatta seniculus*: Pope, 2000; bugio preto, *Alouatta pigra*: Van Belle, Estrada, Strier & Di Fiore, 2012; muriqui-do-norte, *Brachyteles hypoxanthus*: Strier & Mendes, 2012; vervets, *Cercopithecus aethiops*: Cheney & Seyfarth, 1983; caiararas, *Cebus capucinus*: Jack & Fedigan, 2004ab; gorilas, *Gorilla gorilla*: Bradley, Doran-Sheehy & Vigilant, 2007; Watts, 2000b; macaco-rhesus, *Macaca mulatta*: Meikle & Vessey, 1981; macacos-prego, *Sapajus libidinosus*: Izar et al., 2012).

Nosso estudo contribuiu para o aumento de evidências de que a dispersão é um elemento flexível do sistema social de *Sapajus*. Diante disso, a dispersão de fêmeas dos seus grupos natais no PECB pode não ser uma característica obrigatória. As fêmeas poderiam deixar seu grupo natal apenas quando o custo de permanecer nele fosse maior do que se transferir para outro grupo, por exemplo, quando houvesse um aumento na competição alimentar intragrupo (Izar, 2004). Uma vez que dispersar envolve baixos custos ecológicos e sociais para as fêmeas no PECB (Izar et al., 2012), elas poderiam dispersar várias vezes durante sua vida, inclusive retornando para seus grupos natais. Assim, a co-residência de díades aparentadas seria explicada pela permanência de algumas fêmeas nos seus grupos natais, ou pela dispersão e retorno ao seus grupos natais.

Embora a ausência de dispersão seja uma explicação possível para a presença da díade aparentada AN-BG no grupo Testa, as poucas informações demográficas para este grupo tornam essa hipótese um tanto quanto questionável. Já para a díade aparentada OL-RU, provavelmente dispersão paralela é responsável pela sua presença no grupo Pimenta, pois quando OL imigrou

para o grupo RU já era uma fêmea residente (Nakai, 2007). No entanto, como a identificação de juvenis é uma tarefa extremamente difícil no PECB, existe a possibilidade, ainda que remota, de que OL tenha nascido no grupo Pimenta, e foi identificada apenas quando sub-adulta.

Os poucos dados disponíveis sobre dispersão no PECB nos impedem de fazer afirmações conclusivas sobre os fatores que influenciam na escolha do grupo na qual a fêmea ou o macho irão se transferir. Alguns estudos apontam parentesco como um fator preponderante para a escolha do grupo social a qual um indivíduo irá dispersar (por exemplo, gorilas: Bradley et al., 2007; vervets: Cheney & Seyfarth, 1983). Em muitas espécies de primatas, a entrada em um novo grupo social envolve um alto custo para o imigrante, pois ele pode sofrer a resistência dos membros residentes do seu novo grupo social, sendo alvo frequente de agressões (por exemplo, langurs, *Semnopithecus entellus*: Borries, 2000; caiararas: Fedigan, 1993). A presença de parentes no novo grupo pode facilitar a entrada desse indivíduo, uma vez que a familiaridade entre o imigrante e o residente reduz os níveis de agressão (Cheney & Seyfarth, 1983).

Em *Cebus* e *Sapajus* interações entre machos de grupos sociais distintos são geralmente agressivas (no entanto, ver Izawa, 1994) e pelo menos em *Cebus* a entrada de um macho adulto num grupo social geralmente está associada a altos níveis de agressão, principalmente, quando o macho imigrante tenta usurpar a posição de dominância do macho alfa (Jack & Fedigan, 2004b). Além de dispersão para grupos sociais com indivíduos aparentados ou familiares, outro mecanismo que pode reduzir os custos da dispersão é emigrar acompanhado de um co-residente. Essa estratégia é adotada por machos em muitas espécies de primatas (por exemplo, micos-de-cheiro, *Saimiri sciureus*: Mitchell, 1994; macaco *cynomolgus*, *Macaca fascicularis*: van Noordwijk & van Schaik, 1985), e frequentemente observada em caiararas (Jack & Fedigan, 2004ab). Assim, as díades aparentadas de machos no grupo Testa e Pitoco podem ser resultado da dispersão paralela. Se parentesco/familiaridade exerce uma influência importante na escolha do grupo social na qual um indivíduo irá imigrar, ou se a transferência para um determinado grupo é simplesmente ao acaso, estudos de longo prazo com um maior número de grupos e com uma maior quantidade de dados demográficos poderão explorar esse assunto com maior profundidade.

Uma vez que filopatria de machos em *Cebus* e *Sapajus* nunca foi observada, e dispersão de machos é a regra no PECB e em outras populações, parece pouco provável que a co-residência das díades de machos aparentadas observada neste estudo possa resultar da ausência de dispersão. Apesar de não conhecermos a idade exata dos indivíduos, a díade TE-SN nitidamente possui

idades diferentes, SN aparenta ser um macho adulto jovem (6-10 anos de idade) e TE um macho adulto maduro (11-15 anos de idade). Segundo Janson et al., (2012), na população de *S. nigritus* do Parque Nacional do Iguaçu, machos dispersam de seus grupos natais entre cinco e sete anos de idade (média de 5,7 anos). Caso machos dispersem de seus grupos natais nesta mesma faixa etária na população do PECB, o grupo Pimenta poderia ser o grupo natal de SN, e possivelmente ele ainda emigraria.

Comparações intragrupo vs entre grupos dos valores do coeficiente de parentesco para as díades de machos e para as díades de fêmeas não foram significativas. Além disso, ao analisamos as relações de parentesco para as díades entre grupos de fêmeas e de machos observamos uma pequena diferença para uma maior proporção de díades aparentadas entre as fêmeas. No entanto, se considerarmos em nossas análises as relações de parentesco indicadas como meio-irmãos/irmãs que foram excluídas, pelo fato de não diferirem estatisticamente da probabilidade de serem não aparentados, haverá um substancial aumento de díades de fêmeas aparentadas entre grupos. Embora seja especulativo fazer afirmações conclusivas, esses resultados podem indicar que fêmeas dispersam para grupos vizinhos, enquanto machos dispersam a maiores distâncias.

Diferenças entre os sexos na distância de dispersão é uma tendência observada entre os mamíferos (Greenwood, 1980; Wolff, 1994). Os poucos estudos com primatas que abordaram este tema observaram tanto um viés para machos dispersam a maiores distâncias do que as fêmeas (por exemplo, gorilas: Douadi et al., 2007; macacos-colobus, *Colobus guereza*: Harris et al., 2009; lemur rato gigante de coquerel, *Mirza coquereli*: Kappeler et al., 2002), quanto dispersarem a menores distâncias (bugio vermelho: Pope, 2000). Se macacos-prego no PECB apresentam um padrão assimétrico na distância de dispersão, fêmeas dispersariam a distâncias menores do que os machos, pois como há uma grande sobreposição nas áreas de vida dos grupos sociais, as fêmeas imigrantes permaneceriam na área de vida que fosse familiar a ela. Isso diminuiria o custos da dispersão, e possibilitaria a dispersão para grupos vizinhos (Isbell & Van Vuren, 1996). Uma vez que fêmeas são um recurso limitante para os machos, a procura por grupos sociais com condições adequadas para imigrar, por exemplo, com uma alta razão sexual, ou mesmo fêmeas solitárias ou grupos de fêmeas provenientes de fissão grupal, acarretaria na maior distância percorrida pelos machos durante a dispersão.

## 5.2- Dispersão de fêmeas no PECB

A principal hipótese para explicar a variação no padrão de dispersão de fêmeas primatas se baseia nos modelos socioecológicos (Isbell & Van Vuren, 1996; Isbell, 2004; Koenig, 2002; Sterck et al., 1997; van Schaik, 1989; Wrangham, 1980). De acordo com esses modelos, a disponibilidade e distribuição de recursos alimentares são os principais fatores que modulam as relações sociais de fêmeas. Assim, a dispersão de fêmeas ocorre em ambientes onde a competição direta alimentar intragrupo é baixa, ou seja, em ambientes onde os recursos não são monopolizáveis e também com baixa disponibilidade. Sob essas condições, o estabelecimento de fortes relações sociais com a formação de hierarquias lineares e coalizões não são de extrema importância para as fêmeas, e dispersar de seu grupo natal não envolve altos custos sociais, como a perda de parceiros de coalizão. Além disso, a pouca resistência sofrida pela fêmea ao entrar no novo grupo social e a sobreposição da área de vida entre os grupos são fatores que também diminuem os custos da dispersão (Isbell & Van Vuren, 1996). Diante disso, dispersar para evitar a competição por recursos torna-se uma estratégia mais vantajosa do que associar-se com parentes e permanecer no grupo natal (Sterck et al., 1997).

A população de *S. nigritus* do PECB encontra-se sob condições ecológicas que não propiciam a formação de coalizões entre fêmeas, pois as fontes de frutos são pequenas e/ou de baixa qualidade (Izar et al. 2012), assim dispersar envolveria baixos custos sociais. Já os custos ecológicos da dispersão também podem ser considerados baixos, uma vez que o risco de predação é baixo (Izar et al., 2012), e a alta sobreposição da área de vida dos grupos sociais proporciona as fêmeas migrantes permanecerem na sua área de vida familiar. Esses fatores tornam as fêmeas “livres” para dispersar, mas não explicam as causas da dispersão.

A evitação de endocruzamentos tem sido proposta por muitos autores como a causa principal para padrões habituais de dispersão de fêmeas (Clutton-Brock & Lukas, 2012; Greenwood, 1980; Pusey, 1987). Essa hipótese aplica-se principalmente a espécies cujo período do mandato reprodutivo dos machos excede a idade em que as fêmeas iniciam a fase reprodutiva (Clutton-Brock, 1989), e a sua aplicabilidade se restringe à dispersão primária, ou seja, para fêmeas que ainda não se reproduziram. Assim, a dispersão primária de fêmeas teria evoluído como uma forma de evitar as consequências deletérias do endocruzamento, o que ocorre quando

ela se reproduz com seu pai ou um parente próximo. Embora alguns estudos com primatas e outros mamíferos forneçam evidências que apoiam a hipótese de evitação de endocruzamentos (Fernandez-Duque, 2009; Korstjens & Schippers, 2003; Nagy, Heckel, Voigt & Mayer, 2007; Pérez-González & Carranza, 2009), alguns autores atribuem a ela uma importância secundária para a evolução da dispersão (Dobson, 1982; Moore & Ali, 1984).

Em muitas espécies, fêmeas e machos aparentados (pais e filhas, irmãos e irmãs) podem evitar endocruzamentos através de outros mecanismos comportamentais, sem a necessidade de dispersar de seus grupos natais. Diante disso, o reconhecimento de parentes pode atuar como o mecanismo regulador da evitação de endocruzamentos (Lehmann & Perrin, 2003), já que indivíduos aparentados evitam copular entre si (Archie et al., 2007; Di Bitetti & Janson 2001, Muniz et al., 2006). Em populações de *Sapajus* e *Cebus* em que as fêmeas são filopátricas, existem fortes evidências que indicam que pai e filha evitam copular entre si (Di Bitetti & Janson, 2001; Muniz et al., 2006). Isso faz com que a hipótese de evitação de endocruzamentos para explicar a dispersão de fêmeas no PECB não seja a mais adequada. Além disso, a maioria dos registros de dispersão de fêmeas para a população do PECB foi de fêmeas múltiparas (Izar et al. 2012).

Em muitas populações de primatas, a hipótese de evitação de infanticídio é a principal explicação para a dispersão habitual de fêmeas (por exemplo, Morelli, King, Pochron & Wright, 2009; Robbins, Stoinski, Fawcett & Robbins, 2009; Teichroeb et al., 2009). Apesar das fêmeas nas espécies do gênero *Cebus* e *Sapajus* serem consideradas filopátricas, dispersão de fêmeas pode ocorrer ocasionalmente em *C. capucinus*, estando relacionada, principalmente, a um alto risco de infanticídio (Jack & Fedigan, 2009). Do mesmo modo, a dispersão de uma fêmea adulta de seu grupo natal, pertencente à população de *S. nigritus* do Parque Nacional do Iguazu/Argentina, também foi interpretada como uma forma de diminuir o risco de infanticídio (Ramírez-Llorens, Di Bitetti, Baldovino & Janson, 2008). Tanto em *C. capucinus* quanto em *S. nigritus* as fêmeas dispersaram com seus filhotes, ou possivelmente estavam prenhas, sendo que a dispersão sucedeu a entrada de novos machos no grupo e a saída dos prováveis pais de seus filhotes.

A hipótese para o risco de infanticídio como a causa para a dispersão de fêmeas em *Sapajus* se aplica para dispersões ocasionais ou pontuais, não sendo adequado para explicar dispersões habituais, que caracterizam determinada população. Isso se deve ao fato de que o

período do mandato do macho alfa em *Sapajus* é normalmente extenso e a alternância de dominância entre machos não é muito frequente (Izar et al., 2009; Janson et al., 2012). Na população de *S. nigritus* do PECB, a alternância de dominância entre machos e a expulsão do macho dominante de seu grupo social pelo macho imigrante nunca foram observadas. Além disso, a migração de fêmeas parece ser um fenômeno comum, e não um fenômeno ocasional condicionado a eventos específicos. Assim, a hipótese de que fêmeas dispersam para diminuir o risco de infanticídio não parece ser a mais adequada para explicar dispersões habituais na população do PECB.

Fêmeas podem dispersar para diminuir a competição alimentar intragrupo (Dobson, 1982; Sterck, 1997). Diante desta hipótese, fêmeas dispersariam em períodos do ano em que houvesse uma diminuição na eficiência de forrageamento, ou seja, períodos de baixa disponibilidade de recursos alimentares (Sterck, 1997). Algumas evidências compiladas durante o estudo de longo prazo, sugerem que essa hipótese é a mais adequada para explicar a dispersão de fêmeas no PECB. Os registros de dispersão relatados nesta tese e a maioria dos registros descritos em trabalhos anteriores (Izar, 2004; Nakai, 2007) foram observados na estação seca (entre abril e setembro), o que corresponde ao período do ano com menor disponibilidade de alimentos no PECB (Izar et al., 2012). Izar (2004) já havia sugerido que o aumento da competição alimentar intragrupo foi a principal causa da fissão de grupos sociais, e também da dispersão de fêmeas, observados durante o seu período de estudo. Um fator importante que demonstra se indivíduos estão sofrendo uma diminuição na eficiência de forrageamento devido a um aumento na competição alimentar intragrupo é o tempo gasto por eles se alimentando. Diante disso, a autora calculou uma taxa de aquisição energética per capita<sup>2</sup>, e observou que durante os períodos de escassez de frutos havia uma redução significativa dessa taxa, ou seja, neste período os animais gastavam menos tempo se alimentando. Além do trabalho de Izar (2004), Ribeiro, Tokuda, Peternelli, Fogaça & Izar (2011) analisaram o orçamento de tempo de uma fêmea emigrante do grupo Pimenta no PECB, durante os meses anteriores à data de sua dispersão, e observaram que ela gastou menos tempo se alimentando do que as outras fêmeas do grupo do qual ela emigrou. Mesmo com os poucos dados observacionais de dispersão, possivelmente, fêmeas no PECB

---

<sup>2</sup> A taxa de aquisição energética per capita foi calculada multiplicando o número de minutos que os membros do grupo foram observados se alimentando numa fonte de frutos pelo número de indivíduos que estavam se alimentando na fonte, dividindo esse valor pelo número total de membros do grupo (cf Janson, 1988).



dispersam para reduzir a competição alimentar intragrupo, transferindo-se de um grupo para outro quando há uma diminuição importante na aquisição energética (Izar, 2004).

### **5.3- Dispersão como uma característica flexível do sistema social em macacos-prego**

Um paradigma no estudo da dispersão nos primatas é a sua atribuição a um padrão comportamental fixo, característico da espécie. Estudos com um limitado número de espécies, e se concentrando principalmente nos cercopitecóides, contribuíram em grande parte para essa visão, pois neste grupo taxonômico a filopatria de fêmeas é uma característica do sistema social altamente conservativa, resultado da inércia filogenética (Di Fiore & Rendall, 1994; Thierry, Iwaniuk & Pellis, 2000). No entanto, o aumento dos estudos com outros grupos de primatas tem demonstrado que dispersão é um comportamento altamente flexível, variando de acordo com fatores ecológicos, demográficos e antrópicos (Boinski, Kauffman, Ehmke, Schet & Vreedzam, 2005; Boinski, Ehmke, Kauffman, Schet & Vreedzam, 2005; Izar et al. 2012; Oklander, Kowalewski & Corach, 2010). Por exemplo, Oklander et al. (2010) observaram que em áreas de floresta contínua, bugios (*Alouatta caraya*) apresentam um padrão de dispersão bi-sexual. Já em áreas com florestas fragmentadas, as fêmeas são filopátricas. Segundos os autores, a filopatria de fêmeas nos ambientes fragmentados se deve ao alto custo da dispersão nesses ambientes.

Nossos resultados evidenciam o alto grau de flexibilidade no padrão de dispersão do gênero *Sapajus*, assim como inferido para o gênero *Cebus* (Jack & Fedigan, 2009). Para que se possa caracterizar o padrão de dispersão desses gêneros e compreender melhor como o padrão de dispersão varia entre populações sob diferentes condições ecológicas e demográficas, um maior número de populações de uma mesma espécie e de espécies diferentes necessita ser estudado. Além disso, poucas populações de algumas espécies de *Sapajus* e *Cebus* foram estudadas por um longo período de tempo, para que se possa detectar assimetria sexual na dispersão apenas com base em dados de observação de campo. Assim, a alegada assimetria sexual na dispersão talvez não seja passível de generalização entre as populações de *Sapajus* e *Cebus*, e talvez dispersão de ambos os sexos nesses dois gêneros possa ser mais comum do que previamente se imaginava.



Essa característica flexível da dispersão implica em variações não apenas entre populações mas também dentro de uma mesma população. Se dispersão de fêmeas no PECB está associada a competição alimentar intragrupo, variações na disponibilidade de recursos durante diferentes períodos poderiam resultar numa maior ou menor frequência de dispersão de fêmeas. Assim, estudos realizados em diferentes momentos teriam panoramas diferentes sobre a dispersão, por exemplo, um longo período de escassez de alimentos estaria associado a uma maior dispersão de fêmeas. Já um longo período de alta disponibilidade de recursos poderia resultar numa maior frequência de fêmeas filopátricas.

A natureza flexível da dispersão em *Sapajus* também se relaciona com variações na estrutura social. Uma vez que a força das relações afiliativas entre os membros de um grupo social depende em grande parte das relações de parentesco e familiaridade entre os indivíduos, variações no padrão de dispersão poderão ocasionar variações nas relações sociais e estrutura social. Assim, compreender o quanto o padrão de dispersão pode ser flexível num grupo taxonômico contribui diretamente para o estudo da estrutura social.

## **CAPÍTULO III**

### **ASSOCIAÇÕES ESPACIAIS E INTERAÇÕES SOCIAIS ENTRE INDIVÍDUOS ADULTOS DE MACACOS-PREGO (SAPAJUS NIGRITUS)**

## **1- INTRODUÇÃO**

### **1.1- Estrutura social nos primatas não humanos**

O conceito de estrutura social foi aplicado a grupos de primatas não humanos por Robert Hinde (1976). De acordo com a definição do autor (Hinde, 1983), estrutura social é uma rede de relações sociais interligadas, em que uma relação social influencia e é influenciada por outra relação. A relação social entre dois indivíduos é inferida pelo observador quando há uma repetição de interações sociais entre eles, ao longo de um período de tempo. Assim, tanto a interação social quanto a relação social podem ser descritas em termos de conteúdo (o que os indivíduos fazem juntos), qualidade (como eles fazem) e frequência (Hinde, 1983).

A estrutura social dos primatas é influenciada por fatores demográficos, ecológicos e sociais (Dunbar, 1988; Hinde, 1983). Mudança na composição demográfica do grupo (Dunbar, 1988) é um exemplo de fator demográfico que afeta a interação entre os indivíduos e, consequentemente, a estrutura social. Por exemplo, a alta mortalidade de machos adultos num grupo de babuínos (*Papio anubis*), em Masai Mara/Quênia, contribuiu para a diminuição de interações agonísticas, e tornou a hierarquia de dominância entre eles menos rígida (Sapolsky & Share, 2004). A formação de subgrupos de machos, com base em interações sociais e associações espaciais não randômicas, em chimpanzés (*Pan troglodytes*) da população do Parque Nacional de Kibale/Uganda (Mitani & Amstler, 2003), e muriquis-do-norte (*Brachyteles hypoxanthus*) da RPPN-Feliciano Miguel Abdala/Brasil (Tokuda, Boubli, Izar & Strier, 2012), resulta de um grande tamanho do grupo social.

Em relação aos fatores ecológicos podem-se citar variações na disponibilidade de alimento (Lee, 1983). Por exemplo, num grupo selvagem de macacos-prego (*Sapajus macrocephalus*) estudado por Janson (1985), a frequência de comportamentos agressivos entre os membros do grupo aumentava durante a época de escassez de recursos alimentares. De maneira oposta, Izar e Sato (1997) relatam uma baixa frequência de interações agonísticas entre os membros de um grupo de macacos-prego (*Sapajus* sp), mantido em semi-cativeiro, devido à abundância de alimentos.

Fatores sociais que afetam a estrutura social são (Hinde, 1983): (1) sexo e idade; por exemplo, machos adultos de muriquis-do-norte (*Brachyteles hypoxanthus*), interagem preferencialmente com outros machos do que com fêmeas (Strier, 1994), e machos adultos jovens são responsáveis pela manutenção de proximidade e interações afiliativas com os machos mais velhos (Strier, Dib & Figueira, 2002); (2) “status” social; por exemplo, 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, 2000a); e (3) relações de parentesco ou familiaridade; por exemplo, fêmeas adultas de macacos-rhesus (*Macaca mulata*) tendem a estabelecer relações afiliativas preferencialmente com parentes, tanto maternos quanto paternos, em comparação com não parentes (Widdig, Nürnberg, Krawczak, Streich & Bercovitch, 2001).

## **1.2- Parentesco nos primatas não humanos**

O fato da maioria dos primatas viver em grupos sociais em que, devido à filopatria de um dos sexos, indivíduos aparentados convivem juntos durante toda a vida, proporciona uma condição adequada para o estudo da influência das relações de parentesco sobre o comportamento social. Os primeiros estudos que analisaram em detalhes a relação entre comportamento social e parentesco nos primatas foram realizados com o gênero *Macaca* (*M. fuscata*: Kawai, 1958; e *M. mulatta*: Sade, 1967). Essas espécies são caracterizadas pela filopatria de fêmeas e formação de matrilineas com forte influência do parentesco sobre as relações de dominância.

Os estudos sobre parentesco, tanto nos primatas quanto nos outros grupos de animais, tiveram um maior progresso a partir da elaboração da teoria da seleção de parentesco, ou aptidão abrangente, por Hamilton (1964). A teoria da seleção de parentesco prediz que um indivíduo pode transmitir seus genes para futuras gerações não somente pela própria reprodução (aptidão direta), mas também ajudando seus parentes a sobreviver e a reproduzir (aptidão indireta). Assim, supõe-se que determinados comportamentos foram selecionados devido aos efeitos positivos sobre a sobrevivência e reprodução de parentes próximos.

Na literatura existem diversos exemplos de comportamentos que ocorrem preferencialmente entre os indivíduos mais aparentados do grupo, como interações afiliativas, partilha de alimento, coalizões em conflitos agonísticos e associações espaciais (Macaca fuscata: Belisle & Chapais, 2001; *M. mulatta*: Kapsalis & Berman, 1996; Widdig et al., 2001; *Papio cynocephalus*: Silk, Alberts & Altmann, 2004; *Cebus capucinus*: Perry, Manson, Muniz, Gros-Louis & Vigilant, 2008). Muitos estudos têm demonstrado que o parentesco tem um papel central na estruturação das relações sociais, influenciando na força, qualidade e estabilidade das relações sociais entre os membros de um grupo (Silk, 2002).

Entre os primatas, os cercopitecóides são o grupo taxonômico em que a relação entre comportamento social e parentesco tem sido mais estudada. Cercopitecóides formam grandes grupos sociais compostos de várias fêmeas e machos. As fêmeas são filopátricas o que proporciona a formação de grandes matrilineas nos grupos sociais. Entre elas, as relações afiliativas e de dominância são estruturadas principalmente com base no parentesco materno (Kapsalis, 2004). Por exemplo, nos babuínos (*Papio cynocephalus*), as fêmeas estabelecem relações sociais mais fortes e estáveis com as fêmeas mais aparentadas, como a sua mãe, filhas, e irmãs, do que com aquelas com menor grau de parentesco (Silk, Altmann & Alberts, 2006; Silk, Alberts & Altmann, 2006).

A maior predisposição para interagir com indivíduos aparentados não se restringe apenas a parentes maternos, também há evidências de viés comportamental em função do parentesco paterno. Nas espécies que vivem em grupos multi-machos/multi-fêmeas e em que as fêmeas copulam com mais de um macho, espera-se uma alta incerteza de paternidade e das relações de parentesco. No entanto, um estudo com babuínos demonstrou que os machos adultos reconhecem entre os juvenis aqueles que são seus filhotes, ajudando-os nas disputas agonísticas ao intervir a seu favor (Buchan, Alberts, Silk & Altmann, 2003). Além da relação pai-filho, o parentesco paterno também exerce uma influência nas relações sociais entre irmãs paternas. Widdig et al. (2001), ao estudarem macacos rhesus (*M. mulatta*), e Smith, Alberts e Altmann (2003), ao estudarem babuínos (*P. cynocephalus*), demonstraram que as fêmeas catam mais as suas irmãs paternas do que as fêmeas não aparentadas.

Apesar de muitos estudos evidenciarem o alto grau de influência que o parentesco exerce sobre as relações sociais, existe uma considerável concentração desses estudos nos cercopitecóides e chimpanzés. Diante disso, estudos sobre parentesco e comportamento social em

outros grupos de primatas são de extrema relevância para a compreensão da evolução da socialidade dentro da ordem primata (Silk, 2009).

### **1.3- Relações sociais e dispersão**

Em muitas espécies de primatas há um viés sexual na frequência e distância com que os indivíduos dispersam de seus grupos natais (Pusey & Packer, 1987). Essa assimetria sexual na dispersão acarreta num elevado grau de parentesco entre os indivíduos do sexo filopátrico, o que muitas vezes se relaciona com diferenças intersexuais nas relações sociais. De um modo geral, quando as fêmeas são filopátricas e os machos dispersam de seus grupos natais, os laços afiliativos são mais fortes entre elas do que entre os machos (por exemplo, macacos-prego: Di Bitetti, 1997, cercopitecóides: Kapsalis, 2004). Já quando os machos são filopátricos e as fêmeas dispersam de seus grupos natais, interações afiliativas e associações espaciais são mais frequentes entre eles do que entre as fêmeas (por exemplo, chimpanzés: Nishida & Hiraiwa-Hasegawa, 1987; muriquis-do-norte: Strier et al., 2002).

Apesar dessa relação direta entre filopatria e afiliação não ser a regra, o padrão de dispersão tem um importante efeito sobre as relações sociais, já que ele atua na regulação das relações de parentesco e familiaridade entre os membros de um grupo social. O padrão de dispersão pode impor restrições sobre a estrutura social, uma vez que determinará se indivíduos aparentados irão conviver no mesmo grupo durante um longo período de tempo. Assim, a filopatria pode promover o estabelecimento e manutenção das relações sociais (Kappeler & van Schaik, 2002; Moore, 1992; Waser & Jones, 1983). De maneira oposta, a transferência de um indivíduo de um grupo para outro pode interromper os vínculos sociais existentes entre parentes.

Os laços sociais podem ser mantidos por um longo período de tempo não apenas através da filopatria, mas também pela dispersão paralela (ver Capítulo II-Introdução, página 30). Nas espécies que apresentam dispersão de ambos os sexos (por exemplo, *Alouatta seniculus* e *Gorilla gorilla beringei*), os grupos sociais são compostos, na sua maioria, por indivíduos não aparentados. No entanto, esses grupos sociais também podem apresentar alguns indivíduos aparentados, devido à falta ou à baixa frequência de eventos de dispersão ou à ocorrência de

dispersão paralela. Quando isso acontece, as relações sociais entre os membros do grupo podem ser mediadas de acordo com o parentesco e a familiaridade. Pope (1990) demonstrou que o parentesco afeta a duração das coalizões entre machos de bugios *A. seniculus*, e também a estabilidade das relações de dominância. Coalizões entre machos aparentados são mais duradouras do que entre não aparentados e as relações de dominância são mais estáveis entre os aparentados. Nos gorilas *G. g. beringei*, fêmeas aparentadas são mais afiliativas e menos agressivas entre si do que as fêmeas não aparentadas (Watts, 1994, 2001).

#### **1.4- Estrutura e relação sociais em *Cebus* e *Sapajus***

A maioria dos estudos que relacionam parentesco e comportamento foi realizada com primatas do Velho Mundo, especialmente primatas cercopitecóides (ver Di Fiore, 2003). Primatas neotropicais diferem marcadamente dos cercopitecóides quanto ao seu padrão de dispersão e de estrutura social. Enquanto uma característica comum dos primatas cercopitecóides é a formação de matrilineas, devido à filopatria de fêmeas, e as relações sociais são estruturadas numa hierarquia de dominância, a maioria dos gêneros de primatas neotropicais apresenta dispersão de ambos os sexos ou filopatria de machos com dispersão de fêmeas (Strier, 1994).

No entanto, há um grupo de espécies de primatas neotropicais, os gêneros *Cebus* (caiararas) e *Sapajus* (macacos-prego), que se assemelha aos primatas cercopitecóides em alguns aspectos comportamentais. De um modo geral, essas espécies apresentam filopatria de fêmeas e dispersão de machos dos grupos natais (Robinson, 1988; Di Bitetti, 1997; Fragaszy et al., 2004; Jack & Fedigan, 2004a, b). As fêmeas pertencentes ao mesmo grupo social formam fortes laços afiliativos, sendo as interações de catação e coalizões mais frequentes entre elas do que entre machos (*C. capucinus*: Fedigan, 1993; Perry, 1996, *C. olivaceus*: O'Brien, 1993, O'Brien & Robinson, 1993, *S. nigritus*: Di Bitetti, 1997; Di Bitetti & Janson, 2001). Já a estrutura das relações de dominância entre as fêmeas varia entre populações e espécies, ocorrendo tanto hierarquias lineares (*S. macrocephalus*: Izawa, 1980; *S. nigritus*: Tiddi, Aureli & Schino, 2012; *S. libidinosus*: Verderane, 2010; *C. capucinus*: Fedigan, 1993; Perry, 1996; Rose, 1994) quanto hierarquias parciais (Fragaszy et al., 2004; Izar, 2004).

Diante do padrão geral da estrutura social descrito acima para as espécies dos gêneros *Cebus* e *Sapajus*, o estudo das relações sociais numa população de macacos-prego que apresenta dispersão tanto de machos quanto de fêmeas pode trazer importantes contribuições para uma maior compreensão da influência do parentesco sobre as relações sociais, e sobre flexibilidade comportamental em primatas neotropicais.



## 2- OBJETIVO E HIPÓTESE

O objetivo deste trabalho foi descrever as relações sociais entre os indivíduos adultos em dois grupos sociais de macacos-prego (*Sapajus nigritus*), com ênfase nas relações sociais entre as fêmeas, e relacioná-las com o padrão de dispersão e parentesco.

Como sugerido por Izar et al. (2012), por meio de observações diretas, e confirmado no Capítulo II desta tese, por meio de dados genéticos, machos e fêmeas de macacos-prego no PECB dispersam de seus grupos natais. De um modo geral, dispersão e parentesco dentro de grupos sociais são relacionados. Assim, o padrão de dispersão tem importantes implicações sobre o comportamento social. Embora o padrão de dispersão possa resultar em grupos sociais formados na maioria por indivíduos não aparentados, a não dispersão por parte de alguns indivíduos ou mesmo dispersão paralela pode acarretar na co-residência de parentes (ver Capítulo II). Assim, a seguinte hipótese foi testada:

Hipótese 1: as relações sociais entre os membros dos grupos serão influenciadas pelo grau de parentesco dos indivíduos.

Previsão 1: entre as fêmeas, associação espacial e catação serão correlacionadas com o coeficiente de parentesco.

Previsão 2: indivíduos catarão e se associarão com seus parentes com uma maior frequência do que com os não parentes.

Previsão 3: ao contrário do observado em populações em que as fêmeas são filopátricas, as fêmeas adultas no PECB apresentarão uma baixa frequência de catação, pouca associação espacial e não formarão coalizões entre si.

### **3- MATERIAS E MÉTODOS**

#### **3.1- Área de estudo**

Este estudo foi realizado no núcleo São Miguel Arcanjo do Parque Estadual Carlos Botelho, cuja descrição encontra-se no Capítulo I (página 17).

#### **3.2- Grupos de estudo**

Este estudo foi conduzido com os grupos Pimenta e Testa, cuja descrição encontra-se no Capítulo II (Materiais e Métodos, página 37).

#### **3.3- Coleta de dados**

A coleta de dados foi realizada no período de janeiro de 2009 a agosto de 2010 (exceto julho de 2010, Figura 3.1). O monitoramento dos grupos de macacos-prego iniciava-se antes do nascer do sol e terminava apenas no final do dia (o que representou de 10 a 13 horas diárias de trabalho de campo). O grupo com mais horas de contato foi o grupo Pimenta (721,40 horas de contato; média mensal  $\pm$  DP =  $42,44 \pm 33,65$  horas), seguido pelo grupo Testa (458,90 horas de contato; média mensal  $\pm$  DP =  $38,24 \pm 20,03$  horas). Em alguns meses do ano não foi possível monitorar um dos grupos de macacos-prego, isso ocorreu por causa de dois fatores: 1) dificuldade de acompanhar os grupos devido à declividade da área do PECB, caracterizada pela topografia acidentada e 2) dificuldade de localização dos animais estudados, devido ao tamanho da área de vida dos grupos de macacos-prego no PECB e também devido às características da vegetação do PECB, ou seja, um dossel alto com uma alta densidade de epífitas e lianas. O grupo Pitoco foi

monitorado de maneira oportunística, o que ocasionou em apenas 89 horas de contato. Para evitar um viés no resultado em decorrência das poucas horas de contato excluímos o grupo Pitoco das análises.

O método de amostragem varredura instantânea (Altmann, 1974) foi utilizado para o registro do comportamento dos animais estudados. No total obtivemos 14.092 amostras de varredura instantânea, 8.657 do grupo Pimenta e 5.435 do grupo Testa. O registro das atividades comportamentais de cada indivíduo observado e da identidade dos indivíduos em proximidade espacial (a cada amostragem de varredura instantânea, indivíduos foram considerados em proximidade quando observados a uma distância máxima de 10 metros um do outro) foi realizado no primeiro minuto a intervalos de 5 minutos. As atividades comportamentais registradas pelo método de varredura instantânea foram: 1) alimentação, 2) descanso, 3) deslocamento, 4) socialização, 5) forrageamento e 6) outros. O registro de eventos como cópula, catação, agressão, coalizão, encontro intergrupar e partilha de alimento foi feito através de amostragem ad libitum. Para todas as atividades sociais, também foi anotada a identidade dos indivíduos participantes e a direção do comportamento.

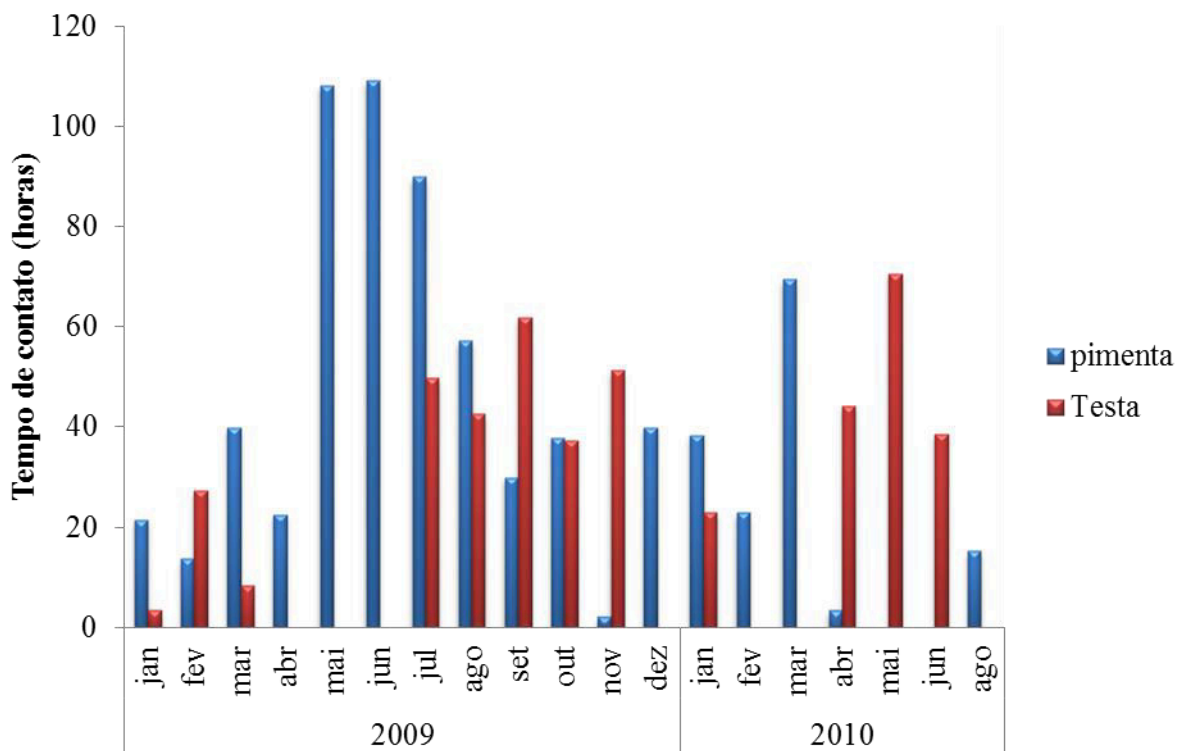


Figura 3.1. Tempo de contato mensal (horas) por grupo social estudado no PECB.

### 3.4- Análise dos dados comportamentais

Para analisar as relações sociais entre os indivíduos adultos, utilizamos um índice de associação espacial (índice de associação simple ratio, Cairns & Schwager, 1987). Índices de associações estimam a proporção de tempo de observação em que um par de indivíduos foi observado se associando, cujos valores variam de zero (nunca foram observados se associando) a um (sempre que observados estavam associados). O índice de associação simple ratio foi calculado para cada díade (por exemplo, indivíduos A e B) através do número de associações da díade A-B dividido pela soma do número de observações em que o indivíduo A estava presente sem B, mais o número de observações em que o indivíduo B estava presente sem A, mais o número de observações em que díade A-B estava associada.

Indivíduos foram considerados associados espacialmente quando observados em proximidade em pelo menos uma amostra de varredura instantânea durante períodos de 30 minutos. Assim, num período de 30 minutos, se o indivíduo A foi observado mais de uma vez em proximidade com o indivíduo B, ou seja, em mais de uma amostra de varredura instantânea, consideramos apenas uma ocorrência. O mesmo critério foi adotado para considerar quando A foi observado sem B, e B sem A. O índice de associação foi calculado através do programa SOCPROG (Whitehead, 2009).

As relações sociais também foram avaliadas em relação a interações de catação e interações agonísticas. Nós estimamos a taxa de catação e a taxa de agonismo para cada díade dividindo a frequência de interação social (catação ou agonismo) pelo número de vezes em que a díade foi observada em proximidade. Para a taxa de catação e a taxa de agonismo não consideramos a direção da interação. Para a demonstração da direção do comportamento, utilizamos a frequência absoluta das interações, sendo organizadas numa matriz assimétrica.

Para a visualização gráfica das associações e interações construímos sociogramas das redes sociais com o programa Netdraw (Borgatti, 2002). Uma rede social é composta por um conjunto de vértices, neste estudo representados por indivíduos, e arcos, que são as ligações entre os vértices, representados pelas associações ou interações. A análise de redes sociais (social network analysis) é um conjunto de métodos que permite a descrição, quantificação e

comparação estatística das relações sociais (Croft, James & Krause, 2008; Sueur, Jacobs, Amblard, Petit & King, 2011).

Utilizamos duas medidas de rede social para verificar a centralidade dos indivíduos dentro da rede construída com base nos índices de associação: 1) força (strength), que é a soma de todos os valores do índice de associação de um indivíduo com os outros membros da rede social; 2) centralidade de autovetor (eigenvector centrality), que é o primeiro autovetor da matriz do índice de associação. O indivíduo com alto valor na medida força está associado com muitos indivíduos e/ou possui associações muito fortes com alguns indivíduos. Um alto valor de centralidade de autovetor indica que um indivíduo possui um papel central dentro da rede, ou por possuir fortes associações com muitos indivíduos ou pelo fato de estar associado a indivíduos centrais.

Para testar a hipótese de que não havia diferença entre associações de indivíduos do mesmo sexo e associações entre indivíduos de sexos opostos, e também de que não havia diferença entre interações sociais (catação e agressão) de indivíduos do mesmo sexo e de indivíduos de sexos opostos realizamos o teste Mantel, com 1000 permutações. Para o teste bicaudal, se  $0,025 < P < 0,975$ , nós aceitamos a hipótese nula de que não há diferença entre associações intra e interclasse (Whitehead, 2008). As análises foram realizadas com o programa SOCPROG (Whitehead, 2009).

As frequências de catações e interações agonísticas observadas foram comparadas com frequências esperadas, calculadas de acordo com a distribuição do número de díades. As frequências esperadas foram calculadas utilizando a proporção entre a frequência de díades possíveis para cada tipo de díade (M-M, M-F e F-F) em relação à frequência total de díades possíveis. Comparações entre a frequência observada e esperada foram realizadas através do teste Qui-quadrado ( $\chi^2$ ) no programa BioEstat 3.0 (Ayres et al., 2003).

Empregamos o método Árvores de Dominância (Izar, Ferreira & Sato, 2006) para determinar as relações de dominância entre as fêmeas e entre os machos, e analisar a estrutura de dominância dos grupos estudados. Para investigar se as medidas de força e centralidade de autovetor estavam relacionadas com a posição dos indivíduos na hierarquia de dominância, realizamos o teste de correlação de Spearman. Conduzimos o mesmo teste para analisar se o índice de associação espacial de cada fêmea com o macho alfa estava relacionado com a posição da fêmea na hierarquia de dominância. Além disso, para cada macho calculamos um índice de associação médio com fêmeas e o correlacionamos com a posição do macho na hierarquia de

dominância. Os testes de correlação de Spearman foram realizados somente para as fêmeas do grupo Pimenta, e para os machos do grupo Testa. Neste trabalho, a posição mais alta na hierarquia de dominância é representada pelo valor 1, assim, um coeficiente de correlação negativo indica que quanto mais alta a posição na hierarquia de dominância maior é a associação espacial com o macho alfa. Usamos um teste de correlação não paramétrico devido ao tamanho reduzido das amostras. O teste de correlação de Spearman foi realizado no programa SPSS 13.0, e considerado um nível de significância de 5%.

### 3.5- Parentesco

Para verificar uma possível influência do parentesco sobre as associações espaciais e interações de catação realizamos o teste de correlação de matriz  $\tau$  Kr entre os valores do coeficiente de parentesco (rML) com os valores dos índices de associação, e com a taxa de catação. O teste de correlação de matriz  $\tau$  Kr foi realizado com matrizes contendo todos os indivíduos e matrizes somente com fêmeas. Utilizamos o programa MatrixtesterPrj (Hemelrijk, 1990), e os testes foram realizados com 2000 permutações, e com um nível de significância de 5%. Além do coeficiente de parentesco calculado para cada díade, também utilizamos a classificação das díades em aparentadas e não aparentadas para verificar a relação entre parentesco e associações, e parentesco e interações.

Os métodos para obtenção, extração e amplificação de DNA, e também as análises genéticas que possibilitaram a obtenção do coeficiente de parentesco e distinção das díades em aparentadas e não aparentadas estão disponíveis no Capítulo II (Materiais e Métodos, e Resultados). As díades que apresentaram um valor de  $P < 0,05$  no teste de confronto de hipóteses, sendo classificadas como aparentadas foram: OL-RU e AN-BG, para díades de fêmeas, e TE-SN, para díades de machos (ver Capítulo II-Resultados, páginas 49-52). Em relação às díades macho-fêmea, o programa ML-RELATE (Kalinowski et al., 2006) indicou a categoria de parentesco meio-irmãos como a mais provável para as díades SN-BG e BN-EL. No entanto, ao confrontarmos a hipótese da relação mais provável com a hipótese alternativa de que os

indivíduos não são aparentados não obtivemos um resultado significativo ( $P < 0,05$ ). Assim, essas duas díades foram classificadas como não aparentadas.

## 4- RESULTADOS

### 4.1- Distância interindividual

Analisando somente as associações entre os indivíduos adultos, calculamos as medidas de força e centralidade para cada indivíduo. No grupo Pimenta, BN, o macho alfa, foi o indivíduo que apresentou o maior valor nas medidas de força e centralidade de autovetor (Figura 3.2), seguido pela fêmea adulta OL. O mesmo padrão foi observado no grupo Testa, o macho alfa, TE, foi o indivíduo que apresentou o maior valor nas medidas de força e centralidade de autovetor, seguido por uma fêmea adulta, RT (Figura 3.2).

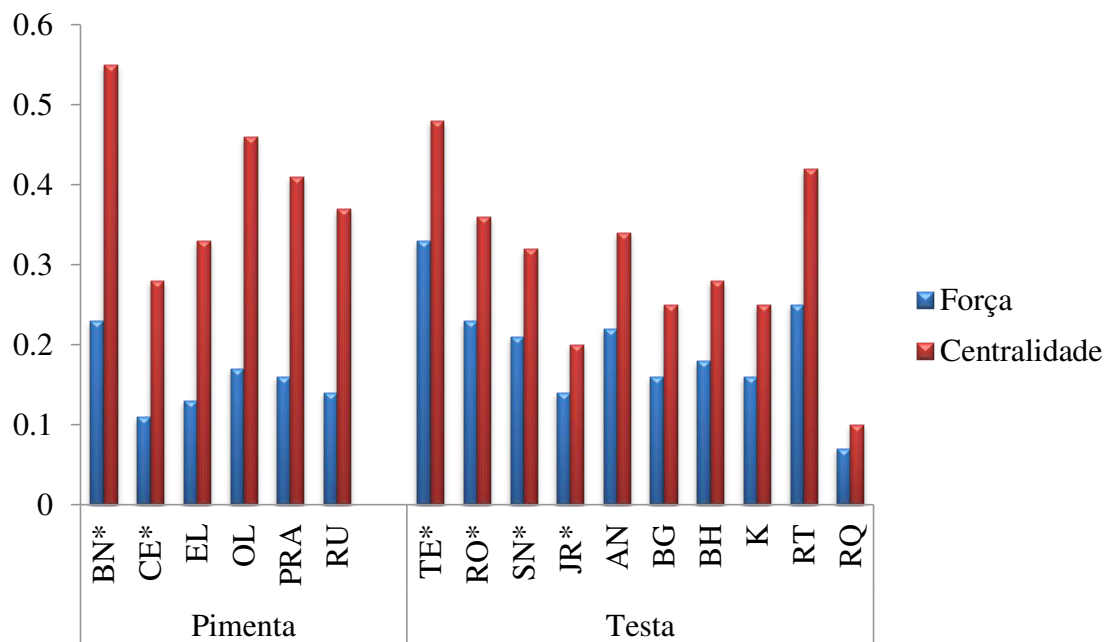


Figura 3.2. Medidas de força e centralidade dos indivíduos adultos de dois grupos, Pimenta e Testa, de macacos-prego do Parque Estadual Carlos Botelho (macho adulto indicado com \*).



Em ambos os grupos estudados, a rede social foi formada por fracas associações entre os indivíduos e não houve a formação de agrupamentos claramente definidos (Figura 3.3 e 3.4). Apesar disso, associações intersexuais foram significativamente mais frequentes do que associações intrasexuais (Pimenta:  $r = -0,48$ ,  $p = 0,00$ ; Testa:  $r = -0,28$ ,  $p = 0,01$ ). Díades formadas por machos e fêmeas passam mais tempo se associando do que díades compostas por indivíduos do mesmo sexo (Tabela 3.1). Em ambos os grupos, a díade que apresentou a associação mais forte foi composta pelo macho dominante e uma fêmea (Pimenta: BN-OL, Testa: TE-RT, Figuras 3.3 e 3.4).

Tabela 3.1. Valores da média ( $\pm$  DP) e mediana do índice de associação das díades entre machos, entre machos e fêmeas, e entre fêmeas de dois grupos de macacos-prego do PECB.

	Díades	N	Média ( $\pm$ DP)	Mediana
Pimenta	M-M	1	0,01*	
	M-F	8	0,04 ( $\pm$ 0,02)	0,04
	F-F	6	0,02 ( $\pm$ 0,01)	0,03
	Todas	15	0,03 ( $\pm$ 0,02)	0,03
Testa	M-M	6	0,02 ( $\pm$ 0,01)	0,03
	M-F	24	0,03 ( $\pm$ 0,02)	0,03
	F-F	15	0,01 ( $\pm$ 0,01)	0,02
	Todas	45	0,02 ( $\pm$ 0,02)	0,02

N = número de díades, M = macho adulto, F = fêmea adulta. \*Valor do índice de associação da díade Benjamim-Ceni.

Associações entre fêmeas foram fracas, sendo que a maioria das díades apresentou valores abaixo da média grupal (Figuras 3.3 e 3.4). A díade formada pelas fêmeas aparentadas RU-OL, do grupo Pimenta, não apresentou forte associação espacial (Figura 3.3). Já a díade das fêmeas aparentadas AN-BG, do grupo Testa, apresentou valor do índice de associação acima da média grupal (Figura 3.4). Além disso, não houve correlação entre os valores dos índices de associação com os valores dos coeficientes de parentesco, quando analisamos todos os indivíduos (Pimenta:  $\tau_{Kr} = 0,02$ ,  $p_r = 0,51$ ; Testa:  $\tau_{Kr} = -0,28$ ,  $p_l = 0,06$ ; Tabelas 3.2 e 3.3) e somente as díades de fêmeas (Pimenta:  $\tau_{Kr} = 0,54$ ,  $p = 0,17$ ; Testa:  $\tau_{Kr} = -0,06$ ,  $p_l = 0,46$ ). Entre os machos, a díade aparentada TE-SN apresentou valor do índice de associação abaixo da média grupal (Figura 3.4).

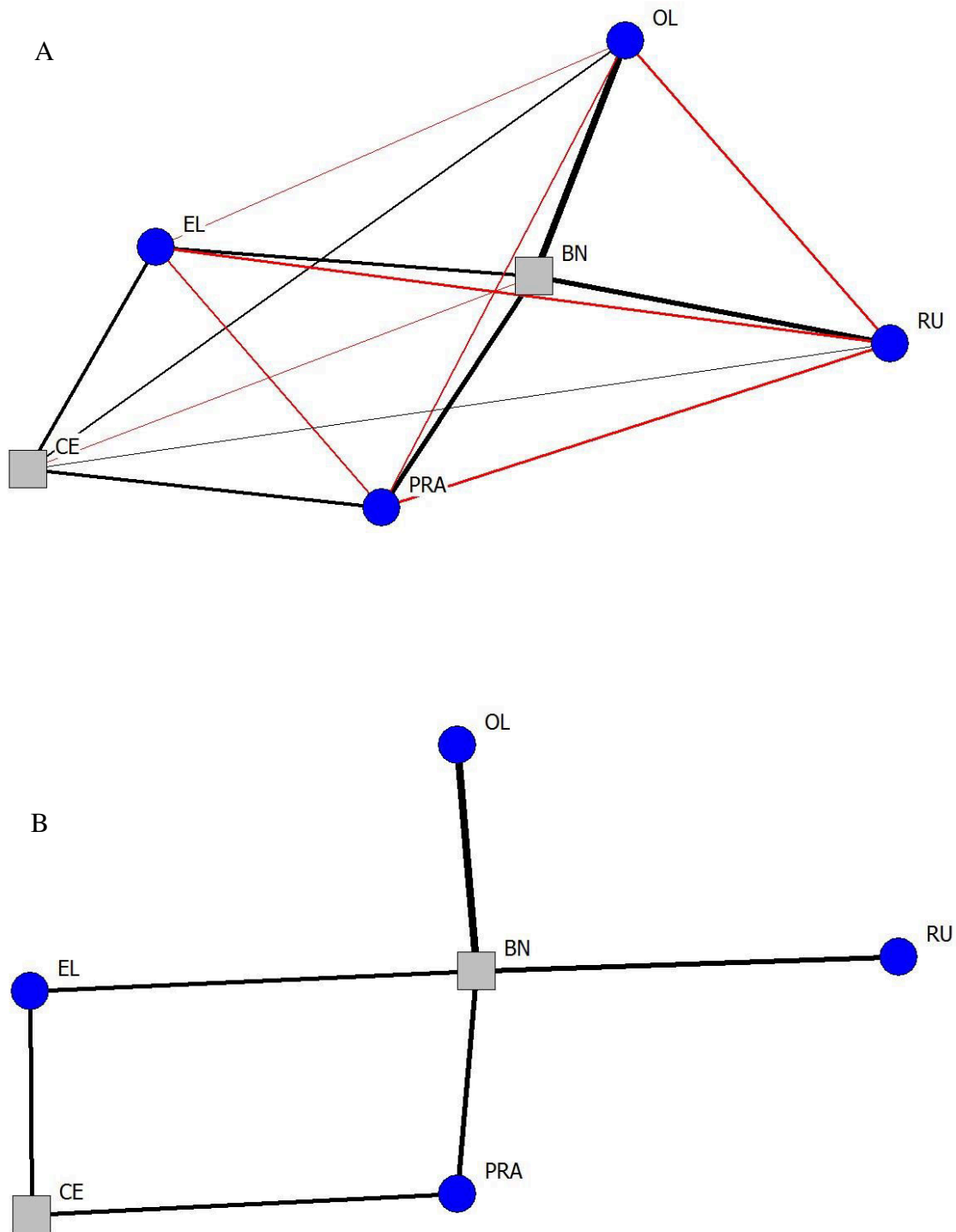


Figura 3.3. (A) Sociograma do grupo Pimenta com todas as associações observadas. (B) Sociograma composto por associações com valores maiores que a média grupal (associações > 0,03).  $\square$  = macho adulto,  $\bullet$  = fêmea adulta. As linhas vermelhas representam as associações intrasexuais (M-M e F-F), e as linhas pretas representam as associações intersexuais (M-F). Os valores dos índices de associação são representados pela espessura das linhas.

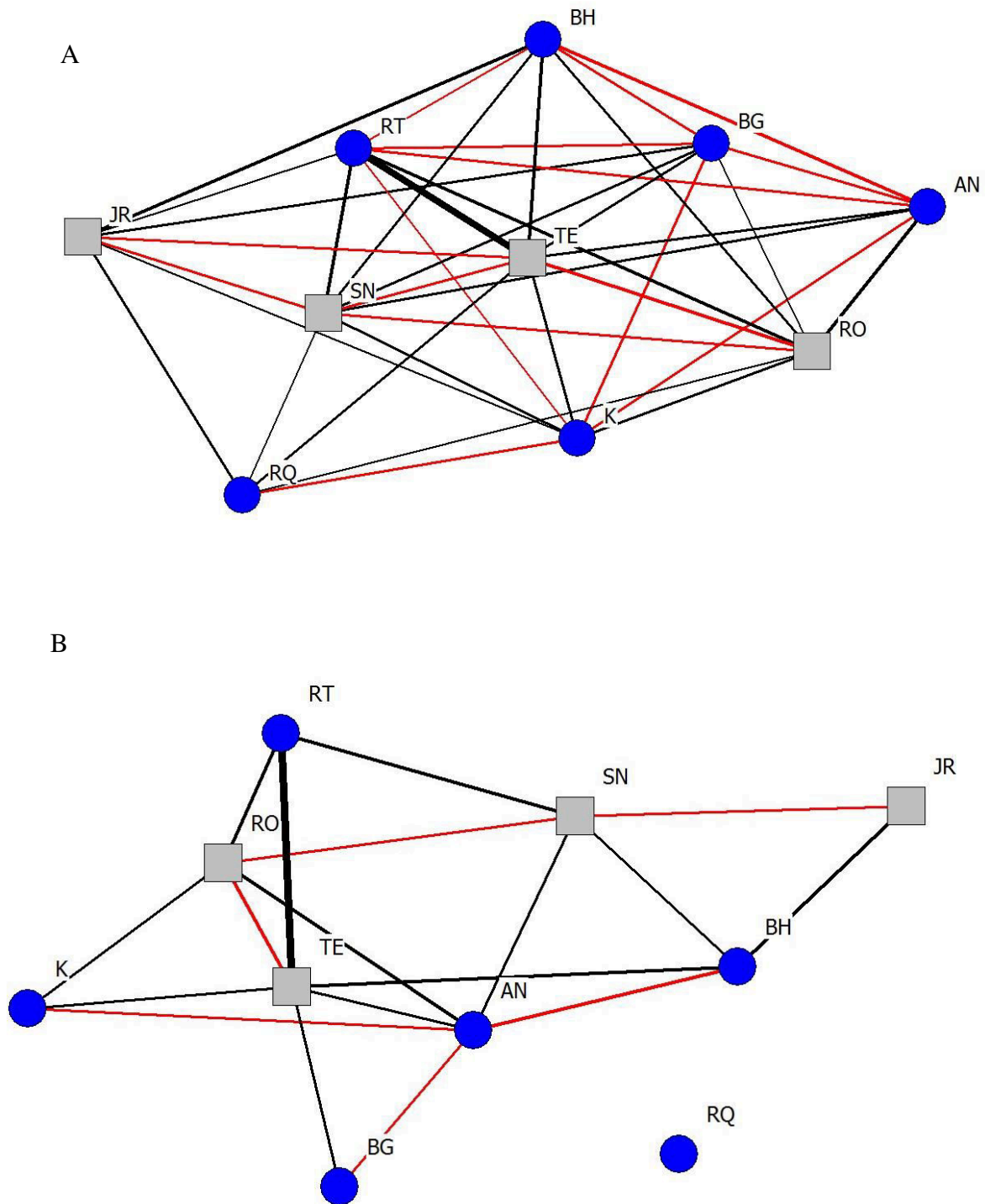


Figura 3.4. (A) Sociograma do grupo Testa com todas as associações observadas. (B) Sociograma composto por associações com valores maiores que a média grupal (associações > 0,02). ■ = macho adulto, ● = fêmea adulta. As linhas vermelhas representam as associações intrassexuais (M-M e F-F), e as linhas pretas representam as associações intersexuais (M-F). Os valores dos índices de associação são representados pela espessura das linhas.

Tabela 3.2. Matriz com os valores do coeficiente de parentesco (parte superior da matriz, destacada em cinza) e índice de associação (parte inferior da matriz) entre os indivíduos do grupo Pimenta.

	<b>BN</b>	<b>CE</b>	<b>EL</b>	<b>OL</b>	<b>PRA</b>	<b>RU</b>
<b>BN</b>		0,03	0,15	0,00	0,05	0,00
<b>CE</b>	0,01		0,00	0,04	0,00	0,00
<b>EL</b>	0,04	0,04		0,00	0,07	0,23
<b>OL</b>	0,08	0,02	0,01		0,00	0,66
<b>PRA</b>	0,05	0,04	0,02	0,02		0,00
<b>RU</b>	0,05	0,01	0,03	0,03	0,03	

machos adultos em negrito.

Tabela 3.3. Matriz com os valores do coeficiente de parentesco (parte superior da matriz, destacada em cinza) e índice de associação (parte inferior da matriz) entre os indivíduos do grupo Testa.

	<b>TE</b>	<b>RO</b>	<b>SN</b>	<b>AN</b>	<b>BG</b>	<b>BH</b>	<b>RQ</b>	<b>RT</b>
<b>TE</b>		0,08	0,40	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<b>RO</b>	0,04		0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<b>SN</b>	0,02	0,03		0,03	0,14	0,00	0,00	0,00
<b>AN</b>	0,03	0,04	0,03		0,50	0,00	0,18	0,10
<b>BG</b>	0,03	0,01	0,02	0,03		0,00	0,03	0,00
<b>BH</b>	0,04	0,02	0,03	0,04	0,02		0,00	0,00
<b>RQ</b>	0,02	0,01	0,01	0,00	0,00	0,00		0,00
<b>RT</b>	0,10	0,04	0,04	0,02	0,02	0,01	0,00	

machos adultos em negrito.

#### 4.2- Catações

Foram registradas 211 interações de catação, 57% (N=121) observadas no grupo Pimenta e 43% (N=90) no grupo Testa. No grupo Pimenta, 61% (N = 74) das interações de catação foram

entre adultos e imaturos (subadultos, juvenis e infantes), 17% (N = 20) entre adultos, 21% (N = 26) entre imaturos, e em 1% (N = 1) das interações não foi possível identificar um dos interagentes. Entre os adultos, 75% (N = 15) das interações foram entre machos e fêmeas, e 25% (N = 5) entre fêmeas.

A maioria das interações de catação no grupo Testa foi entre adultos e imaturos, 56% (N = 50). As interações entre os adultos totalizaram 23% (N = 21), entre os imaturos 13% (N = 12), e em 8% (N = 7) das interações não foi possível identificar um dos interagentes. Entre os adultos, das 21 interações de catação: 86% (N = 18) foram entre machos e fêmeas, e 14% (N = 3) entre fêmeas.

No grupo Pimenta houve tendência para catações entre machos e fêmeas serem acima do esperado com base na distribuição do número de díades ( $\chi^2 = 5,41$ , gl = 2, p = 0,07; Tabela 3.4). No grupo Testa, a frequência de catações entre machos e fêmeas foi acima do esperado com base na distribuição do número de díades ( $\chi^2 = 9,21$ , gl = 2, p = 0,01; Tabela 3.4).

Tabela 3.4. Frequência observada e esperada das interações de catação entre machos, entre machos e fêmeas, e entre fêmeas de dois grupos de macacos-prego do PECEB.

	Díades	Observado	Esperado	Resíduo
Pimenta	M-M	0	1,43	-1,43
	M-F	15	10,00	5,00
	F-F	5	8,57	-3,57
Testa	M-M	0	2,80	-2,80
	M-F	18	11,20	6,80
	F-F	3	7,00	-4,00

M = macho adulto, F = fêmea adulta.

Em ambos os grupos, não observamos diferença significativa ao compararmos a taxa de catação das díades compostas por indivíduos adultos do mesmo sexo (M-M, F-F) com díades compostas por indivíduos de sexo opostos (M-F) (Pimenta:  $r = 0,07$ , p = 0,60; Testa:  $r = -0,17$ , p = 0,14; Tabela 3.5). Além disso, não houve correlação entre os valores das taxas de catação com os valores dos coeficientes de parentesco (Pimenta:  $\tau_{Kr} = -0,26$ ,  $p_1 = 0,15$ ; Testa:  $\tau_{Kr} = -0,22$ ,  $p_1$

= 0,16; Tabela 3.6 e 3.7). Também, não observamos correlação entre os valores das taxas de catação das díades de fêmeas com os valores dos coeficientes de parentesco (Pimenta:  $\tau_{Kr} = 0,20$ ,  $p_r = 0,41$ ; Testa:  $\tau_{Kr} = -0,45$ ,  $p_l = 0,22$ ).

Tabela 3.5. Valores da média ( $\pm$  DP) e mediana da taxa de catação das díades entre machos, entre machos e fêmeas, e entre fêmeas de dois grupos de macacos-prego do PECB.

	Díades	N	Média ( $\pm$ DP)	Mediana
Pimenta	M-M	1	0	0
	M-F	8	0,04 ( $\pm 0,05$ )	0,02
	F-F	6	0,06 ( $\pm 0,05$ )	0,07
Testa	M-M	6	0	0
	M-F	24	0,06 ( $\pm 0,13$ )	0,00
	F-F	15	0,03 ( $\pm 0,09$ )	0,00

N = número de díades, M = macho adulto, F = fêmea adulta.

Tabela 3.6. Matriz com os valores do coeficiente de parentesco (parte superior da matriz, destacado em cinza) e taxa de catação (parte inferior da matriz) entre os indivíduos do grupo Pimenta.

	<b>BN</b>	<b>CE</b>	EL	OL	PRA	RU
<b>BN</b>		0,03	0,15	0,00	0,05	0,00
<b>CE</b>	0,00		0,00	0,04	0,00	0,00
EL	0,00	0,14		0,00	0,07	0,23
OL	0,11	0,00	0,00		0,00	0,66
PRA	0,00	0,03	0,00	0,08		0,00
RU	0,05	0,00	0,12	0,08	0,06	

machos adultos em negrito.

Tabela 3.7. Matriz com os valores do coeficiente de parentesco (parte superior da matriz, destacado em cinza) e taxa de catação (parte inferior da matriz) entre os indivíduos do grupo Testa.

	<b>TE</b>	<b>RO</b>	<b>SN</b>	AN	BG	BH	RQ	RT
<b>TE</b>		0,08	0,40	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<b>RO</b>	0,00		0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<b>SN</b>	0,00	0,00		0,03	0,14	0,00	0,00	0,00
AN	0,08	0,00	0,00		0,50	0,00	0,18	0,10
BG	0,00	0,50	0,00	0,00		0,00	0,03	0,00
BH	0,18	0,20	0,00	0,15	0,00		0,00	0,00
RQ	0,07	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00		0,00
RT	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,33	0,00	

machos adultos em negrito.

### 4.3- Interações agonísticas

No total, observamos 434 interações agonísticas durante o período de estudo (197 no grupo Pimenta e 237 no grupo Testa), a maioria foi de interações em que não foi possível reconhecer a identidade ou a classe sexo-etária dos interagentes, 67% (N=289). Em apenas 33% (N=144) das interações foi possível reconhecer a identidade ou a classe sexo-etária dos indivíduos envolvidos.

A taxa de interações agonísticas no grupo Pimenta foi de 0,27 interações/hora de observação. Das 77 interações cujos interagentes foram identificados: 40% (N =31) foram entre adultos e imaturos (subadulto, juvenis e infantes), 39% (N = 30) entre adultos, e 21% (N = 16) entre imaturos. Entre os adultos, 40% (N = 12) das interações foram entre machos, 13% (N = 4) entre machos e fêmeas, e 47% (N = 14) entre fêmeas. Apenas um evento de coalizão foi observado, as fêmeas OL e PRA ameaçaram outra fêmea, RU. Como no grupo Pimenta há apenas uma díade de machos (BN-CN), e em todas as interações agonísticas entre os machos, CN foi o receptor da agressão, decidimos excluí-los da análise de dominância (Tabela 3.8). A análise de dominância realizada somente entre as fêmeas adultas detectou uma hierarquia linear de

dominância, sendo OL a fêmea mais dominante (Figura 3.5). Das 11 díades fêmea-fêmea, 55% foram entre PRA e RU, sendo PRA a agente em todas as interações, e nenhuma das interações envolveu contexto de competição alimentar.

Tabela 3.8. Interações agonísticas entre indivíduos adultos do grupo Pimenta.

Ator/Receptor	<b>BN</b>	<b>CN</b>	<b>OL</b>	<b>RU</b>	<b>EL</b>	<b>PRA</b>
<b>BN</b>		12	2	1	0	0
<b>CN</b>	0		0	1	0	0
<b>OL</b>	0	0		3	0	1
<b>RU</b>	0	0	0		1	0
<b>EL</b>	0	0	0	0		0
<b>PRA</b>	0	0	0	6	0	

machos adultos em negrito.

três interações agonísticas não foram incluídas na matriz, pois um dos interagentes da díade foi identificado apenas pelo sexo.

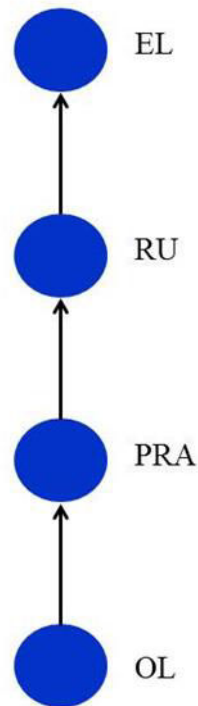


Figura 3.5. Árvore de dominância entre as fêmeas adultas do grupo Pimenta.



A frequência de interação agonística entre machos foi acima do esperado com base na distribuição do número de díades ( $\chi^2 = 53,6$ ,  $gl = 2$ ,  $p = 0$ ; Tabela 3.9). Apesar de não observamos diferença significativa ao compararmos a taxa de interação agonística das díades compostas por indivíduos adultos do mesmo sexo (M-M, F-F) com díades compostas por indivíduos de sexo opostos (M-F), houve tendência para a taxa de interação agonística intrasexual ser maior do que a intersexual (teste Mantel:  $r = 0,40$ ;  $P = 0,93$ ; Tabela 3.10).

No grupo Testa, a taxa de interações agonísticas foi de 0,52 interações/hora de observação. Em 69 interações foi possível identificar pelo menos a classe-sexo etária dos interagentes: 42% (N = 29) foram entre adultos e imaturos (subadultos, juvenis e infantes), 45% (N = 31) entre adultos, e 13% (N = 9) entre imaturos. Entre os adultos, 65% (N = 20) das interações foram entre machos, 19% (N = 6) entre machos e fêmeas, e 16% (N = 5) entre fêmeas. Apenas um evento de coalizão foi observado, as fêmeas adultas AN e RQ ameaçaram a fêmea adulta K. A frequência de interação agonística entre machos foi acima do esperado com base na distribuição do número de díades ( $\chi^2 = 68,85$ ;  $gl = 2$ ,  $p = 0,00$ ; Tabela 3.9), e a taxa de interação agonística intrasexual foi significativamente maior do que a taxa de interação intersexual (teste Mantel:  $r = 0,35$ ;  $p = 0,99$ ; Tabela 3.10).

Tabela 3.9. Frequência observada e esperada das interações agonísticas entre machos, entre machos e fêmeas, e entre fêmeas de dois grupos de macacos-prego do PECB.

	Díades	Observado	Esperado	Resíduo
Pimenta	M-M	12	2,14	9,86
	M-F	4	15,00	-11,00
	F-F	14	12,86	1,14
Testa	M-M	20	4,13	15,87
	M-F	6	16,53	-10,53
	F-F	5	10,33	-5,33

N = número de díades, M = macho adulto, F = fêmea adulta.

Tabela 3.10. Valores da média ( $\pm$  DP) e mediana da taxa de interação agonística das díades entre machos, entre machos e fêmeas, e entre fêmeas de dois grupos de macacos-prego do PECB.

Grupos	Díades	N	Média ( $\pm$ DP)	Mediana
Pimenta	M-M	1	1,00*	-
	M-F	8	0,05 ( $\pm$ 0,12)	0,00
	F-F	6	0,13 ( $\pm$ 0,14)	0,10
Testa	M-M	6	0,26 ( $\pm$ 0,18)	0,28
	M-F	24	0,02 ( $\pm$ 0,05)	0,00
	F-F	15	0,05 ( $\pm$ 0,14)	0,00

N = número de díades, M = macho adulto, F = fêmea adulta.

Devido ao número reduzido de díades de fêmeas que foram observadas interagindo de forma agonística, a análise de dominância foi realizada somente entre os machos (Tabela 3.11). Entre os machos, observamos uma hierarquia de dominância linear, sendo TE o macho alfa (Figura 3.6).

Tabela 3.11. Interações agonísticas entre indivíduos adultos do grupo Testa.

Ator/Receptor	<b>TE</b>	<b>RO</b>	<b>SN</b>	<b>JR</b>	AN	BG	BH	RQ	RT	K
<b>TE</b>		4	5	2	1	0	1	0	0	0
<b>RO</b>	0		3	0	0	0	1	0	0	0
<b>SN</b>	0	0		3	0	0	0	0	0	0
<b>JR</b>	0	0	0		0	0	0	0	0	0
AN	0	0	0	0		0	0	0	0	1
BG	0	0	0	0	0		0	0	0	0
BH	0	0	1	0	0	0		0	0	0
RQ	0	0	0	0	0	0	0		0	1
RT	0	0	0	0	0	0	0	0		0
K	0	0	0	0	0	0	0	0	0	

machos adultos em negrito.

cinco interações agonísticas não foram incluídas na matriz, pois os interagentes da díade foram identificados apenas pelo sexo.

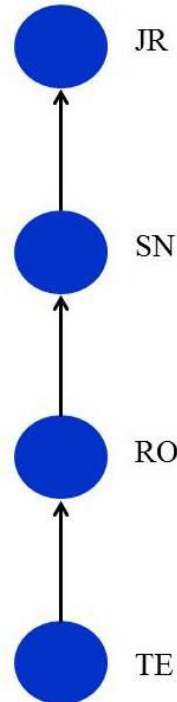


Figura 3.6. Árvore de dominância entre os machos adultos do grupo Testa.

#### 4.4- Correlações: hierarquia de dominância, associações espaciais e medidas de rede social

No grupo Pimenta, houve uma correlação negativa estatisticamente significativa entre a posição da fêmea na hierarquia de dominância e os valores do índice de associação espacial das fêmeas com o macho alfa ( $r_s = -0,95$ ;  $p = 0,05$ ). Tanto a medida de força quanto centralidade de autovetor de cada fêmea se correlacionou com a sua posição na hierarquia de dominância (força x “status” social:  $r_s = -1$ ;  $p = 0,00$ ; centralidade de autovetor x “status” social:  $r_s = -1$ ;  $p = 0,00$ ).

No grupo Testa, houve correlação entre o índice de associação médio de cada macho com fêmeas e a posição dele na hierarquia de dominância ( $r_s = -0,95$ ;  $p = 0,05$ ). As medidas de força e centralidade de autovetor de cada macho se correlacionaram com a posição deles na hierarquia de dominância (força x “status” social:  $r_s = -1$ ;  $p = 0,00$ ; centralidade de autovetor x “status” social:  $r_s = -1$ ;  $p = 0,00$ ).

## 5- DISCUSSÃO

### 5.1- Relações sociais entre fêmeas

Os resultados de associações espaciais e interações sociais indicaram que as fêmeas adultas dos dois grupos de macacos-prego estudados no PECB não formam fortes relações afiliativas entre si, corroborando o padrão observado nos estudos anteriores (Izar, 2004; Izar et al., 2009; Izar et al., 2012). Além de serem contrários aos observados em outras populações de *Sapajus* (Di Bitetti, 1997; Izar et al., 2012; Janson et al., 2012; Tiddi et al., 2012) e também de *Cebus* (Fedigan, 1993; Fragaszy et al., 2004; Manson, Rose, Perry & Gros-Louis, 1999; Perry, 1996). Segundo Izar et al. (2012), a fraca relação social estabelecida entre as fêmeas é uma consequência do tipo de regime competitivo por alimentos a qual estão submetidas no PECB. Esta explicação se fundamenta nos modelos socioecológicos (Wrangham, 1980; van Schaik, 1989; Sterck et al., 1997; Koenig, 2002; Isbell, 2004), e tem como principal premissa que a disponibilidade e distribuição de recursos alimentares são os principais fatores que modulam as relações sociais de fêmeas. A população de *S. nigritus* do PECB se encontra sob condições ecológicas que não propiciam a formação de coalizões entre fêmeas (Izar, 2004; Izar et al. 2012), o que implica na dispersão de fêmeas (ver Capítulo II).

Associações espaciais e interações afiliativas intragrupoais entre as fêmeas normalmente são mais frequentes quando elas são filopátricas do que quando dispersam. Uma explicação proximal para esse padrão é que a filopatria resulta na maior familiaridade entre as fêmeas filopátricas do que as fêmeas dispersoras, e conseqüentemente, facilita a formação de laços afiliativos. Familiaridade e reconhecimento fenotípico são os dois mecanismos propostos para o reconhecimento de parentes em primatas (Silk, 2009). O reconhecimento fenotípico não requer aprendizagem e convivência com parentes, sendo que o reconhecimento se baseia em odores, características vocais e aparência física (revisito por Widdig, 2007). Embora alguns autores considerem que esse mecanismo possa atuar no reconhecimento de parentes, enviesando as interações sociais para parentes (por exemplo, Widdig et al., 2001), muitos estudos têm produzido resultados contraditórios quanto à sua atuação (revisito por Silk, 2009). Diante disso,

muitos autores consideram familiaridade como o principal mecanismo (exemplo, Rendall, 2004). Smith et al. (2003) propuseram que indivíduos são familiares através de dois processos: compartilhar a mesma mãe e/ou o mesmo ambiente social. Assim, a familiaridade entre dois indivíduos requer que eles tenham convivido juntos durante um período crítico do desenvolvimento deles, ou tenham convivido juntos durante um longo período de tempo.

Apesar da dispersão paralela supostamente ter sido responsável pela co-residência da díade OL-RU no grupo Pimenta, dispersão paralela parece não ser um fenômeno comum no PECB, tanto pela ausência de observações, como pela baixa frequência de díades aparentadas dentro dos grupos sociais. Assim, a dispersão de fêmeas explicaria, pelo menos em parte, a baixa frequência de interações afiliativas entre elas no PECB (Izar, 2004; Izar et al., 2012). O fato das fêmeas dispersarem de seus grupos natais resultaria em grupos formados por fêmeas que não cresceram juntas, sendo pouco familiares. Além disso, possivelmente elas realizam dispersão secundária, o que dificultaria o estabelecimento e manutenção de fortes relações afiliativas. O estudo de Jack (2003) fornece um bom exemplo de como familiaridade pode influenciar nas relações afiliativas. Apesar dos machos caiararas dispersarem de seus grupos natais, eles mantêm fortes laços sociais através de dispersão paralela. A autora observou que as díades de machos adultos que possuíam as relações afiliativas mais fortes eram compostas por indivíduos que co-residiram por um longo período juntos. No entanto, não foi apenas o tempo de co-residência um importante fator na formação de relações afiliativas, pois uma das díades com um longo período de co-residência foi altamente cooperativa, mas não foi afiliativa. Curiosamente, os indivíduos que compunham essa díade não emigraram do mesmo grupo natal, o que se supõe que eles não conviveram juntos durante a juventude.

Assim, o padrão de dispersão pode explicar padrões gerais de relações sociais entre diferentes espécies e populações, já que afeta o grau de parentesco e familiaridade entre os membros de um grupo social (Strier, 2008). Ao realizar comparações das relações de catação entre fêmeas de espécies que possuem diferentes padrões de dispersão (filopatria de fêmeas/dispersão de machos, filopatria de machos/dispersão de fêmeas, e dispersão de ambos os sexos), Matsuda, Tuuga, Bernard e Furuichi (2012) observaram padrões similares na rede social de catação nas espécies que apresentam dispersão de fêmeas. No geral, as redes de catação para essas espécies são fracas, ao contrário das espécies com filopatria de fêmeas, nas quais as redes são fortes e estáveis.

Embora o parentesco seja evocado para explicar padrões gerais de relação social, pouco se sabe sobre sua influência no comportamento individual, principalmente em espécies de primatas neotropicais. Neste trabalho, não encontramos nenhuma relação entre associação espacial e coeficiente de parentesco. Além disso, as díades que foram estatisticamente consideradas como aparentadas, AN-BG no grupo Testa, OL-RU no grupo Pimenta, não apresentaram relações afiliativas fortes. Esses resultados se opõem ao da população de *S. nigritus* do Parque Nacional do Iguaçu/Argentina, já que as fêmeas aparentadas tendem a se ajudar durante interações agonísticas e preferencialmente catam umas às outras (Janson et al., 2012; Tiddi et al., 2012). No entanto, em um população semi-livre, Ferreira, Izar e Lee (2006) não observaram nenhuma influência do parentesco materno sobre a formação de coalizões.

Como mencionado anteriormente, o regime competitivo por alimentos ao qual estão submetidas as fêmeas no PECB não propicia a formação de coalizões entre elas. Diante dessa situação, parentesco e “status” social podem não ter uma influência tão grande sobre as relações sociais, e o estabelecimento das relações torna-se independente desses fatores. Além disso, nosso desconhecimento da real relação de parentesco entre os indivíduos das díades (mãe-filha, irmãs, avó-neta, etc.), classificando-os somente como aparentados, e a falta de uma perspectiva histórica da vida desses indivíduos são dois fatores importantes a ser considerados na interpretação dos nossos resultados. Por exemplo, o fato das fêmeas serem aparentadas não implica que elas sejam familiares, pois indivíduos com idades muito distantes podem não ter convivido durante um longo período de tempo juntos. Assim, a ausência dessas informações torna a interpretação dos resultados limitada e menos conclusiva.

Embora tenhamos identificado uma hierarquia de dominância linear entre as fêmeas no grupo Pimenta, esse resultado deve ser interpretado com cautela, pois ele foi gerado através de poucas interações agonísticas, o que pode representar um simples ordenamento ao acaso. No entanto, num estudo realizado com outro grupo social da mesma população, Izar (2004) também detectou uma hierarquia de dominância, nesse caso, parcial. Segundo Izar et al. (2012), a formação dessa hierarquia de dominância parcial foi resultado de um período excepcional de alta disponibilidade de frutos. No PECB há uma grande variação interanual na produção de frutos, principal recurso alimentar para os macacos-prego. Assim, resultados de estudos em diferentes períodos podem representar um reflexo dessa variação na disponibilidade de recursos. Isto

explica o fato da maior frequência de interações agonísticas observadas por Izar (2004) em comparação com Nakai (2007) e Izar et al. (2012).

## **5.2- Relações sociais entre machos**

Uma característica comum no sistema social de *Sapajus* é a presença de um macho alfa que apresenta uma clara dominância sobre os outros machos do grupo. Já as relações de dominância entre os subordinados são mais variáveis, não sendo tão fortemente estabelecidas (Fragaszy et al., 2004). Embora dominância seja considerada um elemento importante nas relações sociais entre machos, interações agonísticas são observadas a uma baixa frequência em muitas populações. Além disso, a elevação dos níveis de testosterona durante o período do ano que as fêmeas estão proceptivas não resulta em maior agressão entre os machos (Lynch, Ziegler & Strier, 2002), sendo a competição direta por fêmeas proceptivas um evento raro (Izar et al., 2009; Janson, 1984; Lynch Alfaro, 2005).

Como regra geral, machos adultos evitam proximidade, e quando comparado com as interações afiliativas entre fêmeas e entre machos e fêmeas interagem pouco entre si. Apesar disso, estudos em diferentes localidades sugerem que machos podem estabelecer fortes relações sociais. Por exemplo, na população de *S. macrocephalus* em La Macarena/Colômbia, Izawa (1980, 1994) relata uma baixa frequência de interações agonísticas e frequentes interações afiliativas entre o macho alfa e os machos subordinados. Machos de *S. apella* em Raleighvallen no Suriname também interagem afiliativamente, catações são observadas principalmente entre o alfa e os subordinados, e subordinados cooperam com o alfa em encontros entre grupos e também com predadores (Kauffman, 2004). Afiliação entre machos e baixa frequência de interações agonísticas também são relatadas na população de *S. nigritus* da RPPN-Feliciano Miguel Abdala/Brasil (Lynch et al., 2002; Lynch Alfaro, 2008).

Contrário a esses estudos, catações não ocorrem entre machos de *S. nigritus* no Parque Nacional de Iguaçu/Argentina (Di Bitetti, 1997). E na população de *S. macrocephalus* em Manu/Peru, a relação social entre o macho alfa e os subordinados é frequentemente agressiva (Janson, 1986). Nossos resultados indicam que machos adultos no PECB estabelecem fracas

relações sociais, que podem ser classificadas como tolerantes, sendo caracterizadas pela ausência de catação e pela baixa frequência de interações agonísticas (grupo Pimenta, 0,02 interações/horas de observação do grupo, e grupo Testa, 0,04 interações/horas de observação do grupo). Apesar dessa baixa frequência foi possível detectar uma hierarquia linear de dominância no grupo Testa. Entre os dois machos adultos do grupo Pimenta todas as interações agonísticas foram direcionadas do macho alfa para o macho subordinado. Além disso, interações agonísticas entre machos foram significativamente mais frequentes do que entre machos e fêmeas, e também acima do esperado de acordo com a distribuição do número de díades.

De um modo geral, as relações sociais entre machos, ao contrário das relações entre fêmeas, foram similares ao observado em outras populações de *Sapajus*. Segundo Izar et al. (2012), isso pode ser explicado pela característica conservativa do sistema de acasalamento em *Sapajus* e pela similaridade das razões sexuais entre as diferentes populações (*S. libidinosus*, Fazenda Boa Vista: 0,58 machos/fêmeas; *S. nigritus*, PECB: 0,65; *S. nigritus*, Parque Nacional do Iguaçu: 0,56; *S. nigritus*, RPPN-Feliciano Miguel Abdala: 0,68), já que variações nas relações sociais entre machos estão mais relacionadas a fatores demográficos, como a razão sexual, e com o sistema de acasalamento do que com fatores ecológicos (Izar et al., 2012; Kappeler & van Schaik, 2002).

O parentesco não exerceu influência sobre a relação social da única díade de machos considerada como aparentada. Os machos TE e SN não apresentaram uma forte associação espacial, e interações agonísticas entre eles foram tão frequentes quanto entre as outras díades. Assim como para as díades de fêmeas aparentadas, a falta de informações sobre a história de vida dos machos, e o fato de não conhecermos qual é a relação de parentesco existente entre eles torna a interpretação dos resultados limitada. Uma possível explicação para o resultado obtido seria que no grupo Testa as associações espaciais e interações sociais entre machos seriam mediadas principalmente pelo “status” social e não pelo parentesco. Esta hipótese se baseia nas evidências de que machos com “status” social mais alto foram os mais centrais dentro do grupo, além de serem os mais atrativos para as fêmeas. Além disso, no grupo Testa a díade formada pelos machos TE (alfa) e RO (beta) foi a que apresentou o maior valor no índice de associação espacial entre os machos (0,04), e a menor taxa de interação agonística (0,18). Possivelmente, machos com status social mais alto são mais tolerantes entre si do que com os machos subordinados.



### 5.3- Relações sociais entre machos e fêmeas

As relações sociais mais fortes observadas dentro de cada grupo social estudado foram entre machos e fêmeas, em contraste com a fraca relação social estabelecida entre os indivíduos pertencentes ao mesmo sexo. Além de machos e fêmeas associarem-se espacialmente e catarem-se mais do que as díades compostas somente por fêmeas ou por machos, eles também interagiram de maneira agonística numa menor frequência. Apesar dos machos terem sido um importante parceiro social para as fêmeas, elas exibiram preferências sociais por determinados machos. Nossos resultados sugerem que essa preferência foi determinada principalmente pelo “status” social dos machos, pois os machos mais dominantes são os que mais se associam com as fêmeas. Além disso, os machos alfas dos dois grupos sociais ocuparam uma posição central na rede social de associações espaciais. Já a catação aparentemente não foi influenciada pelo “status” social dos machos, embora no grupo Testa os dois machos de “status” social mais baixo não foram catados e não cataram nenhuma fêmea.

No geral, estes resultados corroboram outros estudos realizados no PECB, e em diferentes populações e espécies de *Sapajus* e *Cebus* (Di Bitetti, 1997; Fragaszy et al., 2004; Izar, 2004; Izar et al. 2009; Janson, 1984; Lynch-Alfaro, 2007; O’Brien, 1991; Perry, 1997; Tiddi et al., 2011). A frequente associação espacial e catação entre o macho alfa e fêmeas é uma característica típica da estrutura social de macacos-prego, e é explicada em termos dos benefícios que as fêmeas podem adquirir como aumento de proteção contra predadores, contra machos infanticidas, e maior acesso às fontes de alimentos (Fragaszy et al. 2004; Izar et al., 2009; Janson, 1990; Tiddi et al., 2011). Uma vez que machos são dominantes sobre as fêmeas, e podem ser importantes aliados fornecendo suporte em interações agonísticas (Izar, 1994), as hipóteses mencionadas anteriormente também podem ser aplicadas não apenas para o macho alfa, mas generalizadas para todas as associações entre machos e fêmeas.

Apesar da baixa frequência de interações agonísticas, o que limitou nossas análises de hierarquia de dominância para somente as fêmeas do grupo Pimenta, obtivemos resultados que corroboram os observados em outra população de *S. nigritus* (Tiddi et al., 2012), e também em caiararas (*C. olivaceus*) (O’Brien, 1991). A posição na hierarquia de dominância das fêmeas do grupo Pimenta correlacionou-se com os valores dos índices de associação com o macho alfa, ou seja, fêmeas que ocupam uma posição mais alta se associam mais com o macho alfa. Entre as

fêmeas do grupo Pimenta, OL foi a que ocupou a primeira posição na hierarquia de dominância, e também foi a fêmea com maior valor no índice de associação e taxa de catação com o macho alfa, BN. Além disso, entre todos os indivíduos do grupo, ela foi o segundo com o maior valor de força e centralidade. No grupo Testa, RT foi a fêmea que estabeleceu a associação espacial mais forte com o macho dominante, TE, e o segundo indivíduo entre todos do grupo com o maior valor de força e centralidade. Já as interações de catação foram mais frequentes entre TE e a fêmea BH.

Os altos valores de força e centralidade de OL e RT podem ser simplesmente uma consequência da maior associação com os machos alfas BN e TE. Já para explicar a relação entre associação espacial com o macho alfa e hierarquia de dominância entre as fêmeas, duas hipóteses são possíveis (Tiddi et al., 2011): 1) fêmeas competem entre si pelo acesso ao macho alfa, sendo as fêmeas dominantes mais bem sucedidas, ou seja, associando-se mais com ele; e 2) o macho alfa prefere se associar com as fêmeas mais dominantes. O fato de RT não ter sido dominante em termos de hierarquia sugere que, além do “status” social, outros fatores podem estar envolvidos nas relações entre as fêmeas com o macho alfa. Durante o período de estudo, RT foi observada copulando somente com o macho alfa TE, e foi a única fêmea que teve um filhote. Assim, a maior associação entre TE e RT pode ter sido uma consequência do estado reprodutivo de RT e também pela presença de um infante dependente. Além disso, como mencionado anteriormente, familiaridade é um fator fundamental na formação de relações sociais, assim o tempo de co-residência poderia direcionar a preferência do macho alfa em se associar com as fêmeas mais familiares. Infelizmente, a ausência de dados demográficos de longo prazo nos impede de testar esta hipótese. Já a maior frequência de catação entre TE e BH pode ser um efeito das poucas observações de catação.

## 6- CONCLUSÃO

A disponibilidade, qualidade e distribuição dos recursos alimentares são fatores que contribuem para o aumento ou diminuição da competição alimentar, tanto intra quanto entre grupos sociais, e consequentemente influenciam a frequência de interações sociais. No geral, a baixa frequência de registros de interações agonísticas e afiliativas observada neste trabalho e também por trabalhos anteriores (Izar, 2004; Izar et al., 2009; Nakai, 2007), em comparação com o registrado para outras populações de *Sapajus* (*S. nigritus*: Di Bitetti, 1997; Di Bitetti & Janson, 2001; Lynch Alfaro, 2005; *S. libidinosus*: Verderane, 2010; Izar et al., 2012), se deve principalmente à baixa disponibilidade de recursos alimentares (frutos e insetos) no PECB, evidenciada pelo grande intervalo reprodutivo das fêmeas (Izar et al., 2009) e alto grau de folivoria (Izar et al., 2012; Santos, 2009). Se a disponibilidade de recursos alimentares é baixa, mais tempo é investido na busca por alimento, o que acarreta numa diminuição do tempo despendido em interações sociais (Dunbar, 1992). Apesar da baixa frequência de interações sociais, foi possível observar, neste estudo, alguns padrões nas relações sociais, que tanto corroboram quanto contradizem estudos com outras populações.

Das três previsões para a hipótese apresentada, apenas a previsão 3 - ao contrário do observado em populações em que as fêmeas são filopátricas, as fêmeas adultas no PECB apresentaram uma baixa frequência de catação, pouca associação espacial e não formaram coalizões - pode ser corroborada. O baixo grau de parentesco/familiaridade parece ser um fator importante como uma explicação geral para as fracas relações sociais de fêmeas no PECB. No entanto, em termos individuais, aparentemente, exerce pouca influência sobre as relações sociais entre fêmeas e entre machos. É importante ressaltar que o alto número de díades que apresentaram coeficiente de parentesco igual a zero ou próximo a zero, e as poucas díades de fêmeas e de machos que puderam ser identificadas como aparentadas limitaram nossas análises e conclusões.

Os resultados apresentados nesta tese ampliam o conhecimento sobre relações sociais em primatas neotropicais, e os possíveis fatores que as afetam. Assim como o padrão de dispersão (ver Capítulo II), a estrutura social também é um elemento do sistema social de primatas

neotropicais altamente flexível, variando entre populações da mesma espécie ou mesmo entre grupos de uma mesma população.

## **EPÍLOGO:**

### **SÍNTESE DOS PRINCIPAIS RESULTADOS E CONCLUSÕES**

Quanto à dispersão de indivíduos da população de macacos-prego (*S. nigritus*) do PECB:

- As análises realizadas para três grupos sociais indicam que ambos os sexos dispersam nesta população, pois: 1) o grau de parentesco intragrupo entre machos não diferiu do grau de parentesco entre fêmeas, sendo os grupos sociais compostos na sua maior parte por indivíduos não aparentados, 2) não houve diferenciação genética ao analisar a distribuição das frêquências alélicas de machos e de fêmeas, e 3) não houve diferença entre machos e de fêmeas quanto à probabilidade de terem nascido dentro dos grupos sociais nos quais foram amostrados.
- Apesar do baixo grau de parentesco intragrupo, nos três grupos sociais foram identificadas algumas díades aparentadas. Além disso, as díades intragrupo aparentadas apresentaram um alto valor no coeficiente de parentesco (0,40-0,86). Assim, é possível que o alto grau de parentesco entre essas díades possa ser resultado principalmente de dois fatores: da ausência de dispersão por parte de alguns indivíduos ou dispersão paralela.
- Comparações intragrupo vs entre grupos dos valores do coeficiente de parentesco para as díades de machos e para as díades de fêmeas não foram significativas. Além disso, ao analisamos as relações de parentesco para as díades entre grupos de fêmeas e de machos observamos uma pequena diferença para uma maior proporção de díades aparentadas entre as fêmeas. No entanto, se considerarmos em nossas análises as relações de parentesco indicadas como meio-irmãos/irmãs que foram excluídas, pelo fato de não diferirem estatisticamente da probabilidade de serem não aparentados, haverá um substancial aumento de díades de fêmeas aparentadas entre grupos. Embora seja especulativo fazer afirmações conclusivas, esses resultados podem indicar que fêmeas dispersam para grupos vizinhos, enquanto machos dispersam a maiores distâncias.
- Os registros de dispersão relatados nesta tese e a maioria dos registros descritos em trabalhos anteriores foram observados na estação seca (entre abril e setembro), o que corresponde ao período do ano com menor disponibilidade de alimentos no PECB. Mesmo com os poucos dados observacionais de dispersão, possivelmente, fêmeas no PECB dispersam para reduzir a competição alimentar intragrupo, transferindo-se de um grupo para outro quando há uma diminuição importante na aquisição energética.

- Nossos resultados evidenciam o alto grau de flexibilidade no padrão de dispersão do gênero *Sapajus*, assim como inferido para o gênero *Cebus*. Para que se possa caracterizar o padrão de dispersão desses gêneros e compreender melhor como o padrão de dispersão varia entre populações sob diferentes condições ecológicas e demográficas, um maior número de populações de uma mesma espécie e de espécies diferentes necessita ser estudado. Além disso, poucas populações de algumas espécies de *Sapajus* e *Cebus* foram estudadas por um longo período de tempo, para que se possa detectar assimetria sexual na dispersão apenas com base em dados de observação de campo. Assim, a alegada assimetria sexual na dispersão talvez não seja passível de generalização entre as populações de *Sapajus* e *Cebus*, e talvez dispersão de ambos os sexos nesses dois gêneros possa ser mais comum do que previamente se imaginava.

Quanto ao efeito de relações de parentesco sobre a estrutura social dos grupos de macacos-prego (*S. nigritus*) do PECB:

- Os resultados de associações espaciais e interações sociais indicaram que as fêmeas adultas dos dois grupos de macacos-prego estudados no PECB não formam fortes relações afiliativas entre si, corroborando o padrão observado nos estudos anteriores. A dispersão de fêmeas explicaria, pelo menos em parte, a baixa frequência de interações afiliativas entre elas no PECB. O fato das fêmeas dispersarem de seus grupos natais resultaria em grupos formados por fêmeas que não cresceram juntas, sendo pouco familiares. Além disso, possivelmente elas realizam dispersão secundária, o que dificultaria o estabelecimento e manutenção de fortes relações afiliativas.
- Neste trabalho, não encontramos nenhuma relação entre associação espacial e coeficiente de parentesco. Além disso, as díades que foram estatisticamente consideradas como aparentadas, AN-BG no grupo Testa, OL-RU no grupo Pimenta, não apresentaram relações afiliativas fortes. Como mencionado ao longo da tese, o regime competitivo por alimentos ao qual estão submetidas as fêmeas no PECB não propicia a formação de coalizões entre elas. Diante dessa situação, parentesco e “status” social podem não ter uma influência tão grande sobre as relações sociais, e o estabelecimento das relações torna-se independente desses fatores. Além disso, nosso desconhecimento da real relação

de parentesco entre os indivíduos das díades (mãe-filha, irmãs, avó-neta, etc.), classificando-os somente como aparentados, e a falta de uma perspectiva histórica da vida desses indivíduos são dois fatores importantes a ser considerados na interpretação dos nossos resultados.

- Embora tenhamos identificado uma hierarquia de dominância linear entre as fêmeas no grupo Pimenta, esse resultado deve ser interpretado com cautela, pois ele foi gerado através de poucas interações agonísticas, o que pode representar um simples ordenamento ao acaso.
- Nossos resultados indicam que machos adultos no PECB estabelecem fracas relações sociais, que podem ser classificadas como tolerantes, sendo caracterizadas pela ausência de catação e pela baixa frequência de interações agonísticas. Apesar dessa baixa frequência foi possível detectar uma hierarquia linear de dominância no grupo Testa. Entre os dois machos adultos do grupo Pimenta todas as interações agonísticas foram direcionadas do macho alfa para o macho subordinado. Além disso, interações agonísticas entre machos foram significativamente mais frequentes do que entre machos e fêmeas, e também acima do esperado de acordo com a distribuição do número de díades. De um modo geral, as relações sociais entre machos, ao contrário das relações entre fêmeas, foram similares ao observado em outras populações de Sapajus, o que pode ser explicado pela característica conservativa do sistema de acasalamento em Sapajus e pela similaridade das razões sexuais entre as diferentes populações.
- O parentesco não exerceu influência sobre a relação social da única díade de machos considerada como aparentada. Os machos TE e SN não apresentaram uma forte associação espacial, e interações agonísticas entre eles foram tão frequentes quanto entre as outras díades. Assim como para as díades de fêmeas aparentadas, a falta de informações sobre a história de vida dos machos, e o fato de não conhecermos qual é a relação de parentesco existente entre eles torna a interpretação dos resultados limitada. Uma possível explicação para o resultado obtido seria que no grupo Testa as associações espaciais e interações sociais entre machos seriam mediadas principalmente pelo “status” social e não pelo parentesco.
- As relações sociais mais fortes observadas dentro de cada grupo social estudado foram entre machos e fêmeas, em contraste com a fraca relação social estabelecida entre os



indivíduos pertencentes ao mesmo sexo. Além de machos e fêmeas associarem-se espacialmente e catarem-se mais do que as díades compostas somente por fêmeas ou por machos, eles também interagiram de maneira agonística numa menor frequência.

- Apesar dos machos terem sido um importante parceiro social para as fêmeas, elas exibiram preferências sociais por determinados machos. Nossos resultados sugerem que essa preferência foi determinada principalmente pelo “status” social dos machos, pois os machos mais dominantes são os que mais se associam com as fêmeas. Além disso, os machos alfas dos dois grupos sociais ocuparam uma posição central na rede social de associações espaciais. Já a catação aparentemente não foi influenciada pelo “status” social dos machos, embora no grupo Testa os dois machos de “status” social mais baixo não foram catados e não cataram nenhuma fêmea. No geral, estes resultados corroboram outros estudos realizados no PECB e em diferentes populações e espécies de Sapajus e Cebus.
- A posição na hierarquia de dominância das fêmeas do grupo Pimenta correlacionou-se com os valores dos índices de associação com o macho alfa, ou seja, fêmeas que ocupam uma posição mais alta se associam mais com o macho alfa.
- Os resultados apresentados nesta tese ampliam o conhecimento sobre relações sociais em primatas neotropicais, e os possíveis fatores que as afetam. Assim como o padrão de dispersão, a estrutura social também é um elemento altamente flexível do sistema social de primatas neotropicais, variando entre populações da mesma espécie ou mesmo entre grupos de uma mesma população.

## REFERÊNCIAS

- Altmann, J. (1974). Observational study of behavior sampling methods. *Behaviour* 49: 227-267.
- Archie, E., Hollister-Smith, J. A., Poole, J. H., Lee, P. C., Moss, C. J., Maldonado, J. E., Fleischer, R. C. & Alberts, S. C. (2007). Behavioural inbreeding avoidance in wild African elephants. *Molecular Ecology* 16: 4138-4148.
- Armitage, K. B. & Johns, D. W. (1982). Kinship, reproductive strategies and social dynamics of yellow bellied marmots. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 11: 55-63.
- de Arruda, M. P., Goncalves, E. C., Schneider, M. P., da Silva, A. L. & Morielle-Versute, E. (2010). An alternative genotyping method using dye-labeled universal primer to reduce unspecific amplifications. *Molecular Biology Reports* 37: 2031-2036.
- 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.
- Bekoff, M. (1977). Mammalian dispersal and the ontogeny of individual behavioural phenotypes. *American Naturalist* 111: 715-732.
- Beja-Pereira, A., Oliveira, R., Alves, P. C., Schwartz, M. K. & Luikart, G. (2009). Advancing ecological understandings through technological transformations in noninvasive genetics. *Molecular Ecology Resources* 9: 1279-1301.
- Belisle, P. & Chapais, B. (2001). Tolerated co-feeding in relation to degree of kinship in Japanese macaques. *Behaviour* 138: 487-509.
- Benjamini, Y. & Yekutieli, D. (2001). The control of false discovery rate under dependency. *The Annals of Statistics* 29: 1165-1188.
- Berry, O., Tocher, M. D. & Sarre, S. D. (2004). Can assignment tests measure dispersal? *Molecular Ecology* 13: 551-561.
- Biondo, C., Keuroghlian, A., Gongora, J. & Miyaki, C. Y. (2011). Population genetic structure and dispersal in white-lipped peccaries (*Tayassu pecari*) from the Brazilian Pantanal. *Journal of Mammalogy* 92: 267-274.
- Blair, M. E. & Melnick, D. J. (2012). Genetic evidence for dispersal by both sexes in the central american squirrel monkey, *Saimiri oerstedii citrinellus*. *American Journal of Primatology* 74: 37-47.

- Blouin, M. (2003). DNA-based methods for pedigree reconstruction and kinship analysis in natural populations. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 503-511.
- Boinski, S., Kauffman, L., Ehmke, E., Schet, S. & Vreedzam, A. (2005). Dispersal patterns among three species of squirrel monkeys (*Saimiri oerstedii*, *S. boliviensis* and *S. sciureus*): I. Divergent costs and benefits. *Behaviour* 142: 525-631.
- Boinski, S., Ehmke, E., Kauffman, L., Schet, S. & Vreedzam, A. (2005). Dispersal patterns among three species of squirrel monkeys (*Saimiri oerstedii*, *S. boliviensis* and *S. sciureus*): II. Within-species and local variation. *Behaviour* 142: 633-677
- Bonin, A., Bellemain, E., Eidesen, P. B., Pompanon, F., Brochmann, C. & Taberlet, P. (2004). How to track and assess genotyping errors in population genetics studies. *Molecular Ecology* 13: 3261–3273.
- Borgatti, S. P. (2002). *Net Draw: Graph Visualization Software*. Harvard: Analytic Technologies.
- Borries, C. (2000). Male dispersal and mating season influxes in Hanuman langurs living in multi-male groups. In P. M. Kappeler (Org.), *Primate males: Causes and consequences of variation in group composition* (pp. 146–158). Cambridge: Cambridge University Press.
- Boutin, S., Gilbert, B. S., Krebs, C. J., Sinclair, A. R. E. & Smith, J. N. M. (1985). The role of dispersal in the population dynamics of snowshoe hares. *Canadian Journal of Zoology* 63: 106-115.
- Bradley, B. J. & Vigilant, L. (2002). False alleles derived from microbial DNA pose a potential source of error in microsatellite genotyping of DNA from faeces. *Molecular Ecology Notes* 2: 602–605.
- Bradley, B. J., Doran-Sheehy, D. M. & Vigilant, L. (2007). Potential for female kin associations in wild western gorillas despite female dispersal. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences* 274: 2179-2185.
- Brown, A. & Zunino, G. E. (1990). Dietary variability in *Cebus apella* in extreme habitats: evidence for adaptability. *Folia Primatologica* 54: 187-195.
- Buchan, J. C., Alberts, S. C., Silk, J. B. & Altmann, J. (2003). True paternal care in a multi-male primate society. *Nature* 425: 179-181.
- Cairns, S. J, Schwager, S. J. (1987). A comparison of association indices. *Animal Behaviour* 35: 1454-1469.

- Caro, T. & Sherman, P. W. (2011). Endangered species and a threatened discipline: behavioural ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 26: 111-118.
- Carosi, M., Linn, G. S. & Visalberghi, E. (2005). The sexual behavior and breeding system of tufted capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Advances in the Study of Behavior* 35: 105-149.
- Cheney, D. L. & Seyfarth, R. M. (1983). Nonrandom dispersal in free ranging vervet monkeys: social and genetic consequences. *American Naturalist* 122: 392-412.
- Clarke, A. L., Saether, B. E. & Roskaft, E. (1997). Sex biases in avian dispersal: a reappraisal. *Oikos* 79: 429-438.
- Clutton-Brock, T. H. (1989). Female transfer and inbreeding avoidance in social mammals. *Nature* 337: 70-72.
- Clutton-Brock, T. & Lucas, D. (2012). The evolution of social philopatry and dispersal in female mammals. *Molecular Ecology* 21: 472-492.
- Colvin, J. D. (1983). Influences of the social situation on male emigration. In R. A. Hinde (Org.), *Primate Social Relationships* (pp. 160-170). Oxford: Blackwell.
- Costello, C. M., Creel, S. R., Kalinowski, S. T., Vu, N. V. & Quigley, H. B. (2008). Sex-biased natal dispersal and inbreeding avoidance in American black bears as revealed by spatial genetic analyses. *Molecular Ecology* 17: 4713-4723.
- Crockett, C. M. & Pope, T. R. (1993). Consequences of sex differences in dispersal for juvenile red howler monkeys. In: M. E. Pereira, L. A. Fairbanks (Org.), *Juvenile Primates: Life History, Development, and Behavior* (pp:104-118). New York : Oxford University Press.
- Croft, D.P., James, R. & Krause, J. (2008). *Exploring animal social networks*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Csillery, K., Johnson, T., Beraldi, D., Clutton-Brock, T. H., Coltmann, D., Hansson, B., Spong, G. & Pemberton, J. M. (2006). Performance of marker-based relatedness estimators in natural populations. *Genetics* 173: 2091-2101.
- Di Bitetti, M. S. (1997). Evidence for an important social role of allogrooming in a platyrrhine primate. *Animal Behaviour* 54(1): 199-211.
- Di Bitetti, M. S. (2001). Home-range use by the tufted capuchin monkey (*Cebus paella nigrinus*) in a subtropical rainforest of Argentina. *Journal of Zoology* 253: 33-45.

- Di Bitetti, M. S. & Janson, C. H. (2001). Reproductive Socioecology of Tufted Capuchins (*Cebus apella nigritus*) in Northeastern Argentina. *International Journal of Primatology* 22: 127-142.
- Di Fiore, A. (2003). Molecular genetic approaches to the study of primate behavior, social organization, and reproduction. *Yearbook of Physical Anthropology* 46: 62-99.
- Di Fiore, A. (2009). Genetic approaches to the study of dispersal and kinship in NewWorld primates. In P. A. Garber, A. Estrada, J. C. Bicca-Marques, E. W. Heymann, K. B. Strier (Org.). *South American primates: comparative perspectives in the study of behavior, ecology and conservation* (pp. 211–250). New York: Springer.
- Di Fiore, A. & 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.
- Di Fiore, A., Link, A., Schmitt, C. A. & Spehar, S. N. (2009). Dispersal patterns in sympatric woolly and spider monkeys: integrating molecular and observational data. *Behaviour* 146: 437-470
- Dobson, F. S. (1982). Competition for mates and predominant juvenile dispersal in mammals. *Animal Behaviour* 30: 1183-1192.
- Dobson, F. S & Jones, W. T. (1985). Multiple causes of dispersal. *The American Naturalist* 126: 855–858.
- Domingues, E. N. & Silva, D. A. (1988). Geomorfologia do Parque Estadual de Carlos Botelho. *Boletim Técnico do Instituto Florestal* 42: 71-105.
- Douadi, M. I., Gatti, S., Levrero, F., Duhamel, G., Bermejo, M., Vallet, D., Menard, N. & Petit, E. J. (2007). Sex-biased dispersal in western lowland gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*). *Molecular Ecology* 16: 2247-2259.
- Dunbar, R. I. M. (1988). *Primate social systems*. New York: Cornell University Press.
- Dunbar, R. I. M. (1992). Time: a hidden constraint on the behavioural ecology of baboons. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 31: 35-49.
- Eriksson, J., Siedel, H., Lukas, D., Kayser, M., Erler, A., Hashimoto, C., Hohmann, G., Boesch, C. & Vigilant, L. (2006). Y-chromosome analysis confirms highly sex-biased dispersal and suggests a low male effective population size in bonobos (*Pan paniscus*). *Molecular Ecology* 15: 939-949

- Escobar-Páramo, P. (2000). Microsatellite primers for the wild brown capuchin monkey *Cebus apella*. *Molecular Ecology* 9: 107-108.
- Favre, L., Balloux, F., Goudet, J. & Perrin, N. (1997). Female-biased dispersal in the monogamous mammal *Crocodyrus russula*: evidence from field data and microsatellite patterns. *Proceeding of the Royal Society of London B* 264: 127-132.
- Fedigan, L. (1993). Sex differences and intersexual relations in adult white-faced capuchins (*Cebus capucinus*). *International Journal of Primatology* 14: 853-877.
- Fedigan, L. M. & Jack, K. M. (2012). Tracking neotropical monkeys in Santa Rosa: lessons from a regenerating Costa Rican dry forest. In P. M. Kappeler (Org.) *Long-term field studies of primates*. Heidelberg: Springer.
- Fernandez-Duque, E. (2009). Natal dispersal in monogamous owl monkeys (*Aotus azarai*) of the Argentinean Chaco. *Behaviour* 146: 583-606.
- Ferreira, R. G., Izar, P. & Lee, P. C. (2006). Exchange, affiliation and protective interventions in semifree-ranging brown capuchin monkeys (*Cebus apella*). *American Journal of Primatology* 68: 765-776.
- Fontanillas, P., Petit, E. & Perrin, N. (2004). Estimating sex-specific dispersal rates with autosomal markers in hierarchically structured populations. *Evolution* 58: 886-894.
- Fragaszy, D. M, Visalberghi, E. M & Fedigan, L. M. (2004). *The Complete Capuchin: the biology of the genus Cebus*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Freeland, J. R. (2005). *Molecular Ecology*. Chichester: John Wiley & Sons.
- Galbusera, P. H. A. & Gillemot, S. (2008). Polymorphic microsatellite markers for the endangered golden-headed lion tamarin, *Leontopithecus chrysomelas* (Callitrichidae). *Conservation Genetics* 9: 731-733.
- Galetti, M. & Pedroni, F. (1994). Seasonal diet of capuchin monkeys (*Cebus apella*) in a semideciduous Forest in southeast Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 10: 27-39.
- Goodall, J. (1986). *The Chimpanzees of Gombe*. Cambridge: Harvard University Press.
- Goudet, J. (2001). FSTAT, a program to estimate and test gene diversities and fixation indices (version 2.9.3). <http://www2.unil.ch/popgen/softwares/fstat.html>.
- Goudet, J., Perrin, N. & Waser, P. (2002). Tests for sex-biased dispersal using bi-parentally inherited genetic markers. *Molecular Ecology* 11: 1103-1114.

- Gouzoules, S. & Gouzoules, H. (1987). Kinship. In B. B. Smuts, D. L. Cheney, R. M. Seyfarth, R. W. Wrangham, T. T. Struhsakere (Org.), *Primate societies* (pp. 299-305). Chicago: University of Chicago Press.
- Grativol, A., Ballou, J. & Fleischer, R. (2001). Microsatellite variation within and among recently fragmented populations of the golden lion tamarin (*Leontopithecus rosalia*). *Conservation Genetics* 2: 1-9.
- Greenwood, P. J. (1980). Mating systems, philopatry, and dispersal in birds and mammals. *Animal Behavior* 28, 1140-1162.
- Hamilton, W. D. (1964). The genetical evolution of social behaviour I/II. *Journal of Theoretical Biology* 7: 1-52.
- Hammond, R. L., Lawson Handley, L. J., Winney, B. J., Bruford, M. W. & Perrin, N. (2006). Genetic evidence for female-biased dispersal and gene flow in a polygynous primate. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 273: 479- 484.
- Harris, T.R., Caillaud, D., Chapman, C. A. & Vigilant, L. (2009). Neither genetic nor observational data alone are sufficient for understanding sex-biased dispersal in social-group-living species. *Molecular Ecology* 18: 1777–1790.
- Hemelrijk, C. K. (1990). Models of, and tests for, reciprocity, unidirectionality and other social interaction patterns at a group level. *Animal Behaviour* 39: 1013-1029
- Hinde, R. A. (1976). Interactions, relationships, and social structure. *Man* 11: 1-17.
- Hinde, R. A. (1983). *Primate Social Relationships*. Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- Isbell, L.A. (1990). Sudden short-term increase in mortality of vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*) due to leopard predation in Amboseli National Park, Kenya. *American Journal of Primatology* 21: 41-52.
- Isbell, L. A. (2004). Is there no place like home? Ecological bases of female dispersal and philopatry and their consequences for the formation of kin groups. In B. Chapais, C. M. Berman (Org.), *Kinship and Behaviour in Primates* (pp. 71-108). Oxford: Oxford University Press.
- Isbell, L. A. & Van Vuren, D. (1996). Differential costs of locational and social dispersal and their consequences for female group-living primates. *Behaviour* 133: 1-36.
- Instituto Florestal. (2008). *Parque Estadual Carlos Botelho: plano de manejo*. São Paulo: Instituto Florestal.

- Izar, P. (2004). Female social relationships of *Cebus apella nigritus* in southeastern Atlantic Forest: an analysis through ecological models of primate social evolution. *Behaviour* 141: 71-99.
- Izar, P. & Sato, T. (1997). Influência de abundância alimentar sobre a estrutura de espaçamento interindividual e relações de dominância em um grupo de macacos-prego (*Cebus apella*). In S. F. Ferrari, H. Schneider (Org.). *A primatologia no Brasil* 5 (pp. 249–267). Belém: UFPA.
- Izar, P., Ferreira, R. G. & Sato, T. (2006). Describing the Organization of Dominance Relationships by Dominance-Directed Tree Method. *American Journal of Primatology* 68: 189–207.
- Izar, P., Stone, A., Carnegie, S. & Nakai, E. (2009). Sexual Selection, Female Choice and Mating Systems. In P. A. Garber, A. Estrada, J. C. Bicca-Marques, E. W. Heymann, K. B. Strier (Org.). *South American primates: comparative perspectives in the study of behavior, ecology and conservation* (pp. 157-198). New York: Springer.
- Izar, P., Verderane, M., Peternelli-dos-Santos, L., Mendonça-Furtado, O., Presotto, A., Tokuda, M., Visalberghi, E. & Fragaszy, D. (2012). Flexible and conservative features of social systems in tufted capuchin monkeys: comparing the socioecology of *Sapajus libidinosus* and *Sapajus nigritus*. *American Journal of Primatology* 74: 315-331.
- Izawa, K. (1980). Social behavior of the wild black-capped capuchin (*Cebus apella*). *Primates* 21, 443–467.
- Izawa, K. (1994). Group division of wild black-capped capuchins. *Field Studies of New World Monkeys, La Macarena, Colombia* 9: 5-14.
- Jack, K. (2003). Affiliative relationships among male white-faced capuchins (*Cebus capucinus*): evidence of male bonding in a female bonded species. *Folia Primatologica* 74: 1-16.
- Jack, K. & Fedigan, L. M. (2004a). Male dispersal patterns in white-faced capuchins (*Cebus capucinus*). Part 1: Patterns and causes of natal emigration. *Animal Behavior* 67: 761–769.
- Jack, K. & Fedigan, L. M. (2004b). Male dispersal patterns in white-faced capuchins (*Cebus capucinus*). Part 2: Patterns and causes of secondary dispersal. *Animal Behavior* 67: 771–782.



- Jack, K. & Fedigan, L. M. (2009). Female dispersal in a female-philopatric species, *Cebus capucinus*. *Behaviour* 146: 471-497.
- Jack, K. M. & Isbell, L. A. (2009). Dispersal in primates: advancing an individualized approach. *Behaviour* 146: 429-436.
- Janson, C. H. (1984). Female choice and mating system of the brown capuchin monkey *Cebus apella* (Primates: Cebidae). *Zeitschrift für Tierpsychologie* 65: 177-200.
- Janson, C. H. (1985). Aggressive competition and individual food consumption in wild brown capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 18: 125-138.
- Janson, C. H. (1986). Capuchin Counterpoint. *Natural History* 95: 44-52.
- Janson, C. H. (1988). Food competition in brown capuchin monkeys (*Cebus apella*): Quantitative effects of group size and tree productivity. *Behaviour* 105: 53-76.
- Janson, C. H. (1990). Social correlates of individual spatial choice in foraging groups of brown capuchin monkeys, *Cebus apella*. *Animal Behavior* 40: 910-921.
- Janson, C. H. (2000). Primate socio-ecology: the end of a golden age. *Evolutionary Anthropology* 9: 73-86.
- Janson, C. H., Baldovino, M. C. & Di Bitetti, M. S. (2012). The group life cycle and demography of brown capuchin monkeys (*Cebus [apella] nigrinus*) in Iguazú National Park, Argentina. In P. M. Kappeler, D. P. Watts (Org.). *Long-term field studies of primates* (pp. 185-212). Heidelberg: Springer.
- Jones, O. & Wang, J. (2010). Molecular marker based pedigrees for animal conservation biologists. *Animal Conservation* 13: 26-34.
- Kalinowski, S. T., Wagner, A. P. & Taper, M. L. (2006). ML-Relate: a computer program for maximum likelihood estimation of relatedness and relationship. *Molecular Ecology Notes* 6: 576-579.
- Kalinowski, S., T., Taper, M. L. & Marshall, T. C. (2007). Revising how the computer program CERVUS accommodates genotyping error increases success in paternity assignment. *Molecular Ecology* 16: 1099-1006.
- Kappeler, P. M. & van Schaik, C. P. (2002). Evolution of Primate Social Systems. *International Journal of Primatology* 23(4): 707-740.

- Kappeler, P. M., Wimmer, B., Zinner, D. & Tautz, D. (2002). The hidden matrilineal structure of a solitary lemur: implications for primate social evolution. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 269: 1755-1763.
- Kappeler, P. M. & Fichtel, C. (2012). Female reproductive competition in *Eulemur rufifrons*: eviction and reproductive restraint in a plurally breeding Malagasy primate. *Molecular Ecology* 21: 685-698.
- Kapsalis, E. & Berman, C. M. (1996). Models of affiliative relationships among free-ranging rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). I. criteria for kinship. *Behaviour* 133: 1209-1234.
- Kapsalis, E. (2004). Matrilineal kinship and primate behavior. In B. Chapais, C. Berman (Org.), *Kinship and behavior in primates* (pp 153–176). Oxford: Oxford University Press.
- Kauffman, L. (2004). No easy answers: male-male relationships of Suriname Brown Capuchins as a result of complex interactions and multiple variables. Master thesis, University of Florida, Gainesville.
- Kawai, M. (1958). On system of social ranks in a natural troop of Japanese monkey (*Macaca fuscata*) I. Basic rank and dependent rank. *Primates* 1: 111-130.
- Koenig, A. (2002). Competition for resources and its behavioral consequences among female primates. *International Journal of Primatology* 23: 759–783.
- Kohn, M. H. & Wayne, R. K. (1997). Facts from feces revisited. *Trends in Ecology and Evolution* 12: 223–227.
- Korstjens, A. H. & Schippers, E. Ph. (2003). Dispersal patterns among Olive colobus in Tai National Park. *International Journal of Primatology* 24: 515-539.
- Lawson Handley, L. J. & Perrin, N. (2007). Advances in our understanding of mammalian sex-biased dispersal. *Molecular Ecology* 16: 1559-1578.
- Lee, P. C. (1983). Ecological influences on relationships and social structure. In R. A. Hinde (Org.), *Primate Social Relationships* (pp. 224-229). Oxford: Blackwell Scientific Publications..
- Lehmann, L. & Perrin, N. (2003). Inbreeding avoidance through kin recognition: choosy females boost male dispersal. *The American Naturalist* 162: 638-652.
- Liebgold, E. B., Brodie, E. D. III. & Cabe, P. R. (2010). Female philopatry and male-biased dispersal in a direct-developing salamander, *Plethodon cinereus*. *Molecular Ecology* 20: 249-257.

- Lima, R. A. F., Dittrich, V. A. O., Souza, V. C., Salino, A., Breier, T. B. & Aguiar, O. T. (2011). Flora vascular do Parque Estadual Carlos Botelho, São Paulo, Brasil. *Biota Neotropica* 11(4): <http://www.biotaneotropica.org.br/v11n4/pt/abstract?inventory+bn01211042011>
- Lima, R. A. F., Souza, V. C., Dittrich, V. A. O. & Salino, A. (2012). Composição, diversidade e distribuição geográfica de plantas vasculares de uma Floresta Ombrófila Densa Atlântica do Sudeste do Brasil. *Biota Neotropica* 12(1): <http://www.biotaneotropica.org.br/v12n1/pt/abstract?inventory+bn01612012012>
- Ludwig, G., Aguiar, L. M. & Rocha, V. L. (2006). Comportamento de obtenção de *Manihot esculenta* Crantz (Euphorbiaceae), mandioca, por *Cebus nigrinus* (Goldfuss) (Primates, Cebidae) como uma adaptação alimentar em períodos de escassez. *Revista Brasileira de Zoologia* 23 (3): 888-890.
- Lynch, J. W. & Rímoli, J. (2000). Demography and social structure of group of *Cebus apella nigrinus* (Goldfuss, 1809, Primates/Cebidae) at Estação Biológica de Caratinga, Minas Gerais. *Neotropical Primates* 8: 44-49.
- Lynch, J. W., Ziegler, T. E. & Strier, K. B. (2002). Individual and seasonal variation in fecal testosterone and cortisol levels of wild male tufted capuchin monkeys, *Cebus paella nigrinus*. *Hormones and Behavior* 41: 275-287.
- Lynch Alfaro, J. W. (2005). Male mating strategies and reproductive constraints in a group of wild tufted capuchin monkeys (*Cebus apella nigrinus*). *American Journal of Primatology* 67(3): 313-328.
- Lynch Alfaro, J. W. (2007). Subgrouping Patterns in a Group of Wild *Cebus apella nigrinus*. *International Journal of Primatology* 28: 271–289.
- Lynch Alfaro, J. (2008). Scream-embrace displays in wild black- horned capuchin monkeys. *American Journal of Primatology* 70: 551-559.
- Lynch Alfaro, J. W., Boubli, J. P., Olson, L. E., Di Fiore, A., Wilson, B., Gutiérrez-Espeleta, G. A., Chiou, K. L., Schulte, M., Neitzel, S., Ross, V., Schwochow, D., Nguyen, M. T., Farias, I., Janson, C. H. & Alfaro, M. E. (2012a). Explosive Pleistocene range expansion leads to widespread Amazonian sympatry between robust and gracile capuchin monkeys. *Journal of Biogeography* 39(2): 272-288.

- Lynch Alfaro, J. W., Silva Jr., J. S. & Rylands, A. B. (2012b). How different are robust and gracile capuchin monkeys? An argument for the use of *Sapajus* and *Cebus*. *American Journal of Primatology* 74: 273-286.
- Manson, J. H., Rose, L. M., Perry, S. & Gros-Louis, J. (1999). Dynamics of female-female relationships in wild *Cebus capucinus*: data from two Costa Rican sites. *International Journal of Primatology* 20: 679-706.
- Marshall, A. J. & Leighton, M. (2006). How does food availability limit the population density of white-bearded gibbons? In G. Hohmann, M. M. Robbins, C. Boesch (Org.), *Feeding ecology of the apes and other primates* (pp. 311–333). Cambridge: Cambridge University Press.
- Matsuda, I., Tuuga, A., Bernard, H. & Furuichi, T. (2012). Inter-individual relationships in proboscis monkeys: a preliminary comparison with other non-human primates. *Primates* 53: 13-23.
- Meikle, D. B. & Vessey, S. H. (1981). Nepotism among rhesus monkey brothers. *Nature* 294: 160-161.
- Miller, T. E., Shaw, A. K., Inouye, B. D. & Neubert, M. G. (2011). Sex biased dispersal and the speed of two-sex invasions. *American Naturalist* 177: 549-561.
- Miotto, R. A., Cervini, M., Figueiredo, M. G, Begotti, R. A, Galetti Jr, P. M. (2011). Genetic diversity and population structure of pumas (*Puma concolor*) in southeastern Brazil: implications for conservation in a human-dominated landscape. *Conservation Genetics* 12(6): 1447-1455.
- Miotto, R. A., Cervini, M., Begotti, R. A., Galetti Jr, P. M. (2012). Monitoring a Puma (*Puma concolor*) Population in a Fragmented Landscape in Southeast Brazil. *Biotropica*. 44 (1): 98–104.
- Mitani, J. & Amsler, S. (2003). Social and spatial aspects of male subgrouping in a community of wild chimpanzees. *Behaviour* 140: 869-884.
- Mitchell, C. L. (1994). Migration alliances and coalitions among adult male South American squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*). *Behaviour* 130: 169-190.
- Möller, L. M. & Beheregaray, L. B. (2004). Genetic evidence for sex-biased dispersal in resident bottlenose dolphins (*Tursiops aduncus*). *Molecular Ecology* 13: 1607–1612.
- Moore, J. (1984). Female transfer in primates. *International Journal of Primatology* 5: 537–589.

- Moore, J. (1992). Dispersal, nepotism, and primate social behavior. *International Journal of Primatology* 13: 361–378.
- Moore, J. & Ali, R. (1984). Are dispersal and inbreeding avoidance related? *Animal Behaviour* 32: 94-112.
- Morelli, T. L., King, S. J., Pochron, S. T. & Wright, P. C. (2009). The rules of disengagement: takeovers, infanticide, and dispersal in a rainforest lemur, *Propithecus edwardsi*. *Behaviour* 146: 499-523
- Morin, P. A., Chambers, K. E., Boesch, C. & Vigilant, L. (2001). Quantitative polymerase chain reaction analysis of DNA from noninvasive samples for accurate microsatellite genotyping of wild chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Molecular Ecology* 10:1835–1844.
- Mullis, K. B. & Faloona, F. A. (1987). Specific synthesis of DNA in vitro a polymerase-catalyzed chain reaction. *Methods in Enzymology* 155: 335-350.
- Muniz, L., Perry, S., Manson, J. H., Gilkenson, H., Gros-Louis, J. & Vigilant, L. (2006). Father-daughter inbreeding avoidance in a wild primate population. *Current Biology* 16: 156-157.
- Muniz, L. & Vigilant, L. (2008). Isolation and characterization of microsatellite markers in the white-faced capuchin monkey (*Cebus capucinus*) and cross-species amplification in other New World monkeys. *Molecular Ecology Resource* s8: 402–405.
- 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(2):117-121.
- Nagy, M., Heckel, G., Voigt, C. C. & Mayer, F. (2007). Female-biased dispersal and patrilocal kin groups in a mammal with resource-defence polygyny. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences* 274: 3019-3025.
- Nakai, E. S. (2007). Fissão-Fusão em *Cebus nigritus*: flexibilidade social como estratégia de ocupação de ambientes limitantes. Tese de mestrado, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Nishida, T. & Hiraiwa-Hasegawa, M. (1987). Chimpanzees and bonobos: Cooperative relationships among males. In B. B. Smuts, D. L. Cheney, R. M. Seyfarth, R. W. Wrangham, T. T. Struhsakere (Org.), *Primate societies* (pp. 165–177). Chicago: University of Chicago Press.

- Nutt, K. J. (2008). A comparison of techniques for assessing dispersal behaviour in gundis: revealing dispersal patterns in the absence of observed dispersal behaviour. *Molecular Ecology* 17: 3541-3556.
- O'Brien, T. G. (1991). Female-male social interactions in wedge-capped capuchin monkeys: benefits and costs of group living. *Animal Behaviour* 41: 555-567.
- O'Brien, T. G. (1993). Allogrooming behaviour among adult female wedge-capped capuchin monkeys. *Animal Behaviour* 46: 499-510.
- O'Brien, T. G. & Robinson, J. G. (1993). Stability of social relationships in female wedge-capped capuchin monkeys. In M. E. Pereira, L. A. Fairbanks (Org.), *Juvenile Primates* (pp. 197-210). Oxford: Oxford University Press.
- Oklander, L. I., Kowalewski, M. M. & Corach, D. (2010). Genetic consequences of habitat fragmentation in black-and-gold howler (*Alouatta caraya*) population from Northern Argentina. *International Journal of Primatology* 31: 813-832.
- Oliveira, M. M. & Langguth, A. (2006). Rediscovery of Marcgrave's capuchin monkey and designation of a neotype for *Simia flavia* Schreber 1774 (Primates, Cebidae). *Boletim do Museu Nacional, Rio de Janeiro: Zoologia* 523: 1-16.
- Olupot, W. & Waser, P. M. (2001). Correlates of intergroup transfer in male grey-cheeked mangabeys. *International Journal of Primatology* 22: 169-187.
- Payne, H. F. P., Lawes, M. J. & Henzi, S. P. (2003). Fatal attack on an adult female *Cercopithecus mitis erythrarchus*: implications for female dispersal in female-bonded societies. *International Journal of Primatology* 24: 1245-1250.
- Peakall, R., & Smouse, P. E. (2006). GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Molecular Ecology Notes* 6: 288-295.
- Pérez-González, J. & Carranza, J. (2009). Female-biased dispersal under conditions of low male mating competition in a polygynous mammal. *Molecular Ecology* 18: 4617-4630.
- Perez-Sweeney, B., Valladares-Padua, C., Burrell, A., Di Fiore, A., Satkoski, J., Groot, P., Boag, P. & Melnick, D. (2005). Dinucleotide microsatellite primers designed for a critically endangered primate, the black lion tamarin (*Leontopithecus chrysopygus*). *Molecular Ecology Notes* 5: 198-201.
- Perry, S. (1996). Female social relationships in wild white faced capuchin monkeys, *Cebus capucinus*. *American Journal of Primatology* 40: 167-182.

- Perry, S. (1997). Male-female social relationships in wild white-faced capuchins (*Cebus capucinus*). *Behaviour* 134: 477-510.
- Perry, S., Manson, J. H., Muniz, L., Gros-Louis, J & Vigilant, L. (2008). Kin-biased social behaviour in wild adult female white-faced capuchins, *Cebus capucinus*. *Animal Behaviour* 76(1): 187-199.
- Perry, S., Godoy, I. & Lammers, W. (2012). The Lomas Barbudal monkey project: two decades of research on *Cebus capucinus*. In P. M. Kappeler, D. P. Watts (Org.). *Long-term field studies of primates* (pp. 141-163). Heidelberg: Springer.
- Pompanon, F., Bonin, A., Bellemain, E. & Taberlet, P. (2005). Genotyping errors: causes, consequences and solutions. *Nature Reviews Genetics* 6: 847–859.
- Pope, T. R. (1990). The reproductive consequences of male cooperation in the red howler monkey: paternity exclusion in multi-male and single-male troops using genetic markers. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 27: 439-446.
- Pope, T. R. (2000). The evolution of male philopatry in Neotropical monkeys. In P.M. Kappeler (Org.), *Primate males* (pp. 219-235). Cambridge: Cambridge University Press.
- Proctor, M. F., McLellan, B. N., Strobeck, C. & Barclay, R. M. R. (2004). Gender-specific dispersal distances of grizzly bears estimated by genetic analysis. *Canadian Journal of Zoology* 82: 1108-18.
- Pusey, A. E. (1987). Sex-biased dispersal and inbreeding avoidance in birds and mammals. *Trends in Ecology & Evolution* 2: 295-299.
- Pusey, A. E. & Packer, C. (1987). Dispersal and philopatry. In B. B. Smuts, D. L. Cheney, R. M. Seyfarth, R. W. Wrangham, T. T. Struhsaker (Org.), *Primate societies* (p. 250-266). Chicago: University of Chicago Press.
- Ramírez-Llorens, P., Di Bitetti, M. S., Baldovino, M. C. & Janson, C. H. (2008). Infanticide in black capuchin monkeys (*Cebus apella nigrurus*) in Iguazú National Park, Argentina. *American Journal of Primatology* 70:1–12.
- Raymond, M. & Rousset, F. (1995). Genepop (version 1.2): population genetics software for exact tests and ecumenicism. *Journal of Heredity* 86: 248-249.
- Rendall, D. (2004). “Recognizing” kin: mechanisms, media, minds, modules, and muddles. In B. Chapais, C. M. Berman (Org.), *Kinship and Behaviour in Primates* (pp. 295–316.). Oxford: Oxford University Press.

- Ribeiro, M. G., Tokuda, M., Peternelli-dos-Santos, L., Fogaça, M. D. & Izar, P. (2011). Dispersão de fêmeas em macacos-prego, *Sapajus nigritus*: relato de caso e análise de fatores causais. In livro de resumos XIV Congresso Brasileiro de Primatologia. Curitiba: Sociedade Brasileira de Primatologia.
- Rímoli, J., Strier, K. B. & Ferrari, S. F. (2008). Seasonal and longitudinal variation in the behavior of free-ranging black tufted capuchins *Cebus nigritus* (Goldfuss, 1809) in a fragment of Atlantic Forest in Southeastern Brazil. In S. F. Ferrari, J. Rímoli (Org.). *A Primatologia no Brasil 9* (pp. 130-146). Aracaju: Sociedade Brasileira de Primatologia, Biologia Geral e Experimental-UFS.
- Robbins, A. M., Stoinski, T. S., Fawcett, K. T. & Robbins, M. M. (2009). Leave or conceive: natal dispersal and philopatry of female mountain gorillas in the Virunga Volcano region. *Animal Behaviour* 77: 831-838.
- Robinson, J. G. (1988). Demography and group structure in wedge-capped capuchin monkeys *Cebus olivaceus*. *Behaviour* 104: 202-232.
- Robinson, J. G., Valderrama, X. & Melnick, D. J. (2000). Mechanisms of female dispersal in a female-bonded species. *American Journal of Physical Anthropology Suppl* 30: 264.
- Ronce, O. (2007). How does it feel to be like a rolling stone? Ten questions about dispersal evolution. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 38: 231-253.
- Rose, L. M. (1994). Benefits and costs of resident males to females in white-faced capuchins, *Cebus capucinus*. *American Journal of Primatology* 32: 235-248.
- Rylands, A. B., Kierulff, M. C. M. & Mittermeier, R. A. (2005). Notes on the taxonomy and distributions of the tufted capuchin monkeys (*Cebus*, Cebidae) of South America. *Lundiana* 6(supplement): 97-110.
- Sade, D. S. (1967). Determinants of dominance in a group of free ranging rhesus monkeys. In S. A. Altmann (Org.). *Social communication among primates* (pp. 99-111). Chicago: The University of Chicago Press.
- Santos, L. P. C. (2009). Diferenças sexo/etárias do forrageamento de *Cebus nigritus* em área de Mata Atlântica. Tese de mestrado, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Sapolsky, R. M. & Share, L. J. (2004). A pacific culture among wild baboons: its emergence and transmission. *PLOS Biology* 2: 534-541.



- Schwartz, M. K., Cushman, S. A., McKelvey, K. S., Hayden, J. & Engkjer, C. (2006). Detecting genotyping errors and describing American black bear movement in northern Idaho. *Ursus* 17(2):138-148.
- Seielstad, M. T., Minch, E. & Cavalli-Sforza, L. L. (1998). Genetic evidence for a higher female migration rate in humans. *Nature Genetics* 20: 278-280.
- Silk, J. B. (2002). Kin selection in Primate Groups. *International Journal of Primatology* 23: 848–876.
- Silk, J. B. (2009). Nepotistic cooperation in non-human primate groups. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 364: 3243-3254.
- Silk, J. B., Alberts, S. C. & Altmann, J. (2004). Patterns of coalition formation by adult female baboons in Amboseli, Kenya. *Animal Behaviour* 67: 573-582.
- Silk, J. B., Altmann, J. & Alberts, S. C. (2006). Social relationships among adult female baboons (*Papio cynocephalus*) I. Variation in the strength of social bonds. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 61: 183-195.
- Silk, J. B., Alberts, S. C. & Altmann, J. (2006). Social relationships among adult female baboons (*Papio cynocephalus*) II: Variation in the quality and stability of social bonds. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 61: 197-204.
- Silva, J. de S., Jr (2001). Especiação nos macacos-prego e caiararas, gênero *Cebus* Erxleben, 1777 (Primates, Cebidae). Tese de doutorado, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.
- Smith, K., Alberts, S. C. & Altmann, J. (2003). Wild female baboons bias their social behaviour towards paternal half-sisters. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 270: 503-510.
- Sterck, E. H. M. (1997). Determinants of female dispersal in Thomas langurs. *American Journal of Primatology* 42: 179-198.
- Sterck, E. H. M., Watts, D. P. & van Schaik, C. P. (1997). The evolution of female social relationships in nonhuman primates. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 41: 291-309
- Stevenson, P. R. (2001). The relationship between fruit production and primate abundance in Neotropical communities. *Biological Journal of the Linnean Society* 72: 161-178.
- Strier, K. B. (1994). Brotherhoods among atelins: kinship, affiliation, and competition. *Behaviour* 130: 151-167.

- Strier, K. B. (1999). Why is female kin bonding so rare? Comparative sociality of neotropical primates. In P. C. Lee (Org.), *Comparative primate socioecology* (pp. 300-319). Cambridge: Cambridge University Press.
- Strier, K. B. (2003). Primatology comes of age: 2002 AAPA Luncheon address. *American Journal of Physical Anthropology* 122: 2-13.
- Strier, K. B. (2008). The effects of Kin on primate life histories. *Annual Review of Anthropology* 37: 21-36.
- Strier, K. B. (2009). Seeing the Forest through the Seeds: Mechanisms of Primate Behavioral Diversity from Individuals to Populations and Beyond. *Current Anthropology* 50 (2): 213-228.
- 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. (2012). The northern muriqui (*Brachyteles hypoxanthus*): lessons on behavioral plasticity and population dynamics from a critically endangered species. In P. M. Kappeler, D. P. Watts (Org.). *Long-term field studies of primates* (pp. 185-212). Heidelberg: Springer.
- Schuelke, M. (2000). An economic method for the fluorescent labeling of PCR fragments. *Nature Biotechnology* 18: 233-234.
- Sueur, C., Jacobs, A., Amblard, F., Petit, O. & King, A. J. (2011). How can social network analysis improve the study of primate behavior? *International Journal of Primatology* 71:1-17.
- Sugg, D. W., Chesser, R. K., Dobson, F. S. & Hoogland, J. L. (1996). Population genetics meets behavioural ecology. *Trends in Ecology & Evolution* 11: 338-342.
- Taberlet, P., Griffin, S., Goossens, B., Questiau, S., Manceau, V., Escaravage, N., Waits, L. P. & Bouvet, J. (1996). Reliable genotyping of samples with very low DNA quantities using PCR. *Nucleic Acids Research* 24: 3189-3194.
- Taberlet, P., Waits, L. P. & Luikart, G. (1999). Non invasive genetic sampling: look before you leap. *Trends in Ecology & Evolution* 14: 323-327.
- Taira, J. T. (2007). Consumo do palmito juçara (*Euterpe edulis*) por macacos-prego (*Cebus nigritus*): estratégia de forrageamento ótimo ou requinte de um gourmet? Dissertação de mestrado, Universidade de São Paulo, Brasil.

- Teichroeb, J. A., Wikberg, E. C. & Sicotte, P. (2009). Female dispersal patterns in six groups of ursine colobus (*Colobus vellerosus*): infanticide avoidance is important. *Behaviour* 146: 551-582.
- Temple, H. J., Hoffman, J. I. & Amos, W. (2006). Dispersal, philopatry and intergroup relatedness: fine-scale genetic structure in the white-breasted thrasher, *Ramphocinclus brachyurus*. *Molecular Ecology* 15: 3449-3458.
- Thierry, B., Iwaniuk, A. N. & Pellis, S. M. (2000). The influence of phylogeny on the social behaviour of macaques (Primates: Cercopithecidae, genus *Macaca*). *Ethology* 106: 713-728.
- Tiddi, B., Aureli, F., Schino, G. & Bernhard, V. (2011). Social relationships between adult females and the alpha male in wild tufted capuchin monkeys. *American Journal of Primatology* 73: 812-820.
- Tiddi, B., Aureli, F. & Schino, G. (2012). Grooming up the hierarchy: the exchange of grooming and rank-related benefits in a New World primate. *PLoS ONE* 7(5): e36641. doi:10.1371/journal.pone.0036641.
- Tokuda, M., Boubli, J. P., Izar, P. & Strier, K. B. (2012). Social cliques in male northern muriquis *Brachyteles hypoxanthus*. *Current Zoology* 58: 342-352.
- Trivers, R. L. (1972). Parental investment and sexual selection. In B. Campbell (Org.). *Sexual Selection and the Descent of Man 1871-1971* (pp. 136-179). Aldine: University of Chicago Press.
- Van Belle, S., Estrada, A., Strier, K. B. & Di Fiore, A. (2012). Genetic structure and kinship patterns in a population of black howler monkeys, *Alouatta pigra*, at Palenque National Park, Mexico. *American Journal of Primatology* 74: 948-957.
- van Hooff, J. A. R. A. M. (2000). Relationships among non-human primate males: a deductive framework. In P.M. Kappeler (Org.), *Primate males* (pp. 183-191). Cambridge: Cambridge University Press.
- Van Horn, R. C., Altmann, J. & Alberts, S. C. (2008). Can't get there from here: inferring kinship from pairwise genetic relatedness. *Animal Behaviour* 75: 1173-1180.
- 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.

- Van Oosterhout, C., Hutchinson, W.F., Wills, D.P.M. & Shipley, P. (2004). Micro-Checker: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. *Molecular Ecology Notes* 4: 535-538.
- van Schaik, C. P. (1989). The ecology of social relationships amongst female primates. In V. Standen, R. A. Foley (Org.). *Comparative Socioecology* (pp. 195-218). Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- Verderane, M. P. (2010). Socioecologia de macacos-prego (*Cebus libidinosus*) em área de ecótono cerrado/caatinga. Tese de doutorado, Universidade de São Paulo, Brasil.
- Vigilant, L. (2002). Technical challenges in the microsatellite genotyping of a wild chimpanzee population using feces. *Evolutionary Anthropology, Suppl 1*: 162–165.
- Vilanova, R., Silva-Junior, J. S. E., Grelle, C. E. V., Marroig, G. & Cerqueira, R. 2005. Limites climáticos e vegetacionais das distribuições de *Cebus nigritus* e *Cebus robustus* (Cebinae, Platyrrhini). *Neotropical Primates* 13(1): 14-19.
- Wagner, A. P., Creel, S. & Kalinowski, S. T. (2006). Estimating relatedness and relationships using microsatellite loci with null alleles. *Heredity* 97: 336–345.
- Wagner, A. P., Creel, S., Frank, L. G. & Kalinowski, S. T. (2007). Patterns of relatedness and parentage in an asocial, polyandrous striped hyena population. *Molecular Ecology* 16: 4356-4369.
- Waser, P. & Jones, W. (1983). Natal philopatry among solitary mammals. *The Quarterly Review of Biology* 58: 355–390.
- Watts, D. P. (1994). Social relationships of immigrant and resident female mountain gorillas, II: relatedness, residence, and relationships between females. *American Journal of Primatology* 32: 13-30.
- Watts, D. P. (2000a). Grooming between male chimpanzees at Ngogo, Kibale National Park. II. Influence of male rank and possible competition for partners. *International Journal of Primatology* 21: 211-238.
- Watts, D. P. (2000b). Causes and consequences of variation in male mountain gorilla life histories and group membership. . In P.M. Kappeler (Org.), *Primate males* (pp. pp. 169–179). Cambridge: Cambridge University Press.

- Watts, D. P. (2001). Social relationships of female mountain gorillas. In M. M. Robbins, P. Sicotte, K. J. Stewart (Org.), *Mountain gorillas: three decades of research at Karisoke*. (pp. 215-240). Cambridge: Cambridge University Press.
- Weir, B. S. & Cockerham, C. C. (1984). Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution* 38: 1358-1370.
- Whitehead, H. (2008). *Analyzing animal societies: quantitative methods for vertebrate social analysis*. Chicago: Chicago University Press.
- Whitehead, H. (2009). SOCPROG programs: analysing animal social structures. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 63:765–778.
- Widdig, A. (2007). Paternal kin discrimination: the evidence and likely mechanisms. *Biological Reviews* 82: 319–334.
- Widdig, A., Nürnberg, P., Krawczak, M., Streich, W. J. & Bercovitch, F. B. (2001). Paternal relatedness and age proximity regulate social relationships among adult female rhesus macaques. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 98(24): 13769.
- Williams, D. A. & Rabenold, K. N. (2005). Male-biased dispersal, female philopatry, and routes to fitness in a social corvid. *Journal of Animal Ecology* 74: 150-159.
- Wolff, J. O. (1994). More on juvenile dispersal in mammals. *Oikos* 71: 349-352.
- Wrangham, R. W. (1980). An ecological model of female-bonded primate groups. *Behaviour* 75: 262–300.
- Wright, S. (1922). Coefficients of inbreeding and relationship. *American Naturalist* 56: 836-840.