UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FFCLRP - DEPARTAMENTO DE PSICOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM PSICOBIOLOGIA

Lais Mendes Ruiz Cantano

**Comportamento e dinâmica social de duas espécies de ratos-de-espinho em
cativoiro sob a visão das redes sociais**

RIBEIRÃO PRETO – SP

2018

LAIS MENDES RUIZ CANTANO

**Comportamento e dinâmica social de duas espécies de ratos-de-espinho em
cativeiro sob a visão das redes sociais**

Versão Corrigida

Tese apresentada à Faculdade de Filosofia,
Ciências e Letras de Ribeirão Preto da USP,
como parte das exigências para a obtenção do
título de Doutor em Ciências, Área:
Psicobiologia.

Orientadora: Prof.^a Dr.^a Patrícia Ferreira
Monticelli

**RIBEIRÃO PRETO – SP
2018**

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.

Cantano, Lais Mendes Ruiz.

Comportamento e dinâmica social de duas espécies de ratos-de-espinho em cativeiro sob a visão das redes sociais. Ribeirão Preto, 2018.

213 p. : il. ; 30 cm

Tese de Doutorado, apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto/USP. Área de concentração: Psicobiologia.

Orientadora: Monticelli, Patrícia Ferreira.

1. Echimyidae. 2. Estrutura social. 3. Redes de interação. 4. Hierarquia de dominância. 5. Comportamento reprodutivo.

Nome: Cantano, Lais Mendes Ruiz

Título: Comportamento e dinâmica social de duas espécies de ratos-de-espinho em cativeiro sob a visão das redes sociais.

Tese apresentada à Faculdade de Filosofia,
Ciências e Letras de Ribeirão Preto da
USP, como parte das exigências para a
obtenção do título de Doutor em Ciências

Aprovado em:

Banca Examinadora

Prof. Dr. _____

Instituição: _____

Julgamento: _____

Prof. Dr. _____

Instituição: _____

Julgamento: _____

Prof. Dr. _____

Instituição: _____

Julgamento: _____

Prof. Dr. _____

Instituição: _____

Julgamento: _____

Prof. Dr. _____

Instituição: _____

Julgamento: _____

Dedico esta tese aos meus pais, que me ensinaram tudo da vida de um jeito maravilhoso, me ensinaram a ser quem eu sou e sempre me encorajaram a fazer o que me deixasse feliz.

AGRADECIMENTOS

Agradeço sempre a Deus e/ou uma força maior que a ciência não explica, por me dar força e energia em todos os momentos em minha vida. Aos meus pais Wilson e Lourdes, meu porto seguro, minha maior alegria durante todos os anos de minha vida que sempre me acompanharam, me incentivaram a estudar e torceram por meu sucesso. Sem vocês nada disso seria possível. Obrigada pela confiança e amor incondicional sempre! Amo muito vocês. Obrigada pai, pelas conversas mais científicas brilhantes que tivemos. A minha irmã Márcia, por ser minha companheira de vida e de estudo, obrigada por todos os ensinamentos que você já me deu e em especial, ajuda neste Doutorado. A minha irmã Monique, pela confiança, respeito e carinho pelo que eu faço, mesmo quando estava distante. Amo vocês minhas irmãs queridas! Ao meu cunhado Daniel, ao meu sobrinho e afilhado maravilhoso e mais amado do mundo, Rafael e também minha maior alegria. Agradeço toda minha família de tios e primos pelo apoio e torcida durante todas as fases, vocês são muito importantes para mim.

Agradeço a minha querida orientadora Prof. Patrícia Monticelli, que me conheceu na época do meu mestrado e na secretaria da SBET (obrigada por me ajudar nesta época). E depois, que me acolheu nestes anos todos como sua aluna, tenho muito carinho, gratidão e respeito por você. Obrigada por confiar em mim e me levantar todas as vezes que fracassei, obrigada por não me deixar desistir deste lindo trabalho que realizamos juntas. Sem sua ajuda e apoio nada teria sido possível. Muito obrigada pela sua paciência, carinho, respeito e por nos ensinar a ter pensamento crítico e ver a ciência de um modo tão maravilhoso, como você vê. Paty, lembrarei de você por toda a minha vida, você foi e sempre será a orientadora mais fantástica que eu conheço.

A todas as pessoas maravilhosas do laboratório EBAC por fazer deste lugar um ótimo local de trabalho. A todas as minhas amadas amigas e companheiras acadêmicas: Lilian Luchesi, por estar ao meu lado desde o Mestrado e novamente nessa jornada que foi o Doutorado, espero ter você sempre junto! Ana Maria Nievas, obrigada pelas risadas, viagens e companheirismo durante estes anos. Adriana Siculo, muito obrigada pela paciência em me ensinar e companheirismo no Pequeno Cientista e nas discussões científicas, cruciais para a finalização deste trabalho. A Paula Verzola e Bruna Campos, pelo companheirismo e discussões científicas. Ah, e pelos “happy hours” e viagens também! Agradeço às alunas que passaram pelo EBAC: Flora, Débora, Cíntia e Marina. À Juliana Takata, pelos desenhos, fotos, companheirismo, amizade e fofura de sempre! A bioterista e amiga Thalita Riul, pela paciência, fofura e ajuda sempre.

Obrigada por todo carinho, apoio e paciência, Mariella Penha. João Pedro, Nathan, Diego, Simone, Eduardo, Luara, Gianni, Nichollas, Ana Fuentes e Hugo pela amizade e apoio sempre. A minha melhor amiga Maria Laura Pereira, por tudo! Aos amigos biólogos Danielle, Adriana, Silmara, Poli e Ivan, pelo companheirismo desde a faculdade. A todos os meus amigos cantores do Coral Minaz. A todos os meus amigos, que me proporcionaram muitos momentos felizes, vocês foram muito importantes em todas as etapas deste doutorado, obrigada.

Aos antigos e novos amigos e colegas de Pós-graduação Melina, Tábata, Rodrigo, Marcella, Augusto, Robson e Carol. Aos amigos que agora estão longe Bruno Favaretto, Larissa Dias, Ana Paula Braga e Rafaella Volpi, pelas eternas discussões acadêmicas e companheirismo sempre.

A todos os ótimos professores que já tive durante a vida que despertaram um olhar cientista. Ao Laboratório de Biodiversidade Molecular e Conservação (Deptº Genética da UFSCAR), ao Profº Drº Pedro Manoel Galetti Jr. e ao Drº Bruno Henrique Saranholi, pela paciência de me ensinar e treinar. À Profª Drª Patrícia Izar, pelas brilhantes aulas de estudo de redes sociais e participação na banca de qualificação. Ao Prof. Drº Adriano Chiarello pela oportunidade de participar em suas aulas como aluna PAE. Agradeço a Profª Drª Elisabeth Spinelli de Oliveira, responsável pelo Biotério do Laboratório de Ecofisiologia e Comportamento (LECO) que nos cedeu os animais utilizados neste trabalho, assim como ao IBAMA. Ao Prof Drº. César Galera e a secretária Renata Vincentim por todo apoio. Ao Drº. José Liberato, pelas correções e pareceres de meus relatórios. Ao Drº Maurício Cantor, pela participação na banca de qualificação e toda ajuda pessoalmente e virtualmente. A todos os membros da banca: muito obrigada! A todos os ótimos professores que já tive durante a vida que despertaram um olhar cientista. A CAPES, pela bolsa concedida, ao Programa de Psicobiologia A Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras, pela infraestrutura e apoio. Agradeço imensamente aos protagonistas deste trabalho, que me permitiram saber um pouco mais sobre seu comportamento e modo de vida, os ratos-de-espinho.

RESUMO

Cantano, L.M.R. (Tese de Doutorado). **Comportamento e dinâmica social de duas espécies de ratos-de-espinho em cativeiro sob a visão das redes sociais.** (Tese de Doutorado). Programa de Pós-Graduação em Psicobiologia da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, SP.

A estrutura social (ES) de uma espécie está associada à aspectos socio-ecológicos. A linhagem dos Caviomorfos é apontada como um modelo interessante para estudos deste tipo. Os equimídeos são um exemplo de grande diversidade de habitats: possui espécies de Mata Atlântica (*Trinomys setosus*), da Caatinga (*T. yonenagae*) e fossoriais (*Clyomys bishopi*). Por isso, escolhemos esses grupos para uma análise intra e interespecífica sobre suas ES, utilizando a abordagem de redes sociais para descrever padrões de associação e interações agonísticas e afiliativas. Nosso objetivo foi descrever a superfície da ES de dois grupos de *T. setosus*, e quatro de *C. bishopi* em cativeiro. Para tanto, quantificamos parâmetros da ES e avaliamos a relação entre as interações, hierarquia de dominância e as associações espaciais. Avaliamos a dinâmica do grupo usando as distâncias médias interindividuais e o padrão de agregação do grupo. Quantificamos a frequência de vitórias e perdas entre indivíduos em conflitos agonísticos e a frequência de interações afiliativas, através do método todas as ocorrências. As matrizes, índices e redes sociais foram geradas utilizando o *software* SOCPROG 2.8. Foram encontradas associações preferenciais de curto e longo prazo, em *T. setosus*, e de curto prazo para *Clyomys*. *Trinomys setosus* mostrou altos índices de afiliação, enquanto que em *Clyomys* houve igual proporção de afiliativos e agonísticos, sendo assim socialmente menos tolerante do que *T. setosus* reunindo-se apenas para algumas atividades, e as fêmeas são ainda menos tolerantes do que os machos. Sugerimos que a fêmea Meg é dominante sobre os outros, que se organizam em uma hierarquia não linear, mais igualitária e que esta população de *T. setosus* apresenta níveis de associação, conectividade e interações sociais positivas, semelhantes com *T. yonenagae*. Quanto ao comportamento reprodutivo, observamos que em *T. setosus*, há estro pós-parto, como se esperava com base em *T. yonenagae* e acreditamos haver algum mecanismo de supressão de estro que precisa ser melhor investigado. Três fêmeas engravidaram, cada uma em um momento. Testes genéticos de paternidade realizados indicaram que embora nas gestações de uma das fêmeas (“Meg”) não houve multipaternidade, ela não escolheu sempre o mesmo macho, e isto sugere uma estratégia de acasalamento promíscua, por parte da fêmea. Os machos de *C. bishopi* não parecem exercer defesa de parceira sexual nem formação de vínculo após a cópula, sugerindo uma estratégia também promíscua de acasalamento, como em *T. setosus*. O repertório comportamental para as espécies *T. setosus* e *Clyomys* manteve-se semelhante ao de *T. yonenagae*. Em conclusão, nossos resultados, pioneiros na utilização comparativa de análises de redes sociais, mostram que as espécies apresentam particularidades importantes quanto ao seu comportamento social, mas que são bastante semelhantes em muitos aspectos, o que traz novas perspectivas quanto ao estudo evolutivo e comparativo dessas espécies e também no que diz respeito à manutenção adequada desses animais em cativeiro, considerando condições de bem-estar animal e conservação.

Palavras-chave: 1. Echimyidae. 2. Estrutura social. 3. Redes de interação. 4. Hierarquia de dominância. 5. Comportamento reprodutivo.

ABSTRACT

Cantano, L.M.R. (Tese de Doutorado). **Behaviour and social dynamics of two species of rats in captivity under social networks approach** (PhD thesis). Programa de Pós-Graduação em Psicobiologia da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, SP.

Social structure (SS) of species is associated with socio-ecological aspects and Caviomorpha is pointed as an interesting model for studies of this type. Echimyidae are an example of great diversity of habitats: it has species of Atlantic Rainforest (*Trinomys setosus*), Caatinga (*T. yonenagae*) and fossorial (*Clyomys bishopi*). Therefore, we chose these groups for an intra and interspecific analysis of their SS, using social networks analysis to describe patterns of association, agonistic and affiliative interactions. Our aim was to describe the SS surface of two groups of *T. setosus*, and four of *C. bishopi* in captivity. We quantified descriptors parameters and evaluated the relation between interactions, dominance hierarchy and spatial associations through social networks approach. We evaluated group dynamics using the mean interindividual distances and the group aggregation pattern. We quantify frequency of victories and losses between individuals in agonistic conflicts and frequency of affiliative interactions through the “all occurrences” method. Matrices, indexes and social networks were generated using SOCPROG 2.8 software. Short and long term preferential associations were found in *T. setosus*, and short term for *Clyomys*. *Trinomys setosus* showed high affiliation rates, while *Clyomys* had an equal proportion of affiliative and agonistic, being thus socially less tolerant than *T. setosus*, agglomerating only for some activities, and females are even less tolerant than males. We suggest that female Meg is dominant over others, which are organized in a non-linear, more egalitarian hierarchy and this *T. setosus* population presents levels of association, connectivity, and positive social interactions, similar to *T. yonenagae*. Regarding reproductive behaviour, in *T. setosus*, there is postpartum oestrus, as expected based on *T. yonenagae*, and we regard there is some mechanism of oestrus suppression that must to be investigated. Three females became pregnant, each in a different moment. Genetic tests of paternity performed indicated that although in the pregnancies of unique female (Meg ') there was no multipaternity, not always choose the same male, and this suggests a promiscuous mating strategy on the part of the female. The males of *C. bishopi* do not seem to exert sexual partner defence or bond formation after copulation, suggesting a promiscuous breeding strategy as in *T. setosus*. Behavioural repertoire for *T. setosus* and *Clyomys bishopi* remained similar to *T. yonenagae*. In conclusion, our results, which are pioneers in comparative use of social network analysis, presents important peculiarities of species, regarding their social behaviour, although are quite similar in many aspects, which brings new perspectives regarding evolutionary and comparative study of these species and also considering adequate maintenance of animals in captivity, whereas conditions of animal welfare and conservation.

Keywords: 1. Echimyidae. 2. Social structure. 3. Interaction networks. 4. Dominance hierarchy. 5. Reproductive behaviour

Sumário

1. Introdução Geral	10
<i>Socioecologia e modelos socioecológicos</i>	10
<i>Modelos Biológicos do Estudo</i>	12
<i>O Clyomys de Itirapina: um rato-de-espinho do Cerrado</i>	14
<i>Estrutura social e redes sociais</i>	16
2. Material e Métodos Gerais	21
Capítulo 1- Redes sociais de associação	34
1. Introdução	35
2. Material e Métodos	36
3. Resultados	42
4. Discussão	72
Capítulo 2- Redes de interações sociais e a hierarquia de dominância	78
1. Introdução	79
2. Material e Métodos	81
3. Resultados	86
4. Discussão	138
Capítulo 3- Aspectos do comportamento reprodutivo de <i>Trinomys setosus</i>	147
1. Introdução	148
2. Material e Métodos	150
3. Resultados	151
4. Discussão	155
Capítulo 4- Paternidade em <i>Trinomys setosus</i>	159
1. Introdução	160
2. Material e Métodos	164
3. Resultados	167
4. Discussão	169
Capítulo 5- Repertório comportamental de <i>Trinomys setosus</i> e <i>Clyomys bishopi</i> em cativeiro	171
1. Introdução	172
2. Material e Métodos	174
3. Resultados	174
4. Discussão	179
3. Considerações Finais	181
4. Referências ¹	183
5. Apêndice	203

Formulação das questões e aspectos gerais da tese

1. Introdução Geral

A fauna de roedores da América do Sul é dominada por radiações independentes da linhagem mais antiga de roedores, os Caviomorfos (MAESTRI; PATTERSON, 2016). Distribuídos por toda a América do Sul, eles ocupam diversos habitats (OJEDA; MARES, 1982) e exibem sistemas sociais flexíveis (MAHER; BURGER, 2011). Esta diversificação em morfologia, modos de vida, história de vida e mudanças climáticas, que marcaram a origem e radiação do grupo, contribuem para discussão de traços ecológicos aliados ao comportamento social (EBENSPERGER; HAYES, 2016a). A vida social está associada a repertórios comportamentais amplos e ritualizados, supostamente capazes de representar variações motivacionais e expressar intenções, organizando as relações interindividuais e evitando o confronto direto (EBENSPERGER; HURTADO; LEÓN, 2007; EISENBERG, 1974; FRANCESCOI; QUIRICI, 2010; FRANCESCOI, 1999; KLEIMAN, 1974; ROCHA, 1995, 1991)

Socioecologia e modelos socioecológicos

A socioecologia é o estudo da diversidade dos sistemas sociais, a partir de princípios da ecologia comportamental (CROOK, 1970). Busca entender como os animais sobrevivem e reproduzem-se em seus ambientes naturais (SCHRADIN et al., 2012) a partir de hipóteses testáveis sobre os *trade-offs* da vida em grupo. A socialidade confere benefícios em relação ao *fitness*, por exemplo, quando reduz o risco de predação (EBENSPERGER; BLUMSTEIN, 2006), ou a energia individual gasta na escavação de tocas -e.g., *Octodon degus*, (EBENSPERGER; BOZINOVIC, 2000) e na proteção e termoregulação de filhotes (EBENSPERGER; HURTADO; LEÓN, 2007). Os custos giram em torno do aumento de competição por recurso, risco maior de disseminação de parasitas e predação (EBENSPERGER; HURTADO; LEÓN, 2007).

O sistema social representa propriedades emergentes de interações comportamentais e estratégias individuais, segundo o modelo socioecológico (HINDE, 1976). A configuração grupal de uma espécie com base na organização (tamanho e composição do grupo e coesão espaço-temporal entre os indivíduos), na estrutura (padrão de relação entre os indivíduos) e no sistema de acasalamento (estratégias de obtenção de

parceiro reprodutivo) adotados pelos membros do grupo, se define a partir das estratégias individuais. Essas decisões variam entre os sexos: em mamíferos, em geral, os machos competem entre si por acesso às fêmeas, nas espécies em que elas são o recurso limitante, e as fêmeas por alimento, que será energia para produção de filhotes (KAPPELER; VAN SCHAIK, 2002).

A organização social de uma espécie ou população pode mudar conforme os indivíduos mudam suas táticas sociais e reprodutivas, em resposta a mudanças ambientais; este fenômeno é conhecido como flexibilidade social. Táticas reprodutivas de machos são influenciadas pela distribuição espacial de fêmeas e podem maximizar o seu sucesso reprodutivo (SCHRADIN; LINDHOLM, 2011). Descritas em vertebrados e invertebrados, as táticas reprodutivas alternativas são resultado de estratégias, que descrevem regras de decisões de um indivíduo, ou seja, uma tática é o comportamento resultante destas regras (DAVIES; KREBS; WEST, 2012).

Muitas espécies de insetos, aves e mamíferos apresentam flexibilidade social presumivelmente selecionada como uma adaptação à flutuação corriqueira da densidade populacional que altera o nível de competição intraespecífica (SCHRADIN, 2013). A flexibilidade social é do indivíduo. Estudando grupos cujos membros podem ser identificados individualmente podemos estudar os fatores proximais e distais da flexibilidade individual no comportamento social e sua influência sobre a variação intraespecífica na organização social (SCHOEPF; SCHRADIN, 2012). As táticas sociais flexíveis permitem que os indivíduos respondam a conflitos e mudanças sociais e ambientais, de forma a estabilizar a organização social do grupo, permitindo assim a manutenção da organização espécie-específico (SCHRADIN, 2013).

O rato africano citado anteriormente é um exemplo de roedor socialmente flexível: os indivíduos podem viver de modo solitário ou formar grupos familiares igualitários, ou seja, que não se organizam hierarquicamente; quando há conflito entre membros, o que se espera conforme a densidade populacional aumenta, não se nota mudança na estrutura do grupo; os indivíduos podem optar por deixar o grupo e adotar um estilo de vida solitário. Isso não seria esperado em espécies socialmente inflexíveis, como as espécies com hierarquia de dominância estabelecida que ajustam as interações sociais com outros indivíduos através de um repertório comportamental próprio para isso, permitindo a manutenção de sua organização social (SCHRADIN, 2013).

Roedores, como gerbil e rato africano, são conhecidos por exibirem sistemas sociais flexíveis que variam em resposta a mudanças ambientais (SCHRADIN; PILLAY,

2005; TRAVIS; SLOBODCHIKOFF; KEIM, 1995). Este tipo de estrutura social flexível, pode ser uma resposta adaptativa, por exemplo, de espécies desérticas cujos indivíduos lidam com ambientes severos e imprevisíveis (RANDALL et al., 2005). Conforme o ambiente muda, viver em grupo pode ser a opção mais vantajosa. Por exemplo, *T. yonenagae* vive em habitat de dunas arenosas em sistemas de tocas habitados por um único indivíduo ou ocupados por grupos de até onze incluindo mais do que um macho e fêmea adultos, e juvenis, sugerindo uma estrutura social flexível (ROCHA, 1991; SANTOS, 2004). Como a chuva e a disponibilidade de alimentos variam temporalmente, a flexibilidade no uso de tocas pode refletir respostas adaptativas à disponibilidade de recursos (SANTOS, 2010). O entendimento dos processos de variação intraespecífica na organização social nos ajuda a compreender a evolução da socialidade e adaptabilidade das espécies (SCHRADIN, 2013) e o estudo desses sistemas permite a avaliação da flexibilidade social das espécies.

Modelos Biológicos do Estudo

Os roedores constituem um cenário ecológico e filogenético para o estudo da evolução da socialidade em mamíferos terrestres de pequeno porte (LACEY; EBENSPERGER, 2007; MAHER; BURGER, 2011). Algumas teorias já foram propostas para explicar a origem da forma de vida tão peculiar do rato-toupeira africano (Bathyergidae), eusocial (BURDA et al., 2000), e os diferentes níveis de socialidade em Sciurognathi, como os descritos em esquilos terrestres e marmotas (WOLFF; SHERMAN, 2008). Nenhum desses modelos incluem, contudo, a forma particular de vida dos Caviomorfos, que produzem filhotes precoces e que tem ricos repertórios acústicos e comportamentais (EISENBERG, 1974; KLEIMAN, 1974).

O grupo mais diverso de Caviomorpha é o dos ratos-de-espinho (Hystricognathi: Echimyidae; (EMMONS; FEER, 1997; LARA; PATTON; DA SILVA, 1996). Compõe-se de cerca de 91 espécies distribuídas em 22 gêneros (UPHAM et al., 2013), um deles *Trinomys* (Thomas, 1921) exclusivo da região leste do Brasil (GALEWSKI et al., 2005; PESSÔA et al., 2005, 2015). É um táxon com 10 espécies (PESSÔA et al., 2015) descritas como noturnas, cursoriais e solitárias em manuais de zoologia como em Emmons e Feer (1997) e terrestres (PESSÔA et al., 2015). Sabe-se que a exceção é *T. yonenagae* que possui hábito semi fossorial (BARROS et al., 1998). Mas na verdade, há um enorme desconhecimento sobre os hábitos dessas espécies. São habitantes de florestas e de clareiras dentro da mata, frequentemente encontrados próximos a corpos d'água (ATTIAS et al., 2009; LARA; PATTON; HINGST-ZAHER, 2002; LARA; PATTON,

2000; MOOJEN, 1948; TAVARES, W. C., & PESSÔA, 2010). Sua dieta é composta de sementes, frutos, fungos, folhas e insetos, segundo informação constante em Emmons e Feer (1997).

Trinomys setosus: um roedor endêmico da Mata Atlântica

Esta espécie já foi chamada de *Trinomys iheringhi* e *Trinomys setosus denigrattus*, no entanto, a nomenclatura correta e mais recente segundo Iack-Ximenes, 2005 é *T. setosus* (para mais informações sobre mudanças de nomes ver IACK-XIMENES, 2005).

Trinomys setosus (Desmarest, 1816), a espécie que nos interessou para estudo, é uma espécie de mata, de distribuição mais abrangente do que as outras espécies do gênero, ocorrendo nos estados de Sergipe, Bahia, Minas Gerais e Espírito Santo (EISENBERG; REDFORD, 1999). É uma espécie pouco estudada, irmã de uma espécie semi fossorial e endêmica de dunas da Caatinga: *T. yonenagae* (ROCHA, 1995, 1991). Por causa dessa proximidade filogenética e do que parece ser uma grande diferença de estratégias comportamentais entre essas espécies, a comparação entre elas tem produzido hipóteses sobre as adaptações comportamentais de *T. yonenagae* ao semiárido (BARBOSA, 2008; ESTEVAM; ALMEIDA, 2008; LARA; PATTON, 2000; MONTEIRO; DOS REIS, 2005; TAVARES; PESSÔA; SEUÁNEZ, 2016).

Alguns estudos foram feitos a partir de animais mantidos isoladamente nos biotérios, ainda que em alguns, recém-capturados e apresentados a outros apenas na arena de testes de socialidade. Em Freitas et al., (2008), os pareamentos também intra-sexos, foram feitos com animais recém-capturados, levados do campo de captura para uma sala, para passar pelo teste e depois ser novamente liberado. Os autores começaram a contar 40 min de teste só a partir do primeiro movimento dos animais (i.e., final da fase de congelamento ou “freezing”). O índice de afiliação usado pelos autores para comparar o nível de afiliação entre as quatro espécies, foi 0,86 para machos e 0,82 para fêmeas de *T. yonenagae*, e machos (0,77) e fêmeas (0,65) para *T. setosus*. Embora essa diferença não tenha sido estatística no teste de ANOVA, ela foi considerada suficiente para os autores definirem as duas espécies irmãs como sendo uma mais afiliativa e a outra intermediária entre *T. albispinus-minus* e *Thrichomys*. O que Freitas et al., (2010) descreve como uma alta intensidade de afiliação entre fêmeas e também entre machos de *T. yonenagae*, pode ser reflexo da carência social daqueles animais. O que teria acontecido se tivessem permanecido mais do que 40 minutos juntos? Após esse tempo de oportunidade de interação social, os animais voltavam para suas caixas solitárias (DE FREITAS et al., 2010; FREITAS; EL-HANI; DA ROCHA, 2008; RIOS, 2009; SALDANHA FILHO,

2008). Esses estudos, contudo, embora sugerirem o valor do conhecimento de *T. setosus* para a compreensão da evolução dos padrões comportamentais do grupo, ou ao menos na especialização da espécie da Caatinga, pouco esclarecem sobre a socialidade de *T. setosus* e nos permite questionar: como a espécie se organiza socialmente - de forma hierárquica ou socialmente flexível? - E quais suas estratégias reprodutivas? Há dominância de um dos sexos? Há formação de vínculos sociais entre adultos? É possível pensar em algum mecanismo de cooperação ou controle reprodutivo entre membros do grupo? E principalmente, é real a distinção entre a socialidade de *T. yonenagae* e *T. setosus* usada para corroborar a hipótese das adaptações da primeira à vida no semi-árido?

Não é possível responder a estas questões quando os animais são mantidos isolados em caixas em biotérios, pareados apenas em sessões experimentais de alguns minutos. A caracterização da estrutura social de *T. yonenagae* foi feita a partir de uma população de cativeiro formada por animais recém-capturados, com base nas interações interindividuais (MANAF, 2000). O autor descreveu uma estrutura social bem definida hierarquicamente, com tolerância intraespecífica e a formação de alianças sociais entre adultos do mesmo sexo. Não chegou, contudo, ao detalhamento das variáveis das redes sociais que oferecem medidas operacionais da dinâmica social a nível individual. Nesse sentido, nosso estudo é pioneiro.

O Clyomys de Itirapina: um rato-de-espinho do Cerrado

A última revisão de FABRE et al., (2014) inclui em Echimyidae animais de Mata Atlântica fossoriais, como o *Clyomys* e *Euryzygomatomys*, e terrestres como *Trinomys*, e apresenta Capromyidae como uma subfamília, irmã de Echimyidae. *Clyomys* forma um grupo monofilético com *Trinomys* e *Euryzygomatomys* (GALEWSKI et al., 2005) de acordo com a supermatriz molecular para Rodentia de Fabre et al. (2013 e 2016). O gênero *Clyomys* é o mais estudado quanto à sua ecologia e endemismo (e. g., BUENO et al., 2004; VIEIRA, 1997) , pela fisiologia comportamental, pela adoção de hábitos subterrâneos, como o *Trinomys yonenagae* (BARROS et al., 2004; FREITAS, 2013). Mas a espécie, embora endêmica do cerrado brasileiro (BATALHA, 2011), permanece tão desconhecida, em termos comportamentais, como o *T. setosus* (BEZERRA; OLIVEIRA, 2013).

Desde a última revisão taxonômica (BEZERRA; DE OLIVEIRA; BONVICINO, 2016), considera-se apenas uma espécie de *Clyomys*, *C. laticeps* (Thomas, 1909), distribuída nas regiões sudeste e central do Brasil e no leste do Paraguai. A taxonomia da espécie ainda está em discussão pois para alguns autores existem ao menos duas espécies,

C. bishopi no estado de São Paulo e *C. laticeps* nas demais localidades, enquanto que para outros o gênero possui apenas uma única espécie, *C. laticeps*. Não há consenso na comunidade científica sobre a validade das espécies descritas para o gênero. Estudos baseados na morfologia de crânio sugerem que não há divisão entre as espécies e que todos os indivíduos do gênero pertencem à espécie *C. laticeps* (BEZERRA; DE OLIVEIRA, 2010), no entanto foi encontrada diferenciação genética entre diferentes localidades de ocorrência (ARMOND, 2016) e em estudos genéticos anteriores (ARANTES, 2011) com segmento do gene citocromo b revelaram a existência de ao menos duas linhagens monofiléticas dentro desse gênero, separando os indivíduos de São Paulo (*C. bishopi*) das demais localidades do Brasil Central e Pantanal (*C. laticeps*).

Com a separação das espécies, *C. bishopi* retorna ao nível de espécie, interferindo diretamente nas políticas de conservação voltadas para ela, que é endêmica do Cerrado do estado de São Paulo (ARMOND, 2016). Por este motivo, optamos por chamar o nosso sujeito de estudo, de *Clyomys bishopi* ou ainda, o *Clyomys* de Itirapina.

É um roedor herbívoro de tamanho médio, cabeça larga, cauda reduzida, membros curtos e garras longas (BEZERRA; DE OLIVEIRA; BONVICINO, 2016). Não apresenta dimorfismo sexual (BEZERRA; DE OLIVEIRA, 2010), e os nascimentos podem ser sazonais, geralmente com 1 ou 2 jovens por ninhada (BEZERRA; DE OLIVEIRA; BONVICINO, 2016). A espécie possui hábito fossorial, e bula auditiva muito visível e hipertrofiada (RAMOS, 2003), como o *T. yonenagae*, comumente associada ao uso intensivo do canal acústico para a comunicação. A variação da coloração de sua pelagem pode ser o resultado da seleção positiva para coloração críptica (BEZERRA; DE OLIVEIRA, 2010; BEZERRA; DE OLIVEIRA, 2010). Apresenta ainda outras características normalmente associadas à vida fossorial, como a suposta vida social (NOWAK, 1999). E ainda, para alguns autores é considerado subterrâneo, com seu modo de vida único no qual a maioria das suas atividades como forrageamento, acasalamento e reprodução ocorrem no subsolo (BEGALL; BURDA; SCHLEICH, 2007). Também seria uma espécie colonial, definida como um agrupamento de indivíduos que constroem seu sistema de tocas próximos uns aos outros (BURDA et al., 2000) e que se intensifica na transição entre as estações úmida e seca (VIEIRA, 1997). É noturno, com algum grau de atividade crepuscular (FERRANDO; LEINER, 2018).

Clyomys forma um clado irmão com os *Trinomys* (GALEWSKI et al., 2005). Prestamos nossa contribuição na descrição do comportamento e da socialidade de mais esta espécie de rato-de-espinho, por termos tido acesso a ela em cativeiro, e por estarmos

desenvolvendo, em paralelo a esta tese, em nosso laboratório o estudo de populações naturais em Itirapina, SP (Luchesi, *em andamento*). Este estudo comparativo de *T. setosus* e *T. yonenagae* comparada com o grupo externo (*Clyomys bishopi*) pode revelar correlatos ecológicos da evolução da socialidade na linhagem.

Estrutura social e redes sociais

O padrão de relações sociais entre membros do grupo, descrito como estrutura social (ES) por KAPPELER; VAN SCHAIK, (2002), pode ser melhor entendido a partir da observação das relações interindividuais (HINDE, 1976). As interações entre os indivíduos acontecem o tempo todo e o comportamento de um afeta o comportamento de outro, produzindo um sistema dinâmico. Esta “superfície” da estrutura social, como chamou Hinde, e seus padrões temporais precisam ser caracterizados para a compreensão fina da ES. Nessa abordagem, a superfície da ES é descrita a partir da análise das interações diádicas (afiliativas e agonísticas) e de proximidade, e tem sido aplicada a diferentes sistemas sociais (em insetos sociais: NAUG, 2008; em peixes: CROFT et al., 2005; em morcegos: KERTH; PERONY; SCHWEITZER, 2011; em cetáceos: FOSTER et al., 2012, em mamíferos terrestres: DIETZ, 1984; DURRELL et al., 2004; DAVIS et al., 2016; SUNDARESAN et al., 2007; WITTEMYER; DOUGLAS-HAMILTON; GETZ, 2005; FLACK et al., 2006; LEHMANN; BOESCH, 2009; BRENT; LEHMANN; RAMOS-FERNÁNDEZ, 2011; SUEUR; PETIT, 2008; PASQUARETTA et al., 2015).

Em outras palavras, a natureza e a forma na qual os animais interagem uns com os outros dentro de um grupo, se reflete na estrutura do grupo (WHITEHEAD, 2008) em uma série temporal (*i.e.*, que se repete ao longo do tempo), e se relacionam com classes de sexo e idade, *status* social, parentesco e familiaridade (HINDE, 1983). O dinamismo da ES também se dá pela influência de variáveis ecológicas. Em mamíferos, a densidade populacional, a razão sexual e a disponibilidade de alimento, que alteram o nível de competição entre os indivíduos, são as variáveis que normalmente afetam a ES (IZAR, 1994). Determinar como essas variáveis influenciam a dinâmica intra-grupal das espécies é crucial para qualquer discussão acerca da evolução da socialidade (DAVIS et al., 2016). E isso pode ser feito analisando-se redes de associação entre díades (interações par a par) de indivíduos em diferentes momentos, em busca de alterações nos padrões de proximidade e de relacionamento entre eles. O estudo de padrões de associação entre membros de grupo de primatas, mostrou ser possível analisar a maneira como as relações diádicas se integram em uma rede, e que podem, dessa forma, ser quantificadas através

de parâmetros de redes de interação, como força e centralidade (RAMOS-FERNÁNDEZ et al., 2009).

A ES está associada a aspectos socioecológicos, e a partir dela, pode-se derivar informações importantes sobre a biologia comportamental de uma espécie. Em cativeiro, temos algumas vantagens de se estudar a superfície da ES, como a de poder individualizar os animais e estudar espécies de hábitos preferencialmente noturnos, como os ratos-de-espinho. É possível observar todos os animais de um grupo ao mesmo tempo, mantê-los sempre visíveis nas filmagens, e visualizar os animais em câmeras com luz infravermelha; e ainda manter o controle dos nascimentos e mortes dos indivíduos. Apesar de todas as vantagens, o cativeiro apresenta algumas desvantagens. Como os animais estão fora de seu habitat natural em um espaço limitado, a oferta de alimento é diferente, não existem predadores naturais, e isto pode acarretar na expressão dos comportamentos naturais.

Hierarquia de dominância

Na maioria das espécies sociais, deixados de fora os primatas, há uma correlação positiva entre hierarquia de dominância e performance reprodutiva (SILK, 2007). Isso porque o status hierárquico de um indivíduo determina o acesso aos recursos (como alimento e abrigo), a sua posição espacial no grupo durante o forrageamento e às fêmeas (BEACHAM, 2003). Esse status no grupo é determinado pelas relações de dominância entre os membros. A dominância é um atributo dos padrões repetidos de comportamentos agonísticos entre um par de animais, na qual o dominante ganha a maioria dos conflitos (DREWS, 1993). Esses comportamentos são observáveis e quantificáveis. O escore do número de batalhas vencidas pelos diferentes membros do grupo pode ser usado para se determinar a classificação (*rank*) de dominância de um grupo (BEACHAM, 2003). Diz-se que uma hierarquia é do tipo linear quando segue o princípio da transitividade (IZAR; FERREIRA; SATO, 2006), pelo qual o indivíduo da posição 1 no *rank* de dominância (também chamado de indivíduo alfa) domina todos os outros membros do grupo; depois dele, o segundo indivíduo do *rank*, é quem domina todos os outros, exceto o primeiro e assim por diante, até o indivíduo do último posto, o subordinado que não domina ninguém. Mas a estrutura hierárquica pode não ser linear, quando dois ou mais indivíduos dominam a mesma quantidade de indivíduos (IZAR; FERREIRA; SATO, 2006; SANTOS, 2013).

Modelos teóricos de relações que envolvem competição e reprodução em primatas têm a premissa que hierarquias de dominância agonísticas determinam o acesso diferencial a recursos limitados, essenciais para a reprodução (FEDIGAN, 1983). Ao se

estudar as relações de dominância social, é possível verificar como membros do grupo se organizam para usar esses recursos. É esperado que fêmeas dominantes tenham mais sucesso do que as subordinadas na competição por recurso, e que machos dominantes tenham mais sucesso do que os subordinados, na competição por fêmeas, como visto em primatas, por Fedigan (1983).

Parentesco genético e sistemas de acasalamento

Há uma alta diversidade de sistemas sociais e estratégias de acasalamento entre os roedores. Os sistemas sociais se relacionam com a distribuição espacial de recursos alimentares, com a taxa de predação, as condições climáticas e os *trade-offs* da vida em grupo (ADRIAN; SACHSER, 2011; KAPPELER; VAN SCHAIK, 2002). Por exemplo, a alta densidade populacional pode levar à uma saturação de habitat, que tornaria difícil a dispersão de indivíduos do grupo, levando à filopatria e, conseqüentemente, à formação de grupos com parentes (RANDALL et al., 2005). Quanto maior a estabilidade e o grau de parentesco em um grupo, mais se espera que comportamentos cooperativos tenham sido selecionados como o cuidado parental compartilhado pelos membros do grupo (SILK, 2007). Entender a estrutura social de indivíduos parentes é crucial para compreender a natureza da variação social e genética dos animais (MATOCQ; LACEY, 2004).

Analisar a história evolutiva de um grupo pode nos ajudar a compreender as relações filogenéticas, especialmente confusas em Rodentia (e.g., ADKINS; WALTON; HONEYCUTT, 2003; D'ERCHIA et al., 1996; DEBRY; SULLIVAN, 2003; KJER; HONEYCUTT, 2007), e as estruturas populacionais atuais. Através de análises genéticas nucleares e mitocondriais podemos inferir relações de parentesco e de paternidade. Por exemplo, para inferir relações entre os gêneros de *Trinomys*, genes mitocondriais e nucleares foram utilizados como ferramentas para reconstrução da história evolutiva de ratos-de-espinho (GALEWSKI et al., 2005). E através de marcadores de microssatélites polimórficos isolados foi possível determinar o parentesco entre indivíduos de *T. yonenagae* (SANTOS, 2010).

A medida que as análises genéticas de paternidade acusam quem é o pai provável de uma ninhada, elas nos informam sobre o sistema de acasalamento mais provável adotado pelo grupo. Isso porque as estratégias reprodutivas podem variar, por diversos fatores, e mesmo quando parece haver um sistema preferencialmente monogâmico, cópulas extra par podem ser reveladas (ADRIAN; SACHSER, 2011).

Posto esse cenário, nosso objetivo é caracterizar a superfície da ES de *T. setosus* e *C. bishopi*, espécies endêmicas de biomas brasileiros, a partir da análise das interações diádicas (afiliativas, agonísticas e de proximidade), da forma como os indivíduos se organizam no grupo (se hierárquica ou não), e das estratégias reprodutivas individuais (a partir de informações sobre a paternidade dos filhotes e de desempenho reprodutivo). Ao descrever a superfície da estrutura social de *T. setosus* e *C. bishopi*, será possível inferir com mais fineza seus graus de socialidade e a discussão acerca das adaptações de *T. yonenagae*.

Postulamos as hipóteses:

1. A socialidade e a estrutura social de *T. setosus* não difere de *T. yonenagae*. Nossa hipótese é uma extrapolação da hipótese atual, de que *T. setosus* tem nível de afiliação menor do que *T. yonenagae*, porém maior do que *Trinomys albispinus minor* e *Thrichomys apereoides*. A hipótese atual baseia-se em observação de animais do mesmo sexo, pareados por 40 minutos e, portanto, não responde de maneira completa a questão do nível de afiliação das espécies irmãs. Esperamos encontrar que, em grupos sociais estabelecidos e de longo prazo, *T. setosus* e *T. yonenagae* não tenham diferença quanto à baixa frequência de conflitos agonísticos, alta de afiliativos e que *T. setosus* forme associações interindividuais de forma preferencial, ou seja, que a proximidade entre membros do grupo não ocorra de forma aleatória. Em relação a hierarquia de dominância, esperamos que os animais mais velhos ocupem os postos mais altos e, assumam os papéis mais centrais na rede de interação, que revela associações preferenciais.
2. Há uma tendência à monogamia em *T. setosus*, como a descrita para *T. yonenagae*, a favor de uma inércia filogenética e suportada pela ausência de dimorfismo sexual, maturação sexual tardia e marcada afiliação heterossexual apontados pela literatura. Essa hipótese tem como premissa a reprodução serial (a cada ciclo reprodutivo) de casais fixos, revelada pela análise molecular de parentesco.
3. Para *Clyomys*, nossa hipótese é de que a espécie terá alta sociabilidade, com alto nível de agonismo, devido a observações feitas ao acaso durante o período de quarentena dos animais e pré-formação dos grupos.

Além de testar essas hipóteses, e como resultado da nossa coleta de dados, inserimos na tese uma descrição do repertório de comportamentos de *T. setosus* e *C.*

bishopi, a partir de uma descrição do repertório de *T. yonenagae* (MANAF; SPINELLI OLIVEIRA, 2000).

Estrutura da tese

A tese está dividida em cinco capítulos (Tabela 1) e os tópicos comuns estão apresentados como *Gerais*. No primeiro capítulo, abordamos as questões sobre as associações preferenciais entre indivíduos de um grupo em *T. setosus* e *C. bishopi*, sob a abordagem das redes de associação, a partir de dados de proximidade espacial. No segundo capítulo abordamos a questão da pacificidade e tolerância sociais nas duas espécies, a partir da quantificação das interações agonísticas e afiliativas e de variáveis de redes de interação. Ainda, a partir das interações agonísticas, descrevemos a estrutura de dominância de cada grupo. O terceiro capítulo aborda aspectos do comportamento reprodutivo de um grupo de *T. setosus*, a partir de informações sobre sua biologia comportamental. Apenas um dos grupos de *T. setosus* produziu filhotes e não registramos cópulas, gestação ou nascimentos em *Clyomys*, portanto, os dados deste capítulo e do seguinte se referem apenas a *Trinomys setosus*. No quarto capítulo, apresentamos os resultados da análise molecular de parentesco do grupo principal de *T. setosus*, com o objetivo de responder questões sobre o comportamento reprodutivo. E, por fim, o último capítulo apresenta a descrição do repertório comportamental das duas espécies, *T. setosus* e de *C. bishopi*.

Tabela 1 - Esquema da composição dos capítulos da tese em relação à espécie, número de grupos estudados e tipo de dados utilizados em cada estudo

Capítulos	Espécies/Grupos				Variáveis avaliadas
	<i>Trinomys setosus</i>	Grupos observados	<i>Clyomys laticeps</i>	Grupos observados	
1	✓	2	✓	4	proximidade espacial
2	✓	2	✓	4	interações diádicas
3	✓	1	-	-	comportamentais
4	✓	1	-	-	moleculares
5	✓	2	✓	4	comportamentais

2. Material e Métodos Gerais

Por questões práticas, optamos por apresentar aqui a metodologia comum aos capítulos dessa tese, organizados por espécie (primeiro *Trinomys*, depois *Clyomys*), com informações sobre local de estudo, procedimentos e equipamentos utilizados. As particularidades de cada um dos estudos estão detalhadas em seus respectivos capítulos.

Trinomys setosus

2.1 Animais e local de estudo

A coleta de dados foi realizada durante os anos de 2015 e 2016 no Biotério do Laboratório de Etologia e Bioacústica (EBAC) do Depto de Psicologia da FFCLRP-USP. Os indivíduos de *Trinomys setosus* ($250 \pm 34\text{g}$) foram alojados em março de 2014, mas passou a ser observado para fins desta pesquisa em 6 de janeiro de 2015. Alguns indivíduos pertenciam ao grupo originalmente coletado em dezembro de 2010 por um pesquisador do Laboratório de Ecofisiologia e Comportamento (LECO) do Depto de Biologia da FFCLRP-USP, que os manteve em caixas individuais até nosso uso. Eram eles ♀Meg (110514), ♂Johnny (110508) e ♂Zac (110509), todos adultos com número da identificação dos indivíduos nas fichas do LECO. A captura se deu em um fragmento de Mata Atlântica no município de Jaguaripe, BA (licença IBAMA nº. 21034-3). Os outros eram animais nascidos em cativeiro (♀Tina 110505, nascida de uma fêmea capturada grávida), e os filhotes de Meg. De sua 1ª ninhada: ♂Charlie (140579) e ♀Lola (140580), ♀Bela (150583) da 2ª ninhada, ♂Sticht (150587) da 3ª ninhada e ♀Sandy (150592) e ♀Paris (150591) da sua última ninhada, todos nascidos no EBAC. Desde a formação do grupo, somente a ♀Meg produziu ninhadas ($n=4$), a intervalos de 90 dias ($94,3 \pm 9,2\text{dias}$), sempre de 2 filhotes.

Os animais foram alojados e mantidos em grupos no EBAC (Tabela 2). Denominamos de “grupo 1” aquele formado inicialmente pelos indivíduos: ♀Meg, ♂Johnny, ♂Zac, ♀Tina, ♂Charlie, ♀Lola e ♀Bela. Posteriormente, este grupo manteve os indivíduos ♀Tina, ♂Johnny, ♀Lola e ♂Charlie; e foi acrescentado a ele, novos

indivíduos: ♂Tom, ♂Sticht, ♀Sandy e ♀Paris. Este grupo foi denominado de “grupo 1” por ser uma variação do grupo 1. Denominamos de “grupo 2”, aquele composto por 4 indivíduos: ♂Peter (110507), ♂Hamy (140577), ♀Kiki (110517) e ♀Chloe (110520); sendo as fêmeas, oriundas do Biotério do LECO. Ao final do experimento todos os animais foram devolvidos ao laboratório de origem (LECO).

Os animais foram marcados individualmente a partir de manchas no pelo produzidas com descolorante em pó (Lightner®, diluído em água oxigenada 40 volumes), seguindo-se o protocolo empregado há décadas no LECO com *T. yonenagae*; quando necessário, eram retocadas (Figura 1). Este tipo de marcação é visível na luz infravermelha e só foi feito em adultos. Em filhotes utilizamos violeta genciana no ventre para diferenciar quando haviam mais de um indivíduo do mesmo sexo no cercado. Tentamos usar também brincos metálicos para roedores (Figura 2), mas muitos caíram das orelhas em algum momento e optamos por não as recolocar.

Cada indivíduo era pesado semanalmente e todos os dias, exceto aos fins de semana, avaliados em relação à sua condição geral (em busca de sinais de briga). Esta pesquisa teve aprovação da Comissão de Ética no Uso de Animais do Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo-CEUA (licença nº 5845290415). Os grupos de *T. setosus* foram estabelecidos em cercados de dimensões iniciais de 250x110cm constituídos de placas de madeira com base interna de aço inoxidável (80x95cm) (Figura 2), sendo possível regular o tamanho dos compartimentos internos, formando de 1 a 4 recintos. O chão era forrado de maravalha e periodicamente eram fornecidos materiais como feno ou alfafa, rolos, tubos e caixas de papelão que serviam de abrigo e enriqueciam o ambiente de cativeiro (Figura 2).

Tabela 2 - Grupos de *Trinomys setosus* que fizeram parte da pesquisa com a composição dos animais, período (meses do ano) e horas de filmagens de cada grupo formado, que foi acompanhado e analisado neste estudo

Grupo	Composição/Animais	Período/ horas
1	♀Meg, ♂Johnny, ♂Zac, ♀Tina, ♂Charlie, ♀Lola e ♀Bela	1º Momento Janeiro a Maio/2015 44h
1'	♂Johnny, ♀Tina, ♂Charlie, ♀Lola, ♂Tom, ♂Sticht, ♀Sandy e ♀Paris	2º Momento Fevereiro a Abril/2016 Junho/2016 27h
2	♂Peter, ♂Hamy, ♀Kiki e ♀Chloe	Março e Abril/ 2015 22h

O Biotério do EBAC (dimensões 3,39x2,65m) é isolado de interferências externas, com sistema de renovação de ar (exaustor e timer modelo Coel modelo BWT40 on 20 min a cada 60 min) e temperatura controlada (ar condicionado Split Midea Estilo Quente/Frio 9000 BTU em funcionamento 24h; $24,0 \pm 2,0^{\circ}\text{C}$), ciclo claro/escuro invertido (12h escuro: 12h claro – luzes acesas às 06:00h; timer modelo Coel modelo BWT40). A água e a alimentação (ração para roedores Nuvilab CR-1, Nuvital Nutrientes Ltda., Brasil) foram oferecidas *ad libitum* e, uma vez por semana dava-se frutas, verduras, folhas e sementes variadas (Figura 3b).

Figura 1 - Identificação dos indivíduos da espécie *Trinomys setosus* com marcas em diferentes locais do corpo, produzidas com uso de descolorante de pelos

A identificação do indivíduo D era a ausência de marca. Setas vermelhas indicam marcações menos visíveis nas fotos. Fotos: Juliana Takata (2014)

Figura 2 - Cercado de madeira montado no Biotério do EBAC, visto frontalmente e por cima, revelando um dos compartimentos interiores: três indivíduos de *Trinomys setosus* (Rodentia: Hystricognathi: Echimyidae: Eumysopinae) estão deitados em contato físico, um comportamento chamado de amontoamento (em inglês *huddling*)

Vê-se itens usados para enriquecimento ambiental (alfafa e túneis em diferentes materiais). Na madeira do cercado, eram afixadas fichas-resumo dos indivíduos contidos em cada compartimento. Fotos: Juliana Takata (2014) e Lais Cantano (2016)

2.2 Procedimento de coleta de dados comportamentais

Os dados comportamentais foram coletados a partir de gravações com câmera filmadora Sony *handycam* (DCR-DVD810 sistema de luz infravermelho). No EBAC, a partir de maio de 2015, implementou-se um sistema de câmeras de segurança (gravador digital de vídeo H.264 DVR) que passou a ser usado para as filmagens do grupo 1 e 2, programado para gravar de forma continuada. Os dados eram automaticamente salvos em um disco rígido. Periodicamente, retirava-se desse disco rígido as gravações das janelas temporais selecionadas para análise, segundo nosso método de amostragem (1h por dia, três dias da semana, em dias e horários variados), para serem mantidas em um HD externo. As amostras foram feitas sempre com intervalos de uma hora, alternados entre os dias da semana, sempre na fase de atividade da espécie (escura). Os eventos que ocorreram fora da nossa estratégia amostral do comportamento, mas que interessavam enquanto dado científico sobre a espécie, foram gravados ou registrados em papel e não entraram na análise sistemática de registro dos comportamentos.

Foram realizadas semanalmente, ou sempre que necessário, anotações no “Diário do Biotério” sobre cada biotério. Este diário continha informações de nascimentos, óbitos, animais machucados, fugas e mudanças estruturais dos biotérios. O diário serviu como um guia no acompanhamento das situações dos grupos de *T. setosus* e *C. bishopi*. Ao final da pesquisa (em julho de 2016), os indivíduos de *T. setosus* foram devolvidos ao LECO.

As gravações foram analisadas por uma só pessoa. Os dados comportamentais delas retirados foram divididos em dois momentos para o grupo 1 (grupo 1 e 1'), que foi acompanhado por mais tempo: 1º momento (meses de janeiro a maio de 2015) e 2º momento (meses de fevereiro, março, abril e junho de 2016). O grupo 2 teve um só momento, de março a abril de 2015 (Tabelas 3 e 4).

Os filhotes foram mantidos nos cercados, no entanto optamos por não analisarmos seus dados nas filmagens, de maneira a não interferir nos comportamentos mãe-filhote (Tabela 4). Os dados começaram a ser analisados quando esses animais atingiram a maturidade sexual (3 meses) e assim, sua marcação poderia ser vista pelas filmagens.

Tabela 3 - Relação dos indivíduos de *Trinomys setosus* que fizeram parte deste estudo, mostrando a composição de cada grupo (1, em dois momentos, com constituição variada, e 2).

Grupo 1		1º Momento	
Sexo/ID	Data nasc.	Filiação	Data de óbito
♀Meg (110514)	*	*	
♂Johnny (110508)	*	*	28/04/2016
♂Zac (110509)	*	*	14/09/2015
♀Tina (110505)	30/01/2011	mãe: Fanny (110504)	21/09/2016
♂Charlie (140579; F1)	10/10/2014	mãe: Meg	27/05/2016
♀Lola (140580; F1)	10/10/2014	mãe: Meg	
♀Bela (150583; F2)	23/01/2015	mãe: Meg	

Grupo 1'		2º Momento	
Sexo/ID	Data nasc.	Filiação	Data de óbito
♂Johnny (110508)	*	*	28/04/2016
♀Tina (110505)	30/01/2011	mãe: Fanny (110504)	21/09/2016
♂Charlie (140579; F1)	10/10/2014	mãe: Meg	27/05/2016
♀Lola (140580; F1)	10/10/2014	mãe: Meg	
♂Tom (110510)	*	*	
♂Sticht (150587; F3)	22/04/2015	mãe: Meg	
♀Sandy (150592; F4)	20/07/2015	mãe: Meg	
♀Paris (150591; F4)	20/07/2015	mãe: Meg	22/08/2016

Grupo 2			
Sexo/ID	Data nasc.	Filiação	Data de óbito
♂Peter (110507)	*	*	14/09/2015
♂Hamy(140557)	02/09/2014	mãe: 110504	
♀Kiki (110517)	*	*	
♀Chloe (110520)	*	*	

(*) não há informação sobre a data de nascimento; sabe-se que foram coletados no final de 2010 e trazidos para o biotério do Laboratório de Ecofisiologia e Comportamento _ LECO/FFCLRP em 2011. Os animais tinham um número de identificação (entre parêntesis) que lhes foi atribuído no LECO. Os dois primeiros números correspondem ao ano de nascimento ou de captura e o restante segue a ordem de chegada estabelecida pelo LECO. Os indivíduos identificados com F1 a F4 correspondem a uma das 4 ninhadas de Meg

Histórico da formação dos grupos

A composição do grupo 1 variou, como mostra a Tabela 4. Isso se deu devido a perseguições e fugas para fora do cercado (alguns indivíduos saíram escalando as paredes do cercado e só notamos isso depois; eles voltavam sozinhos ou eram devolvidos por nós, se não estivessem machucados, os animais machucados eram separados para tratamento). No final de fevereiro de 2015, Zac e Bela foram retirados pois estavam machucados, e reintroduzidos no grupo após 1 mês separados.

Existe uma quebra entre o primeiro e o segundo momento do grupo 1 pois em maio de 2015, Bela e Zac foram transferidos para o LECO devido a brigas e não adaptação em nenhum grupo. Em julho, Tina e Lola foram transferidas para outro cercado no EBAC (pois acreditávamos que mudando de cercado, longe de Meg, essas fêmeas teriam oportunidade de engravidar); Paris e Sandy nasceram. Uma briga em agosto deixou Charlie, Lilo e Sticht machucados e foram então alojados individualmente; Meg e Lilo foram transferidas para o LECO em novembro (também com intuito de observar se alguma outra fêmea do grupo engravidava, deixando Meg fora do Biotério). Em dezembro, os animais ficaram em cercados separados, sendo em um n=5 (Sticht, Paris, Sandy, Charlie e Johnny) e em outro n=3 (Lola, Tina, Tom). Em fevereiro de 2016, foi possível agruparmos todos os animais (n=8) em um cercado (com o dobro do tamanho).

Os indivíduos Tina, Charlie e Johnny não estavam mais presentes neste grupo em final de abril de 2016. Não possuímos filmagem do mês de maio de 2016, porque foi feita uma pausa nas observações comportamentais para refazer o grupo após o surgimento de comportamentos agonísticos (perseguições) e as fugas tornaram-se frequentes, especialmente, de Charlie. Johnny e Charlie vieram a falecer ao fim do 2º momento de observação (entre abril e maio de 2016, respectivamente). Em junho, o grupo foi reconstituído com apenas 3 animais (Tom, Tina e Lola), e o espaço foi reduzido para que os animais retirados pudessem ser mantidos no Biotério.

O grupo 2 foi formado no Biotério do LECO, que continha as fêmeas ♀Kiki (110517) e ♀Chloe (110520). Os machos ♂Peter (110507) e ♂Hamy (140577) foram levados do EBAC e unidos às fêmeas em março de 2015 e não sofreu mudanças.

Tabela 4 - Número de indivíduos de *Trinomys setosus* por idade (adultos, A; filhotes, F) e sexo (fêmeas, F; machos, M) presentes a cada mês de estudo nos grupos 1 e 2

Grupo 1		Sexo/ Idade			
(Momento 1)					
Mês/2015	FA	MA	FF	MF	Total
Janeiro	3	3	1*	0	7
Fevereiro	3	3	1*	0	7
Março	3	1	1*	0	4
Abril	4	3	0	0	7
Maio	5	2	0	0	6

Grupo 1'		Sexo/ Idade			
(Momento 2)					
Mês/2016	FA	MA	FF	MF	Total
Fevereiro	4	4	0	0	8
Março	4	4	0	0	8
Abril	3	3	0	0	6
Junho	2	1	0	0	3

Grupo 2		Sexo/ Idade			
Mês/2015	MA	MA	FF	MF	Total
Março	2	2	0	0	4
Abril	2	2	0	0	4

*O único filhote fêmea foi Bela, presente nos meses de janeiro a março, porém só entrou nas análises em abril e maio de 2015 (grupo 1, momento 1)

Clyomys bishopi

Os *C. bishopi* que fizeram parte deste estudo ($n=12$; 338 ± 34 g, Figura 3; Tabela 5) haviam sido coletados em regiões abertas de Cerrado do Estado de São Paulo, na Estação Ecológica de Itirapina ($22^{\circ}13'09''S$ $47^{\circ}54'04''W$) localizada entre Itirapina e Brotas também pelo LECO (licença IBAMA nº. 21034-3, coletor Dr. J. N. Freitas), no ano de 2011. Os animais utilizados eram todos sexualmente maduros, acima de 3 meses de vida, como em *T. yonenagae* (LUCESI, 2010). Como com *Trinomys*, esses animais foram alojados em caixas individuais até nosso uso. Nossas tentativas de união de *C. bishopi* no LECO foram iniciadas em julho de 2014. Descrevemos a seguir o histórico da formação dos grupos de indivíduos, todos no LECO, em cercados de madeira como os de *Trinomys setosus* do EBAC, desde o início até sua composição final. Ao final do experimento todos os animais foram devolvidos ao laboratório de origem (LECO).

Figura 3 - Dois indivíduos de *Clyomys bishopi* adultos (Rodentia: Hystricognathi: Echimyidae: Eumysopinae)

Os animais estão em um aquário com areia para melhor visualização dos mesmos. Foto: Lais Cantano (2014).

Tabela 5 - Indivíduos de *C. bishopi* usados nesta pesquisa, com a identificação adotada pelo EBAC (nome com menos caracteres), a identificação original (LECO) e informações sobre o(s) grupo(s) ao qual pertenceu

Identificação EBAC	Identificação original (LECO)	Histórico
M1	110537	G1, morreu antes do início das gravações
M2	120552	G1
F1	120540	G1, morreu antes do início das gravações
F2	110538	G1
M4	120541	G2, retirado por briga, G2, G4
F3	110532	G2 retirada por briga, G2, G4, morreu
F4	120542	G2 e G3
F5	110533	G2 e G4, morreu
F6	120543	G2 e G4
F7	110534	G3
F8	120544	G3

Ocorrências que mudaram a história de um grupo estão listadas na última coluna, em ordem cronológica onde G é a abreviação de grupo e “ ’ ” acima de um número de grupo representa uma alteração naquele grupo inicial

Histórico da formação dos grupos:

Grupo 1 – Casal (iniciado com 4 animais)

A união dos animais foi feita com 2 machos (M1 e M2) e 2 fêmeas (F1 e F2) em julho de 2014. O grupo foi filmado duas vezes (em dois períodos diferentes), porém no dia seguinte, M1 foi encontrado machucado e retirado do grupo para cuidados. Após 18 dias da união, F1 foi encontrada morta, com marcas de mordidas recentes, que não estavam nela na verificação diária do dia anterior. O grupo ficou constituído, então, apenas pelo casal M2 e F2, e as perseguições pararam. Este grupo foi filmado nos meses de outubro de 2014 (com M2, F1 e F2), janeiro (a partir daqui já como casal), julho e agosto de 2015. Soubemos que esse grupo continuou a viver nessa condição e sem brigas por mais 2 meses, após o fim das nossas observações (segundo informações do LECO).

Grupo 2- Trio misto (iniciado com 4 animais)

Em 7 de outubro de 2014 nos foram disponibilizados outros animais pelo LECO e pudemos montar outros grupos de *Clyomys*. Foi feita mais uma união com um macho (M3) e duas fêmeas (F3 e F4). Este grupo foi filmado nos meses de outubro de 2014 e janeiro de 2015. Após 3 meses de união, no dia 22 de janeiro de 2015, M3 foi encontrado machucado sem o dente; foi retirado do cercado e isolado das fêmeas. Mais tarde foi usado em um novo grupo, o G4 (Tabela 5). No dia seguinte, F3 também foi encontrada

machucada no dorso e orelha, e foi retirada do grupo. No dia 1 de julho de 2015, os animais retirados desse grupo (M3 e F3) formaram outro grupo com outras duas fêmeas (F5 e F6), o G4 (Tabela 5). Oito dias após esta união, F6 foi encontrada machucada e foi isolada do grupo. O grupo G4, constituído pelos animais M3, F3 e F5 continuou a viver sem alterações ou brigas por mais 8 meses, após o fim das nossas observações.

Grupo 3- Trio de fêmeas

Em julho de 2015 foi feita uma tentativa de união, somente com fêmeas, devido a indisponibilidade de machos no Biotério. O trio de fêmeas (F4, F7 e F8) foi filmado nos meses de julho e agosto de 2015 e não houve briga. Soubemos que o grupo continuou a viver nessa condição e sem brigas por mais 1 mês após o fim das nossas observações.

Grupo 4-Casal (iniciado com 4 animais)

Em 1º de julho de 2015, foi feita a união, de 4 animais (M3, F3, F5 e F6), como dito acima, provenientes do G2, porém F3 foi encontrada machucada e, portanto, isolada do grupo em 13 de julho, permanecendo o trio de animais. Em 25 de agosto, a F5 foi encontrada morta, permanecendo assim, somente o casal no final do mês de agosto. Este grupo foi filmado nos meses de julho e agosto de 2015. Soubemos que esse grupo continuou a viver nessa condição e sem brigas por mais 1 mês, após o fim das nossas observações.

A partir dessas formações, quatro grupos de *C. bishopi* foram estabelecidos (Tabela 6), observados por cerca de 60 dias, e seus dados de filmagem foram analisados e serão apresentados nesta tese.

Tabela 6 - Grupos de *C. bishopi* observados neste estudo, com a composição principal durante o tempo de gravação, dado em período (dia/mês/ano da primeira à última gravação) e número total de horas de amostragem

Grupo	Composição/Animais	Período/ horas	Observações
1	Casal (♂M2 e ♀F2) Estabilizou como casal a partir de 18 dias de união, quando fêmea F1 foi morta	Outubro/2014, Janeiro, Julho e Agosto/ 2015 20h	Maioria do tempo de observação se deve ao casal, mesmo tendo partido de uma configuração inicial diferente
2	Trio (♂M3, ♀F3 e ♀F4)	Outubro/2014 e Janeiro/2015 11h	
3	Trio de fêmeas (♀F4, ♀F7 e ♀F8) Nunca variou a composição	Julho e Agosto/2015 19h	
4	Quádruplo (♂M3, ♀F3, ♀F5 e ♀F6) Em 12 dias, a ♀F3 foi isolada e em menos de 2 meses ♀F5 morreu, restando somente um casal	Julho e Agosto/ 2015 21h	Maioria do tempo de observação se deve ao trio (♂M3, ♀F5 e ♀F6) e depois ao casal (♂M3 e ♀F6)

2.3 Procedimentos

Assim como em *T. setosus*, os animais foram marcados individualmente a partir de manchas no pelo produzidas com descolorante e foram avaliados em relação à sua condição geral (em busca de sinais de briga) todos os dias, exceto finais de semana. Os grupos passaram a ser observados para fins desta pesquisa a partir de outubro de 2014. Os grupos de animais foram estabelecidos em cercados (80x90x110cm) e o chão era forrado de maravalha e, periodicamente, também eram fornecidos materiais como rolos, tubos e caixas de papelão.

Os animais foram alojados e mantidos no Biotério do LECO (licença nº 21034-5; identificação dos animais segundo registro original do LECO) em salas isoladas de interferências externas, com sistema de renovação de ar (ar condicionado Panasonic modelo Split, *on* a cada 6h), temperatura controlada ($24,0 \pm 2,0^\circ\text{C}$), ciclo claro/escuro invertido (12h escuro: 12h claro – luzes acesas às 6:00h; timer modelo analógico *Force line*). A água e a alimentação eram oferecidas *ad libitum*. A alimentação consistiu de ração para roedores (Nuvilab CR-1 para ratos e camundongos, Nuvital Nutrientes Ltda., Brasil); adicionalmente, os animais recebiam uma vez por semana, frutas e sementes variadas. A pesagem dos animais e a limpeza das gaiolas eram feitas quinzenalmente pela mesma tratadora.

Capítulo 1- Redes sociais de associação

Existem associações preferenciais entre membros de um grupo? Os animais descansam em contato?

1. Introdução

A socialidade envolve proximidade espacial e temporal de coespecíficos a longo prazo (como proporção do tempo de vida) que resulta de atração individual e não de atração para um mesmo recurso, fonte de alimento ou abrigo (EBENSPERGER et al., 2014; KRAUSE; RUXTON, 2002). Como resultado, os indivíduos formam grupos sociais variando em tamanho, em grau de estabilidade e nas relações de parentesco entre os indivíduos. Assim, a socialidade pode aumentar com o tamanho do grupo, até o ponto em que os indivíduos associam-se espacial e temporalmente, competindo direta ou indiretamente para obter alimento, evitar predadores ou cuidar da prole (EBENSPERGER; HAYES, 2016b).

A hipótese da existência de associações preferenciais de longo prazo entre pares de indivíduos dentro de um grupo foi testada em poucas espécies (DURRELL et al., 2004). Animais de criação como vacas (REINHARDT; REINHARDT, 1981), porcos espécies (DURRELL et al., 2004) e ovelhas (e.g. (ARNOLD; WALLACE; REA, 1981) formam associações preferenciais, nas quais os indivíduos demonstram preferir a companhia de alguns animais a de outros do grupo. Leitões criados em sistema intensivo de cativeiro não mostraram associações preferenciais entre pares particulares de irmãos da ninhada, mas formaram relações mais fortes entre si do que com outros filhotes ou com qualquer outro animal do grupo, incluindo sua mãe (NEWBERRY; WOOD-GUSH, 1986).

Existe um entendimento limitado das razões pelas quais certos animais se agrupam em grupos de tamanhos e estruturas variados. Essas estruturas são o resultado de escolhas comportamentais dos indivíduos, as preferências individuais, que podem ocasionar mudanças nas redes sociais ao longo do tempo. Para entender esses mecanismos, é preciso examinar como as estruturas sociais locais emergem e mudam, e como as ações individuais contribuem para tais mudanças em uma rede social (ILANY et al., 2013). As associações são estudadas a partir das relações espaciais entre os indivíduos (STRICKLIN, 1983) e a proximidade espacial é simétrica (FARINE; WHITEHEAD, 2015; WHITEHEAD, 2015), ou seja, envolve um par de indivíduos que estão distantes um do outro na mesma medida. Cada díade tem um índice de associação e uma matriz dos índices de associação entre os membros de uma comunidade (indica sua estrutura social (WHITEHEAD, 2008). Quando temos dados suficientes para analisar redes de associação em diferentes momentos, em busca de alterações nos padrões de

associação entre os indivíduos do grupo, é possível determinar como algumas variáveis influenciam a dinâmica intra-grupal das espécies (RAMOS-FERNÁNDEZ et al., 2009). O entendimento das relações, a determinação de fatores que influenciam as interações e alterações nos padrões de associação entre os indivíduos do grupo pode fomentar a discussão acerca da evolução da socialidade em dado grupo animal (DAVIS et al., 2016).

Objetivo

O objetivo deste capítulo é descrever padrões de associação a partir de interações diádicas de proximidade espacial e verificar se há associações preferenciais entre indivíduos de cada grupo de *T. setosus* e *C. bishopi* sob a abordagem das redes de associação.

2. Material e Métodos

Dados de proximidade entre os animais foram coletados através de filmagens tomadas em diferentes horários do dia, apenas na fase escura, quando os animais estão geralmente ativos (ver tópico 2.2 Material e Métodos Gerais, da parte inicial da tese), para *Trinomys setosus* e *Clyomys bishopi*. Adicionalmente, anotamos diariamente os animais que estavam descansando em contato físico (Figura 4a) durante os períodos de repouso (na fase clara). Estas anotações foram consideradas eventos que ocorreram fora da nossa estratégia amostral do comportamento, de janeiro a julho de 2015, para *T. setosus* e de setembro/2014 a janeiro/2015; e julho e agosto/2015 para *C. bishopi* e estão descritas aqui. O comportamento de descansar em contato físico ou amontoar-se (do inglês *huddling*), é definido por uma agregação ativa cooperativa de indivíduos (GILBERT et al., 2010) observado em animais sociais que aparece em contextos de vínculos sociais (SCHWARZ-WEIG; SACHSER, 1996) e em *T. yonenagae* (DE FREITAS et al., 2010; MANAF; MORATO; SPINELLI OLIVEIRA, 2003).

Figura 4 - Distâncias interindividuais que constituem associação espacial (a) ou não (b).

Legenda: Em (a) quatro indivíduos de *T. setosus* estão deitados lado a lado, em repouso, em contato físico. Em (b) os animais estão distantes uns dos outros (> que um corpo de animal) e em atividade de forrageamento. A está mais perto de B do que B de C.

Fotos: Juliana Takata (2014).

2.1 Análise das associações

Os dados de proximidade entre os animais foram amostrados utilizando o método “*scan sampling*” de ALTMANN (1974) a intervalos de 6 minutos durante toda a duração da sessão (1h). No total, cada sessão gerou 10 amostras instantâneas (*scans*). A cada *scan* registrávamos quais animais estavam presentes e a distância inter-individual, considerando que um animal estava próximo do outro quando estavam a uma distância de até “um corpo de animal” (Figura 4b). Um indivíduo era considerado em associação com outro, quando ambos eram observados juntos em pelo menos um *scan* do dia.

Dados de distância foram organizados de forma que a primeira coluna continha os dados do vídeo (data e hora) e a segunda, os dados dos *scans*, desta forma: a cada linha era listada a identificação dos animais que estavam próximos (em associação) naquele *scan*; se o animal estava sozinho, era listado somente a identificação dele. Posteriormente, as planilhas foram inseridas no programa SOCPROG (WHITEHEAD, 2009) para cálculo da matriz com as medidas de associação por díade.

O período amostral escolhido para a análise no SOCPROG foi “Dia” (Day), sendo que cada vídeo foi registrado em um dia diferente. A nosso ver, era importante a distinção entre o número de ocorrência de proximidade entre uma díade em um mesmo dia e em dias diferentes. Assim, atribuímos pesos aos *scans* nas análises, de modo que indivíduos que apareciam juntos em dias diferentes recebiam um valor maior do que quando vistos juntos em mais de um *scan* no mesmo dia ou em apenas um *scan* no dia (OLIVEIRA-

UENO, 2017). A adoção de pesos diferentes para associações em uma dia ou ao longo dos dias fez com que as medidas de associação deixassem de ser do tipo 0:1 e, desta forma, descartamos o uso do índice de razão simples (CAIRNS; SCHWAGER, 1987), e utilizamos o Índice de Meio-Peso (“Half-Weight Index” (HWI)) (WHITEHEAD, 2009),

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

que é executado segundo a fórmula:

na qual x é a frequência em que os indivíduos A e B foram observados, y_{AB} é a frequência em que os dois indivíduos aparecem juntos na amostra, y_A é a frequência que A aparece sem B, e y_B é a frequência com que B aparece sem A.

A partir dos índices de associação (IA) gerados por indivíduo, que são dispostos em uma matriz simétrica, optamos por utilizar valores para diversas medidas de centralidade, oferecidas pelo programa o software SOCPROG. Estas medidas baseiam na influência de cada nó na rede considerando diferentes aspectos, e as utilizadas nesse trabalho foram: **força**: indica a importância do nó na rede (PASTOR-SATORRAS; VESPIGNANI, 2004) e é a soma dos IAs; **centralidade de autovetor**: considera não apenas o número e força das ligações do indivíduo, mas também a centralidade de seus associados (NEWMAN, 2004), é uma medida de “popularidade” (BORGATTI; EVERETT; JOHNSON, 2013); **coeficiente de clustering**: indica o quanto os indivíduos associados de um dado indivíduo também estão associados (LUSSEAU; WHITEHEAD; GERO, 2008) e indica se a rede está bem conectada, isto é, todos os nós estão ligados a algum outro nó; **afinidade**: estima a força dos associados medida pelo IA entre eles: um indivíduo com alta afinidade possui altas associações com valores altos de força (WHITEHEAD, 2008); e o **alcance** que indica conectividade: os indivíduos com maior alcance são aqueles conectados a outros de alto grau ou força (FLACK et al., 2006).

No caso das medidas de afinidade e *clustering* podemos dizer que uma é a “contraprova” da outra, pois ambas têm significado de agrupamento. Por exemplo, um indivíduo com alto índice de afinidade terá ligações muito fortes com poucos indivíduos, o que é uma condição necessária para a formação de cluster também. Já um indivíduo com alto valor de força é aquele que faz muitas ligações, ou seja, o contrário daquele com alta afinidade. Força, centralidade de autovetor e alcance então, são inversamente proporcionais às medidas de cluster e afinidade, sendo que os indivíduos que tiverem maiores valores das primeiras medidas são aqueles que possuem os menores coeficientes de “cluster” e afinidade, e vice-versa.

2.2 Representação das redes de associação

A representação gráfica da matriz de associação em uma rede complexa de peso foi gerada no software NETDRAW (BORGATTI, 2002) a partir dos IAs. Na rede, os pontos interligados (nós) representam os indivíduos, e as linhas (arestas) representam as associações; a espessura da aresta representa a força das associações: quanto mais espessa, mais forte é a associação entre os nós que ela conecta (maior o IA) e quanto maior o nó, maior é a centralidade do autovetor (NEWMAN, 2004). As análises das redes de associação por proximidade foram feitas para os dois grupos de *Trinomys setosus* em três momentos, e para três grupos de *Clyomys bishopi*, em cativeiro.

2.3 Diferenças entre sexo

A análise das redes sociais pode ser enriquecida com a divisão dos indivíduos em “classes” como sexo, idade ou dados genéticos (WHITEHEAD, 2009). Ao inserir uma variável de classe, um teste de Mantel é realizado sobre a hipótese nula de que “as taxas de associação entre e dentro das classes são similares” (SCHNELL; WATT; DOUGLAS, 1985). Adotamos como classe o sexo dos animais e testamos se havia diferenças entre díades de animais do mesmo sexo (“intra-sexos” na Tabela 7) ou de sexos diferentes (“inter-sexos” na Tabela 7) no SOCPROG: a função “Entre classes” foi selecionada para a realização do teste de Mantel sob a hipótese nula de que a composição das díades em relação ao sexo não afeta as associações preferenciais. Os resultados são expressos como “valor-t” (com infinitos graus de liberdade); “valor-p” (bicaudal) do teste de permutação de Mantel, e coeficiente de correlação matricial (WHITEHEAD, 2008).

Tabela 7 - Significado dos resultados do teste de permutação de mantel que testa a hipótese da igualdade entre as taxas de associação entre e dentro das classes (díades de animais de mesmo sexo versus díades de animais de sexos diferentes)

Resultados do teste	Associações intra-sexos > entre-sexos, se:	Associações entre-sexos > intra-sexos, se:
valor-t	+	-
valor-p (bicaudal)	>0,975*	<0,025
correlação da matriz	+	-

*Para que o teste de 0,05 bicaudal não rejeite a hipótese nula de não haver diferenças entre as classes o valor de p tem que estar entre 0,025 e 0,975 (Whitehead, 2015). O sinal de > nas associações indica qual é a mais forte.

2.4 Análise da significância das diferenças nos valores de IA entre díades

É comum em um grupo haverem díades com IAs maiores ou menores que outras. Essa observação não basta, contudo, para sustentar hipóteses sobre as associações preferenciais (WHITEHEAD, 2008). Assim, submetemos as matrizes de associação a um teste de permutação por preferência/evitação, baseado em WHITEHEAD; DUFAULT, (1999). A hipótese de associação aleatória de Bejder (BEJDER; FLETCHER; BRÄGER, 1998) foi testada, tendo como a hipótese alternativa de preferência/evitação contra a hipótese nula que previa que os indivíduos se associavam com a mesma probabilidade a todos os membros do grupo, ou seja, não havia preferência social. Este teste de permutação compara os dados da matriz de associação observada com um conjunto grande de matrizes geradas de forma randômica. Essa comparação é realizada a partir da inversão da intersecção entre duas linhas e duas colunas da matriz original, o que é considerado 1 “flip” (WHITEHEAD, 2009) sendo que a cada “flip” os valores mudam de posição na matriz, mantendo-se o número de linhas e colunas constante. Para gerar uma matriz randômica, 1.000 “flips” são considerados suficientes (WHITEHEAD, 2008) e o número de permutações ideal é aquele em que os valores de p obtidos se encontram estabilizados, de modo a evitar possíveis vieses da dependência entre as matrizes geradas e a original. O nível de significância bicaudal adotado para os testes foi de 0,05.

O método de permutação escolhido para os cálculos no SOCPROG foi “*Permute groups within samples*” que permuta membros entre grupos a cada período amostral (Dia, no nosso caso). Este método seleciona um período amostral aleatoriamente a cada permutação, permuta indivíduos em grupos, mantendo constante o número de grupos, de indivíduos, tamanho de grupo e frequência de observação. A partir dessa matriz binária aleatorizada, calcula-se uma matriz de associação. A partir desta, pode-se usar medidas de média de associação, desvio padrão, coeficiente de variação e proporção de elementos diferentes de zero, para serem comparadas com as da matriz observada. Deste modo, o teste indica quantas vezes os valores da matriz real foram maiores que aqueles das matrizes randômicas, juntamente com os valores de p .

Utilizando o Índice de Meio-Peso, é sugerido algumas estatísticas da matriz como preferências de longo prazo (entre o *sampling period*, ou seja, entre os dias de coleta) e curto prazo (dentro do *sampling period*, ou seja, entre os *scans* daquele dia). As preferências de longo prazo ou evitações são indicadas pelo alto valor significativo do desvio padrão dos índices de associação dos dados reais, enquanto que as preferências de curto prazo são indicadas pela média mais baixa significativa nos índices de associação

dos dados reais (WHITEHEAD, 2015). Então, se o desvio padrão ou o coeficiente de variação for maior nos dados reais que nos randômicos em pelo menos 97,5% das permutações, mas a média for similar, significa que existem associações preferenciais. No entanto, se a proporção de elementos “não-zero” for menor nos dados reais que nos dados randômicos significa que existem associações repulsivas.

Além de estatísticas sobre associações preferenciais e repulsivas, os testes de permutação do SOCPROG também fornecem informações sobre o gregarismo dos animais, ou seja, suas tendências de associação a grupos maiores ou menores. Para isso, são fornecidos os valores médios de tamanho de grupo em que cada indivíduo foi encontrado ("typical group sizes"), permitindo a comparação com os dados gerados pelas permutações (dados aleatórios). Se o teste não apontar diferença no gregarismo significa que todos os animais se agrupam igualmente uns com os outros, e se apontar diferenças, o contrário ocorreria, indicando a tendência em formar associações, por exemplo de alguns indivíduos se juntarem mais a uns do que outros.

2.5 Análise de cluster

Quando se constata associações preferenciais no teste de Mantel, o passo seguinte é verificar se a rede daquele grupo se separa em comunidades que, para nós, seriam subgrupos. O algoritmo para detecção de comunidades (coeficiente de *cluster*) gera um dendrograma. O programa utilizado gera, juntamente com o dendrograma, um valor de modularidade que, quando maior do que 0,3, pelo critério aqui adotado (NEWMAN, 2004) indica a presença de módulos (comunidades ou, para nós, subdivisões do grupo). Essa modularidade representa a diferença entre a proporção do total dos IAs dentro de módulos no dendrograma (“clusters”) e a proporção esperada se fosse resultado do acaso. Indivíduos que se agrupam em um “cluster” geram IAs altos; IAs baixos são geralmente produzidos entre indivíduos que não se agrupam. O programa também gera um Coeficiente de Correlação Cofenético (CCC) (SOKAL; ROHLF, 1962) que avalia a qualidade da representação: valores de $CCC > 0,8$ indicam que mais de 80% dos valores originais usados para a geração do dendrograma, foram adequadamente representados, ou seja, que o agrupamento dos indivíduos tal qual representado no dendrograma é uma boa representação dos agrupamentos entre os indivíduos do grupo (BRIDGE, 1993). $CCC < 0,7$ indicam que a representação é inadequada, isto é, que pode não representar bem as relações individuais do grupo (ROHLF, 1970).

3. Resultados

Trinomys setosus

Quem descansa com quem?

Tomamos 66 registros (32 do grupo 1, 23 da dupla Peter e Hamy, antes de formar G2, e 11 da dupla Amy e Tom, antes de irem para seus grupos) da disposição espacial dos animais em relação aos outros indivíduos (se amontoados, i.e., deitados em contato, ou se estavam sozinhos) na fase clara (período de repouso) (Tabela 1 do Apêndice; Tabela 8 para o grupo 1, abaixo). Dos 32 registros do grupo 1, sempre que o amontoado era composto de apenas uma dupla de animais (n=4) a Tina estava nela (com Meg=1, com Johnny=2, com Zac=1). Dos 32 amontoados, 25% continham Johnny e Meg, 28% continham Meg e Tina e 34% continham Johnny e Tina.

Tabela 8 - Número e porcentagem de vezes que cada animal do grupo 1 de *T. setosus* participou do amontoado na fase de descanso (em inglês *huddling*: dormir em contato físico) em 32 registros tomados entre janeiro e julho de 2015.

	Amontoados		Animais sozinhos	
	n	%	n	%
contém Lola	22	68,8	8	25
contém Charlie	12	37,5	8	25
contém Zac	14	43,8	6	18,8
contém Tina	24	75	6	18,8
contém Meg	20	62,5	9	28,1
contém Johnny	23	71,9	7	21,9
Total	32	100	32	100

As últimas colunas mostram quantas vezes, nesses 32 registros, algum animal dormia sozinho

Dos 23 registros da dupla Peter e Hamy, em quase metade ($n=10$) os dois animais (pai e filho) descansavam em contato. Quando o amontoado foi de uma dupla de animais, em dois havia Amy (um com Charlie, outro com Tom) e o terceiro foi de Zac com Bela. Em todos os 11 registros da dupla Amy e Tom, ambos os indivíduos estavam amontoados.

Há associações preferenciais e "níveis diferenciais de popularidade" nas redes de associação?

Apresentamos a seguir os resultados de associação por proximidade amostrados e registrados sistematicamente durante a fase (de atividade) escura.

Grupo 1 (Momento 1)

A matriz simétrica dos índices de associação (IA) para cada díade, representada na Tabela 9a, foi obtida de um total de 3130 registros de associação. O maior valor de IA do grupo foi de 0,93 (referente a díade Johnny e Meg) e o menor foi zero (referente a díade Charlie e Bela). Este valor zero indica que a díade não esteve associada nenhuma vez nas nossas observações. A Tabela 9b apresenta os valores de IA por indivíduo e indica o indivíduo que mais (Máximo) e que menos (Mínimo) se associou a ele (associado). Notamos que Johnny, Meg e Lola foram os animais mais associados com índices máximos. E em todos os valores mínimos, o associado foi sempre o indivíduo Bela, com seu valor mínimo de 0,05, e não se associou com o indivíduo Charlie nenhuma vez.

Tabela 9 - Matriz simétrica dos índices de associação (“Half-Weight Index”) entre os animais do grupo 1 de *T. setosus* (a) índices de associação médio, máximo e mínimo por indivíduo (b)

a) **Índices de associação da diáde**

	Zac	Tin	Meg	Jon	Lola	Cha	Bel
Zac	1,00						
Tin	0,63	1,00					
Meg	0,72	0,78	1,00				
Jon	0,66	0,73	0,93	1,00			
Lol	0,64	0,81	0,69	0,84	1,00		
Cha	0,51	0,67	0,74	0,74	0,68	1,00	
Bel	0,14	0,05	0,09	0,05	0,1	0,00	1,00

Na matriz, representado em cinza escuro, os índices de associação que foram maiores que 0,85, e em cinza claro os que foram maiores que 0,70

b)

ID	IA médio	Máximo (Associado)	Mínimo (Associado)
Zac	0,55	0,72 (Meg)	0,14 (Bela)
Tin	0,61	0,81 (Lola)	0,05 (Bela)
Meg	0,66	0,93 (Johnny)	0,09 (Bela)
Jon	0,66	0,84 (Lola)	0,05 (Bela)
Lola	0,63	0,68 (Charlie)	0,1 (Bela)
Cha	0,56	0,74 (Meg e Johnny)	0,51 (Zac)
Bel	0,07	0,14 (Zac)	0,05 (Tin e Jon)

Entre parêntesis está nomeado o animal com o qual cada indivíduo mais (máximo) e menos (mínimo) se associou (associado). Apresenta-se a média e o desvio padrão do IA do grupo na última linha da tabela (b).

Zac, Tina, Meg, Johnny, Lola e Charlie obtiveram índices de associação maiores que a média do grupo, e Bela foi o único indivíduo com valor abaixo da média (Figura 5a). Os valores baixos de associação para o indivíduo Bela são concordantes com as medidas de força, centralidade do autovetor e alcance, tendo ela os menores valores e os indivíduos Johnny e Meg, os maiores, seguidos de Lola, Tina, Charlie e Zac (Figura 5b).

Em relação aos valores de coeficiente de *clustering* e afinidade, o indivíduo Bela teve seus valores ligeiramente maiores do que a média do grupo; a fêmea Meg teve os menores valores de coeficiente de *clustering* e afinidade e Charlie os maiores. Na figura 5b estão representados os valores individuais das medidas de rede que variaram entre os indivíduos: força, e alcance.

Figura 5 - Média dos índices de associação por indivíduo do grupo 1 de *T. setosus* (a). Valores individuais para as medidas de rede que variaram: força, e alcance (b)

a)

b)

Legenda: A linha desenhada mostra a média do grupo, indicando o indivíduo abaixo (Bela) e os animais acima da média (Zac, Tina, Meg, Johnny, Lola e Charlie) (a).

Testes de permutação

Os valores de p do teste de permutação de Bejder et al. (1998) foram estabilizados ao alcançarmos 8.000 permutações de 1.000 “flips”. O desvio padrão e o coeficiente de variação dos dados reais foram menores que os dos dados randômicos, indicando que não existem associações preferenciais a longo prazo (entre períodos amostrais “Dia”). No entanto, foram identificadas associações preferenciais a curto prazo (entre os “scans”), indicadas pelo valor ligeiramente menor da média dos dados reais do que dos randômicos ($p < 0,05$). Embora a proporção de elementos *não-zero* tenha sido menor nos dados reais e nos randômicos, o valor de p não foi significativo, o que nos indica que não houve evitação de alguns indivíduos. Houve diferenças no gregarismo (visto pelo tamanho típico de grupo) em pelo menos metade das permutações, embora valor de p não foi significativo (Tabela 10).

Tabela 10 - Resultado do teste de permutação de Bejder et al. (1998) para o grupo 1 de *T. setosus*, com 8.000 permutações de 1.000 “flips” (SOCPROG, Whitehead, 2009).

Teste estatístico	Média		Real>Randômico	P (unicaudal)
	Dados Reais	Dados Randômicos		
Média	0,53	0,61	1/8000	0,0001
Desvio padrão (Dp)	0,3	0,35	0/8000	1
Coeficiente de variação	0,57	0,58	2822/8000	0,64
Proporção de elementos não-zero	0,95	0,97	2115/8000	0,26
Dp (tamanho típico de grupo)	0,22	0,21	5345/8000	0,33

Se a média real for menor que a média randômica em ao menos 95% das permutações, podemos inferir que há associações preferenciais de curto prazo, como ocorreu nesta análise. Entretanto, não houveram associações preferenciais de longo prazo (DP e CV menores nos dados reais que nos randômicos), diferenças no gregarismo (Dp do tamanho típico do grupo maiores nos dados reais; p não significativo) e associações repulsivas de alguns indivíduos (valor médio real da proporção de elementos não-zero foi menor que os valores médios randômicos em 2115 das 8000 permutações; p não significativo)

Os testes de permutação entre classes acusaram diferenças significativas, de forma que há díades que se destacaram no grupo em relação aos seus índices esperados. De todas as 21 díades observadas, mais da metade delas foram significativas (Tabela 11). O valor esperado de díades significativas ao acaso era de 1,05, e foram encontradas 12 díades com diferenças significativas para mais ou para menos, ou seja, nessas permutações, o IA real foi significativamente diferente do esperado. Os indivíduos que estão presentes em maior frequência nestas díades são Lola, Tina e Charlie (Tabela 11); e Bela não aparece nenhuma vez. Isso significa que em nenhuma das permutações, o IA

destas díades foram iguais aos IA esperados. No entanto, não quer dizer que apenas essas díades mostram associações preferenciais, precisa ser avaliado com base nas comparações da matriz bruta, pois esses valores da permutação apenas reforçam a preferência. Por exemplo, poderíamos ter todas as díades com valores significativos na permutação, mas ainda assim teríamos diferenças entre elas, indicando uma ou outra díade com maior valor de IA apresenta associação preferencial.

Tabela 11 - Díades significativas, com valores de p e os índices de associação (IA) delas

Díade significativa	valor-p	IA
Lola-Zac	0,0109	0,64
Lola-Meg	0	0,69
Lola-Johnny	0,0096	0,84
<i>Tina-Zac</i>	0,0196	0,63
<i>Tina-Meg</i>	0	0,78
<i>Tina-Johnny</i>	0	0,73
<i>Tina-Lola</i>	0,0015	0,81
<i>Tina-Charlie</i>	0	0,67
<u>Charlie- Johnny</u>	0,0009	0,74
<u>Charlie-Meg</u>	0,0008	0,74
<u>Charlie-Lola</u>	0,0001	0,68
<u>Charlie-Zac</u>	0	0,51

Os indivíduos que estão presentes em maior frequência estão destacados em negrito (Lola), itálico (Tina) ou sublinhado (Charlie) e suas díades agrupadas em escalas de cinza para melhor visualização

Em relação ao tamanho típico de grupo, embora valor de p não tenha sido significativo, o teste revelou que o valor esperado de indivíduos significativos ao acaso era de 0,35, e foram identificados 3 animais com diferenças significativas para mais ou para menos no tamanho típico do grupo. Esses indivíduos foram Johnny, Lola e Charlie, sendo que Johnny obteve valor de p próximo a 1. Conforme interpretação feita através do manual do software, esse valor indica que Johnny é encontrado em grupos maiores que o esperado ao acaso. Lola e Charlie obtiveram valor de p próximos a 0, indicando que geralmente são encontrados em grupos inferiores que o esperado ao acaso. Estes resultados coincidem com os de força e centralidade, que foram maiores para Johnny e menores para Lola e Charlie.

Grupo 1' (Momento 2)

A matriz simétrica dos índices de associação (IA) para cada díade, representada na Tabela 11a, foi obtida de um total de 1876 registros de associação. O maior valor de IA do grupo foi de 0,92 (referente a díade Sandy e Sticht) e o menor foi 0,13 (referente a díade Sandy e Tina). Nos vídeos, Sandy foi vista batendo uma vez em Tina. Na Tabela 11b, notamos que entre os associados (coluna do meio), Tom e Sticht foram os que mais vezes formaram IAs máximos com outros. Os associados que mais vezes geraram IAs mínimos foram Sandy e Tina.

Tabela 12 - Matriz simétrica dos índices de associação (“Half-Weight Index”) entre os animais do grupo 1' de *T. setosus* (a) Índices de associação médio, máximo e mínimo por indivíduo (b).

a) Índices de associação da díade

	Tom	Tina	Stitch	Johnny	Lola	Charlie	Sandy	Paris
Tom	1,00							
Tina	0,78	1,00						
Stitch	0,59	0,20	1,00					
Johnny	0,56	0,21	0,72	1,00				
Lola	0,86	0,71	0,58	0,54	1,00			
Charlie	0,48	0,23	0,73	0,76	0,53	1,00		
Sandy	0,32	0,13	0,92	0,72	0,53	0,55	1,00	
Paris	0,56	0,21	0,88	0,75	0,65	0,86	0,80	1,00

Na matriz, representado em cinza escuro, os índices de associação que foram maiores que 0,85, e em cinza claro os que foram maiores que 0,70

b)

ID	IA médio	Máximo (Associado)	Mínimo (Associado)
Tom	0,59	0,86 (Lola)	0,32 (Sandy)
Tina	0,35	0,78 (Tom)	0,13 (Sandy)
Stitch	0,66	0,92 (Sandy)	0,2 (Tina)
Johnny	0,61	0,76 (Charlie)	0,21 (Tina)
Lola	0,63	0,86 (Tom)	0,53 (Charlie e Sandy)
Charlie	0,59	0,86 (Paris)	0,23 (Tina)
Sandy	0,57	0,92 (Stitch)	0,13 (Tina)
Paris	0,67	0,88 (Stitch)	0,21 (Tina)
Grupo	0,58 (0,1)	0,85 (0,06)	0,24 (0,13)

Entre parêntesis está nomeado o animal com o qual cada indivíduo mais (máximo) e menos (mínimo) se associou (associado). Apresenta-se a média e o desvio padrão do IA do grupo na última linha da tabela (b).

Os indivíduos Tom, Sticht, Johnny, Lola, Charlie e Paris tiveram índice de associação médio maior que a média do grupo e Tina e Sandy, valores menores (Figura 6a). Em relação aos indivíduos que estavam presentes no grupo 1, notamos as diferenças dos IA médios em relação ao momento 2: Tina (de 0,61 para 0,35), Johnny (de 0,66 para 0,61), Charlie (0,56 para 0,59) e Lola manteve igual (0,63), sendo que Tina foi a que obteve a diferença mais marcante, diminuindo quase que pela metade seu IA médio. Na figura 6b estão representados os valores individuais somente para as medidas de rede que tiveram variações maiores entre os indivíduos: força, e alcance.

Figura 6 - Média dos índices de associação por indivíduo do grupo 1' de *T. setosus* (a). Valores individuais para as medidas de rede que variaram: força, e alcance (b)

a)

b)

Legenda: A linha desenhada mostra a média do grupo, indicando os indivíduos abaixo (Tina e Sandy) e os animais acima da média (Tom, Sticht, Johnny, Lola, Charlie e Paris) (a).

Os indivíduos Stich e Paris são os que tiveram maiores valores de força, centralidade do autovetor (Tabela 9 do Apêndice) e alcance; e os menores valores de coeficiente de *clustering*, confirmando a relação inversamente proporcional. Seguido de Stich e Paris, os indivíduos Lola, Johnny, Tom, Charlie, Sandy e Tina tiveram os maiores valores de força, centralidade do autovetor e alcance, respectivamente. Lola teve o menor valor de afinidade, Sandy e Tina, os maiores. Tina teve os menores valores de força, centralidade do autovetor e alcance; e um dos maiores valores de coeficiente de *clustering* e afinidade.

Testes de permutação

Os valores p foram estabilizados ao alcançarmos 3.000 permutações, com 1.000 “flips” por permutação. Foram identificadas associações preferenciais a curto prazo (dentro de cada “scan”), indicadas pelo valor menor da média dos dados reais do que os randômicos ($p < 0,05$). E, o desvio padrão e coeficiente de variação dos dados reais foram maiores que os dados randomizados gerados ($p < 0,05$), em quase todas as permutações, indicando que existem associações preferenciais a longo prazo (entre períodos amostrais “Dia”) também. Há indicação de ausência de associações repulsivas em pelo menos metade das permutações, pelos valores da proporção de elementos “não-zero” serem iguais a 1 (100% de I.A diferentes de zero) nos dados reais e randômicos com valor de $p = 0,5$. O tamanho típico do grupo nos dados reais foi maior do que nos randômicos, em 97% de todas as 3.000 permutações ($p = 0,02$) acusa diferenças no gregarismo dos indivíduos, isto é, alguns animais do grupo tendem a se associar mais ou menos que outros (Tabela 12).

Tabela 13 - Resultado do teste de permutação de Bejder et al. (1998) com 3.000 permutações de 1.000 “flips”, no programa SOCPROG (Whitehead, 2009)

Teste estatístico	Média		Real>Randômico	P (unicaudal)
	Dados Reais	Dados Randômicos		
Média	0,58	0,63	1/3000	0,0003
Desvio padrão (Dp)	0,22	0,20	2950/3000	0,01
Coeficiente de variação	0,39	0,32	3000/3000	0
Proporção de elementos não-zero	1	1	1517/3000	0,5
Dp (tamanho típico de grupo)	0,09	0,05	2921/3000	0,02

Se a média real for menor que a randômica em ao menos 95% das permutações, podemos inferir que há associações preferenciais de curto prazo. E se os valores de Dp e CV forem maiores nos dados reais que nos randômicos, existem associações preferenciais de longo prazo, como ocorreu nesta análise. Há diferenças no gregarismo quando os dados do Dp do tamanho típico do grupo forem maiores nos dados reais do que nos randômicos, com p significativo, como ocorreu neste grupo, indicando que alguns animais do grupo tendem a se associar mais ou menos que outros. Há ausência de associações repulsivas em pelo menos metade das permutações.

Os testes de permutação entre classes acusaram diferenças significativas, de forma que há díades que se destacaram no grupo em relação aos seus índices esperados. De todas as 28 díades observadas, apenas pouco mais de 10% delas foram significativas. O valor esperado de díades significativas ao acaso era de 1,4, e foram encontradas 3 díades com diferenças significativas para mais ou para menos, ou seja, nessas permutações, o IA real foi significativamente diferente do esperado. O indivíduo que está presente em maior frequência nestas díades foi a Sandy e as díades foram Sandy-Tom, Sandy-Tina e Sandy-Charlie. Isso significa que em nenhuma das permutações, o IA destas díades foram iguais aos IA esperados. Em relação ao tamanho típico de grupo, o teste revelou que o valor esperado de indivíduos significativos ao acaso era de 0,4, e foram identificados 5 animais com diferenças significativas para mais ou para menos no tamanho típico do grupo. Esses indivíduos foram Tom, Tina e Paris, com valores de p próximo a 1, que indica que estão sempre nos maiores grupos. Lola e Johnny obtiveram valor de p próximos a 0, indicando que geralmente estão em grupos menores. Estes resultados, no entanto, não coincidiram com os de força e centralidade, que foram maiores para Lola e Paris e menores para Tina.

Grupo 2

A matriz simétrica dos índices de associação (IA) para cada díade, representada na Tabela 13a foi obtida de um total de 1006 registros de associação. Os maiores valores de IA do grupo foram 1 (referente as díades Kiki+Peter; Chloe+Peter e Chloe+Kiki) e o menor foi 0,93 (referente as díades Kiki+Hamy; Chloe+Hamy).

Tabela 14 - Matriz simétrica dos índices de associação (“Half-Weight Index”) entre os animais do grupo 2 de *T. setosus* (a) Índices de associação médio, máximo e mínimo por indivíduo (b).

a) **Índices de associação da díade**

	Peter	Hamy	Kiki	Chloe
Peter	1,00			
Hamy	0,98	1,00		
Kiki	1,00	0,93	1,00	
Chloe	1,00	0,93	1,00	1,00

b)

ID	IA médio	Máximo (Associado)	Mínimo (Associado)
Peter	0,99	1 (Chloe, Kiki)	0,98 (Hamy)
Hamy	0,95	0,98 (Peter)	0,93 (Kiki, Chloe)
Kiki	0,98	1 (Peter, Chloe)	0,93 (Hamy)
Chloe	0,98	1 (Peter, Kiki)	0,93 (Hamy)
Grupo	0,98 (0,02)	0,99 (0,01)	0,94 (0,02)

Entre parêntesis está nomeado o animal com o qual cada indivíduo mais (máximo) e menos (mínimo) se associou (associado). Apresenta-se a média e o desvio padrão do IA do grupo na última linha da tabela (b).

Os indivíduos Kiki e Chloe tiveram índice de associação médio iguais a média do grupo (Tabela 13b); Peter teve maior valor do que a média do grupo e Hamy teve o menor valor (Figura 7). Notamos que Hamy foi o indivíduo mais associado aos valores mínimos (ainda que sejam valores bem altos de IA) e Peter, o mais associado aos valores máximos.

Figura 7 - Média dos índices de associação por indivíduo do grupo 2 de *T. setosus*.

Legenda: A linha desenhada mostra a média do grupo, indicando o indivíduo abaixo (Hamy), acima (Peter) e os animais que tiveram índice de associação médio igual a média do grupo (Kiki e Chloe)

Embora as medidas de rede tenham variado pouco entre os indivíduos, o indivíduo Peter foi o que teve maiores valores de força, centralidade do autovetor e alcance. Já o indivíduo Hamy foi o que teve maior valor de coeficiente de *clustering* e afinidade. Kiki e Chloe tiveram todas as medidas iguais entre si. Essas medidas foram concordantes com as medidas de associação (máximos e mínimos descrita anteriormente).

Testes de permutação

Os valores *p* gerais (unicaudais) e por díade (bicaudais) foram estabilizados ao alcançarmos 25.000 permutações, com 1.000 “flips” por permutação. Foram identificadas associações preferenciais a curto prazo (dentro de cada “scan”) indicadas pelo valor ligeiramente menor da média dos dados reais do que os randômicos ($p < 0,05$). As médias do desvio padrão e coeficiente de variação dos dados reais foram maiores que os dados randomizados gerados ($p < 0,05$), indicando que existem associações preferenciais também a longo prazo (entre períodos amostrais “Dia”). Há indicação de ausência de associações repulsivas em pelo menos metade das permutações, pelos valores da proporção de elementos “não-zero” serem iguais a 1 (100% de I.A diferentes de zero) nos dados reais e randômicos com valor de $p = 0,5$. O tamanho típico do grupo nos dados reais foi maior do que nos randômicos, em quase todas as 25.000 permutações ($p = 0$) acusando diferenças no gregarismo dos indivíduos, isto é, alguns animais do grupo tendem a se associar mais ou menos que outros (Tabela 14).

Tabela 15 - Resultado do teste de permutação de Bejder et al. (1998) com 25.000 permutações de 1.000 “flips”, no programa SOCPROG (Whitehead, 2009)

Teste estatístico	Média		Real>Randômico	P (unicaudal)
	Dados Reais	Dados Randômicos		
Média	0,97	0,98	4/25000	0,0002
Desvio padrão (Dp)	0,03	0,01	24992/25000	0,0003
Coeficiente de variação	0,03	0,01	24993/25000	0,0003
Proporção de elementos não-zero	1	1	12502/25000	0,5
Dp (tamanho típico de grupo)	0,26	0,03	24999/25000	0

Se a média real for menor que a média randômica em ao menos 95% das permutações, podemos inferir que há associações preferenciais de curto prazo. E se os valores de Dp e CV forem maiores nos dados reais que nos randômicos, existem associações preferenciais de longo prazo, como ocorreu nesta análise. Há diferenças no gregarismo quando os dados do Dp do tamanho típico do grupo forem maiores nos dados reais do que nos randômicos, com *p* significativo, como ocorreu neste grupo, indicando alguns animais do grupo tendem a se associar mais ou menos que outros. Há ausência de associações repulsivas em pelo menos metade das permutações.

Os testes de permutação entre classes acusaram diferenças significativas, de forma que há díades que se destacaram no grupo em relação aos seus índices esperados. O valor esperado de díades significativas ao acaso era de 0,3, e foram encontradas 2 díades com diferenças significativas para mais ou para menos, ou seja, nessas permutações, o IA real foi significativamente diferente do esperado. O indivíduo que está presente em maior frequência nestas díades foi a Hamy e as díades foram Hamy-Kiki e Hamy-Chloe. Isso significa que em nenhuma das permutações, o IA destas díades foram iguais aos IA esperados. Em relação ao tamanho típico de grupo, o teste revelou que o valor esperado de indivíduos significativos ao acaso era de 0,2, e foram identificados 4 animais com diferenças significativas para mais ou para menos no tamanho típico do grupo. Esses indivíduos foram Peter, Kiki e Chloe, com valores de p próximo a 1, que indica que estão sempre nos maiores grupos. Hamy obteve valor de p próximos a 0, indicando que geralmente está em grupos menores. Estes resultados coincidiram com os de força e centralidade, que foram maiores para Peter, Kiki e Chloe e menores para Hamy, embora com pouca variação.

Há diferenças entre díades segundo o sexo?

Os testes de Mantel usados para comparar classes, não encontrou diferenças entre as associações de díades formadas por animais de um mesmo sexo ou de sexo diferentes no Grupo 1 (momento 1: $t=-1,00$; matriz= $-0,11$ e $p=0,25$; momento 2: $t=-0,25$; matriz= $-0,04$ e $p=0,9$, com 1000 permutações) e no grupo 2, embora os valores de t e da matriz de correlação tenham sido positivos, os valores de p não foram significativos ($t=1,41$; matriz= $0,35$ e $p=0,3$, com 1000 permutações).

Os grupos de *Trinomys* se subdividem?

Uma vez que em todos os grupos foram encontradas associações preferenciais, partimos para a análise de cluster. A análise gerou índices de modularidade menor que 0,3 para os três grupos (G1, G1', G2). Pelo critério de Newman (2004), os três grupos, durante aquele período de observação, eram unidades coesas que não se subdividiam (Grupo 1: máxima modularidade [mm] tipo 1= 0,16, IA de corte= 0,07; Grupo 1': mm=0,19, IA de corte= 0,7; Grupo 2: mm=0,25, IA de corte= 0,94). Os coeficientes de correlação cofenético foram maiores do que 0,80 nos grupos 1 (=0,98) e 2 (=0,87), mas não no grupo 1' (= 0,797). Isso nos permitiu representar visualmente em dendrogramas grupos com base nos valores médios dos IAs (Figura 8), mesmo tendo o valor de

modularidade indicado não haver subdivisões estritas nos grupos. As representações gráficas das matrizes de associação em redes complexas foram geradas pelo SOCPROG e desenhadas no NETDRAW, para os dois grupos de *Trinomys setosus* em três momentos (Figura 8).

Figura 8 - Dendrogramas representativos das associações preferenciais produzidos pelo método average-linkage da análise de cluster (à esquerda) e redes de associação simétricas para os grupos: a) 1, b) 1' (segundo momento do grupo 1) e c) 2 de *Trinomys setosus*

a)

b)

c)

O dendrograma ilustra as principais associações preferenciais com base nos respectivos índices de associação. No eixo x são representados os valores médios dos índices de associação. Nas redes, os pontos interligados (nós) representam os indivíduos, e as linhas (arestas) representam as associações; a espessura da aresta representa a força das associações: quanto mais espessa a aresta, mais forte é a associação entre os nós que ela conecta (maior o IA) e quanto maior o nó, maior é a centralidade do autovetor (Newman, 2004).

Na interpretação dos dendrogramas, no grupo 1 (momento 1), os animais com maiores índices de associação (Meg e Johnny) agrupam-se entre si. Lola e Tina formam uma dupla e os outros animais ficam isolados (Charlie, Zac e Bela, a de menor IA). Então, se o grupo fosse dividido pelos índices de associação, seria dividido em 5 clusters, sendo 3 animais sozinhos e o restante em duplas. No segundo momento do grupo 1' (Figura 8, gráfico do meio), Sticht e Sandy são os animais que tiveram o maior índice de associação (IA) e formam uma dupla. Outras duplas fortes são Charlie e Paris, mais levemente associados a Johnny e esses três à dupla mais forte (Sticht e Sandy) e Tom e Lola. Tom, Lola e Tina, que formavam (com Charlie) o grupo no momento 1, têm pouca afinidade com o restante do grupo.

Os valores dos índices de associação de cada um desses indivíduos apresentados na matriz da Tabela 11b não concordam com a estruturação em cluster aqui apresentada: os indivíduos com maiores IAs na matriz eram Paris e Sticht; Sandy era a que tinha um dos menores IA, juntamente com Tina. Como o valor da modularidade gerado pelo SOCPROG indicou que não havia divisão em clusters para esse grupo ($< 0,3$) e o coeficiente de correlação cofenético foi menor (ainda que muito próximo) que 0,8 (que indicaria que menos de 80% dos dados do dendrograma estariam corretamente

representados), acreditamos que esta representação em dendrograma não representa igualmente bem a posição de todos os indivíduos do grupo.

No grupo 2 (Figura 8, último gráfico), todos os indivíduos tiveram IA semelhantes e próximos do máximo (que é 1), o que já havia sido indicado na matriz de associação (todos os indivíduos associaram-se uns aos outros fortemente, um pouco menos as díades formadas por Hamy (IA=0,93 para Kiki-Hamy e Chloe-Hamy). Peter, Chloe e Kiki formam um bloco forte (linha no valor 1 de IA) e Hamy liga-se a esse bloco ainda com um valor alto de associação.

Clyomys bishopi

Para as análises de redes de associação, fizemos somente com os grupos que tinham no mínimo 3 animais (grupos 2, 3 e 4) por questões de múltiplas possibilidades de associação. Como o grupo 1 era formado por somente um casal, não existe opções para avaliar associações preferenciais, por isso não realizamos estas análises de associação. Para o grupo 1, foram feitas somente análises de interações entre os dois indivíduos (capítulo 2).

Quem descansa com quem?

Tomamos 45 registros (12 do grupo 1, 13 do grupo 2, 10 do grupo 3 e 10 do grupo 4) da disposição espacial dos animais em relação aos outros indivíduos (se amontoados, i.e., deitados em contato, ou se estavam sozinhos) na fase clara (período de repouso), para os 4 grupos de *C. bishopi*. O amontoamento ocorreu em somente 30% das observações dos animais em um único grupo (G2, trio misto) no qual o macho M3 foi visto descansando em contato físico com a fêmea F4 em 4 de 13 observações, e a fêmea F3 foi sempre vista sozinha. Nos outros 3 grupos, todos os registros não indicaram amontoamento, ou seja, todos os animais estavam isolados na fase clara.

Há associações preferenciais e “níveis diferenciais de popularidade” nas redes de associação?

Apresentamos a seguir os resultados de associação por proximidade amostrados e registrados sistematicamente durante a fase (de atividade) escura para os grupos 2, 3 e 4.

Grupo 2

A matriz simétrica dos índices de associação (IA) para as díades nesse trio misto, representada na Tabela 16a, foi obtida de um total de 275 registros de associação. Os valores de índice de associação médio, máximo e mínimo e os indivíduos com que estava associado e a média e desvio padrão do grupo para todas as medidas estão na Tabela 16b.

Tabela 16- Matriz simétrica dos índices de associação (“Half-Weight Index”) entre os animais do grupo 2 de *C. bishopi* (a) Índices de associação médio, máximo e mínimo por indivíduo (b)

a)

	♂M3	♀F3	♀F4
♂M3	1,00		
♀F3	0,00	1,00	
♀F4	1,00	0,40	1,00

b)

ID	IA médio	Máximo (Associado)	Mínimo (Associado)
♂M3	0,75	1 (♀F4)	0,5 (♀F3)
♀F3	0,45	0,5 (♂M3)	0,5 (♂M3)
♀F4	0,70	1 (♂M3)	0,4 (♀F3)
Grupo	0,63 (0,16)	0,83 (0,29)	0,50 (0,06)

Entre parêntesis está nomeado o animal com o qual cada indivíduo mais (máximo) e menos (mínimo) se associou (associado). Apresenta-se a média e o desvio padrão do IA do grupo na última linha da tabela (b).

O macho M3 foi a indivíduo mais associado a valores máximos e a fêmea F3, a mais associada a valores mínimos (Tabela 16b). O macho M3 obteve índice de associação médio maior que o restante. A fêmea F4 e o macho tiveram índice de associação médios maiores que a média do grupo, e a fêmea F3, menor (Figura 9a).

Figura 9 - Média dos índices de associação por indivíduo do grupo 2 de *C. bishopi* (a). Valores individuais para as medidas de rede que variaram: força, centralidade do autovetor, alcance afinidade e coeficiente de clustering (b)

a)

b)

Legenda: A linha desenhada mostra a média do grupo, indicando o indivíduo abaixo (fêmea F3) e os indivíduos acima (fêmea F4 e macho)

Em relação a medidas individuais de rede, o macho obteve maiores valores para força, centralidade do autovetor e os menores valores para coeficiente de *clustering* e afinidade. O alcance do macho foi ligeiramente menor que a fêmea F4. Ao contrário do macho, a fêmea F3 obteve os menores valores para força, centralidade do autovetor e alcance. E teve maiores valores para coeficiente de *clustering* e afinidade (Figura 9b).

Essas medidas foram concordantes com as medidas de associação (máximos e mínimos descrita anteriormente).

Testes de permutação

Os valores p foram estabilizados ao alcançarmos 10.000 permutações, com 1.000 “flips” por permutação. A média dos dados reais foi menor do que a randômica, com valor de p significativo ($<0,01$), indicando que existem associações preferenciais a curto prazo. O desvio padrão e coeficiente de variação dos dados reais foram maiores nos dados reais e nos randomizados gerados, indicando que também existem associações preferenciais a longo prazo ($p<0,05$). Há indicação de ausência de associações repulsivas em quase metade das permutações, pelos valores da proporção de elementos *non-zero* (não-zero) “não-zero” serem iguais (100% de I.A diferentes de zero) nos dados reais e randômicos com valor de $p=1$. O tamanho típico do grupo nos dados reais foi maior do que nos randômicos, indicando diferenças no gregarismo dos indivíduos (Tabela 18).

Tabela 17 - Resultado do teste de permutação de Bejder et al. (1998) com 10.000 permutações de 1.000 “flips”, no programa SOCPROG (Whitehead, 2009)

Teste estatístico	Média		Real>Randômico P (unicaudal)	
	Dados Reais	Dados Randômicos		
Média	0,63	0,85	1/10000	0,0001
Desvio padrão (Dp)	0,28	0,07	9998/10000	0,0002
Coeficiente de variação	0,45	0,09	9999/10000	0,0001
Proporção de elementos não-zero	1	1	4988/10000	1
Dp (tamanho típico de grupo)	0,15	0,03	9999/10000	0,0001

Se a média real for menor que a média randômica em ao menos 95% das permutações, podemos inferir que há associações preferenciais de curto prazo, como ocorreu nesta análise. E se os valores de Dp e CV forem maiores nos dados reais que nos randômicos, existem associações preferenciais de longo prazo, isto não ocorreu nesta análise. Há diferenças no gregarismo quando os dados do Dp do tamanho típico do grupo forem maiores nos dados reais do que nos randômicos, com p significativo, como ocorreu neste grupo, indicando alguns animais do grupo tendem a se associar mais ou menos que outros. Há ausência de associações repulsivas em quase metade das permutações.

Os testes de permutação entre classes acusaram diferenças significativas, de forma que há díades que se destacaram no grupo em relação aos seus índices esperados. De todas as 3 díades possíveis observadas, 2 delas foram significativas. O valor esperado de díades significativas ao acaso era de 0,15, e foram encontradas 2 díades com diferenças significativas para mais ou para menos, ou seja, nessas permutações, o IA real foi

significativamente diferente do esperado. Estas díades são F3-M3 e F4-F3. Isso significa que em nenhuma das permutações, o IA destas díades foram iguais aos IA esperados. Em relação ao tamanho típico de grupo, embora valor de p não tenha sido significativo, o teste revelou que o valor esperado de indivíduos significativos ao acaso era de 0,15, e foram identificados 2 animais com diferenças significativas para mais ou para menos no tamanho típico do grupo. Esses indivíduos foram M3, que obteve valor de p próximo a 1, que indica que este indivíduo está sempre nos maiores grupos e F3 obteve valor de p igual a 0, indicando que geralmente está em grupos menores. Estes resultados coincidem com os de força e centralidade, que foram maiores para M3 e menores para F3.

Grupo 3

A matriz simétrica dos índices de associação (IA) para cada díade, representada na Tabela 18a, foi obtida de um total de 565 registros de associação. A fêmea F7 foi a mais associada a valores máximos, e a F8, a valores mínimos (Tabela 18b). As fêmeas F7 e F4 tiveram IAs médio maiores do que o do grupo, e a F8, menor (Figura 10a).

Tabela 18 - Matriz simétrica dos índices de associação (“Half-Weight Index”) entre os animais do grupo 3 de *C. bishopi* (a) Índices de associação médio, máximo e mínimo por indivíduo (b).

a)

	♀F7	♀F4	♀F8
♀F7	1,00		
♀F4	0,44	1,00	
♀F8	0,28	0,22	1,00

b)

ID	IA médio	Máximo (Associado)	Mínimo (Associado)
♀F7	0,36	0,44 (♀F4)	0,28 (♀F8)
♀F4	0,33	0,44 (♀F7)	0,22 (♀F8)
♀F8	0,25	0,28 (♀F7)	0,28 (♀F7)
Grupo	0,31 (0,06)	0,39 (0,10)	0,28 (0,03)

Entre parêntesis está nomeado o animal com o qual cada indivíduo mais (máximo) e menos (mínimo) se associou (associado). Apresenta-se a média e o desvio padrão do IA do grupo na última linha da tabela (b).

Figura 10 - Média dos índices de associação por indivíduo do grupo 3 de *C. bishopi* (a). Valores individuais para as medidas de rede que variaram: centralidade do autovetor e coeficiente de clustering (b)

a)

b)

Legenda: A linha desenhada mostra a média do grupo, indicando o indivíduo abaixo (fêmea F8) e os indivíduos acima (fêmeas F7 e F4) dela

Em relação a medidas individuais de rede (Tabela 10 do Apêndice), a fêmea F7 obteve maiores valores para força, centralidade do autovetor e alcance; e os menores valores para coeficiente de *clustering* e afinidade. Estes valores foram maiores para a

fêmea F8, no entanto a força, centralidade do autovetor e alcance foram os de menores valores. A fêmea F4 foi intermediária entre as outras duas, para todos os valores. A Figura 10b mostra as medidas que mais variaram entre os indivíduos: coeficiente de clustering e centralidade do autovetor. Essas medidas foram concordantes com as medidas de associação (máximos e mínimos descrita anteriormente).

Testes de permutação

Os valores p foram estabilizados ao alcançarmos 10.000 permutações, com 1.000 “flips” por permutação. A média dos dados reais foi menor do que a randômica, com valor de p significativo ($<0,10$), indicando que existem associações preferenciais a curto prazo. O desvio padrão e coeficiente de variação dos dados reais foram maiores nos dados reais e nos randomizados gerados, indicando que também existem associações preferenciais a longo prazo, embora valor de p não foi significativo em nenhuma das duas métricas. Não foi constatada evitação de alguns indivíduos, dada pela proporção de elementos *non-zero* (não-zero) ter sido igual nos dados reais e nos randômicos com p não significativo indicando ausência de associações repulsivas em quase metade das permutações. O tamanho típico do grupo nos dados reais foi maior do que nos randômicos ($p<0,05$), indicando que há diferenças no gregarismo dos indivíduos (Tabela 19).

Tabela 19 - Resultado do teste de permutação de Bejder et al. (1998) dentro das amostras (scans), com 10.000 permutações de 1.000 “flips”, no programa SOCPROG (Whitehead, 2009)

Teste estatístico	Dados Reais	Média	Real>Randômico	P (unicaudal)
		Dados Randômicos		
Média	0,31	0,35	767/10000	0,076
Desvio padrão (Dp)	0,1	0,07	8036/10000	0,19
Coeficiente de variação	0,32	0,2	8761/10000	0,12
Proporção de elementos não-zero	1	1	5031/10000	0,5
Dp (tamanho típico de grupo)	0,03	0,01	9838/10000	0,016

Se a média real for menor que a média randômica em ao menos 95% das permutações, podemos inferir que há associações preferenciais de curto prazo, como ocorreu nesta análise. E se os valores de Dp e CV forem maiores nos dados reais que nos randômicos, existem associações preferenciais de longo prazo, isto não ocorreu nesta análise. Há diferenças no gregarismo quando os dados do Dp do tamanho típico do grupo forem maiores nos dados reais do que nos randômicos, com p significativo, como ocorreu neste grupo, indicando alguns animais do grupo tendem a se associar mais ou menos que outros. Há ausência de associações repulsivas em quase metade das permutações.

Os testes de permutação entre classes acusaram diferenças significativas, de forma que há díades que se destacaram no grupo em relação aos seus índices esperados. De todas as 3 díades observadas, quando as permutações foram feitas o valor esperado de díades significativas ao acaso era de 0,15 e não foram encontradas díades com diferenças significativas. Isso significa que em todas as permutações, o IA das díades foram iguais aos IA esperados. Em relação ao tamanho típico de grupo, embora valor de p não tenha sido significativo, o teste revelou que o valor esperado de indivíduos significativos ao acaso era de 0,15, e foram identificados 2 animais com diferenças significativas para mais ou para menos no tamanho típico do grupo. Esses indivíduos foram F7, que obteve valor de p próximo a 1, que indica que este indivíduo está sempre nos maiores grupos e F9 obteve valor de p igual a 0, indicando que geralmente está em grupos menores. Estes resultados coincidem com os de força e centralidade, que foram maiores para F7 e menores para F9.

Grupo 4

A matriz simétrica dos índices de associação (IA) para cada díade, representada na Tabela 20a, foi obtida de um total de 599 registros de associação. As fêmeas F5 e F6 foram as mais associadas a valores máximos, e a fêmea F3, a valores mínimos (Tabela 20b). O macho M3 e as fêmeas F5 e F6 tiveram índice de associação médio maiores do que o do grupo, e a fêmea F3, menor (Figura 11a).

Tabela 20 - Matriz simétrica dos índices de associação (“Half-Weight Index”) entre os animais do grupo 4 de *C. bishopi* (a) Índices de associação médio, máximo e mínimo por indivíduo (b).

a)

	♂M3	♀F3	♀F5	♀F6
♂M3	1,00			
♀F3	0,17	1,00		
♀F5	0,65	0,09	1,00	
♀F6	0,42	0,19	0,68	1,00

b)

ID	IA médio	Máximo (Associado)	Mínimo (Associado)
♂M3	0,41	0,65 (♀F5)	0,17 (♀F3)
♀F3	0,15	0,19 (♀F6)	0,09 (♀F5)
♀F5	0,47	0,68 (♀F6)	0,09 (♀F3)
♀F6	0,43	0,68 (♀F5)	0,19 (♀F3)
Grupo	0,37 (0,15)	0,55 (0,24)	0,13 (0,05)

Entre parêntesis está nomeado o animal com o qual cada indivíduo mais (máximo) e menos (mínimo) se associou (associado). Apresenta-se a média e o desvio padrão do IA do grupo na última linha da tabela (b).

Figura 11 - Média dos índices de associação por indivíduo do grupo 4 de *C. bishopi* (a). Valores individuais para as medidas de rede que variaram: alcance, centralidade do autovetor e força (b)

a)

b)

Legenda: A linha desenhada mostra a média do grupo, indicando o indivíduo abaixo (fêmea F3) e os indivíduos acima (macho M3; fêmeas F5 e F6) (a)

A maioria das medidas individuais de rede retornaram os maiores valores de força, centralidade do autovetor e alcance (do maior para o menor) para os indivíduos fêmeas F5 e F6 e macho M3; respectivamente. O coeficiente de *clustering* e afinidade foram maiores para a fêmea F3. A Figura 11b mostra as medidas que mais variaram entre os indivíduos: alcance, centralidade do autovetor e força. Essas medidas foram concordantes com as medidas de associação máximos e mínimos descrita anteriormente).

Testes de permutação

Os valores p foram estabilizados ao alcançarmos 15.000 permutações, com 1.000 “flips” por permutação. A média dos dados reais foi menor do que a randômica, com valor de p significativo ($<0,05$), indicando que existem associações preferenciais a curto prazo. O desvio padrão e o coeficiente de variação dos dados reais foram maiores nos dados reais e nos randomizados gerados, indicando que também existem associações preferenciais a longo prazo, embora valor de p não foi significativo para desvio padrão, foi para o coeficiente de variação ($p<0,05$). Não foi constatada evitação de alguns indivíduos, dada pela proporção de elementos *non-zero* (não-zero) ter sido muito próxima nos dados reais e nos randômicos com p não significativo indicando ausência de associações repulsivas em quase metade das permutações. O tamanho típico do grupo nos dados reais foi menor do que nos randômicos ($p=0,5$), indicando que não há diferenças no gregarismo dos indivíduos (Tabela 21).

Tabela 21 - Resultado do teste de permutação de Bejder et al. (1998) com 15.000 permutações de 1.000 “flips”, no programa SOCPROG (Whitehead, 2009)

Teste estatístico	Média		Real>Randômico	P (unicaudal)
	Dados Reais	Dados Randômicos		
⊕ Média	0,37	0,41	310/15000	0,02
Desvio padrão (Dp)	0,24	0,22	12663/15000	0,15
Coefficiente de variação	0,66	0,53	14467/15000	0,03
Proporção de elementos não-zero	1	0,99	7555/15000	0,5
Dp (tamanho típico de grupo)	0,075	0,076	6926/15000	0,53

Se a média real for menor que a média randômica em ao menos 95% das permutações, podemos inferir que há associações preferenciais de curto prazo, como ocorreu nesta análise. E se os valores de Dp e CV forem maiores nos dados reais que nos randômicos, existem associações preferenciais de longo prazo, isto também ocorreu nesta análise. Há diferenças no gregarismo quando os dados do Dp do tamanho típico do grupo forem maiores nos dados reais do que nos randômicos, com p significativo, isto não ocorreu neste grupo. Há ausência de associações repulsivas em quase metade das permutações.

Os testes de permutação entre classes acusaram diferenças significativas, de forma que há díades que se destacaram no grupo em relação aos seus índices esperados. De todas as 6 díades observadas, 1 foi significativa. O valor esperado de díades significativas ao acaso era de 0,3 e foi encontrada 1 díade com diferenças significativas para mais ou para menos, ou seja, nessas permutações, o IA real foi significativamente diferente do esperado. Esta díade foi F6-M3 ($p=0,0138$). Isso significa que em nenhuma das permutações, o IA desta díade foi igual aos IA esperado.

Há diferenças entre díades segundo o sexo?

Não foi possível verificar diferenças entre díades de acordo com o sexo em *Clyomys bishopi*, porque nossos grupos continuam apenas um macho, quando estabilizaram, ou nenhum, no caso do trio de fêmeas.

Os grupos de Clyomys se subdividem?

Uma vez que nos grupos 2, 3 e 4 foram encontradas associações espaciais preferenciais, partimos para a análise de *cluster* destes grupos. O índice de modularidade indicou subdivisão, pelo critério de Newman nos grupos: G2 (mm= 0,348 com índice de associação de corte: 0,45), G3 (mm= 0,34 com índice de associação de corte: 0,25) e G4 (mm= 0,28 com índice de associação de corte: 0,15). Para o grupo 2 (CCC=0,98), 3 (CCC=0,97) e 4 (CCC=0,95) o dendrograma está apresentado na Figura 12. As representações gráficas das matrizes de associação em redes complexas foram geradas pelo SOCPROG e desenhadas no NETDRAW, para os três grupos de *Clyomys bishopi* (Figura 12).

Neste dendrograma de G2, os animais estão na linha do eixo do gráfico, correspondendo ao índice de associação máximo. Podemos ver pela matriz e rede que a díade F4 com M3 teve maior valor de associação, e a díade F3 com F4, o menor. Em G3, F7 e F4 formam uma dupla, que coincide no ponto de associação com valor 0,44, como na matriz. F8 se associa a essa dupla e F7 é a que apresenta valores máximos.

O G4 foi o único dos 4 grupos que não apresentou subdivisão no período de observação (modularidade <0,3). Como o valor do coeficiente de correlação cofenético foi >0,8 representamos as associações do grupo também em um dendrograma. As fêmeas F5 e F6 formam um cluster, segundo esta divisão do dendrograma, com os maiores IA. E estão associadas também ao macho M3. A fêmea F3 possui o menor índice de associação, o que é confirmado pelos valores mínimos associados descrito anteriormente. Podemos ver pelo dendrograma um isolamento da fêmea 10 com as demais, e uma forte associação do macho com a fêmea F5 e F6. Este dendrograma está de acordo com os resultados obtidos dos IA e poderia sim ser usado para representação da divisão do grupo em clusters.

Figura 12 - Dendrogramas representativos das associações preferenciais produzidos pelo método average-linkage da análise de cluster (à esquerda) e redes de associação simétricas para os grupos: a) 2, b) 3 e c) 4 de *C. bishopi*

a)

b)

c)

Os dendrogramas ilustram as principais associações preferenciais com base nos respectivos índices de associação. Nos eixos x são representados os valores médios dos índices de associação. Nas redes, os pontos interligados (nós) representam os indivíduos, e as linhas (arestas) representam as associações; a espessura da aresta representa a força das associações: quanto mais espessa a aresta, mais forte é a associação entre os nós que ela conecta (maior o IA) e quanto maior o nó, maior é a centralidade do autovetor (Newman, 2004).

4. Discussão

Discutiremos os resultados apresentados no capítulo tomando os dados em conjunto para cada espécie, depois comparando as duas espécies. Começando pelo comportamento de descansar em contato (*huddling*), aqui chamado de amontoamento, foi muito frequente no grupo 1 de *T. setosus*, mesmo quando algum conflito interno havia (levando em conta que houveram tentativas de expulsão, por exemplo, as fugas frequentes de Charlie). Ao todo, considerados os registros de G1 e das duas duplas de animais (pai e filho Peter e Hamy, e Amy e Tom) registramos os animais dormindo em contato em 80% das observações. É interessante notar que os animais de G1 que descansaram em contato e os que foram vistos descansando sozinhos não necessariamente são os que têm associações preferenciais. Johnny descansou mais com Tina do que com Meg, sua parceira preferencial nas outras atividades da fase escura. Meg, um indivíduo central na rede de G1, tanto em medida de força como de índice médio de associação (Tabela 9, Figura 5), foi a que mais foi vista descansando sozinha. Por outro lado, Charlie e Zac, os de menores IAs médios e força depois de Bela, foram os que menos participaram dos amontoados. No grupo 2, o amontoado envolveu os machos Peter e Hamy, que descansaram juntos em metade das vezes, têm índices de associação bem altos com todos os outros animais do grupo. Se amontoar-se durante a fase de descanso (fase clara) não está necessariamente associada a preferência social nessa espécie, para que serviria? Este comportamento tem função termorreguladora em alguns roedores, como o rato toupeira pelado (YAHAV; BUFFENSTEIN, 1991), *Rhabdomys pumilio* (SCANTLEBURY et al., 2006) e porco-espinho (HAIM; VAN AARDE; SKINNER, 1992) e em como primatas (EPPLEY et al., 2017) enfatizando a importância de dormir junto, independente da preferência. Contudo, *Trinomys setosus* não é uma espécie de áreas de clima tão frio: nas matas da Bahia (município de Jaguaripe), a temperatura média anual é de 25°C, e oscila entre 20 (mínima) e 30°C (máxima) ao longo do ano -INMET-Instituto Nacional de Meteorologia (METEOROLOGIA, 2014). Como o comportamento é visto em muitas outras espécies de roedores caviomorfos nas quais há tolerância entre animais de mesmo sexo por ex., *Galea musteloides*, *Trinomys yonenagae* (MANAF; SPINELLI OLIVEIRA, 2000), *Cavia porcellus* (SACHSER; RENNINGER, 1993; SACHSER; SCHWARZWEIG; KEIL, 1999), *Microcavia australis* (TARABORELLI; MORENO, 2009), *Spalacopus cyanus* (BEGALL; BURDA; GALLARDO, 1999; REIG, 1970), *Octon degus* (EBENSPERGER et al., 2004) e *Ctenomys sociabilis* (LACEY, 2004; LACEY;

BRAUDE; WIECZOREK, 1997, 2014) pode ser uma herança antiga da história evolutiva que a espécie conservou.

No caso de *C. bishopi*, o amontoamento foi bem menos frequente: ocorreu em somente 30% das observações dos animais na fase clara (também a fase de descanso dessa espécie), e em um único grupo (G2, trio misto). O macho M3 foi visto descansando em contato físico com a fêmea F4 em 4 de 13 observações. F3 foi sempre vista sozinha. Essa observação junto com observações de outra tese em andamento no laboratório, de Lilian Luchesi, que estudou populações de vida livre de *Clyomys bishopi* em Itirapina, SP, nos levam a contestar a teoria de que a espécie é social. Na definição de Lee (1994), diríamos que a espécie é gregária (grau de socialidade nível 2) para maioria das atividades, cada animal construindo e habitando sozinho um sistema de toca, ainda que seja colonial, no sentido de que há um agrupamento de indivíduos e a construção de sistemas de tocas próximas (BURDA et al., 2000). A fêmea do casal que viveu junto por cerca de 10 meses (G1) coletava e carregava para dentro de uma das casinhas de madeira que serviam de toca, uma porção de *pellets* de ração e não permitia que o macho entrasse, permanecendo os dois cada um em uma toca distante.

Em relação às associações interindividuais em *T. setosus*, o que há de comum entre os 3 grupos é a não distinção entre díades de mesmo sexo ou sexos opostos em termos de índices de associação, ou seja, o IA não é influenciado pelo sexo. Em todos os grupos foram encontradas associações preferenciais, ou seja, os animais não se distribuem aleatoriamente durante o período de atividade; parece haver preferência entre membros particulares do grupo, em termos de distância espacial. E parece haver um padrão de preferência: em G1 e G1' a díade de maior IA era de um casal (Meg+Johnny; Sandy+Sticht); em G2 foi de um macho com duas fêmeas igualmente (Peter+Chloe+Kiki). Mas também houveram associações preferenciais um pouco mais fracas entre animais do mesmo sexo: Tina+Lola e Chloe+Kiki. Os machos que tiveram os maiores IAs acima da média do grupo, portanto indicativo de associação preferencial, ainda que menores do que o casal dominante e pares de fêmeas, foram Charlie e Zac (G1), Johnny (G1') e Hamy (G2), de acordo com os dendrogramas e valores de IA. Nos três grupos, não há diferença entre díades formadas por animais de mesmo sexo ou mistas em termos de índice de associação. Houve associações fortes tantos entre fêmeas como entre macho e fêmea, indicando uma tolerância social.

As associações preferências encontradas em cada grupo foram de curto e longo prazo, exceto para G1, no qual não houve resultado significativo que indicasse

preferenciais ao longo dos dias (longo prazo). De modo geral, para o G1 não houve associações preferenciais, pois elas só ocorreram entre os *scans* e, portanto, não se mantiveram. Iremos discutir este dado, com base em não-constatação de associações preferenciais, uma vez que as associações preferenciais entre *scans* podem ser apenas acasos relacionados àquele dia em si, já que não se repetem entre os dias. As preferências entre *scans* podem indicar alguma situação particular daquele dia, que fizeram os animais ficar agrupados com uma configuração que, na verdade, não é uma constante. Esta não-constatação de associações preferenciais talvez seja um indício de intervalo curto entre *scans*. Do ponto de vista metodológico, o tempo de intervalo entre os *scans* talvez tenha sido pequeno, embora na prática, isso não seja verdade, pois o intervalo de 6 minutos para animais que se movimentam bastante, foi considerado adequado, tendo assim muita chance de se reorganizar nesse período, diferente de um grupo que se movimenta pouco.

Fora isso, notamos padrões diferentes entre o grupo 2, bastante coeso, com IA médio altíssimo (0,98, entre 0,93 e 1,0), e os dois momentos do grupo 1. Nos dois momentos, o IA médio do grupo foi 0,53 e 0,58, com valor máximo de 0,93 e 0,92; respectivamente e a contribuição maior de IA vindo de uma díade mista (um macho e uma fêmea). No primeiro momento foram Johnny e Meg _ a única fêmea que produziu filhotes durante todo o tempo de observação; no segundo, foram Sticht e Sandy, dois animais jovens, embora já adultos (Sticht, da 3ª ninhada de Meg, e Sandy, da 4ª ninhada de Meg). É interessante que ao contrário do que vimos com a Meg, que ocupava uma posição central na rede, com maiores valores de medidas de centralidade e mais associada a valores máximos, Sandy foi um dos animais de IA médio individual mais baixo do grupo (o mais baixo foi da Tina). Tina, no primeiro momento tinha um IA médio de 0,61 e no segundo momento, seu índice de associação médio cai para metade (0,35), é a diferença de IA mais marcante que tivemos. Os outros indivíduos de G1 (Johnny e Charlie) tiveram ligeiras mudanças em relação ao IA médio no segundo momento, ou mantiveram o mesmo IA, como Lola. O fato de Tina ter tido um decréscimo em seu IA, nos leva a discutir o que pode ter ocasionado isso, poderia ser que a saída da Meg do grupo tenha impactado os níveis diferenciais de popularidade de todos os indivíduos, e Tina por ser a segunda fêmea mais velha do grupo depois de Meg foi a que mais foi atingida, tendo consequências na diminuição de seu IA, o mais baixo do grupo.

Nesse segundo momento do grupo 1, as díades de maiores IAs foram entre animais novos, que não faziam parte do momento 1 do grupo 1 (Sticht+Sandy, Sticht+Paris, Sandy+Paris), e entre Charlie+Paris e Lola e Tom. Entre os membros antigos, que

estavam juntos desde G1, agora sem a Meg, houve pouca associação: Johnny se associou com Charlie, e Tina com Lola todos com valores altos (uma associação que já era forte em G1). A associação entre Lola+Tina que era de $IA=0,81$, cai para 0,71; entre Johnny+Lola, de 0,84 para 0,54, e entre Tina+Johnny, de 0,73 para 0,21. Este decréscimo nos IA, principalmente quando Johnny e Tina estavam presentes nas díades, mas com a ausência de Meg no grupo, ao nosso ver pode estar relacionado com o fato de que o casal tinha influência sobre os outros membros do grupo, mas sem a presença da fêmea dominante, esta influência foi diminuída até mesmo nas associações entre Johnny e algum outro indivíduo do grupo. Nos parece que Meg atuava como um ponto de ligação do grupo, o que será abordado novamente no capítulo seguinte, em medidas de centralidade e poder. Três desses quatro animais que vieram de G1, acabaram expulsos (i.e., tiveram que ser retirados dos grupos quando os confrontos se tornaram frequentes: Charlie, Johnny e Tina).

Ao contrário do momento 1, no qual não houve diferença no gregarismo, no momento 2 houve diferença entre membros do grupo em relação a gregarismo indicando que surgiram diferenças entre os indivíduos no potencial para agrupamentos, ou seja, alguns animais passaram a se associar mais ou menos que os outros. Essa desigualdade em termos de gregarismo entre membros do grupo, também apareceu no grupo 2, mas por causa de Hamy que, embora se associou-se com valores altos de IA (0,93) a cada um dos outros, ficou abaixo da média do grupo. Mas a média do grupo foi puxada para cima por causa dos três valores de IA máximo (1,0) dos outros animais. Não é uma diferença comparável à dos outros grupos. O macho Hamy, embora adulto, era mais jovem do que os outros, nascido em biotério, filho de Peter e da fêmea Fanny (portanto irmão mais novo de Tina; Tabela 3). Fanny morreu após 20 dias do parto, e o pai e filho, Peter e Hamy, viveram bem em dupla por 10 meses até que foram levados a formar o G2.

É interessante notar que, embora irmãs de ninhada, Paris e Sandy ocupam papéis distintos no grupo. Falaremos, no capítulo seguinte, de dominância hierárquica, mas já podemos ver aqui que, embora ambas formem díades fortes com um macho e não entre si, o índice de associação entre Sandy e Sticht é mais alto e, no dendrograma da Figura 8, a díade Paris+Charlie está mais perto de Johnny do que de Sandy+Sticht. Essa relação entre as irmãs, somada à morte precoce da irmã de Bela e ao fato de que, em todos os grupos, as associações mais fortes envolveram um casal (em G1, um par reprodutivo, como será apresentado no capítulo 3), e a relativa tolerância entre machos (e.g., Peter e Hamy, Johnny e Charlie), nos leva a sugerir que o sistema social de *Trinomys setosus*, a

julgar por essa população, formada principalmente por animais de vida-livre, estudados em cativeiro, não tende nem a um sistema matriarcal, nem tende a poligamia com formação de haréns (ADRIAN et al., 2005; GREENWOOD, 1980). Paris morreu sem causa aparente, após 1 mês no biotério do LECO ao término do nosso período de observação.

Em todos esses resultados é preciso considerar que G2 foi observado durante dois meses, enquanto os outros grupos foram observados por 5 (Tabela 4). Durante os próximos três meses a partir de abril de 2015, G2 poderia ter mudado na direção dos padrões observados nos outros grupos: o trio Peter+Chloe+Kiki poderia ter se dividido em uma díade mais forte formada de um macho e uma fêmea. Não é possível saber agora. Peter e Hamy, no entanto, como dito antes, viveram sem brigas por 10 meses antes e 5 meses durante G2 (n=4) até setembro de 2015, quando Peter morreu no LECO.

Em *Clyomys bishopi*, as relações interindividuais são bem diferentes de *T. setosus*. Todas as nossas 4 tentativas iniciais de formar grupos de *Clyomys* com animais de ambos os sexos (G1, G2 e G4) fracassaram. G3, um grupo já formado sem macho, foi o único que não se alterou durante o tempo de observação mais curto (2 meses até que foram eutanasiados no LECO, o que nos fez interromper as observações). Deixando G3 e G4 de fora, pela curta janela de observação que tivemos, os outros grupos foram observados por 7 (G2) a 10 meses (G1). Esses grupos observados por mais tempo nos mostram que em questão de dias (de 8 a 18 dias) cessam-se as agressões severas e os grupos parecem se estabilizar (isto é, deixam de ocorrer incidentes que levam às alterações na constituição dos grupos). G2 manteve-se sem brigas por 3 meses, quando o macho machucou o dente (e não sabemos porquê). Logo nos primeiros dias de formação de G1 e G2, dos 4 animais que iniciaram os grupos, restaram um casal (em G2, um macho e duas fêmeas). No geral, considerando-se que os animais machucados tenham sido "expulsos" do grupo (que pudessem sair de lá se não estivessem presos), a expulsão não foi dirigida a um dos sexos: tanto machos quanto fêmeas tiveram que ser retirados ou foram encontrados mortos de um dia para outro, e sem sinais que nos fizessem prever que devíamos separá-los. Nosso número de machos era menor (partimos de 4 machos e 11 fêmeas), o que não permite uma comparação entre os ataques a cada sexo, mas 1 de 4 machos foi morto (o do grupo 1), e quem o atacou foi uma fêmea (F2). M3 machucou o dente e foi retirado para tratamento, mas não pudemos dizer que havia sido atacado. Cinco das 11 fêmeas foram mortas (n=2) ou feridas (n=3). Três dos 4 machos mantiveram-se por pelo menos 2 meses (M3 no G4) e até 10 meses (M2 no G1) com uma ou duas fêmeas.

Os índices de associação médios dos grupos de *Clyomys* variaram de 0,31 (G3, o trio de fêmeas que nunca brigou) a 0,63 (G2, pelo alto valor da díade M3+F4). O casal de G1 teve IA de 0,5, e G4 de 0,37 (Tabelas 15 a 21). As díades com IA mais altos foram tanto de macho e fêmea (M2+F2: 0,5; M3+F4: 1,0 e M3+F5: 0,65) como entre fêmeas (F7+F4: 0,44 e F5+F6: 0,68). Embora M3 e F4 tenham se dado tão bem por esses dois meses de observação, inclusive sendo observados dormindo juntos, o que parece raro em *Clyomys*, foi provavelmente ela que acabou por expulsar F3 e machucar M3. E F5, que era um indivíduo central e altos índices de associação no G4, acabou sendo morta 1 mês depois. F3 também foi morta, mas era um indivíduo isolado que pouco se associou. Talvez essas relações interindividuais em *Clyomys* sejam mais variáveis ao longo do tempo, influenciadas pelo ciclo estral da fêmea, por exemplo, no entanto não realizamos o acompanhamento do ciclo das fêmeas.

Os indivíduos de IA médio mais alto em cada grupo eram dos dois sexos (M2 e F2 de G1 com o mesmo valor de 0,5; M3 e F4 de G2, com 0,7 e 0,75; F7 de G3: 0,36 e F5 de G4: 0,47). Tirando G2, são IAs baixos. Ao contrário de *T. setosus*, que foram frequentemente observados em contato corporal, a proximidade de *C. bishopi* raramente envolvia o contato físico de fato (pelo nosso critério, animais eram considerados próximos se estivessem até um corpo de animal de distância de outro). Essa espécie, parece ser menos socialmente tolerante do que a primeira, e serem as fêmeas também menos tolerantes do que os machos. Mesmo com essa baixa tolerância, todos os grupos de *Clyomys* (exceto G que só tinha uma dupla) mostraram associações preferenciais a curto prazo (a longo prazo, as associações não são significativamente diferentes nos grupos 3 e 4) e não houve evitação entre os indivíduos em nenhum dos grupos.

Como em *Trinomys*, não houve diferenças nos índices de associação em relação à composição sexual da díade (animais do mesmo sexo ou de dois sexos) e não foi constatada evitação de uns indivíduos por outros (ausência de associações repulsivas). Houve, contudo, diferença entre os membros do grupo em relação a um índice de gregarismo (tamanho típico do grupo): alguns animais do grupo tendem a se associar mais a diversos indivíduos do que outros.

Capítulo 2- Redes de interações sociais e a hierarquia de dominância

1. Introdução

O sistema social pode ser visto como resultado das interações entre as diversas estratégias comportamentais de cada indivíduo de um grupo, selecionadas durante a evolução (HINDE, 1983; VAN SCHAIK, 1989). A estrutura social (ES) é um elemento importante da biologia de uma espécie, influencia o fluxo gênico, padrão espacial e define classes de relações ecológicas entre coespecíficos. HINDE (1976) propôs três principais níveis para examinar a ES: (1) estrutura de superfície: é o conteúdo (qual interação estão fazendo), a qualidade (como estão fazendo) e o padrão da relação dentro dela, implica uma dimensão de tempo; (2) estrutura propriamente dita: é um nível mais abstrato e refere-se a um padrão de relacionamentos que negligencia as peculiaridades dos indivíduos em particular. Aqui, os dados médios são apresentados e engloba características relativamente superficiais como tamanho ou composição do grupo; e a (3) estrutura profunda: envolve princípios que podem levar a um modelo e fornecer a compreensão em termos dinâmicos do padrão de relacionamentos como por ex., idade, sexo, *status* e parentesco. Iremos abordar aqui a estrutura de superfície pois envolve conteúdo, qualidade e deve ser baseada em dados coletados ao longo de um período, que é o nosso caso.

A importância de coletar dados detalhados de interações entre os membros de um grupo social e a dificuldade desta coleta em ambiente natural é discutido por Hinde desde 1976 (WHITEHEAD; DUFAULT, 1999). Muitos animais vivem em situações em que é impossível de coletar dados detalhados sobre interações, como por exemplo o hábito noturno ou animais migratórios (WHITEHEAD, 1997). Nosso trabalho tem a vantagem de ter sido realizado em cativeiro, que permitiu um nível de detalhamento maior das interações entre os animais, já que são noturnos e uma das espécies vive em tocas dificultando sua visualização. A análise da ES de uma população necessita de informações detalhadas das interações entre os membros durante um período de tempo considerável, para uma padronização temporal das interações (WHITEHEAD, 1997). Estas interações podem ser agonísticas, afiliativas ou não agonísticas e de caráter sexual (MANAF, 2000).

As interações agonísticas podem esclarecer sobre a estruturação dos indivíduos no grupo e se há uma hierarquia de dominância e, ainda, se é linear ou não. A dominância é associada a resolução de conflitos em encontros agonísticos; e é um atributo de padrões repetidos de interações agonísticas entre dois indivíduos, de modo que o indivíduo

dominante vence a maioria dos conflitos sobre o subordinado (DREWS, 1993). A ES deve ser compreendida através da análise de hierarquia de dominância, uma vez que está relacionada à frequência e à qualidade das interações entre díades de indivíduos (DECANINI, 2006). Relações agressivas entre fêmeas de primatas determinaram a organização dos animais do grupo em uma hierarquia de dominância (STERCK; WATTS; VAN SCHAIK, 1997). E, ainda o status reprodutivo e a idade são fatores que afetam as relações de dominância entre fêmeas (ADRIAN; SACHSER, 2011). As interações afiliativas são comportamentos pró-sociais que colocam os indivíduos em contato (INSEL; WINSLOW, 1998) e tem sido usado para indicar a sociabilidade em primatas não humanos (NAKAMURA, 2003), suricatos (KUTSUKAKE; CLUTTON-BROCK, 2006) e aves (RADFORD, 2011). Na proposta de Hinde (1976) as interações entre indivíduos correspondem a um dos três níveis que examinam a ES, sendo os outros dois; as relações entre os indivíduos descritos pelo conteúdo, qualidade e padrões temporais de interações; e a estrutura social descrita pelo conteúdo, qualidade e padronização dos relacionamentos (WHITEHEAD, 1997).

A alocação (em inglês, *allogrooming*), um tipo de interação afiliativa, claramente importante em primatas (MAESTRIPIERI, 1993) e também em roedores (SPIGEL; TRIVETT; FRASER, 1972; STEINER, 1973) que possui uma função social de coesão de grupo (LEHMANN; KORSTJENS; DUNBAR, 2007), além da função higiênica (HUTCHINS; BARASH, 1976). Os interesses dos indivíduos que participam das interações são divergentes (D'AMATO et al., 1982) e alguns autores defendem a ideia de que a função social é importante e compatível com a hipótese funcional da higiene (SCHINO et al., 1988).

O posicionamento espacial dos indivíduos dentro do grupo também é informativo e útil para a descrição ou referência a um tipo particular de estrutura social, por exemplo, por algum critério relacionado à agressão, os indivíduos podem ser organizados em uma ordem hierárquica. Indivíduos adultos dominantes podem escolher posições privilegiadas, enquanto os adultos subordinados posicionam-se espacialmente em função da maior ou menor agressividade dirigida a eles pelos dominantes. Tanto subordinados quanto os dominantes estão sujeitos a custos relacionados à sua posição social (CREEL, 2001; SAPOLSKY, 2005). Vehrencamp (1983) distingue espécies 'despóticas' de 'igualitárias', sendo que nas primeiras os benefícios seriam enviesados em relação a indivíduos de mais alto *ranking* de dominância, e nas igualitárias seriam distribuídos igualmente. As diferenças entre sociedades despóticas e igualitárias estão relacionadas a

intensidade de agressão (HEMELRIJK, 1999). A sazonalidade de recursos, por exemplo, afeta a frequência e a qualidade das interações competitivas limitando o tamanho, a composição sexual do grupo e alterando as estratégias diferenciais que permitem aos indivíduos conviver em grupo e minimizar os efeitos negativos da competição por alimento (CROOK; GARTLAN, 1966; DITTUS, 1977; EISENBERG; MUCKENHIRN; RUDRAN, 1972; JANSON, 1988; LEE, 1983). A estrutura do grupo é resultado da rede dinâmica de relações interindividuais, que têm uma história (*i.e.*, se repetem ao longo do tempo) e que se relacionam com classes de sexo e idade, *status* social, parentesco e familiaridade (HINDE, 1983).

Objetivo

O objetivo deste capítulo é descrever padrões de interações diádicas (afiliativas e agonísticas) e de hierarquia de dominância de cada grupo de *T. setosus* e *C. bishopi* através da abordagem de redes sociais.

2. Material e Métodos

As interações sociais

A partir das filmagens tomadas por 1 hora a cada 2 dias, em média, para dois grupos de *T. setosus* e 4 de *C. bishopi*, quantificamos a frequência de ocorrência dos comportamentos agonísticos e afiliativos (de duração maior que 3 segundos) e sua direção (Emissor >> Receptor == DÍADE) segundo o método “todas as ocorrências” (Altmann, 1974). Realizamos a caracterização das interações sociais, apresentando dados gerais do grupo, em termos de frequência absoluta e relativa (% de ocorrência no conjunto de ocorrências de comportamentos afiliativos e agonísticos registrados durante as janelas de observação dos grupos) e, em seguida, por indivíduo: frequência relativa de comportamentos de cada categoria, emitidos e recebidos, e direção das emissões (**análise das díades de interações**). Consideramos comportamentos agonísticos: *morder*, *bater*, *agarrar*, *atacar*, *fugir*, *avançar*, *tocar*, *brigar* e *perseguir*; e afiliativos: *alocação*, *aproximar*, *contato naso-nasal*, *contato corporal*, *contato naso-auricular*, *contato naso-lombar*, *contato naso-anal*, *contato naso-caudal*, *encostar* e *cheirar*.

Os dados de frequências de interações foram plotados em Excel, de modo que a primeira coluna continha os dados do vídeo (data e hora) e a segunda, os dados das interações, a cada linha listava-se a identificação dos animais que participaram da

interação, da seguinte forma: o primeiro animal listado sempre era o emissor da interação e o segundo o receptor. Por exemplo, escrevia-se em uma linha: 3 5; isto significava que o animal 3 havia iniciado uma interação dirigida ao animal 5.

A Hierarquia de dominância

Os dados dos conflitos agonísticos foram analisados no software SOCPROG, com a ferramenta para análise de hierarquia de dominância. Caracterizamos a estrutura social dos grupos em termos de **índice de dominância**, **linearidade** e **despotismo**.

A partir da proporção de vitórias e fracassos em conflitos agonísticos, classificamos hierarquicamente os animais usando o **índice de dominância** D_{ij} ; e caracterizamos a estrutura hierárquica dos grupos como **linear ou transitiva**, segundo os índices de linearidade “**h**” e “**h**’”; e **despótica ou igualitária**, quanto à sua inclinação através da medida de “**steepness**” da hierarquia (DE VRIES; STEVENS; VERVAECKE, 2006) ou um gradiente de dominância (THIERRY, 2000),

Os índices de dominância D_{ij} (DE VRIES; STEVENS; VERVAECKE, 2006) consideram a proporção de vitórias entre cada díade (P_{ij} , David (1988), com a vantagem de corrigi-la pela chance de ocorrência do resultado observado. Em um total de encontros entre i e j (n_{ij}), a chance de i e j serem vitoriosos ou perdedores em cada encontro é igualmente provável para os dois indivíduos. Desse modo, o cálculo de D_{ij} é realizado segundo a seguinte fórmula de De Vries et al. (2006):

$$D_{ij} = P_{ij} - \{ (P_{ij} - 0.5) \times \text{Prob}[P_{ij}] \}$$

onde P_{ij} é a proporção de vitórias de i sobre j (DAVID, 1988) e $\text{Prob}[P_{ij}]$ é a probabilidade dessa proporção ocorrer ao acaso ($1/(n_{ij} + 1)$).

Uma hierarquia pode ser linear ou não linear de acordo com o índice de linearidade (h): valores próximos a 0 indicam não linearidade; a hierarquia é perfeitamente linear, se o índice h for igual a 1. Nesse caso, um indivíduo “A”, de mais alto posto hierárquico, domina todos os outros, enquanto “B” domina todos menos “A” e assim por diante, até que o último animal do *ranking* se apresenta como dominado por todos (SCHMID; DE VRIES, 2013). Isso indica transitividade na hierarquia: se A domina B e B domina C, então A domina C. O SOCPROG fornece índices de linearidade, e suas significâncias a partir de testes de permutação: h de Landau (1951) e h' de de Vries, (1995), sendo este uma modificação que reduz erros de ausência de interação entre alguma díade; utilizamos os dois índices.

A hierarquia de dominância pode ser descrita usando uma ou mais medidas de interações assimétricas (aquelas em que há um emissor e um receptor, gerando uma rede direcional). É o caso de uma agressão, mas também pode ser de "*allogrooming*" ou eventos de comunicação, por exemplo. De forma ideal, os indivíduos podem ser arrançados linearmente do mais para o menos dominante. Quando os nós são arrançados para satisfazer este ideal, qualquer aresta pode indicar direções erradas, i.e., "inconsistente". Um arranjo sem inconsistências é uma hierarquia linear perfeita. Em muitos e quase todos os casos, existem inconsistências e existem análises úteis para minimizá-las. Os *rankings* de dominância utilizam diferentes estratégias para minimizar inconsistências entre postos hierárquicos, como por exemplo nos casos em que um animal subordinado pode ter mais vitórias que o dominante (WHITEHEAD, 2008).

A medida de inclinação, o gradiente de dominância (THIERRY, 2000) indica o tamanho da diferença entre as chances de vitórias dos indivíduos adjacentes na classificação hierárquica. Esta métrica varia entre 0 e 1: quanto mais o resultado se aproximar de 1 significa que a hierarquia é muito inclinada, mais despótica é a relação entre os indivíduos e o dominante sempre ganha, e quanto mais se aproximar de 0 mais igualitária é a relação e os combates não são previsíveis (DE VRIES et al., 2006). Segundo van Schaik, (1989) quando a dominância é rígida e tem forte assimetria, a relação é despótica e quando a assimetria é pequena e os indivíduos dominam superficialmente, a relação é igualitária. A rede de interações agonísticas para cada grupo foi executada com o programa NetDraw 2.161 (BORGATTI, 2002).

Medidas de centralidade e poder

Calculamos medidas de centralidade e poder para cada indivíduo, utilizando o software UCINET 6 for Windows 6.649 (BORGATTI; EVERETT; FREEMAN, 2002). A matriz de frequência de vitórias é transformada em uma matriz binária permitindo cálculos de medidas de redes com características direcionais assimétricas, como as agonísticas. As medidas de centralidade quantificadas foram: grau ("*degree*"), "*closeness*" e "*betweenness*", que levam em conta a localização dos indivíduos e o poder de Bonacich (BONACICH, 1987). As medidas serão detalhadas a seguir e melhor discutidas em Hanneman & Riddle (2005).

O indivíduo que tem uma posição favorável, extrai melhor as interações, possui maior influência e será o foco de interesse e atenção daqueles indivíduos em posições menos favoráveis. O grau é um atributo individual como consequência da posição e

refere-se ao número total de indivíduos com os quais ele se relaciona ou números de caminhos alternativos. Aqueles indivíduos mais centrais têm maior grau ou mais conexões, tendem a ter posições favorecidas, e por isso mais poder. Por exemplo, indivíduos que tem muitas ligações com outros podem ter posições privilegiadas e vantajosas, acesso a recurso e são menos dependentes de outros indivíduos, pois fazem caminhos alternativos para satisfazer suas necessidades.

Algumas medidas apresentam dois valores diferentes, quando a rede é assimétrica: um valor é dado para as relações que são executadas por cada indivíduo (“*out*”) e outro valor corresponde às relações recebidas pelo indivíduo (“*in*”). Para as relações agonísticas, as ligações “*out*” são relacionadas às vitórias, e as relações “*in*” são relacionadas às derrotas. Por exemplo, a medida de “*outdegree*” considera apenas as relações de vitórias entre os indivíduos; é comum ter valor alto em animais mais dominantes e valor baixo, nos mais subordinados. Os indivíduos mais dominantes vencem de um grande número de indivíduos; indivíduos capazes de fazer ligações, interações com muitos outros. Já a medida de “*indegree*” é maior para indivíduos que perdem de um grande número de companheiros. A medida de “*closeness*” é o ponto de referência ou centro das atenções; é uma vantagem estrutural que pode ser traduzida por poder. Por exemplo, indivíduos que estão mais perto de uma maior quantidade de indivíduos do que outros, é alcançado ou pode alcançar outros por caminhos mais curtos, tendo assim posições favorecidas e maior “*closeness*”.

Outra medida de vantagem estrutural é a “*betweenness*”: quando um indivíduo está entre outros pares de indivíduos. A centralidade de intermediação (“*betweenness centrality*”) considera a proporção de interações entre um par que precisa passar por um outro indivíduo para interagirem pelo menor caminho possível, o indivíduo com maior valor tem o maior poder de conectividade na rede. Por exemplo, se o menor caminho que liga A e C sempre passa por B, o valor de “*betweenness centrality*” de B é alto, tanto que sua retirada do grupo pode até mesmo separar A de C. Indivíduo com maior poder de conectividade na rede tem alta centralidade de fluxo (“*flow betweenness*”), está em uma posição vantajosa. Se o animal que possui maior valor de “*betweenness centrality*” e “*flow betweenness*” for retirado do grupo, irá desestruturar a estrutura social. Flack & Krakauer, (2006) e Lusseau, (2007) pontuam que em teoria, retirar da rede um animal com tal potencial poderia separar o grupo em duas subunidades. O poder é uma propriedade fundamental das estruturas sociais, na qual indivíduos podem dominar outros, é uma consequência do padrão das relações, portanto pode variar em estruturas

sociais diferentes. Se o sistema tem baixa densidade não pode ser exercido muito poder, se tem alta densidade o potencial de poder é maior. O poder de Bonacich (“*beta centrality*”) reflete a influência de indivíduo sobre as relações da rede com base no número de ligações não só dele, mas que seus conectados também fazem. Se A e B apresentam grau igual a 4 (ligam-se a 4 outros indivíduos cada um), mas os nós ligados a B também se ligam a outros nós, enquanto os nós que se ligam a A não se ligam a mais ninguém, concluímos que B tem mais poder na rede do que A, apesar de terem o mesmo grau.

Em resumo, a partir dos dados dos conflitos agonísticos, o programa: (1) ranqueia hierarquicamente os animais (classificação hierárquica dos animais: proporção de vitórias e fracassos em conflitos entre cada díade com base nos índices de dominância D_{ij}). Calcula, para o grupo: (2) índice de linearidade “ h ” e “ h' ” (hierarquia é linear ou não, com transitividade) (3) inclinação (“steepness”) da estrutura hierárquica do grupo; indica o tamanho da diferença entre as chances de vitórias dos indivíduos adjacentes na classificação hierárquica: 1=despótica -----0=igualitária [a relação entre os indivíduos]. Calcula para cada indivíduo: medidas de centralidade e poder.

3. Resultados

Os resultados serão descritos na seguinte ordem, primeiro para *T. setosus* e depois para *C. bishopi*, e por grupo:

Trinomys setosus

Grupo 1 (Momento 1: Janeiro a Maio de 2015)

Composição (Asteriscos identificam os irmãos de ninhada): adultos, as fêmeas Meg e Tina, e os machos Johnny e Zac, os subadultos Charlie* e Lola*, da 1ª ninhada de Meg (F1; são sexualmente maduros >3m a partir de janeiro/2015), e a jovem Bela, da 2ª ninhada de Meg (F2; adulta em abril/2015).

1. Caracterização das interações sociais

A maioria das interações entre os indivíduos foram afiliativas (576 ocorrências, 74% do total de ocorrências) e variaram ao longo dos meses: as maiores ocorrências foram registradas em fevereiro e em abril (Figura 13). Os comportamentos mais frequentes (acima de 25%) entre os afiliativos foram *alocação* e *contato naso-nasal* e, entre os agonísticos, *perseguir* e *atacar* (Tabela 23; Figura 14).

Figura 13 - Porcentagem dos comportamentos afiliativos e agonísticos (à esquerda) registrados no grupo 1 de *T. setosus* no 1º momento (Fevereiro a maio/2015, antes da redução do grupo para evitar brigas); frequência de comportamentos afiliativos e agonísticos, por mês para o grupo 1 de *T. setosus* no 1º momento (à direita)

Tabela 22 - Frequências absolutas e relativas (%) dos comportamentos de cada categoria - agonística e afiliativa registrados no grupo 1 de *T. setosus* no 1º momento (Fevereiro a abril/2015, antes da redução do grupo para evitar brigas)

	Comportamento	Frequência	Porcentagem
Afiliaivos	Alocatar	228	39,6
	Contato Naso-nasal	161	28
	Contato Naso-corporal	80	13,9
	Contato Naso-auricular	50	8,7
	Aproximar	27	4,7
	Contato Naso-lombar	16	2,8
	Contato corporal	8	1,4
	Cheirar	3	0,5
	Contato Naso-anal	3	0,5
	Total	576	100
Agonísticos	Perseguir	65	32,18
	Atacar	57	28,22
	Bater	37	18,32
	Agarrar	20	9,9
	Morder	10	4,95
	Fugir	5	2,48
	Avançar	4	1,98
	Brigar	2	0,99
	Tocar	2	0,99
	Total	202	100

Direção das interações afiliativas e agonísticas (quem começou e a quem dirigiu)

Olhando para os dados individuais (tabela 23 abaixo; Tabela 2 Apêndice), Meg (fêmea adulta) e seus filhos da 1ª geração, Charlie e Lola, foram os que mais iniciaram as interações afiliativas, -- dirigidos a Johnny, seguidos por Meg e Zac. Johnny (macho adulto), e Meg foram os que mais receberam de Lola e Charlie. As fêmeas Tina (adulta) e Bela (2ª geração de filhotes de Meg) foram os indivíduos que emitiram menos comportamentos afiliativos. Johnny alocatou mais e igualmente Meg e Charlie (16 vezes cada um), e depois Lola (12 vezes). Também alocatou o outro macho adulto, Zac, e a outra fêmea adulta, Tina, em menor frequência (5 e 7 vezes, respectivamente). Meg alocatou quase exclusivamente o Johnny. Charlie foi quem mais iniciou o contato naso-nasal e Johnny foi quem mais o recebeu. Os indivíduos Meg, Lola e Charlie iniciaram mais comportamentos afiliativos do que receberam; o contrário foi visto para Zac, Tina e Johnny. Meg também foi o indivíduo que mais emitiu comportamentos agonísticos dirigidos a Lola, que foi quem mais recebeu de Meg. Também foi Meg quem mais

agarrar, e Lola quem mais foi agarrada. Meg atacou 8 vezes a fêmea Tina, 6 vezes o macho Johnny e 18 vezes a filha Lola; bateu com maior frequência em Johnny, Lola e Zac, do que no restante dos animais; e, ainda, perseguiu mais vezes Lola do que qualquer outro indivíduo (42 vezes direcionadas para Lola). Com exceção dos valores de Meg e Lola, a ocorrência de perseguição seja de emissor como de receptor foi mínima (Tabela 24). Johnny perseguiu Meg apenas 3 vezes. Meg foi responsável por vencer 70% de todos conflitos, seguida de Johnny e Tina, com 11 e 5% respectivamente. As frequências absolutas de cada comportamento afiliativo e agonísticos emitidos, recebidos e os totais por cada indivíduo estão na Tabela 2 (Apêndice). A Figura 14 mostra apenas os comportamentos mais frequentes, por indivíduos.

Tabela 23 - Direção dos comportamentos agonísticos e afiliativos emitidos e recebidos por cada indivíduo do grupo 1 de *T. setosus* no 1º momento (Fev a Abr/2015)

Frequências	Afiliativos			Agonísticos		
	Emissor	Receptor	Total	Emissor	Receptor	Total
Zac	62	86	148	11	16	27
Tin	25	78	103	8	28	36
Meg	155	103	258	144	34	178
Jon	81	161	242	24	30	54
Lola	118	67	185	6	81	87
Cha	128	74	202	6	11	17
Bel	7	7	14	3	2	5
Total	576	576		202	202	

Figura 14 - Frequência de todos os comportamentos afiliativos (esquerda) e agonísticos (direita) emitidos e recebidos por cada indivíduo do grupo 1 de *T. setosus* no momento 1 (Fev a Abr/2015), e frequência dos comportamentos acima de 25% de ocorrência de cada categoria: alocação, contato naso-nasal, atacar e perseguir

2. Caracterização da estrutura social do grupo

Foram registrados 191 encontros agonísticos entre díades de *T. setosus*, que compreenderam comportamentos como *perseguir*, *atacar*, *bater*, *agarrar*, *fugir*, *avançar* e *brigas*, essas geralmente por alimento ou recurso (materiais como feno ou alfafa, rolos, tubos e caixas de papelão que serviam de abrigo). As análises sobre o estilo da hierarquia observada retornaram um índice de linearidade igual a 0,48 para o h de Landau (1951) e $h'=0,55$ para o h' de de Vries (1995), indicando que a estrutura hierárquica do grupo não é linear (valor esperado=0,375; teste para linearidade de de Vries (1995): ($p=0,189$), com 1000 permutações). O sistema hierárquico do grupo mostrou-se mais igualitário do que despótico, pelo valor de gradiente de dominância (“steepness”) igual a $Dij; =-0,26$; $p=0,590$ com 1000 permutações). A matriz gerada com o número absoluto de vitórias para cada díade está representada na Tabela 24, e os valores de média, somatória, máximo e mínimo das taxas de interação e desvio-padrão por indivíduo na Tabela 26. O indivíduo Meg obteve o maior número de vitórias, assim como as maiores taxas de interação. Seguido de Meg, os indivíduos Johnny, Zac e Tina foram os com maiores valores, são eles os indivíduos mais velhos do grupo. Meg foi mais vezes membro de díades dos maiores valores de IA do grupo (valores máximos, Tabela 25) e Tina foi mais vezes membro de díades dos menores valores de IA do grupo (valores mínimos, Tabela 25). Todos os valores mínimos foram iguais a zero, ou seja, não houve interação agonística entre certos indivíduos.

Tabela 24 - Matriz assimétrica da frequência de vitórias por díade, resultante da análise de 191 registros de encontros agonísticos entre os 7 animais do grupo estudado, entre os meses Janeiro a Maio de 2015, para o grupo 1 de *Trinomys setosus*

Vencedores	Bel	3	0	0	0	0	0	0
	Cha	1	1	4	0	0	0	0
	Lol	0	1	2	0	0	2	2
	Jon	2	0	18	0	1	0	0
	Meg	9	25	0	26	66	8	0
	Tin	1	0	4	1	2	1	0
	Zac	0	0	7	1	3	0	0
	Zac	Tin	Meg	Jon	Lol	Cha	Bel	
Perdedores								

Indivíduos: Zac: Zac; Tin: Tina; Jon: Johnny; Lola: Lola; Cha: Charlie e Bel: Bela

Tabela 25 - Valores de média, somatória, máximo e mínimo (com indivíduos associados) das taxas de interações agonísticas e desvio-padrão entre os meses Janeiro a Maio de 2015, para o grupo 1 de *Trinomys setosus*

ID	Média	Somatória	Máximo (Associado)	Mínimo (Associado)
Zac	1,83	11	7 (Meg)	1 (Jon)
Tin	1,83	11	5 (Meg)	1 (Zac, Jon e Cha)
Meg	22,33	134	65 (Lol)	9 (Zac e Cha)
Jon	3,33	20	16 (Meg)	1 (Lol e Bel)
Lol	1,17	7	2 (Meg, Cha e Bel)	1 (Tin)
Cha	1,5	9	5 (Meg)	1 (Zac)
Bel	0,5	3	3 (Zac)	0 (todos)
Total (dp)	4,64 (7,85)	27,86(22,49)	14,71(22,65)	2 (3,26)

Indivíduos (ID): Zac: Zac; Tin: Tina; Jon:Johnny; Lola: Lola; Cha: Charlie e Bel: Bela

Somente Meg e Bela venceram em mais de 50% dos conflitos vivenciados (Figura 15a) com 79% e 60%, respectivamente (Figura 15a). No entanto, essa porcentagem está enviesada nos dados de Bela pois ela venceu somente 3 vezes de Zac, é o indivíduo mais jovem e teve seu índice de dominância negativo. Seguidos de Johnny (44%), Zac (41%) e Charlie (35%), que tiveram um pouco menos que 50% de conflitos vencidos. Como esperado, Meg teve maior índice de dominância (Dij). No entanto, Tina e Johnny também tiveram maiores valores do Dij (valores positivos) e os indivíduos Zac, Lola, Charlie e Bela tiveram valores negativos de Dij, significando que são dominados por outros indivíduos, no caso, os dominantes: Meg, Tina e Johnny (Figura 15b). Os indivíduos Tina e Johnny tiveram 4,7 e 11% de conflitos vencidos, respectivamente e apresentaram valores de índice de dominância (Dij) positivos (Figura 15b) e são encontrados nas 3 posições mais altas da classificação hierárquica obtida.

Figura 15 - Medidas individuais de dominância: a) proporção de conflitos vencidos por indivíduo (PCW); b) índice de dominância D_{ij} por indivíduo entre os meses Janeiro a Maio de 2015, para o grupo 1 de *Trinomys setosus*

Indivíduos: Zac: Zac; Tin: Tina; Jon: Johnny; Lola: Lola; Cha: Charlie e Bel: Bela.

As díades Meg-Tina e Lola-Meg apresentaram assimetria significativa, de acordo com o teste de qui-quadrado que apontou um $p=0$ ($<0,05$) para ambas. O restante das díades não apresentou assimetria significativa, de acordo com o teste de qui-quadrado ($p>0,05$) (Tabela 26). Quando comparamos com os dados da matriz (Tabela 24), podemos ver que, de fato as interações entre Meg-Tina foram 6 vezes maiores do que entre Tina-Meg, e o mesmo se aplica aos indivíduos Lola e Meg, sendo que Meg venceu de Lola em até 30 vezes mais do que Lola venceu e Meg, mostrando a assimetria.

Tabela 26 - Valores resultantes do teste de qui-quadrado para assimetria entre díades. As células destacadas indicam as díades que obtiveram assimetria significativa (cada tom de cinza corresponde a uma díade) ($p < 0,05$)

Bel	3	0	0	0	2	0	
Cha	1	1	1,14	1	2		
Lol	3	1	59,24	1			
Jon	0,33	1	1,98				
Meg	0,25	14,23					
Tin	1						
Zac							
	Zac	Tin	Meg	Jon	Lol	Cha	Bel

Indivíduos: Zac: Zac; Tin: Tina; Jon: Johnny; Lola: Lola; Cha: Charlie e Bel: Bela.

As análises no SOCPROG retornaram também *rankings* de dominância, utilizando métodos diferentes de classificação hierárquica. Para cada ranking, os indivíduos são listados do mais para o menos dominante. Cada um deles utiliza diferentes estratégias para minimizar inconsistências encontradas entre postos hierárquicos, por ex., nos casos em que um animal subordinado pode ter mais vitórias que um animal dominante. As posições hierárquicas de cada membro do grupo foram concordantes em dois métodos utilizados pelo SOCPROG (“I” de Slater (1961) e “I&SI” de Vries (1998). Houve variação dentro do método “I”, variando apenas a 5ª e 6ª posição, entre os animais Charlie e Bela. O método “I&SI” foi concordante com uma das classificações de “I” a qual Bela ocupa a 5ª posição, e Charlie, a 6ª posição (Figura 16). O método de Crown também nos sugeriu duas classificações, sendo que houve variação entre elas, nas 3ª e 4ª posições, com os indivíduos Zac e Charlie. Houve concordância nas primeiras posições das duas classificações, e quando comparamos com a proporção de conflitos vencidos por indivíduo (Figura 15a), podemos ver que existe sim uma dominância, mas não do grupo todo; Meg domina todos os demais indivíduos, e os mais dominantes, abaixo dela são Johnny e Tina. Lola tem o menor índice de dominância D_{ij} (Figura 15b) e a menor proporção de conflitos ganhos. Os indivíduos Zac, Charlie e Bela, subordinados empatam nas últimas as posições, variando a cada método, ou seja, não está bem estabelecido a posição desses indivíduos.

Figura 16 - Classificação hierárquica obtida pelo SOCPROG, pelos métodos de “I” de Slater (1961) e “I&SI” de de Vries (1998)

Os indivíduos são listados do mais para o menos dominante. A estrela indica que os indivíduos Bela e Charlie variaram nas posições 4 e 5 no método de “I” de Slater (1961). As setas apontam a direção da relação de dominância, sendo Meg a mais dominante, e Zac, o menos

De fato, as posições que estão mais estabelecidas são as primeiras com os indivíduos: Meg, Johnny e Tina, ou seja, o casal dominante e a fêmea coletada do grupo. Zac, apesar de ser um dos machos mais velhos do grupo, pois foi coletado, juntamente com Johnny, têm uma classificação hierárquica baixa. Apesar de ter tido uma proporção de conflitos vencidos relativamente alta (41%), seu índice de dominância D_{ij} foi baixo (negativo), deixando o indivíduo nas últimas posições. Isto porque ele emitiu e recebeu comportamentos agonísticos quase que na mesma frequência, ou seja, ele pode ter vencido uma proporção de conflitos relativamente alta, mas também foi receptor de muitos conflitos, e os conflitos vencidos não foram suficientes para aumentar seu índice de dominância. Podemos observar que todos os indivíduos interagem com os outros, em conflitos agonísticos, porém a ligação mais forte foi entre Meg e Lola, e o indivíduo que teve ligações mais fracas foi a Bela. Isso fica mais claro quando observamos a rede de interações agonísticas gerada pelo SOCPROG (Figura 23).

Grupo 1' (Momento 2: Fevereiro a Abril e Junho de 2016)

Composição (Asteriscos identificam os irmãos de ninhada): adultos, as fêmeas Tina, Lola* e os machos Johnny, Tom e Charlie*, o jovem Sticht (F3 de Meg) e as jovens Sandy** e Paris**, da última ninhada de Meg (F4 de Meg, adultos em fevereiro de 2016).

1. Caracterização das interações sociais

Como no momento 1, aqui também a maioria das interações sociais foram afiliativas (339 ocorrências, 67% do total de ocorrências) e também variaram ao longo dos meses: as maiores ocorrências de comportamentos dessa categoria foram registradas nos meses de Fevereiro e Março (Figura 17). Foram registradas de 171 ocorrências de comportamentos agonísticos (33% do total, Tabela 27). O comportamento mais frequente (acima de 25%) entre os afiliativos foi apenas *aproximar*. A alocação, o segundo comportamento mais frequente, ocorreu apenas 65 vezes (19% do total de registros), uma taxa bem mais baixa do que a obtida no momento 1 (39,6). O contato naso-nasal, que foi o segundo mais frequente do momento 1, ocorreu aqui em apenas 15,6% do total de ocorrências. Entre os comportamentos agonísticos, os mais comuns foram *atacar* e *perseguir*, como no momento 1, mas em uma taxa bem mais baixa: 29,8 e 22%, respectivamente (Figura 18).

Os indivíduos Tom e Lola foram os que mais participaram (como emissor ou receptor ou ambos) de comportamentos afiliativos, seguidos de Tina e Sandy. Os indivíduos que tiveram maior frequência na emissão de comportamentos afiliativos foram Tom, Sticht, Lola e Paris. Os que tiveram maior frequência como receptores de comportamentos afiliativos foram Tina, Johnny e Charlie. A fêmea Sandy teve frequências semelhantes como emissora ou receptora desses comportamentos.

Figura 17 - Porcentagem dos comportamentos afiliativos e agonísticos (à esquerda); frequência dos comportamentos por mês para o grupo 1' de *T. setosus* (à direita)

Tabela 27 - Frequências absolutas e relativas (%) dos comportamentos de cada categoria - agonística e afiliativa registrados no grupo 1' de *T. setosus*

	Comportamento	Frequência Absoluta	Frequência Relativa
Afiliaivos	Aproximar	89	26,3
	Alocatar	65	19,2
	Contato Naso-corporal	63	18,6
	Contato Naso-nasal	53	15,6
	Contato corporal	28	8,3
	Contato Naso-auricular	15	4,4
	Contato Naso caudal	14	4,1
	Contato Naso-anal	9	2,7
	Encostar	2	0,6
	Contato Naso-lombar	1	0,3
	Total	339	100
Agonísticos	Atacar	51	29,8
	Perseguir	38	22,2
	Bater	22	12,9
	Agarrar	15	8,8
	Tocar	15	8,7
	Morder	13	7,6
	Fugir	8	4,7
	Avançar	8	4,7
	Brigar	1	0,6
	Total	171	100

Figura 18 - Frequência de todos os comportamentos afiliativos (acima esquerda) e agonísticos (acima direita) emitidos e recebidos por cada indivíduo, do grupo 1 de *T. setosus* no 2º momento (Fevereiro a Abril e Junho de 2016) frequência dos comportamentos mais frequentes de cada categoria (acima de 19% de ocorrência): alocatar e aproximar; atacar e perseguir

Direção das interações afiliativas e agonísticas (quem começou e a quem dirigiu)

Olhando para os dados individuais, Tom e Lola foram os que mais iniciaram interações afiliativas, seguidos de Paris e Sticht; Tina e Johnny, seguidos de Charlie, foram os que mais receberam comportamentos afiliativos. Os dados de frequência por díades mostram que Lola se aproximou mais vezes de Tom (27 vezes); Tom se aproximou mais vezes de Tina. Lola iniciou contato naso-nasal 16 vezes (a maioria direcionada a Tom), e o recebeu 9 vezes; Sandy emitiu 15 vezes (maioria para Johnny e Lola) e recebeu 9 vezes; Paris emitiu 12 vezes (maioria em Sandy, Lola e Tom) e recebeu 4 vezes. Alocação foi emitida mais vezes por Paris (18 vezes, a maioria em Johnny e em Tom), Lola (12), Tom (12) e Sandy (11) sendo que Sandy, só recebeu 2 vezes este comportamento. Esses e outros comportamentos podem ser vistos em termos de frequência de ocorrência e direção, na Tabela 28 abaixo.

Em relação aos comportamentos agonísticos, Lola e Tom foram os que mais iniciaram interações agonísticas, e Tom e Sandy foram os mais agredidos. Charlie emitiu tanto quanto recebeu agressões. Lola, que no momento 1 era alvo de ataques e batidas, aqui emitiu 43 vezes comportamentos agonísticos e foi alvo em apenas 15 das ocorrências (Tabela 28). Tina bateu todas as vezes em Tom, e Johnny bateu 1 vez em cada indivíduo: Tom, Charlie Sandy e Paris. Lola atacou na maioria das vezes Sandy e Sticht e este por sua vez atacou Tom a maioria das vezes. Tom perseguiu Tina na maioria das vezes, e Lola perseguiu Sandy na maioria das vezes. Johnny não emitiu ou recebeu comportamentos de atacar e perseguir. As frequências absolutas dos comportamentos por indivíduo estão na Tabela 3 do Apêndice.

Tabela 28 - Direção dos comportamentos agonísticos e afiliativos emitidos e recebidos por cada indivíduo do grupo 1' de *T. setosus* no 2º momento (Fevereiro a Abril e Junho de 2016)

Frequências	Afiliativos			Agonísticos		
	Emissor	Receptor	Total	Emissor	Receptor	Total
Tom	93	69	162	51	47	98
Tina	19	86	105	24	33	57
Stick	38	23	61	18	22	40
John	13	47	60	8	15	23
Lola	60	41	101	43	15	58
Charlie	12	21	33	3	3	6
Sandy	45	28	73	12	22	34
Paris	58	23	81	12	14	26
Total	338	338		171	171	

2. Caracterização da estrutura social dos grupos

Foram registrados 170 encontros agonísticos (no 2º momento) entre díades de *T. setosus*, que compreenderam comportamentos como *atacar*, *perseguir*, *bater*, *agarrar*, *fugir*, *avancar* e *brigar*, geralmente por alimento ou recurso. As análises sobre o estilo da hierarquia observada retornaram um índice de linearidade igual a 0,012 para o h de Landau (1951) e $h'=0,095$ para o h' de de Vries (1995), sugerindo ou indicando que a estrutura hierárquica do grupo não é linear (valor esperado=0,333; teste para linearidade de de Vries (1995): ($p=0,954$), com 1000 permutações). O sistema hierárquico do grupo mostrou-se mais igualitário do que despótico, pelo valor de gradiente de dominância (“steepness”) igual a $Dij; =-0,146$; $p=0,101$ com 1000 permutações).

A matriz gerada com o número absoluto de vitórias para cada díade está representada na Tabela 29. O indivíduo Tom obteve o maior número de vitórias (principalmente em conflitos com Tina), assim como as maiores taxas de interação. Seguido de Lola e Tina, com os maiores valores de média, somatória e máximo das taxas de interação. Lola venceu mais conflitos com Sandy, e Tina venceu mais conflitos com Tom. E ainda, Sticht venceu mais conflitos com Tom do que com qualquer outro.

Tabela 29 - Matriz assimétrica da frequência de vitórias por díade, resultante da análise de 170 registros de encontros agonísticos entre os 8 animais do grupo estudado, entre os meses fevereiro, março, abril e junho de 2016, para o grupo 1' de *Trinomys setosus*

Vencedores	Paris	1	0	4	6	0	1	0	0
	Sandy	4	0	1	0	4	0	0	1
	Charlie	1	0	0	1	1	0	0	0
	Lola	4	1	12	1	0	0	18	7
	Johny	3	0	2	0	0	1	1	1
	Stick	11	0	0	5	0	0	1	1
	Tina	22	0	0	0	2	0	0	0
	Tom	0	32	4	2	7	1	2	4
		Tom	Tina	Stick	Johny	Lola	Charlie	Sandy	Paris
		Perdedores							

Os valores de média, somatória, máximo e mínimo das taxas de interação e desvio-padrão por indivíduo na Tabela 30. Com exceção do indivíduo Tom que interagiu com todos, os indivíduos tiveram valores mínimos igual a zero, ou seja, não houve interação agonística entre certos indivíduos.

Tabela 30 - Valores de média, somatória e valores máximo e mínimo das taxas de interação e desvio-padrão para comportamentos agonísticos, com indicação dos indivíduos envolvidos nos conflitos (associados) entre os meses fevereiro, março, abril e junho de 2016, para o grupo 1 de *Trinomys setosus*

ID	Média	Somatória	Máximo (Associado)	Mínimo (Associado)
Tom	7,43	52	32 (Tin)	1 (Cha)
Tin	3,43	24	22 (Tom)	0 (Sti, Jon, Cha, Par e San)
Sti	2,57	18	11 (Tom)	0 (Tin, Lol e Cha)
Jon	1,14	8	3 (Tom)	0 (Tin e Lol)
Lol	6,14	43	18 (San)	0 (Cha)
Cha	0,43	3	1 (Tom, Jon e Lol)	0 (Tin, Sti, San e Par)
San	1,43	10	4 (Tom e Lol)	0 (Tin, Jon e Cha)
Par	1,71	12	6 (Jon)	0 (Tin, Lol e San)
Total (dp)	3,04 (2,51)	21,25 (-13,26)	12,13 (-10,95)	0,12 (0,35)

Indivíduos: Tin: Tina; Sti: Stick; Jon: Johnny; Lol: Lola; Cha: Charlie; San: Sandy e Par: Paris

Os indivíduos que tiveram maior proporção de conflitos vencidos foram Lola, seguida de Tom, Charlie e Tina (Figura 19a). No entanto, Charlie só participou em 3 conflitos e mesmo assim teve uma boa média desta proporção. Os indivíduos de quem ele venceu (Tom, Johnny e Lola), com exceção de Johnny são animais que sempre venceram, e isto faz diferença tendo um peso maior, do que por exemplo vencer de algum subordinado qualquer, que sempre é vencido. Apesar deste dado, a média das taxas de interação foi a menor do grupo, indicando que Charlie não é um animal vencedor ou dominante, pois participou muito pouco dos combates. Lola e Tina tiveram os maiores índices de dominância (Dij), Tom e Charlie também tiveram maiores valores do Dij (valores positivos) e os indivíduos Sandy, Paris, Sticht e Johnny tiveram proporções de conflitos vencidos menores que 50% e valores negativos de Dij, que indicaria que são dominados por Lola, Tom, Charlie e Tina (Figura 19b). Novamente aqui, um resultado enviesado para o indivíduo Charlie. Como dito anteriormente, Tom, Lola e Tina possuem as maiores médias e somatórias de taxas de interação, indicando potencial para dominância.

Figura 19 - Medidas individuais de dominância: a) proporção de conflitos vencidos por indivíduo; b) índice de dominância Dij por indivíduo, entre os meses fevereiro, março, abril e junho de 2016), para o grupo 1' de *Trinomys setosus*

Apenas três díades (Lola-Sticht; Paris-Lola e Sandy-Lola) obtiveram assimetria significativa, pelo teste de qui-quadrado, com valores de $p < 0,05$. O restante das díades não obteve assimetria significativa (Tabela 31).

Tabela 31 - Valores resultantes do teste de qui-quadrado para assimetria entre díades. As células destacadas indicam as díades que obtiveram assimetria significativa (cada tom de cinza corresponde a uma díade) ($p < 0,05$)

Par	1,8	0	1,8	3,57	7	1	1	
San	0,67	0	0	1	8,91	0		
Cha	0	0	0	0	1			
Lol	0,82	0,33	12	1				
Jon	0,2	0	1,29					
Sti	3,27	0						
Tin	1,85							
Tom								
	Tom	Tin	Sti	Jon	Lol	Cha	San	Par

Indivíduos: Tin: Tina; Sti: Stick; Jon: Johnny; Lol: Lola; Cha: Charlie; San: Sandy e Par: Paris

Comparando com os dados da matriz (Tabela 29), podemos ver que, de fato as interações direcionadas entre Lola e Sticht (de Lola para Sticht) foram 12 vezes maiores do que entre Sticht e Lola. As interações de Lola para Paris foram 7 vezes maiores que de Paris para Lola e Lola ganhou de Sandy 4,5 vezes mais do que o contrário; mostrando a assimetria nas díades destacadas.

As posições hierárquicas de cada membro do grupo foram concordantes somente em uma das possibilidades nos métodos Brown e 'I&SI' utilizados pelo SOCPROG. Estes dois métodos forneceram outras possibilidades de classificação hierárquica. O método Brown resultou em 12 possibilidades, o 'I&SI' em duas e além disso o método 'I' resultou em diversas possibilidades, mostrando que não houve uma só concordância nem entre um mesmo método. A relação de hierarquia segue esta ordem, do mais para o menos dominante: Charlie, Lola, Paris, Sticht, Johnny, Sandy, Tom e Tina. Apesar dos indivíduos Tom e Tina, nesta opção de hierarquia terem suas posições em último lugar, vimos que esses animais tiveram as maiores proporções de conflitos vencidos, juntamente com Lola e Charlie, assim como os índices de dominância negativos. E ainda, Tom e Tina tiveram as maiores médias e maiores valores máximos, logo esta classificação hierárquica, embora seja concordante em uma das possibilidades de dois métodos não reflete a relação de dominância entre os animais, por isso optamos por não a considerar. Podemos observar que todos os indivíduos interagiram com os outros, em conflitos agonísticos, porém a ligação mais forte foi entre Tom e Tina; e entre Sandy e Lola. Isso fica mais claro quando observamos a rede de interações agonísticas gerada pelo SOCPROG e desenhada no NETDRAW (Figura 23).

Grupo 2 (Momento: Março e Abril de 2015)

Composição: adultos, as fêmeas Kiki e Chloe, e os machos Peter e Hamy (F1 de Peter e Fanny, nascido em cativeiro em 2014).

1. Caracterização das interações sociais

A maioria dos comportamentos dos indivíduos do grupo 2 foram afiliativos, como nos dois momentos do grupo 1, mas ainda em maior proporção correspondendo a 95% do total de ocorrências. Não foi observado diferenças entre os meses de abril e maio, variando de 92 e 98%, respectivamente (Figura 20).

Figura 20 - Porcentagem dos comportamentos afiliativos e agonísticos (à esquerda); frequência de comportamentos afiliativos e agonísticos, por mês para o grupo 2 de *T. setosus* (à direita)

Os comportamentos afiliativos compreenderam 274 ocorrências e os comportamentos agonísticos compreenderam somente 13 ocorrências. Os comportamentos mais frequentes, entre os afiliativos, foram *alocação*, seguida por *aproximar* e *contato naso-nasal*. E entre os agonísticos, os mais comuns foram *tocar* e *avancar* (Tabela 32).

Tabela 32 - Frequências de tipos de comportamentos afiliativos e agonísticos e suas porcentagens, para o grupo 2 de *T. setosus*

	Comportamento	Frequência Absoluta	Frequência Relativa
Afiliaivos	Alocatar	175	63,87
	Aproximar	35	12,77
	Contato Naso-nasal	27	9,85
	Contato corporal	10	3,65
	Contato Naso-auricular	8	2,92
	Contato Naso-corporal	7	2,55
	Contato Naso-anal	6	2,19
	Contato Naso caudal	5	1,82
	Contato Naso-lombar	1	0,36
	Total	274	100
Agonísticos	Tocar	4	30,80
	Avançar	3	23,00
	Morder	2	15,40
	Fugir	2	15,40
	Perseguir	1	7,70
	Atacar	1	7,70
Total		13	100

Direção das interações afiliativas e agonísticas

Os indivíduos que mais iniciaram interações afiliativas foram Hamy e Kiki, e os que mais os receberam foram Chloe e Peter. Hamy foi o que mais iniciou as interações agonísticas, e Peter o que mais recebeu (Tabela 33).

Tabela 33 - Frequências de tipos de comportamentos afiliativos e agonísticos e suas porcentagens, para o grupo 2 de *T. setosus*

Frequências	Afiliativos			Agonísticos		
	Emissor	Receptor	Total	Emissor	Receptor	Total
Peter	70	71	141	2	7	9
Hammy	101	38	139	9	3	12
Kiki	78	56	134	0	2	2
Chloe	25	109	134	2	1	3
Total	274	274		13	13	

No geral, Hamy foi o principal emissor de comportamentos afiliativos e agonísticos. Kiki e Peter também tiveram altas taxas de emissão de afiliativos (Figura 21). Hamy, o indivíduo mais novo do grupo, foi mais participativo nas interações do que seu pai (Peter). Entre as fêmeas, Kiki não emitiu comportamentos agonísticos nenhuma vez.

As frequências absolutas de cada comportamento afiliativo e agonísticos emitidos, recebidos e totais por cada indivíduo estão na tabela 4 do Apêndice. Kiki, Hamy e Peter foram os que mais alocataram (de 50 a 60 vezes), e a fêmea Chloe foi a mais alocatada (84 vezes). Kiki alocatou 16 vezes Peter, 9 vezes Hamy e 35 vezes Chloe, que alocatou 3 vezes Peter, 1 vez Hamy e 1 vez Kiki. Hamy foi quem mais iniciou interações agonísticas e o macho Peter foi o que mais recebeu. Hamy foi o único a emitir o comportamento de tocar e atacar; e Peter o único que perseguiu.

Figura 21 - Frequência de todos os comportamentos afiliativos (acima esquerda) e agonísticos (acima direita) emitidos e recebidos por cada indivíduo, do grupo 2 de *T. setosus*; frequência dos comportamentos mais frequentes de cada categoria (acima de 25% de ocorrência): alocatar e tocar

2. Caracterização da estrutura social dos grupos

No período de março e abril de 2015, foram registrados somente 13 encontros agonísticos entre díades de animais, que compreenderam comportamentos como *atacar*, *perseguir*, *fugir*, *morder*, *tocar* e *avançar*. As análises sobre o estilo da hierarquia observada retornaram um índice de linearidade igual a 0,5 para o h de Landau (1951) e $h'=0,7$ para o h' de de Vries (1995), reforçando que a estrutura hierárquica do grupo é linear (valor esperado=0,6; teste para linearidade de de Vries (1995): $p=0,42$, com 1000 permutações). O sistema hierárquico do grupo mostrou-se mais igualitário do que despótico, pelo valor de gradiente de dominância (“steepness”) igual a $Dij; =-0,253$; $p=0,46$ com 1000 permutações).

A matriz gerada com o número absoluto de vitórias para cada díade está representada na Tabela 34, e os valores de média, somatória, máximo e mínimo das taxas de interação e desvio-padrão por indivíduo na Tabela 35. O número de ocorrências de conflitos foi baixo demais tornando limitadas as conclusões sobre vencedores de conflitos. O indivíduo Hamy obteve o maior número de vitórias (principalmente em conflitos com Peter), assim como as maiores taxas de interação. O macho Peter ganhou duas vezes de Hamy, e a fêmea Kiki não participou de nenhuma ocorrência de conflito, portanto não se pode falar que venceu ou perdeu. Chloe ganhou uma vez de cada macho e perdeu uma de Hamy.

Tabela 34 - Matriz assimétrica da frequência de vitórias por díade, resultante da análise de 13 registros de encontros agonísticos entre os 4 animais do grupo estudado, entre os meses de março e abril de 2015, para o grupo 2 de *Trinomys setosus*

Vencedores	Peter	0	0	2	0
	Hamy	1	2	0	6
	Kiki	0	0	0	0
	Chloe	0	0	1	1
		Chloe	Kiki	Hamy	Peter
		Perdedores			

Tabela 35 - Valores de média, somatória, máximo e mínimo (com indivíduos associados) das taxas de interação e desvio-padrão para comportamentos agonísticos entre os meses de março e abril de 2015, para o grupo 2 de *Trinomys setosus*

ID	Média	Somatória	Máximo (Associado)	Mínimo (Associado)
Peter	0,67	2,00	2,00 (Hamy)	0 (Chloe e Kiki)
Hamy	3,00	9,00	6,00 (Peter)	1,00 (Chloe)
Kiki	0,00	0,00	0,00 (todos)	0 (todos)
Chloe	0,67	2,00	1,00 (Hamy e Peter)	0 (Kiki)
Total (dp)	1,08 (1,32)	3,25 (2,63)	2,25 (2,63)	

ID: indivíduo; dp: desvio padrão

Figura 22 - Medidas individuais de dominância: a) proporção de conflitos vencidos por indivíduo; b) índice de dominância Dij por indivíduo, entre os meses fevereiro, março, abril e junho de 2016), para o grupo 1' de *Trinomys setosus*

As posições hierárquicas de cada membro do grupo foram concordantes nos métodos I&SI, Brown e Crow que resultaram na hierarquia da seguinte forma: Hamy, Chloe, Kiki e Peter. No entanto, obtivemos também outra possibilidade de classificação hierárquica que foram concordantes em dois métodos: Brown e 'I', que resultou na ordem Chloe, Hamy, Peter e Kiki, sempre do mais para o menos dominante. Embora, as duas classificações sejam corroboradas pela proporção de conflitos vencidos e pelos índices de dominância gerados (Figura 22), Hamy parece dominar Peter, mas as outras interações não foram claras. Ademais, não seria adequado nos basearmos no baixo número de

ocorrências de conflitos deste grupo para inferir qualquer tipo de hierarquia, assim optamos por não escolher nenhum tipo. Podemos observar que todos os indivíduos interagiram com os outros, em conflitos agonísticos, porém a ligação mais forte foi entre Hamy e Peter. Isso fica mais claro quando observamos a rede de interações agonísticas gerada pelo SOCPROG e desenhada no NETDRAW (Figura 23).

Figura 23 - Redes assimétricas de interações agonísticas geradas pelo SOCPROG e desenhada no NETDRAW para a) grupo 1 (Momento 1); b) grupo 1' (Momento 2); e c) grupo 2 de *Trinomys setosus*

a)

b)

c)

Cada vértice representa um animal e as setas indicam a direção da interação. As linhas que partem do vértice representam vitórias (“outdegree”) e as que chegam ao vértice (“indegree”) representam as derrotas. A espessura das linhas é proporcional à força da ligação entre a díade na rede. As arestas mais espessas indicam uma interação mais forte entre as díades: a) Meg e Lola; b) Tina e Tom e c) Peter e Hamy

Medidas de centralidade e poder

As medidas de rede (centralidade e poder) geradas pelo programa UCINET (Borgatti et al., 2002) estão apresentadas na Tabela 36. A medida que considera as relações de vitória foi maior para indivíduos mais dominantes em todos os grupos de *T. setosus*. Os maiores valores de “OutDegree” foram dos indivíduos Meg (grupo 1); Tom, Lola e Tina (grupo 1') e Hamy (grupo 2) sendo assim os indivíduos mais influentes e que de fato venceram de um grande número de indivíduos (exceto Hamy que só venceu de Peter). No caso do grupo 1, por exemplo, o valor de Meg foi superior ao dos outros membros do grupo, sendo 6 vezes maior que o segundo maior valor dessa medida (Johnny) e 40 vezes maior que o menor valor obtido por Bela. Isto significa que Meg é o indivíduo mais influente e de fato, ocupa o posto mais alto da hierarquia e venceu de um grande número de indivíduos. É comum esta medida ser maior em animais mais dominantes e valores mais baixos, nos mais subordinados. Já os maiores valores de “InDegree” foram maiores para os indivíduos Charlie (grupo 1), Tom (grupo 1') e Peter (grupo 2) indicando que estes indivíduos foram influenciadores e perderam para um grande número de companheiros.

Para as medidas de poder, os indivíduos com maior valor de “OutBetaCe” são aqueles mais centrais com maior grau ou mais conexões e tendência a ter posições mais favorecidas e por isso, mais poder. Os indivíduos que tiveram maiores valores desta medida foram Meg (grupo 1), Tom (grupo 1') e Hamy (grupo 2). Maiores valores de “InBetaCe” indicam maior poder de influência e os indivíduos que obtiveram esses valores foram Charlie (grupo 1), Tina (grupo 1') e Peter (grupo 2). Os indivíduos mais centrais dos grupos, pelos maiores valores de “*betweenness centrality*” e “*flow betweenness*” foram Meg (grupo 1), Tom (grupo 1') e Hamy (grupo 2). Estes indivíduos são importantes mediadores, possuem grande potencial de conectividade da rede. Isso significa, em teoria, que se fossem retirados do grupo, haveria uma desestruturação da estrutura social e separação do grupo (o que de fato vimos no G1' sem Meg).

Já em relação às medidas de *closeness*, os maiores valores de “InCloseness” e “OutCloseness” foram obtidas pelas fêmeas Bela e Lola (grupo 1) e Tina e Charlie (grupo 1') indicando que estes indivíduos alcançam outros membros e são alcançados por caminhos mais curtos. No entanto não é verdade para Charlie, o que ocorreu é que ele, juntamente com Tom possuem a maior proporção de conflitos vencidos, por isso as medidas de *closeness* para este indivíduo não são confiáveis. Já para os indivíduos Sandy, Paris e Stick, pelo menos para esses três últimos, essas medidas realçam e estão de acordo

com os resultados de proporção de conflitos vencidos, tendo as menores proporções e maiores valores de *closeness*. Tom obteve os menores valores dessas medidas, confirmando que ele possui uma das maiores proporções de conflitos vencidos, visto anteriormente. Os resultados das medidas de centralidade e poder estão de acordo com as proporções de conflitos vencidos, sendo que Tom e Lola foram os que tiveram maior proporção de conflitos vencidos, maiores médias e valores máximos, indicando uma maior confiabilidade dos métodos utilizados.

No grupo 2, Chloe apresentou o maior valor de “*InCloseness*” e Kiki, o maior valor de “*OutCloseness*”, sendo Kiki o indivíduo com um dos menores índices de dominância e menor proporção dos conflitos vencidos, o que pela medida de “*OutCloseness*” significa que na maioria dos conflitos que ela entra, perde; que pode ser corroborado por essas medidas. Chloe possui maior índice de dominância e alta proporção de conflitos vencidos, e o maior valor de “*InCloseness*” significa aqui que ela alcança outros membros por caminhos mais curtos, mas não que perde conflitos. Estes resultados estão de acordo com as proporções de conflitos vencidos, sendo que Chloe e Hamy foram os que tiveram maior proporção de conflitos vencidos. E Hamy, as maiores médias e valores máximos, indicando uma maior confiabilidade dos métodos utilizados.

Tabela 36 - Medidas de centralidade de rede geradas pelo programa UCINET para os grupos 1, 1'e 2 de *Trinomys setosus*

	OutDeg	Indeg	OutBetaCe	InBetaCen	OutClose	InClose	Betweenness	Flow Betweenness
ID	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----
Zac	11.000	16.000	4.654.643	2.821.319	9.000	7.000	6.000	44.000
Tin	11.000	30.000	3.742.853	6.544.162	7.000	10.000	1.750	24.000
Meg	134.000	35.000	17.647.631	6.491.062	7.000	7.000	4.750	152.000
Jon	20.000	27.000	9.890.779	5.795.020	8.000	9.000	2.000	17.000
Cha	7.000	72.000	1.586.385	15.389.481	8.000	8.000	5.000	45.000
Lol	9.000	12.000	3.507.991	3.229.427	10.000	10.000	0.250	17.000
Bel	3.000	3.000	472.257	1.232.067	13.000	11.000	0.250	19.000

	OutDeg	Indeg	OutBetaCen	InBetaCen	OutClose	InClose	Betweenness	Flow Betweenness
ID	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----
Tom	52.000	46.000	9.531.624	8.616.899	7.000	7.000	11.083	22.325
Tina	24.000	33.000	7.204.442	9.182.339	12.000	12.000	0.000	0.702
Stick	18.000	23.000	3.778.071	2.761.144	10.000	9.000	0.583	6.175
Johnny	8.000	15.000	1.313.643	1.545.953	9.000	9.000	2.000	8.324
Lola	43.000	14.000	4.504.750	2.934.017	8.000	10.000	4.250	10.465
Charlie	3.000	3.000	506.966	403.711	11.000	11.000	0.833	2.227
Sandy	10.000	22.000	2.013.387	2.463.134	10.000	10.000	0.833	2.591
Paris	12.000	14.000	1.096.517	2.042.203	10.000	9.000	1.417	5.534

	OutDeg	Indeg	OutBetaCen	InBetaCen	OutClose	InClose	Betweenness	Flow Betweenness
ID	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----
Peter	2.000	7.000	689.319	1.207.363	5.000	5.000	0.000	1.000
Hammy	9.000	3.000	1.271.072	707.886	3.000	5.000	3.000	3.500
Kiki	0.000	2.000	0.000	384.782	9.000	5.000	0.000	0.000
CHoe	2.000	1.000	532.031	192.391	4.000	6.000	0.000	0.143

OutDeg: Outdegree; Indeg: InDegree; OutBetaCen: OutBetaCentrality; InBetaCen: InBetaCentrality; OutClose: OutCloseness; InClose: InCloseness; Betweenness: Betweenness Centrality e Flow Betweenness

Clyomys bishopi

Grupo 1 (Momento: Outubro de 2014; Janeiro, Julho e Agosto de 2015)

Composição: um macho e uma fêmea adultos

1. Caracterização das interações sociais

Em relação aos dados de interações sociais do grupo 1, os comportamentos agonísticos ocorreram em maior frequência que os afiliativos (49 e 38%, respectivamente). No entanto, quando inserimos os sexuais dentro de afiliativos, a proporção entre os dois torna-se semelhante. A maior frequência de todos os comportamentos ocorreu no mês de Janeiro de 2015 (Figura 24). Os comportamentos afiliativos compreenderam 28 ocorrências sendo 7 sexuais, e os comportamentos agonísticos compreenderam 27 ocorrências (Tabela 37).

Figura 24 - Porcentagem dos comportamentos afiliativos, agonísticos e sexuais (à esquerda) registrados no grupo 1 (casal) de *C. bishopi* (Outubro de 2014; Janeiro, Julho e Agosto de 2015); frequência de comportamentos afiliativos, agonísticos e sexuais, por mês para o grupo 1 de *C. bishopi* (à direita)

Tabela 37 - Frequências absolutas e relativas (%) dos comportamentos de cada categoria - afiliativa, sexual (*em cinza) e agonística registrados no grupo 1 (casal) de *C. bishopi*

Comportamento	Frequência Absoluta	Frequência Relativa
Afiliativos		
Aproximar	16	57,1
Sexuais	7	25,0
Contato naso-anal	3	10,7
Contato naso-caudal	1	3,6
Contato naso-corporal	1	3,6
Total	28	100
Agonísticos		
Perseguir	12	44,4
Fugir	7	26
Atacar	6	22,2
Morder	2	7,4
Total	27	100

O comportamento mais frequente entre os afiliativos foi *aproximar*. Todos os outros aconteceram muito pouco (<15%, uma a três vezes). Sexual também foi, mas só em um dos meses de observação; entre os agonísticos, os mais comuns foram perseguir, fugir e atacar (acima de 15%). Os comportamentos de agarrar e montar foram incluídos em uma categoria só chamada de sexual.

Direção das interações afiliativas, agonísticas e sexuais (quem começou e a quem dirigiu)

O macho M2 teve maior frequência na emissão de comportamentos afiliativos, e a fêmea F2, por sua vez, maior recepção. Já entre os agonísticos, a frequência foi praticamente a mesma em emissão e recepção nos dois animais (Tabela 38). O macho foi o que mais emitiu o *aproximar* (12 vezes *versus* 4 vezes emitido pela fêmea) e o único que exibiu o *contato naso-anal* (3 vezes). Os outros contatos também foram exibidos só pelo macho (*naso-corporal* e *naso-caudal*, emitidos somente uma vez).

Tabela 38 - Direção dos comportamentos afiliativos (com os sexuais) e agonísticos emitidos e recebidos por cada indivíduo do grupo 1 de *C. bishopi* (referente aos meses Outubro de 2014; Janeiro, Julho e Agosto de 2015)

Frequências	Afiliativos			Agonísticos		
	Emissor	Receptor	Total	Emissor	Receptor	Total
Fêmea F2	4	24	28	14	13	27
Macho M2	24	4	28	13	14	27
Total	28	28		27	27	

Os comportamentos sexuais ocorreram 7 vezes, sendo 4 montas e 3 ocorrências de agarrar seguido de monta sempre com a emissão realizada pelo macho em direção à fêmea (Tabela 5 do Apêndice). O *perseguir* foi o mais frequente dentre os agonísticos, emitido 10 vezes pelo macho e 2 vezes pela fêmea. A fêmea atacou 5 vezes o macho, e este atacou 1 vez a fêmea. Esta fugiu 7 vezes do macho, e este emitiu o comportamento de morder somente 2 vezes. A Figura 25 mostra as frequências conjunta de todos os comportamentos afiliativos e de todos os agonísticos emitidos e recebidos por cada indivíduo, e daqueles que ocorreram com frequência acima de 25%.

No geral, o macho foi o principal emissor de comportamentos afiliativos; e nos agonísticos, tanto a fêmea como o macho tiveram frequência de emissões semelhantes, embora o macho tenha maior frequência no comportamento de *perseguir*, e a fêmea no de *fugir* (Figura 2). Não foram observadas brigas ou qualquer ocorrência que levasse a necessidade de retirada de um desses animais do grupo. Logo que o grupo foi formado, no entanto, antes das observações sistemáticas aqui apresentadas, os indivíduos eram vistos sempre à distância na maioria das vezes um do outro no cercado.

Figura 25 - Frequência do conjunto de comportamentos afiliativos (acima esquerda) e agonísticos (acima direita) emitidos e recebidos por cada indivíduo do grupo 1 (casal) de *C. bishopi* e dos comportamentos mais frequentes de cada categoria (acima de 25% de ocorrência): aproximar, perseguir e fugir (referente aos meses de outubro de 2014, janeiro, julho e agosto de 2015)

2. Caracterização da estrutura social dos grupos

Foram registrados 27 encontros agonísticos que compreenderam comportamentos como *perseguir, fugir, atacar e morder*. As análises sobre o estilo da hierarquia observada retornaram um índice de linearidade igual a 1 para o h de Landau (1951) e $h'=1$ para o h' de de Vries (1995), sugerindo que a estrutura hierárquica do grupo é linear (valor esperado=1; teste para linearidade de de Vries (1995): ($p= 1$, com 1000 permutações). O sistema hierárquico do grupo mostrou-se mais igualitário do que despótico, pelo valor de gradiente de dominância (“steepness”) igual a $Dij; =-0,036$; $p=0,073$ com 1000 permutações).

Com base nessa igualdade de vencidas e derrotas dos conflitos agonísticos, não nos pareceu válido realizar análises de dominância, assim como as medidas individuais de dominância e assimetrias neste grupo, que só possui dois animais. E também pelo dado obtido de que o sistema hierárquico do grupo se mostrou mais igualitário do que despótico, não obtivemos classificações hierárquicas.

Grupo 2 (Momento: Outubro de 2014 e Janeiro de 2015)

Composição: um macho e duas fêmeas, adultos (M3, F3 e F4)

1. Caracterização das interações sociais

Os comportamentos afiliativos e agonísticos tiveram frequências semelhantes (47% afiliativos e 53% agonísticos) mesmo quando inserimos os sexuais dentro de afiliativos. A maior frequência de comportamentos ocorreu durante o mês Outubro de 2014 com proporção semelhante de afiliativos e agonísticos e com presença de comportamentos sexuais. Já em janeiro de 2015 a proporção de agonísticos foi 3 vezes maior do que os afiliativos e não houve comportamentos sexuais (Figura 26). Os comportamentos afiliativos compreenderam 63 ocorrências, os sexuais, 5 ocorrências e os comportamentos agonísticos compreenderam 77 ocorrências (Tabela 39). A categoria sexual inclui somente o comportamento de monta.

Figura 26 - Porcentagem dos comportamentos afiliativos, agonísticos e sexuais (à esquerda) e frequência de comportamentos afiliativos, agonísticos e sexuais, por mês (à direita) registrados no grupo 2 de *C. bishopi* (Outubro de 2014 e Janeiro de 2015)

Tabela 39 - Frequências absolutas e relativas (%) dos comportamentos de cada categoria – agonística, afiliativa e sexual (*em cinza); registrados no grupo 2 de *C. bishopi*

Comportamento	Frequência Absoluta	Frequência Relativa
Afiliativos		
Aproximar	48	73,8
Contato corporal	5	7,7
Sexuais	5	7,7
Contato naso-corporal	3	4,6
Contato naso-lombar	2	3,1
Contato naso-anal	1	1,5
Alocatar	1	1,5
Total	65	100
Agonísticos		
Perseguir	22	28,6
Fugir	20	26
Atacar	17	22,1
Bater	10	13
Morder	6	7,8
Agarrar	2	2,6
Total	77	100

Direção das interações afiliativas, agonísticas e sexuais (quem começou e a quem dirigiu)

A fêmea F4 foi a que teve maior frequência na emissão de comportamentos afiliativos (correspondente a 66% do total dos afiliativos entre os indivíduos) e agonísticos correspondente a 53% do total dos agonísticos entre os indivíduos), e o maior receptor para os afiliativos foi o macho M3, e para os agonísticos foi a fêmea F3. Dentre os comportamentos afiliativos, o comportamento de *aproximar* foi o mais frequente, com 70,6% de ocorrência. Dentre os agonísticos, os comportamentos mais frequentes foram: *perseguir* e *fugir* (Figura 27). Podemos ver que F3 foi a que mais emitiu o comportamento de aproximar, e M3 foi o que mais recebeu este comportamento (Figura 27). F4, embora tenha emitido somente 3 vezes o comportamento, recebeu 12 vezes. O macho se aproxima de F4 duas vezes, e de F3, sete vezes; F4 se aproxima 1 x do macho e 2x da fêmea F3, e esta se aproxima 26x do macho M3 e 10x da fêmea F4. O macho M3 foi o que mais emitiu os comportamentos *contato corporal* e *monta*, 4 e 5 vezes respectivamente. O *contato naso-anal* foi emitido somente uma vez pelo macho M3 direcionado a fêmea F4. As fêmeas F3 e F4 emitiram em baixa frequência (2 e 1 vez, respectivamente) o contato *naso-corporal*. Os contatos *naso-nasal*, *naso-lombar* e a *alocação* foram emitidos em baixa frequência somente pela fêmea F4 (Tabela 6 do Apêndice).

O indivíduo que mais emitiu o comportamento de bater foi o macho M3, e a fêmea F3 a que mais recebeu. As fêmeas F3 e F4 fugiram 8 e 10 vezes, respectivamente; e F4 foi a mais atacada pela fêmea F3, que também foi a que mais perseguiu. O macho M3 não atacou nenhuma vez mas emitiu o comportamento de morder com maior frequência do que as fêmeas e agarrou 2 vezes a fêmea F4. No geral, a fêmea F4 foi a principal emissora de comportamentos afiliativos e agonísticos, o macho M3 teve frequência de emissões semelhantes em comportamentos afiliativos e agonísticos; e a fêmea F3 emitiu mais comportamentos agonísticos do que afiliativos, ambos em menor frequência do que os outros indivíduos (Tabela 40).

Tabela 40 - Direção dos comportamentos afiliativos (com os sexuais) e agonísticos emitidos e recebidos por cada indivíduo do grupo 2 de *C. bishopi* (Outubro de 2014 e Janeiro de 2015)

Frequências	Afiliativos			Agonísticos		
	Emissor	Receptor	Total	Emissor	Receptor	Total
M3	19	38	57	22	16	38
F3	44	18	62	41	28	69
F4	5	12	17	14	33	47
Total	68	68		77	77	

Figura 27 - Frequência de todos os comportamentos afiliativos e sexuais (acima esquerda) e agonísticos (acima direita) emitidos e recebidos por indivíduo, do grupo 2 de *C. bishopi* (Outubro de 2014 e Janeiro de 2015) frequência dos comportamentos mais frequentes de cada categoria (acima de 25% de ocorrência): aproximar, perseguir e fugir

2. Caracterização da estrutura social dos grupos

Foram registrados 77 encontros agonísticos que compreenderam os comportamentos de *perseguir*, *fugir*, *atacar*, *bater*, *morder* e *agarrar*. As análises sobre o estilo da hierarquia observada retornaram um índice de linearidade igual a 0,25 para o h de Landau (1951) e $h'=0,25$ para o h' de de Vries (1995), reforçando que a estrutura hierárquica do grupo não é linear (valor esperado=0,75; teste para linearidade de de Vries (1995): ($p=1$, com 1000 permutações). O sistema hierárquico do grupo mostrou-se mais igualitário do que despótico, pelo valor de gradiente de dominância (“steepness”) igual a $Dij; =-0,183$; $p=0,118$ com 1000 permutações). A matriz gerada com o número absoluto de vitórias para cada díade está representada na Tabela 41 e os valores de média, somatória, máximo e mínimo das taxas de interação e desvio-padrão por indivíduo na Tabela 42. O macho M3 venceu 19 vezes a fêmea F4 e 4 vezes a fêmea F3. Esta, venceu 10 vezes a fêmea F4 e 4 vezes o macho M3. A fêmea F4 venceu 29 vezes a fêmea F3 e 12 vezes o macho (Tabela 41). A fêmea F4 foi a mais associada a valores máximos, e o macho M3, o mais associado a valores mínimos (Tabela 42).

Tabela 41 - Matriz assimétrica da frequência de vitórias por díade, resultante da análise de 77 registros de encontros agonísticos entre os 3 animais do grupo 2 de *Clyomys bishopi*

Vencedores	♂M3	19,00	4,00	0,00
	♀F3	10,00	0,00	4,00
	♀F4	0,00	29,00	12,00
		♀F4	♀F3	♂M3
		Perdedores		

Tabela 42 - Valores de média, somatória, máximo e mínimo (com indivíduos associados) das taxas de interação e desvio-padrão para comportamentos agonísticos para o grupo 2 de *Clyomys bishopi*

ID	Média	Somatória	Máximo (Associado)	Mínimo (Associado)
♂M3	11,50	23,00	19,00 (♀F4)	4,00 (♀F3)
♀F3	7,00	14,00	10,00 (♀F4)	4,00 (♂M3)
♀F4	20,50	41,00	29,00 (♀F3)	12,00 (♂M3)
Total (dp)	13 (6,87)	26 (8,89)	19,33 (9,50)	6,6 (4,6)

ID: indivíduo; dp: desvio padrão

O macho M3 e a fêmea F4 venceram ambos, 59% dos conflitos, a fêmea F3, venceu 30% (Figura 28a). Os índices de dominância D_{ij} gerados, o David's score modificado (MDS) de de Vries et al., 2006, foram negativos para a fêmea F3 indicando submissão desta fêmea. O macho M3 e a fêmea F4 tiveram índices positivos semelhantes (Figura 28b), indicando dominância, o que concorda com os resultados da proporção de conflitos vencidos por estes indivíduos.

Figura 28 - Medidas individuais de dominância: a) proporção de conflitos vencidos por indivíduo; b) índice de dominância D_{ij} por indivíduo, para o grupo 2 de *Clyomys bishopi*

Duas díades não apresentaram assimetria significativa, de acordo com o teste de qui-quadrado que apontou valores de 1,58 [$p=0,21$] e 0 [$p=1$], ambas $>0,05$ para as díades F4-M3 e F3-M3 respectivamente. Somente a díade F4-F3 apresentou assimetria significativa, de acordo com o teste de qui-quadrado que apontou um valor de 9,26 [$p=0$], ou seja, esta díade apresentou diferenças nas interações agonísticas de F4-F3 e de F3-F4, entre as fêmeas (Tabela 43). De acordo com a matriz assimétrica, a F4 ganhou quase 3 vezes mais da F3 do que esta ganhou da F4.

Tabela 43 - Valores resultantes do teste de qui-quadrado para assimetria entre díades. A célula destacada indica a díade que obteve assimetria significativa ($p < 0,05$)

♂M3			
♀F3	0,00		
♀F4	1,58	9,23	
	♀F4	♀F3	♂M3

As classificações hierárquicas foram concordantes nos métodos 'I', 'I&SI' e Brown que resultaram em na possibilidade de hierarquia, sendo o macho e a fêmea F4 dominantes sobre a fêmea F3. A rede de interações agonísticas gerada pelo SOCPROG e desenhada no NETDRAW está representada no final deste capítulo na Figura 35, que mostrou uma forte ligação entre as díades F4 e F3; F4 e o M3, ou seja, uma forte interação entre as fêmeas, uma dominante e uma submissa e entre os animais mais dominantes, o casal.

Grupo 3 (Momento: Julho e Agosto/2015)

Composição: três fêmeas adultas

1. Caracterização das interações sociais

Em relação aos dados de interações sociais foi possível observar que os comportamentos afiliativos e agonísticos tiveram frequências semelhantes (55% afiliativos e 45% agonísticos) e a maior frequência de comportamentos ocorreu durante o mês Agosto de 2015 (Figura 29). Os comportamentos afiliativos compreenderam 44 ocorrências e os comportamentos agonísticos compreenderam 36 ocorrências (Tabela 44). O comportamento afiliativo que teve maior frequência foi o *aproximar* e entre os agonísticos foi o *atacar*, seguido de *fugir* e *encarar*.

Figura 29 - Porcentagem dos comportamentos afiliativos e agonísticos (à esquerda); frequência de comportamentos afiliativos e agonísticos, por mês (à direita) registrados no grupo 3 de *C. bishopi* (Julho e Agosto/2015)

Tabela 44 - Frequências absolutas e relativas (%) dos comportamentos de cada categoria – agonística e afiliativa; registrados no grupo 3 de *C. bishopi*

Comportamento	Frequência Absoluta	Frequência Relativa
Afiliaivos		
Aproximar	41	93,2
Contato Naso-nasal	2	4,5
Contato Naso-caudal	1	2,3
Total	44	100
Agonísticos		
Atacar	11	30,6
Fugir	8	22,2
Encarar	6	16,7
Avançar	4	11,1
Morder	3	8,3
Perseguir	3	8,3
Bater	1	2,8
Total	36	100

Direção das interações afiliativas e agonísticas (quem começou e a quem dirigiu)

O indivíduo que mais emitiu comportamentos afiliativos e agonísticos foi a fêmea F4, a que mais recebeu comportamentos afiliativos foi a fêmea F7, e agonísticos foi a fêmea F4 (Tabela 12). Apesar da variação, no geral todas as fêmeas tiveram valores semelhantes nos totais tanto de comportamentos afiliativos, como agonísticos. A fêmea F8 foi a que menos variou na emissão e recepção totais de ambos tipos de comportamentos, a fêmea F4 foi a que mais emitiu comportamentos afiliativos e a F7, a que mais recebeu (Tabela 45).

Tabela 45 - – Direção dos comportamentos afiliativos e agonísticos emitidos e recebidos por cada indivíduo do grupo 3 de *C. bishopi* (Julho e Agosto/2015)

Frequências	Afiliativos			Agonísticos		
	Emissor	Receptor	Total	Emissor	Receptor	Total
F7	9	27	36	10	9	19
F4	25	7	32	14	14	28
F8	10	10	20	12	13	25
Total	44	44		36	36	

A fêmea F4 foi a que mais emitiu o comportamento de aproximar, e a fêmea F7 a que mais recebeu (Figura 30). Os contatos *contato naso-nasal* e *contato naso-caudal* foram emitidos pela fêmea F4, nas frequências de 2 e 1, respectivamente. As fêmeas F4 e F8 foram as que tiveram maior frequência nas emissões de atacar (Figura 30), avançar e encarar. A fêmea F7 não bateu, encarou e nem avançou nenhuma vez e foi a que mais fugiu. A F8 não apresentou comportamento de perseguir e a fêmea F8, não apresentou os comportamentos de bater e morder. Esta fêmea teve frequência ligeiramente maior do que as outras nas emissões de comportamento agonísticos. Os comportamentos de morder e perseguir ocorreram em maior frequência do que o bater, mas todos tiveram frequências muito baixas de 1 a 3 ocorrências (Tabela 7 do Apêndice).

Figura 30 - Frequência de todos os comportamentos afiliativos (acima esquerda) e agonísticos (acima direita) emitidos e recebidos por cada indivíduo, do grupo 3 de *C. bishopi* (Julho e Agosto/2015) frequência dos comportamentos mais frequentes de cada categoria (acima de 25% de ocorrência): aproximar e atacar

2. Caracterização da estrutura social dos grupos

Foram registrados 33 encontros agonísticos que compreenderam comportamentos como *atacar*, *fugir*, *encarar*, *avançar*, *morder*, *perseguir* e *bater*. As análises sobre o estilo da hierarquia observada retornaram um índice de linearidade igual a 0,25 para o h de Landau (1951) e $h'=0,25$ para o h' de de Vries (1995), sugerindo que a estrutura hierárquica do grupo não é linear (valor esperado=0,75; teste para linearidade de de Vries (1995): ($p=1$, com 1000 permutações). O sistema hierárquico do grupo mostrou-se mais igualitário do que despótico, pelo valor de gradiente de dominância (“steepness”) igual a D_{ij} ; $=-0,035$; $p=0,005$ com 1000 permutações). A matriz gerada com o número absoluto

de vitórias para cada díade está representada na Tabela 46, e os valores de média, somatória, máximo e mínimo das taxas de interação e desvio-padrão por indivíduo na Tabela 47.

Tabela 46 - Matriz assimétrica da frequência de vitórias por díade, resultante da análise de 33 registros de encontros agonísticos entre as 3 fêmeas do grupo 3 de *C. bishopi*

Vencedores	♀F7	6,00	4,00	0,00
	♀F8	8,00	0,00	4,00
	♀F4	0,00	9,00	5,00
		♀F4	♀F8	♀F7
		Perdedores		

Quando analisamos os indivíduos associados nos valores de máximo e mínimo de cada díade, podemos ver que a fêmea F4 foi a que mais participou de díades com valores máximos, e a fêmea F7 foi a que mais participou de díades com valores mínimos. A fêmea F4 interagiu com cada díade nos valores máximos (com F8) e mínimos (com a fêmea F7), mostrando novamente que F4 foi quem mais interagiu e que F7 foi a que menos interagiu.

Tabela 47 - Valores de média, somatória, máximo e mínimo (com indivíduos associados) das taxas de interação e desvio-padrão para comportamentos agonísticos para o grupo 3 de *C. bishopi*

ID	Média (dp)	Somatória (dp)	Máximo (dp) Associado	Mínimo (dp) Associado
♀F7	5,00	10,00	6,00 (♀F8)	4,00 (♀F9)
♀F4	7,00	14,00	9,00 (♀F9)	4,00 (♀F7)
♀F8	6,00	12,00	8,00 (♀F4)	4,00 (♀F7)
Total	6,00 (1,00)	12,00 (2,65)	7,67 (1,53)	4,00 (0,00)

ID: indivíduo; dp: desvio padrão

Apesar da fêmea F7 possuir a menor média das interações, ela obteve proporção de conflitos vencidos ligeiramente maior que as outras (Figura 31a) e maior índice de dominância Dij modificado de de Vries *et al.*, 2006 (MDS). Esses índices foram negativos

para as fêmeas F4 e F8, indicando submissão destas em relação a F7 que teve valor positivo (Figura 31b).

Figura 31 - Medidas individuais de dominância: a) proporção de conflitos vencidos por indivíduo; b) índice de dominância D_{ij} por indivíduo, para o grupo 3 de *Clyomys bishopi*

Nenhuma díade apresentou assimetria significativa, de acordo com o teste de qui-quadrado que apontou valores de 0 [$p=1$]; 0,09 [$p=0,76$] e 0,06 [$p=0,81$], todos os valores de foram $>0,05$, para as díades F7-F8; F7-F4 e F4-F8 respectivamente (Tabela 48).

Tabela 48 - Valores resultantes do teste de qui-quadrado para assimetria entre díades para o grupo 3 de *C. bishopi*

♀F7			
♀F8	0,00		
♀F4	0,09	0,06	
	♀F7	♀F8	♀F4

Nenhuma díade apresentou assimetria significativa ($p>0,05$)

As classificações hierárquicas foram concordantes nos métodos 'I', 'I&SI' e Crow que resultaram na possibilidade de hierarquia, ainda que leve (igualitária, portanto, sem assimetria entre díades), na qual F7 seria dominante sobre as outras duas. Apesar da fêmea F7 ter sido a mais associada a valores mínimos, sua proporção de conflitos vencidos e seu

índice de dominância contribuíram para sua posição hierárquica. O método Brown resultou em duas possibilidades, uma delas foi a mesma que as dos métodos anteriores que foram concordantes, porém a outra possibilidade de hierarquia resultou em F8 como a fêmea dominante sobre as outras F7 e F4. No entanto, juntamente com os resultados da proporção de conflitos vencidos e índices de dominância, optamos pela escolha da hierarquia que foi concordante em mais de um método, em que F7 é a dominante, sobre as fêmeas F4 (menos subordinada) e F8, a mais subordinada do grupo. A rede de interações agonísticas gerada pelo SOCPROG e desenhada no NETDRAW está representada na Figura 35. A rede indicou uma forte ligação entre as fêmeas F4 e F8, sendo uma relação de dominância, na qual F4 é mais dominante que a F8; e também uma forte interação entre F7 e F8 também indicando dominância de uma sobre a outra.

Grupo 4 (Momento: Julho e Agosto/2015)

Composição: um macho e três fêmeas, adultos

1. Caracterização das interações sociais

A frequência dos comportamentos afiliativos foi maior do que agonísticos (67% afiliativos e 33% agonísticos). A maior frequência de comportamentos ocorreu durante o mês Julho de 2015 (Figura 32). Os comportamentos afiliativos compreenderam 133 ocorrências e os agonísticos compreenderam 66 ocorrências. O comportamento afiliativo mais frequente foi *aproximar*, e entre os agonísticos, *fugir*, seguido de *encarar* (Tabela 49).

Figura 32 - Porcentagem dos comportamentos afiliativos e agonísticos (à esquerda) registrados em Julho e Agosto/2015; frequência de comportamentos afiliativos e agonísticos, por mês para grupo 4 de *C. bishopi* (à direita)

Tabela 49 - Frequências absolutas e relativas (%) dos comportamentos de cada categoria – agonística e afiliativa; registrados no grupo 4 de *C. bishopi*

Comportamento	Frequência Absoluta	Frequência Relativa
Afiliaivos		
Aproximar	86	64,7
Contato Naso-nasal	15	11,3
Contato Naso-anal	11	8,3
Contato corporal	6	4,5
Alocatar	5	3,76
Contato Naso-corporal	4	3
Contato Naso-caudal	3	2,25
Contato Naso-auricular	2	1,5
Contato Naso-lombar	1	0,75
Total	133	100
Agonísticos		
Fugir	31	47
Encarar	13	19,7
Atacar	6	9,1
Perseguir	6	9,1
Bater	4	6,1
Morder	3	4,5
Avançar	3	4,5
Total	66	100

Direção das interações afiliativas e agonísticas (quem começou e a quem dirigiu)

F5 foi quem mais emitiu comportamentos afiliativos e agonísticos, e o macho M3 foi o que mais recebeu ambos os tipos de comportamentos (Tabela 50). A fêmea F3 teve índices muito baixos tanto na emissão como recepção de agonísticos, porém teve maior frequência na emissão de afiliativos do que na recepção destes. A fêmea F6 emitiu mais comportamentos agonísticos do que recebeu, e recebeu mais afiliativos do que emitiu. F5 foi a que teve maior frequência na emissão do *aproximar*, e o macho o que mais recebeu (Figura 33). Em relação ao *contato naso nasal*, a fêmea F5 novamente foi a que teve maior frequência na emissão, e a fêmea F6 a maior receptora deste comportamento, seguida pelo macho.

Contato corporal, *contato naso-lombar*, *contato naso-corporal*, *contato naso-caudal*, *contato naso-auricular* e *alocar* ocorreram em baixas frequências. O *contato naso-anal* foi emitido mais vezes pela F5, e mais recebido pelo macho e fêmea F6. O macho não emitiu nenhuma vez os comportamentos de contato naso-anal, naso-corporal, naso lombar, contato corporal e alocação. A F6 e o macho foram os que mais emitiram o comportamento de fugir, que ocorreu 31 vezes no total (Figura 33). Em relação ao *encarar*, a fêmea F5 foi o que mais encarou, e o macho o que mais foi encarado. A fêmea F5 foi a que mais perseguiu e atacou, e o macho e fêmea F6 os que mais receberam. Os comportamentos de morder, avançar e bater ocorreram em baixas frequências (Tabela 8 dp Apêndice).

Figura 33 - Frequência de todos os comportamentos afiliativos (acima esquerda) e agonísticos (acima direita) emitidos e recebidos por cada indivíduo, do grupo 4 de *C. bishopi* (Julho e Agosto/2015) frequência dos comportamentos mais frequentes de cada categoria (acima de 25% de ocorrência): aproximar e fugir

No geral, tanto para comportamentos afiliativos como agonísticos, a fêmea F5 foi a que mais emitiu e o macho M3, o que mais recebeu estes tipos de comportamentos. Para os agonísticos, a menor frequência de emissão foi pela fêmea F3 que teve mínima participação, com frequências muito baixas de emissão e recepção. O macho e a fêmea F6 tiveram frequências de emissão semelhantes, mas o macho teve maior frequência na recepção do que a fêmea F6 (Tabela 50).

Tabela 50 - Direção dos comportamentos afiliativos e agonísticos emitidos e recebidos por cada indivíduo do grupo 4 de *C. bishopi* (Julho e Agosto/2015)

Frequências	Afiliativos			Agonísticos		
	Emissor	Receptor	Total	Emissor	Receptor	Total
M3	20	66	86	18	33	51
F3	34	13	47	4	2	6
F5	60	22	82	28	27	55
F6	19	32	51	16	4	20
Total	133	133		66	66	

2. Caracterização da estrutura social dos grupos

Foram registrados 66 encontros agonísticos que compreenderam comportamentos de *fugir*, *encarar*, *atacar*, *perseguir*, *bater*, *morder* e *avançar*. As análises sobre o estilo da hierarquia observada retornaram um índice de linearidade igual a 0,3 para o h de Landau (1951) e $h'=0,4$ para o h' de de Vries (1995), que sugere que a estrutura hierárquica do grupo não é linear (valor esperado=0,6; teste para linearidade de de Vries (1995): ($p= 0,79$; com 1000 permutações). O sistema hierárquico do grupo mostrou-se mais igualitário do que despótico, pelo valor de gradiente de dominância (“steepness”) igual a Dij ; $=-0,269$; $p=0,325$ com 1000 permutações).

A matriz gerada com o número absoluto de vitórias para cada díade está representada na Tabela 51, e os valores de média, somatória, máximo e mínimo das taxas de interação e desvio-padrão por indivíduo na Tabela 52. O macho M3 venceu 15 vezes a fêmea F5, 2 vezes a fêmea F6 e somente 1 vez a fêmea F3. A fêmea F6 venceu o macho, 8 vezes e também 8 vezes a fêmea F5. Esta, venceu o macho 25 vezes e somente 3 vezes a fêmea F6. A fêmea F3 venceu somente 4 vezes a fêmea F5 (Tabela 8 Apêndice). A fêmea F5 teve maior média e maior valor máximo associado, e não interagiu com a fêmea F3, que só interagiu com a fêmea F5. O macho M3 e a fêmea F6 tiveram valores semelhantes de média, somatória e máximos (Tabela 52).

Tabela 51 - Matriz assimétrica da frequência de vitórias por díade, resultante da análise de 66 registros de encontros agonísticos entre animais do grupo 4 de *C. bishopi*

Vencedores	♂ M3	1,00	15,00	2,00	0,00
	♀ F3	0,00	4,00	0,00	0,00
	♀ F5	3,00	0,00	0,00	25,00
	♀ F6	0,00	8,00	0,00	8,00
		♀ F6	♀ F5	♀ F3	♂ M3
Perdedores					

Tabela 52 - Valores de média, somatória, máximo e mínimo (com indivíduos associados) das taxas de interação e desvio-padrão para comportamentos agonísticos para o grupo 4 de *C. bishopi*

ID	Média (dp)	Somatória (dp)	Máximo (dp) Associado	Mínimo (dp) Associado
♂ M3	6,00	18,00	15,00 (♀ F5)	1,00 (♀ F6)
♀ F3	1,33	4,00	4,00 (♀ F5)	0,00 (♀ F6 e ♂ M3)
♀ F5	9,30	28,00	25,00 (♂ M4)	0,00 (♀ F3)
♀ F6	5,33	16,00	8,00 (♀ F5)	0,00 (♀ F3)
Total	5,50 (3,28)	16,50 (15,8)	13,00 (9,2)	0,25 (0,5)

O indivíduo com maior proporção de conflitos vencidos foi a fêmea F6 (80%), seguida das fêmeas F3 e F5 e por fim, o macho com 35% dos conflitos vencidos (Figura 34a). A fêmea F6 foi o único indivíduo que teve seu índice de dominância positivo, ou seja, por este dado ela seria a única dominante no grupo (Figura 34b). Na ordem do mais subordinado para o menos, temos a fêmea F5, macho M3 e fêmea F3.

Figura 34 - Medidas individuais de dominância: a) proporção de conflitos vencidos por indivíduo; b) índice de dominância D_{ij} por indivíduo, para o grupo 4 de *Clyomys bishopi*

Duas díades apresentaram assimetria significativa de acordo com o teste de qui-quadrado que apontou valores de 4,00 [$p=0,05$] e 5,44 [$p=0,02$] para as díades F5-F3; F6-M3 respectivamente (valor de p menor ou igual a 0,05). As outras 4 díades (F3-M3; F3-F6; F5-M3 e F5-F6) não apresentaram assimetria significativa com $p > 0,05$ (Tabela 53).

Tabela 53 - Valores resultantes do teste de qui-quadrado para assimetria entre díades. As células destacadas indicam as díades que obtiveram assimetria significativa ($p < 0,05$)

♂M3				
♀F3	2,00			
♀F5	2,50	4,00		
♀F6	5,44	0,00	2,27	
	♂M3	♀F3	♀F5	♀F6

As classificações hierárquicas foram concordantes nos métodos Crow e Brown que resultaram na possibilidade de hierarquia, sendo a fêmea F6 dominante sobre as F3, F5 e por fim o macho M3. Este resultado está de acordo com os dados de proporção de conflitos vencidos, e com a média e máximo das taxas de interação, a fêmea F5 obteve maiores valores do que o macho M3, indicando que sua posição seria acima do macho, e não abaixo como o valor do índice de dominância sugere. A rede de interações agonísticas está representada na Figura 35, indicando uma forte interação entre F5 e M3, que são os

animais mais submissos do grupo sugerindo uma dominância da fêmea menos dominante, para o macho, o indivíduo mais submisso do grupo; isto também indica que as interações entre as fêmeas foram menos fortes do que a da fêmea F5 e o macho.

*As redes de dominância em *Clyomys bishopi**

A representação gráfica das matrizes de interação em redes complexas foi gerada pelo SOCPROG e desenhada no NETDRAW, para os três grupos de *Clyomys bishopi* (Figura 35). Não foi gerada rede para o grupo 1, pelo fato de possuir somente 2 animais.

Figura 35 - Redes assimétricas de interações agonísticas para a) grupo 2; b) grupo 3; e c) grupo 4 de *Clyomys bishopi*

Cada vértice representa um animal, os círculos cinzas são fêmeas e os quadrados pretos, os machos. As setas indicam a direção da interação, sendo as linhas que partem do vértice (representam vitórias (outdegree) e as que chegam ao vértice (“indegree”; representam as derrotas). A espessura das linhas é proporcional à força da ligação entre a díade. As arestas mais espessas indicam uma interação mais forte entre as díades: a) F4 e F3; F4 e o M3; b) F8 e F4; F7 e F4 e c) F5 e M3 obtiveram as interações mais fortes.

Medidas de centralidade e poder

As medidas de rede (centralidade e poder) geradas pelo programa UCINET (Borgatti et al., 2002), através de frequências de vitórias estão apresentadas na Tabela 54. Para os grupos 1 e 3, as medidas foram similares entre os indivíduos dentro do grupo. No grupo 3, a F8 teve valores ligeiramente maiores nas medidas de “outdegree”, “indegree” e de poder (“outBetaCe” e “InBetaCe”) indicando ser o indivíduo de maior influência e mais central com maior grau ou mais conexões e tende a ter posições mais favorecidas e por isso, mais poder. F8 possui ainda maior valor de “*flow betweenness*”, indicando possivelmente ser um importante mediador do grupo com grande potencial de conectividade da rede. Este indivíduo, possui a menor proporção de conflitos vencidos e índice de dominância gerados anteriormente, embora seja próximo dos outros indivíduos seria o mais submisso do grupo. A F4 apresentou valores intermediários de medidas de centralidade e poder, e F7 apresentou os menores valores dessas medidas, no entanto, este indivíduo foi o que apresentou a maior proporção de conflitos vencidos, maior índice de dominância e o seria mais dominante do grupo, de acordo com os dados apresentados anteriormente neste capítulo. No entanto, estes dados tiveram pouca variação entre os indivíduos.

Os grupos 2 e 4 tiveram maiores variações das medidas entre os indivíduos. No grupo 2, os maiores valores de “outdegree” e “outBetaCe” foram da fêmea F4 indicando ser o indivíduo de maior influência e com mais poder; e ainda maior valor de “*flow betweenness*”, indicando possivelmente ser um importante mediador do grupo com grande potencial de conectividade da rede, no entanto os valores de “*betweenness centrality*” foram zero para todos os indivíduos. M3 possui dados intermediários, e F3, obteve os maiores valores de “indegree” e “InBetaCe”, indicando ser o mais influenciador com maior poder de influência. Esses dados estão de acordo com os resultados apresentados anteriormente, nos quais a fêmea F4 seria mais dominante que F3.

As medidas de *closeness*, tanto “*InCloseness*” quanto “*OutCloseness*” foram iguais para os indivíduos dentro dos grupos 1, 2 e 3 e os valores de “*betweenness centrality*” foram zero para todos os indivíduos destes grupos. A F5 do grupo 4, obteve maior valor de “outdegree”, e o M3, o maior valor de “indegree”, indicando serem os indivíduos de maior influência e mais influenciador, respectivamente. O mesmo ocorreu para as medidas de poder (“outBetaCe” e “InBetaCe”) indicando que F5 possui mais poder (maior “outBetaCe”) e M3, maior poder de influência. A F3 obteve maiores valores de *closeness*, tanto “*OutCloseness*” como “*InCloseness*” indicando que ela alcança

outros membros e é alcançada por caminhos mais curtos. Dentre as fêmeas, F3 teve a menor proporção de conflitos vencidos, o que coincide com os resultados de *Closeness*. Os indivíduos M3 e F5 obtiveram os maiores valores de “*betweenness centrality*”, e a F5 possui maior valor de “*flow betweenness*”, indicando possivelmente ser um importante mediador do grupo com grande potencial de conectividade da rede. E, ainda isto significa, em teoria que se F5 fosse retirada do grupo, haveria uma desestruturação da estrutura social e separação do grupo. Esses dados divergiram dos apresentados anteriormente em relação a proporção de conflitos vencidos, maior índice de dominância, que indicaram a F6 (aqui com valores intermediários) como a mais dominante e vencedora de maior proporção de conflitos, no entanto, corroboram com o dado em que F5 está associada a outros indivíduos em seus valores máximos.

Tabela 54 - Medidas de centralidade de rede geradas pelo programa UCINET para os quatro grupos de *C. bishopi*

	OutDeg	Indeg	OutBetaC	InBetaCe	OutClose	InClose	Between	Flow betweenness
	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----
F2	14.000	13.000	2.749.211	2.648.960	1.000	1.000	0.000	1
M2	13.000	14.000	2.648.960	2.749.211	1.000	1.000	0.000	2

	OutDeg	Indeg	OutBetaC	InBetaCe	OutClose	InClose	Between	Flow betweenness
	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----
M3	23.000	16.000	5.556.997	3.615.302	2.000	2.000	0.000	0.407
F3	14.000	33.000	3.510.186	6.738.323	2.000	2.000	0.000	0.424
F4	41.000	29.000	6.666.980	5.380.537	2.000	2.000	0.000	1.540

	OutDeg	Indeg	OutBetaC	InBetaCe	OutClose	InClose	Between	Flow betweenness
	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----
F7	10.000	9.000	2.115.193	1.950.139	2.000	2.000	0.000	0.641
F4	12.000	13.000	2.445.301	2.610.354	2.000	2.000	0.000	0.844
F8	14.000	14.000	2.671.603	2.671.603	2.000	2.000	0.000	1.156

	OutDeg	Indeg	OutBetaC	InBetaCe	OutClose	InClose	Between	Flow betweenness
	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----
M3	18.000	33.000	3.912.487	6.578.572	3.000	4.000	2.000	3.000
F3	4.000	2.000	974.678	623.624	5.000	5.000	0.000	0.111
F5	28.000	27.000	5.136.282	5.204.864	4.000	3.000	2.000	3.250
F6	16.000	4.000	3.436.155	1.052.541	4.000	4.000	0.000	0.163

4. Discussão

Os resultados deste capítulo completam aqueles apresentados anteriormente. Antes falamos de proximidade e associação preferencial. Agora, avaliamos em detalhe as interações afiliativas e agonísticas e inferimos hipóteses sobre a estrutura social em termos de relações de dominância. Como no capítulo anterior, discutiremos dados de cada espécie, olhando para os dados de todos os grupos, e depois compararemos as espécies.

Os 3 grupos de *Trinomys setosus* (G1, G1' e G2) exibiram altos índices de afiliação (em média, durante todo o período de observação, de 67 a 95% do total computado de interações diádicas agonísticas mais afiliativas). Em comparação com *T. yonenagae*, o mais afiliativo que exibiu um índice de afiliação de 84%, os menos afiliativos *T. albispinus minor* e *T. apereoides* com 31 e 45 %, respectivamente e *T. iheringi denigratus*, 71% (FREITAS; EL-HANI; DA ROCHA, 2008) nossos grupos de *T. setosus* parecem ser intermediários. O G1, em seus dois momentos, sofreu alterações importantes na constituição do grupo e esses valores de afiliação mudaram, então, ao longo dos meses. Entre os meses de fevereiro e abril de 2015, ocorreu a fuga de Charlie, morte de Linda (irmã de Bela) e a retirada de Bela e Zac para tratamento médico. Em G1' os meses de fevereiro e março possuem mais dados de interações, pois Johnny, Tina e Charlie não estavam presentes no final de abril, e em junho, o grupo foi reconstituído com apenas 3 animais (Tom, Tina e Lola). Nos momentos mais pacíficos de G1, os valores relativos de afiliação em janeiro e fevereiro de 2015 foram de 77 a 86%, respectivamente (Figura 22), e em fevereiro e março de 2016 (~66%) para G1' (Figura 27). Em G2, o índice de afiliação foi de 92 a 98% nos dois meses analisados (Figura 32).

O padrão de G2 foi bem diferente. As interações foram quase todas afiliativas (só 13 ocorrências de agressão) e estável ao longo dos 2 meses de observação; essa passividade já havia sido vista no capítulo anterior, nos níveis associação altíssimos entre todos os animais do grupo. G2 foi o único grupo no qual a hierarquia pareceu ser linear (embora baseada em um conjunto pequeno de dados). Se essa análise estiver certa, o macho mais novo foi o animal dominante, mas apenas em relação ao outro macho, seu pai, com quem vivia antes em dupla; não parece ser possível dizer nada sobre a relação dele com as outras fêmeas, dada a ausência de conflitos entre eles. E isso pode explicar o caráter mais igualitário do que despótico desse grupo, com base no tamanho da diferença entre as chances de vitórias dos indivíduos adjacentes na classificação hierárquica. Em G1, no momento 1, a hierarquia foi definida como não-linear e tendendo ao despotismo,

e no momento seguinte continuou não-linear, mas tendendo a ser igualitária. Em hierarquias "despóticas" o acesso a recursos é distorcido marcadamente e posições dominantes são alcançadas através de agressão e intimidação; já em hierarquias igualitárias tem distribuição de recursos iguais e domínio é alcançado com o apoio de indivíduos subordinados (SAPOLSKY, 2005). Enquanto no primeiro momento parecia ser possível separar os animais dominantes dos subordinados (Meg, Johnny e Tina, sendo Meg o animal alfa; e Charlie, Zac, Lola e Bela sem posições muito claras, exceto por serem dominados pelos outros três), no momento seguinte, _ e ao que sugeriu os valores de rede de Meg ("*OutDegree*", "*beta centrality*" e "*betweeness*"), pela falta dela no grupo _, fica mais difícil ranquear os animais: os animais mais velhos tendem a dominar os outros (Lola, Tom e Tina; Lola parece ocupar ou disputar com Tom a posição de alfa), mas não há uma transitividade perfeita; Tom não domina Sticht, embora Lola domine ele e às irmãs mais novas (Paris e Sandy). Johnny (que no momento 1 tinha um papel mais central e dominante) e Charlie participaram pouco das interações agonísticas e Johnny, o macho mais velho desse grupo, também foi alvo das investidas agonísticas de Sticht.

As interações pacíficas e pacificadoras (afiliativas) foram iniciadas principalmente por Charlie e Lola (G1), majoritariamente dirigidas ao casal dominante (Meg e Johnny); por Lola e Tom (G1'), principalmente dirigidas a Tina e Johnny; e Hamy e Kiki (G2), dirigidas a Peter e Chloe. É curioso que entre os que mais iniciaram e receberam, há tanto animais que dominam como animais que se submetem ou que simplesmente não se envolvem em conflitos. O fato de Charlie e Lola, no momento 1, terem sido os que mais emitiram comportamentos afiliativos, parece mais fácil de explicar do que Lola, no segundo momento. Enquanto eram jovens sexualmente maduros, poderiam ser alvo de agressão forçando a dispersão (GAINES; MCCLENAGHAN, 1980; SMALE; NUNES; HOLEKAMP, 1997). Investir em comportamentos pacificadores e formação de laços sociais, poderia ser uma boa estratégia (ainda mais na impossibilidade de dispersão para quem vivia em cativeiro). Mas por que Lola, no segundo momento, quando era claramente um animal dominante, investia tanto tempo em comportamentos de afiliação? Olhando para os dados da tabela 28, ela inicia mais comportamento afiliativos do que agonísticos e os dirigia principalmente ao Tom. O fato de serem Tom e Lola quem mais iniciaram as interações afiliativas na verdade reflete a pouca frequência com que os outros animais o fizeram. A fêmea Bela quase não interagiu (somente 7 vezes emitiu comportamentos afiliativos, e recebeu 7 vezes), mas fez parte da coleta de dados apenas no último mês (antes disso era filhote e nós adotamos o critério de não inserir

filhotes nas redes sociais). Este valor é muito baixo pela janela de tempo analisada, mas é interessante pela comparação com Lola e os outros filhos de Meg. Lola (e Charlie) era de uma ninhada anterior à Bela e ambas sofreram investidas da mãe, além de Lilo e Linda que não entraram nas análises porque Linda foi encontrada morta em fevereiro/2014, não sabemos porque (Charlie foi visto, nas filmagens da véspera, perseguindo os dois filhotes, Linda e Lilo, várias vezes no dia anterior de sua morte) e Lilo foi enviada ao LECO em novembro/2015. Bela foi machucada sucessivas vezes no grupo, e mesmo com algumas tentativas cuidadosas de reintrodução, era sempre atingida e machucada, dessa forma retirávamos para cuidado e tentativa de formação de outro grupo ou até mesmo dupla com outro animal. Acreditamos que Bela não foi aceita pelo grupo desde o início. Lola, no entanto, sobreviveu aos ataques da mãe e, embora não tenha produzido filhotes, conquistou uma posição vantajosa em um novo grupo, sem a mãe (teria formado ou estava formando um novo casal dominante com Tom?). Qual a diferença entre elas? A idade, apenas, ou uma questão de perfil? Voltaremos a essa questão mais tarde. Com exceção de 2 animais (Lilo e Linda), os filhos de Meg sobreviveram, ainda que com fugas para fora do cercado e alguns episódios de perseguições, e dois deles Sandy e Sticht produziram filhotes, após nosso estudo, como será dito no capítulo de reprodução.

Dentre os comportamentos afiliativos, nos 3 grupos a alocação foi um dos comportamentos mais frequentes. Ao contrário do que se vê em primatas ou mesmo em algumas espécies de roedores altriciais, não vemos aqui uma relação clara entre quem emite a alocação e a posição hierárquica. Johnny, no momento 1, quando era um animal de posição hierárquica alta, foi o que mais emitiu o comportamento, dirigido à Meg, à Charlie, Lola e um pouco menos em Zac (outro macho adulto como ele) e Tina. Meg só alocou Johnny. Essa observação estaria de acordo com o que foi visto em esquilos (roedores Sciurognathi, que produzem filhotes altriciais): o indivíduo dominante é geralmente o alocatador (STEINER, 1973). Nessa espécie, segundo o autor, a alocação ocorre em uma situação “relaxada”, como no descanso e está associada a “variações de humor” do emissor. A mesma relação foi descrita em ratos machos adultos (SPIGEL; TRIVETT; FRASER, 1972). A alocação foi observada em caviomorfos, como ratão-do-banhado, *Myocastor coypus* (GUICHÓN et al., 2003); mocó *Kerodon rupestris* (TASSE, 1986); maras, *Dolichotis patagonum* (GANSLOSSER; WEHNELT, 1997), em capivaras (CONGDON, 2007), em cobaias (ALBERS; TIMMERMANS; VOSSEN, 2000; MACHATSCHKE et al., 2008), em *Cavia aperea* (MONTICELLI; TOKUMARU; ADES, 2018); *Galea musteloides* (KÜNKELE; HOECK, 1995) e em *Trinomys*

yonenagae (MANAF; SPINELLI OLIVEIRA, 2000), entre animais do mesmo sexo e entre machos e fêmeas.

No segundo momento, contudo, Paris, uma fêmea não dominante, foi quem mais exibiu a alocação. Sandy, irmã de Paris, que mantinha uma forte associação com Sticht e que bateu em Tinas algumas vezes (como descrito no capítulo anterior) alocou mais a Lola (portanto, um animal subordinado catando o animal dominante). Também catou Johnny, supostamente seu pai e o macho mais velho do grupo, mas que também não estava entre os animais dominantes neste grupo. Esse padrão, alocação dirigida de animais de postos mais baixos para os mais dominantes (MATHESON; BERNSTEIN, 2000), é muito comum em primatas (MAESTRIPIERI, 1993; VAN HOOFF; VAN SCHAIK, 1994). Em uma espécie de camundongo (*Scotinomys teguina*), os machos iniciam *allogrooming* em fêmeas, estas ficam receptivas e não exibem comportamentos agonísticos, sendo vantajoso para os machos permanecer junto da fêmea, mesmo que ela não esteja em estro ainda, pois em alguns dias vai estar. Neste caso, o *allogrooming* é sugerido como comportamento de corte para fêmeas (FERNÁNDEZ-VARGAS; PHELPS; TANG-MARTÍNEZ, 2011). A alocação pode ter evoluído primeiramente com uma função higiênica, atuando na remoção de partículas e ectoparasitas da pele de coespecíficos (HUTCHINS; BARASH, 1976). Em termos proximais, alocação está associada a liberação de endorfinas e redução de frequência cardíaca e relaxamento dos indivíduos (GRUETER et al., 2013). Em primatas, uma análise fecal mostrou que o indivíduo que alocava tinha menor nível de glicocorticoides (relacionado ao *stress*) do que o que recebia (SHUTT et al., 2007).

É possível que em *Trinomys setosus*, não seja uma questão de se beneficiar com o relaxamento ou de reforçar laços sociais. Indivíduos com altos valores de “*betweenness*”, em princípio, dirigirão comportamentos afiliativos a um número maior de indivíduos. Isso, supostamente, seria vantajoso porque os deixaria mais bem informados sobre os seus competidores com quem interagiram mais (estão mais expostos a eles (LUSSEAU, 2007). Isso foi confirmado nos grupos de *Trinomys setosus*: os indivíduos que tiveram maiores valores de “*betweenness*” (capítulo 1) _ Meg (G1), Tom (G1’) e Hamy (G2) _ foram também os maiores emissores de comportamentos afiliativos.

Nos chama a atenção a mudança de Johnny no grupo. Ele participou pouco nas interações afiliativas e agonísticas no momento 2, enquanto Tom e Lola participaram mais. Discutiremos isso a seguir, considerando que a ausência de Meg pode ter tido efeito sobre o papel de Johnny no grupo. Meg obteve os maiores valores de “*betweenness*

centrality” e “*flow betweenness*”, foi quem se destacou como o mais central do grupo, apresentando grande potencial de conectividade ou até mesmo o responsável pela conectividade da rede. Isso significa, em teoria, que se Meg fosse retirada do grupo, haveria uma separação do mesmo em dois novos grupos: “subordinados” e “dominantes” por exemplo (FLACK; KRAKAUER, 2006; LUSSEAU, 2007). Portanto, quando no momento 2, Meg não está mais no grupo, a posição favorecida que Johnny tinha junto a ela, se modifica.

A passividade da espécie também fica evidente quando se vê que os comportamentos mais agressivos (*agarrar, avançar, brigar, fugir, morder e tocar*) ocorreram apenas 43 vezes, totalizando em conjunto 21,5% dos comportamentos agonísticos exibidos na nossa janela de observação para grupo 1 (momento 1); 30 vezes (17,5%) no momento 2 e 11 vezes (85%) no grupo 2. No entanto, essa porcentagem no grupo 2 apesar de ser alta, não reflete de fato os dados, pois em relação ao total de comportamentos, somente 4% foram do tipo agonístico. As agressões mais frequentes – perseguição, ataque e bater- foram entre Meg e Lola no momento 1. Como Lola (nascida em outubro de 2014) já havia atingido a maturidade sexual em janeiro de 2015, com 3m de idade, como em *T. yonenagae* (LUCESI, 2010; OLIVEIRA et al., 2007), é possível que, na natureza, essa seja a idade de dispersão das fêmeas, e que o processo seja iniciado pela mãe. Essa hipótese, ainda que seja de cativeiro (mas de animais capturados na natureza – Meg), aconteceu com todos os filhotes fêmeas e machos de Meg: Charlie escapou diversas vezes do cercado, no momento 1, e Lola, como dito antes, embora tenha sofrido os ataques da mãe, conseguiu manter-se no grupo.

O *status* reprodutivo e a idade são fatores que afetam as relações de dominância entre fêmeas (ADRIAN; SACHSER, 2011). Voltando a questão das fêmeas Bela e Lola, estes fatores podem ter influenciado as relações de dominância entre elas. Nos parece que Bela não foi aceita pelo grupo desde o início, por outro lado Lola sobreviveu aos ataques de Meg e conquistou uma posição vantajosa no novo grupo com Tom. Lola por ser a irmã mais velha atingiu a maturidade sexual primeiro e isto pode ter afetado sua relação e a do grupo com Bela, fazendo com que ela fosse agredida pelo grupo, na tentativa de expulsão.

No capítulo anterior, com base nos índices de associação e medidas de centralidade, Sandy+Sticht tinham um padrão muito parecido com Meg+Johnny: eram a díade de associação mais forte do que qualquer outra e a relação entre os animais mais antigos do grupo (Johnny, Charlie, Lola e Tina) eram mais fortes entre si do que deles com Paris e Sandy+Sticht. Em G2, Hamy que era o menos afinado aos outros, ainda que

com alto índice de associação, e que por vezes preferiu descansar sozinho (ainda que igualmente a Peter), aparece aqui como um possível animal dominante do grupo, pelo menos sobre Peter. Os indivíduos Meg+Johnny (G1) que tiveram maior IA, foi a díade que apresentou maior dominância. No entanto, nos outros grupos com base apenas na medida do IA ($>IA$ para G1': Sandy+Sticht e G2: Peter+Kiki) não foi possível inferir como seria a medida de dominância, já que a díade com maior IA não necessariamente foi a díade mais dominante para G1' (Lola+Tina) e G2 (Hamy+Chloe), não existe um padrão para essa espécie, baseada nessa população de IA e dominância. Dentre os animais que mais descansaram sozinhos Peter, Hamy (metade dos registros), Charlie e Zac, os últimos tiveram alta afinidade que está relacionada à agrupamento, no entanto, foram poucos registros para estabelecermos essa relação, sendo a maioria deles de amontoamento e não de descanso sozinho. Ainda relacionando com o capítulo anterior, o padrão da rede de associação de G2 nos dava indicação de que a hierarquia seria igualitária de modo que todos os indivíduos tiveram IA semelhantes e próximos do máximo, ou seja, todos os indivíduos associaram-se uns aos outros fortemente. O padrão de rede de associação de G1 nos deu indicação de que a hierarquia seria despótica pois havia animais com maiores índices de associação e aqueles com menores, formando diferentes clusters. Já o padrão de rede de associação de G1' não nos deu indicação de que a hierarquia seria igualitária, pois os dados obtidos mostraram que os animais com maiores índices de associação agrupam-se entre si.

Em relação a *Clymoys bishopi*, mesmo com o pequeno tamanho amostral, o padrão de interação afiliativa e agonística sugere uma espécie menos socialmente tolerante e de nível de socialidade mais baixo, como indicado no capítulo anterior. Aqui sim fica mais clara a relação entre IA e relações de dominância. Os únicos indivíduos que se associaram, durante a fase clara no amontoamento (M3-F4; do grupo 2) foram também os dominantes. Todos os grupos, exceto G1, formado só por dois indivíduos, tenderam a hierárquicas não-lineares e igualitárias, com algumas poucas díades assimétricas ($F4 > F3$ em G2; $F3 > F5$ e $F6 > M3$ no G4). G3 não indicou nenhuma díade assimétrica. A proporção de comportamentos afiliativos e agonísticos é menos desigual do que em *Trinomys*, a favor dos agonísticos em G1 e G2 ($49 > 38$ e $53 > 44$, respectivamente), nos quais houve comportamentos sexuais (quando contabilizados com os afiliativos, igualam as ocorrências entre agonísticos e afiliativos). É interessante notar que a ocorrência de comportamentos sexuais coincide com a estação da primavera e início do verão (de outubro a janeiro), quando também foram vistos filhotes em registros fotográficos em um

estudo de 12 meses no Parque Estadual da Serra de Caldas Novas, GO (FERRANDO; LEINER, 2018). Antes disso, o que havia na literatura de informações sobre reprodução em *C. bishopi* era uma indicação de que era sazonal (PATTON et al., 2015) com filhotes registrados em dezembro e abril (BISHOP, 1974).

No grupo 1, macho e fêmea comportaram-se de forma semelhante em relação à emissão comportamentos agonísticos, frequência de vitórias, média das taxas de interação para comportamentos agonísticos (inclusive no valor máximo e na proporção de conflitos vencidos), e o macho emitiu mais comportamentos afiliativos do que a fêmea. Registramos sete montas (macho sobre a fêmea em posição de cópula) neste grupo. No grupo 2 foram cinco registros de monta. No grupo 4, que também continha um macho, não foram observados comportamentos sexuais. As observações foram feitas em Julho e Agosto, estação do inverno na região de ocorrência da espécie (temperatura mínima e máxima em Itirapina, SP: 12 e 29°C; respectivamente- dados fornecidos pela Estação Ecológica de Itirapina). Uma alternativa à hipótese da sazonalidade reprodutiva da espécie, é o curto tempo de convivência entre os animais ou o desinteresse das fêmeas pelo macho e ele por alguma delas (F3 morreu aos primeiros dias de observação e F5 ao final). Os índices de associação das díades de fêmeas com machos foram $F3-M3 < F6-M3 < F5-M3$ e entre fêmeas $F3-F5 < F3-F6 < F5-F6$, sendo que F5 teve o maior IA do grupo indicando sua maior associação com o macho e com outras fêmeas.

Também parece ser uma característica de *Clyomys bishopi*, a julgar por esta pequena população de cativeiro, a baixíssima ocorrência de alocação e dos contatos sociais em geral, indicando que todos os indivíduos fizeram uso menor do repertório desses comportamentos. A alocação aconteceu em apenas dois grupos, uma vez em G2 (de F4 para M3) e cinco em G4 (de F3 e F6 para M3 e F5). No grupo 3, as fêmeas exibiram maior frequência e variação de comportamentos agonísticos do que afiliativos, visto que o aproximar foi o comportamento afiliativo mais frequente, e ocorre provavelmente antes dos conflitos agonísticos. No grupo 4, o número amostral de indivíduos mudou: começou com 4 indivíduos no período de 01 a 13 de julho de 2015, após a morte da fêmea F3, o grupo permaneceu com três indivíduos até o dia 24 de agosto de 2015, foi quando a fêmea F5 também morreu, restando apenas um casal (macho e fêmea F6). Mesmo tendo ficado menos tempo, a fêmea F5 foi a que mais emitiu comportamentos afiliativos, e a F3 a que menos emitiu ou recebeu comportamentos agonísticos.

Em todos os grupos, exceto G1, que só tinha dois animais, as análises apontaram um animal com papel de conectividade na rede: F4 (G2), F8 (G3) e F5 (G4) baseado nas

medidas de “*flow betweenness*” e ainda, de alcance para os G2 e G4, que coincidiram com os mesmos indivíduos. Utilizamos aqui a medida de “*flow betweenness*” e não a de “*betweenness centrality*”, pois esta retornou valor de zero para todos os indivíduos dos grupos 2 e 3 e para metade dos indivíduos do grupo 4. Optamos então por utilizar somente a primeira medida, pois o indivíduo com maior valor de “*betweenness centrality*” teria o maior valor de “*flow betweenness*” também. O indivíduo que possui o maior valor de “*flow betweenness*” estaria em uma posição vantajosa no grupo. Quando olhamos as redes, estes indivíduos que mostraram conectividade podem ser vistos ligados a indivíduos por arestas mais espessas, indicando sua importância como mediadores. No grupo 3, apesar de F8 ter apresentado o maior valor de “*flow betweenness*”, este indivíduo parece ser submisso, em relação a proporção de conflitos vencidos e índice de dominância gerados, mas é possivelmente, um importante mediador do grupo com grande potencial de conectividade da rede. A F7 apresentou os menores valores das medidas de centralidade e poder e, no entanto, foi a que apresentou maior proporção de conflitos vencidos e índice de dominância. No grupo 4, a forte interação (observada pela espessura da rede de interação agonística) entre F5 e M3, que são os animais mais submissos do grupo sugere uma dominância da fêmea menos dominante, para o macho, o indivíduo mais submisso do grupo; isto também indica que as interações entre as fêmeas foram menos fortes do que esta relação, podendo indicar uma tolerância entre as fêmeas.

No grupo 1, houve uma dominância da fêmea em relação ao macho. Nos outros grupos, as relações de dominância não lineares consistiram de um casal dominante sobre uma fêmea (G2: M3=F4>F3) e uma fêmea sobre outras (G3: F7>F4 e F8), inclusive sobre um macho (G4: F6> F3, F5 e M3). Assim, ainda que a composição dos grupos tenha sido diferente, em todos eles pareceu haver uma relação de dominância entre sexos, a favor da fêmea. Isso parece ocorrer também de forma linear em *Cavia aperea* e *Kerodon rupestris*, em cativeiro (ADRIAN; SACHSER, 2011). Nosso desafio era testar a hipótese da vida social e colonial de *Clyomys bishopi* e o que pode ser discutido aqui é que os dados de interações sociais para esta população estudada, não mostraram um nível de agonismo maior do que afiliativo. Isso só ocorreu em um dos grupos, que poderia refletir um momento de estabelecimento ainda das relações entre os animais. Mesmo nesse contexto, a diferença entre as proporções de comportamentos afiliativos e agonísticos foi sutil, e muito diferente do que vimos no momento inicial da formação de cada grupo, quando animais foram mortos ou machucados e a constituição inicial planejada teve que ser alterada.

Algumas espécies da família Caviidae mostram diferenças entre vidas reprodutivas e sociais, por exemplo o sistema de acasalamento de *Galea musteloides* é promíscuo, sendo impossível um único macho monopolizar a fêmea, que procuram ativamente cópulas com múltiplos machos e emite comportamento de solicitação quando receptiva (ROOD, 1972; SACHSER; SCHWARZ-WEIG; KEIL, 1999). A competição espermática é intensa, revelado por um alto percentual de múltiplas paternidades (KEIL; EPPLEN; SACHSER, 1999). Em *G. spixii*, a tolerância entre os machos é muito baixa e ambos os sexos formam hierarquias de dominância linear em cativeiro. Machos e fêmeas são agressivos e o sistema de acasalamento é do tipo de lek poliginia de dominância (ADRIAN; SACHSER, 2011).

Já a espécie *G. monasteriensis*, mostrou preferência de fêmeas e associação entre escolha do parceiro e paternidade. Adrian et al., (2008) mostraram em experimentos que os níveis de cortisol dos machos aumentaram, quando separados de fêmeas; enquanto que ao retornarem ao recinto domiciliar houve uma redução desses níveis. A união do casal aumentou o comportamento sócio positivo e sexual, assim como a proximidade com o parceiro e nenhum comportamento agonístico foi observado indicando monogamia sexual e social. O comportamento agressivo é iniciado mais por fêmeas do que por machos (HOHOFF et al., 2002) e uma explicação funcional seria um sinal de fidelidade sexual, podendo aumentar a confiança de paternidade de seu parceiro, atacando e deslocando outros machos, e o parceiro poderia responder com um aumento no cuidado parental (Adrian et al., 2005). *Clyomys bishopi* se assemelha mais a *Galea musteloides* do que *G. monasteriensis*, pois os indivíduos aqui estudados, parecem possuir tolerância para algumas atividades e machos não defendem a parceira sexual e nem formam vínculo, sugerindo promiscuidade.

Capítulo 3- Aspectos do comportamento reprodutivo de *Trinomys setosus*

Este capítulo diz respeito somente a espécie *T. setosus*. *Clyomys bishopi* não produziu filhotes em cativeiro no período do estudo (de 2011 a 2015), embora tenhamos registrado montas de machos em fêmeas, descritas no capítulo anterior.

1. Introdução

Socialidade e Reprodução

O paradigma da socioecologia diz que a distribuição espacial e as relações sociais entre fêmeas refletem condições ecológicas, como a distribuição de riscos e alimento enquanto que a distribuição entre machos e suas relações sociais são determinadas pela distribuição de oportunidades de acasalamento (VAN SCHAIK, 1996). A pressão de predação tem sido apontada como a principal força de seleção para a vida em grupo (DAVIES; KREBS; WEST, 2012; EBENSPERGER, 2001). Por isso é possível fazer previsões sobre o tamanho do grupo, a distribuição de recursos no tempo e no espaço e a natureza das relações sociais de fêmeas (VAN SCHAIK, 1983). Este modelo explica a variação das relações entre fêmeas em primatas, porém não explica relações sociais entre fêmeas e machos (WEINGRILL, 2000).

A sociobiologia da década de 70 traz a ideia da “batalha dos sexos”, desenvolvida por Williams (1966) e Trivers (1972). Ao invés de uma cooperação entre os sexos “para o bem da espécie” os autores veem estratégias reprodutivas diferentes entre machos e fêmeas e egoístas (ao contrário de cooperativas), no sentido de aumentar o sucesso reprodutivo individual. Um dos exemplos clássicos, nesse cenário, é o infanticídio, que proporciona o sucesso reprodutivo do macho às custas do *fitness* da fêmea (HRDY, 1974). O infanticídio, é apontado como um fator social que pode ter sido selecionado para formação de relações intersexuais (VAN SCHAIK, 1996). Uma resposta evolutiva das fêmeas, como sugerido por Weingrill (2000) teria sido o acasalamento com um ou todos os machos (promiscuidade reprodutiva), que, sendo prováveis pais daquela ninhada, a protegeriam contra o infanticídio, e contra agressão por outros indivíduos como foi visto em babuíños (SMUTS, 2017). A hipótese original da seleção sexual argumenta que o infanticídio melhora o sucesso reprodutivo de machos, acelerando a condição de receptividade sexual das fêmeas nos mais diversos grupos de primatas, carnívoros, roedores e cetáceos. Em outros táxons, a aquisição de *status* reprodutivo ou melhoria na condição reprodutiva das fêmeas foram vistos também como benefícios do infanticídio, mas o significado adaptativo do infanticídio ainda não é claro (PALOMBIT, 2015).

A reprodução e o cuidado da prole são compartilhados em alguns grupos sociais (SILK, 2007). Assim, a socialidade pode aumentar com o tamanho do grupo e também com a medida em que os membros do grupo cooperaram (direta ou indiretamente) para obter alimentos, evitar predadores ou cuidar da prole (EBENSPERGER; HAYES, 2016a). Ao investir na prole, a fêmea assegura a permanência e assistência do macho no cuidado parental, e os machos aumentam as chances de se reproduzir novamente; estreitando as relações do par (PRICE; MCGREW, 1991). Os ratos da pradaria (*Microtus ochrogaster*) são monogâmicos e os machos participam na criação dos filhotes, mas nem sempre são os pais genéticos dos filhotes (CARTER; GETZ, 1993). Machos podem carregar filhotes para outro macho fazendo com que a presença do filhote iniba a agressão entre eles, independentemente da relação genética. E ainda, podem usar a relação com as mães e suas ninhadas para reduzir conflitos com machos de alto posto hierárquico (WEINGRILL, 2000).

O acasalamento pode ser monopolizado por um ou poucos indivíduos, pelos dominantes ou quando somente uma fêmea se reproduz e as outras não ovulam (CLARKE; MIETHE; BENNETT, 2001). Em grupos de mamíferos que cooperam reprodutivamente a reprodução é limitada a uma única fêmea, que é a dominante (CREEL; WASER, 1997). Mas porque alguns organismos abríam mão da reprodução? Dentro do campo da seleção sexual, há estudos sobre supressão reprodutiva, definida como o ato de suprimir a função reprodutiva de outros indivíduos ou evitar rivais, a favor de melhorar o *rank* social e seu próprio sucesso reprodutivo (BEEHNER; LU, 2013; CLUTTON-BROCK; HUCHARD, 2013; WASSER; BARASH, 1983). A supressão hormonal do estro ou inibição da reprodução imposta pela fêmea reprodutora, sobre as demais fêmeas do grupo tem sido estudada em roedores da família Bathyergidae: *Cryptomys damarensis* e histricomorfos sociais como o rato-toupeira-pelado *Heterocephalus glaber* (FAULKES; ABBOTT; JARVIS, 1990), o rato americano *Peromyscus leucopus* (HAIGH; CUSHING; BRONSON, 1988), o carnívoro *dwarf mongoose*- *Helogale parvula* e *suricata* (CREEL; WASER, 1991) e primatas como *Callithrix jacchus* (ABBOTT, 1984; SHEFFIELD; O'SHAUGHNESSY; ABBOTT, 1989), *Saguinus fuscicollis* (EPPLÉ; KATZ, 1980), *Mandrillus sphinx* (WICKINGS; DIXSON, 1992), *Microcebus murinus* (PERRET, 1992) e *Miopithecus talapoin* (ABBOTT, 1984). A fertilidade em mamíferos é determinada por pistas sociais e ambientais (por exemplo disponibilidade de alimento e fotoperíodo) que regulam o acasalamento e permitem a reprodução no momento em que as condições são favoráveis

para ambos os pais, aumentando assim as chances de sobrevivência dos filhotes. O ambiente social também tem efeito na reprodução, indivíduos subordinados podem ser suprimidos reprodutivamente (FAULKES et al., 1991) e essa supressão pode ser maior em fêmeas do que machos (ABBOTT, 1987; WASSER; BARASH, 1983). O modelo de supressão reprodutiva prevê que as fêmeas podem otimizar seu sucesso reprodutivo através da supressão, e as futuras condições para sobrevivência das ninhadas serão melhores do que as atuais. O sucesso reprodutivo pode ser melhorado quando há situações de competição, manipulando a reprodução de outras fêmeas da população através da indução do estresse social. É sugerido que a supressão reprodutiva tem sido importante evolutivamente (WASSER; BARASH, 1983) e o estudo de dominância e tolerância em *Callithrix jacchus* está de acordo com esse modelo, pois fêmeas diferem na probabilidade de aceitar o *status* subordinado e supressão reprodutiva (SALTZMAN; SCHULTZ-DARKEN; ABBOTT, 1996). Observações em cativeiro nos levaram a hipotetizar que a supressão reprodutiva estivesse ocorrendo em um de nossos grupos de rato-de-espinho de Mata, *Trinomys setosus*: só uma fêmea adulta engravidava por vez (CANTANO et al., 2015).

Objetivo

O objetivo deste capítulo foi descrever os dados obtidos sobre a biologia reprodutiva e comportamental de *T. setosus*, como contribuição ao conhecimento sobre a espécie.

2. Material e Métodos

Animais

Indivíduos adultos do grupo 1 de *Trinomys setosus* foram acompanhados semanalmente, em relação a massa corporal (g) e ao comportamento reprodutivo. Duas fêmeas de *T. setosus* adultas e capturadas em campo em 2011 (♀110514 Meg e ♀11050 Tina) foram verificadas em relação a receptividade reprodutiva.

Procedimentos

Durante os 15 meses (de maio de 2014 a agosto de 2015) de acompanhamento do grupo 1 de *Trinomys setosus*, alojado no Biotério do EBAC, registramos: (1) pesagens semanais dos indivíduos; (2) receptividade reprodutiva de duas fêmeas (Figura 1a), por um ciclo de 30 dias consecutivos durante 1 mês em horários aleatórios, e (3) compilamos

informações sobre nascimentos e cópulas (a partir de observações diretas e dos vídeos). Neste estudo, para as observações do estado vaginal das fêmeas, utilizamos um tubo de plástico, no qual a fêmea era posicionada e imobilizada pela mão da pesquisadora que segurava a cauda, por entre os dedos indicador e médio, que expõe a região genital por uma das extremidades do tubo. Todo este procedimento seguiu os critérios estabelecidos e adotados para *T. yonenagae* (LUCESI, 2010).

3. Resultados

A ♀110514 (Meg) foi a única a se reproduzir em cativeiro, mesmo tendo outras fêmeas adultas. Registramos (1) as pesagens semanais dos indivíduos Meg e Tina, no período de maio de 2014 a agosto de 2015. A ♀11050 adulta Tina estava alojada com Meg e mais dois machos adultos, e embora tivesse variado a massa corporal algumas vezes ao longo desse tempo (Figura 36), não pariu e nem foi identificada como estando gestante.

Figura 36 - Variação da massa corporal (g) das fêmeas de *T. setosus* observadas semanalmente, no período de maio de 2014 a agosto de 2015.

Os picos da fêmea 110514 (Meg) referentes às semanas 23, 38, 50 e 63 indicam suas 4 gestações. Embora a outra fêmea 110550 (Tina) alcançou valores altos e variou sua massa corporal, nunca ficou grávida

Registramos (2) a receptividade reprodutiva das duas fêmeas (Meg e Tina), através de esfregaço vaginal (Figura 37a), por um ciclo de 30 dias consecutivos em

horários aleatórios. A ♀11050 Tina não foi vista com a membrana vaginal rompida (durante os 30 dias de observação e esfregaço vaginal) e não teve filhotes no período de Maio/2014 à Agosto/2015.

A partir de observações diretas e dos vídeos, (3) compilamos informações sobre nascimentos e cópulas. Dentre todas as fêmeas e grupos de *T. setosus*, somente uma fêmea, a ♀Meg produziu ninhadas ($n=4$) consecutivas, em intervalos de 90 dias ($94,3 \pm 9,2$ dias), sempre de 2 filhotes (Figura 37b), de outubro/2014 a julho/2015. Realizamos o acompanhamento das ninhadas em cativeiro (Tabela 55). Todos os filhotes ($22,9 \pm 1,2$ g) nasceram saudáveis e precoces-com pelos, olhos abertos e já caminham (Figura 1 c-d). O ganho de peso dos filhotes ocorre de forma muito rápida, com um mês de vida, eles já pesam em torno de 100g, que já é 40% do peso de um adulto.

Figura 37 - Fêmea de *T. setosus* em tubo de plástico, com o orifício vaginal aberto no período pós-parto (a); Fêmea de *T. setosus* mãe Meg e filhotes (b); filhotes precoces poucas horas após o nascimento (c-d); Fêmea de *T. setosus* (Tina) com filhote na boca (e)

Fotos: Juliana Takata e Lais Cantano (2015)

Tabela 55 - Filhotes de *T. setosus*, da mãe Meg, com nome, sexo e numeração nascidos em cativeiro no Biotério EBAC

Ninhada	Filhote (sexo/número)	Data nascimento	Intervalo entre ninhadas (d)	Peso ao nascer (g)	Sobrevida
F1	Charlie (♂140579)	10/10/2014	105d	23,85	2a7m
	Lola (♀ 140580)			22,23	
F2	Bela (♀150583)	23/01/2015	89d	25,2	31d
	Linda (♀ 150584)			22,5	
F3	Lilo (♀150588)	22/04/2015	78d	22,8	
	Sticht (♂ 150587)			23,8	
F4	Sandy (♀150592)	20/07/2015		21,23	1alm
	Paris (♀150591)			21,73	

A numeração dos filhotes segue a ordem cronológica, por geração (F1 a F4) com as datas de nascimento, os intervalos entre as ninhadas (em dias), peso ao nascer (em gramas) e sobrevida (a: anos; m: meses; d: dias)

Após 7 meses da formação dos grupos no Biotério do EBAC (março/2014), teve-se registro de nascimentos em cativeiro. Não temos registros do acasalamento, mas observamos a ocorrência de estro pós-parto, através de filmagens (♂♂ tentam acasalar com a ♀ logo após ela ter filhotes) e o *status* da vagina foi observado na fêmea Meg sempre aberta: receptividade reprodutiva (Figura 37a).

Observamos outras fêmeas e machos do grupo dirigindo comportamentos de cuidado aos filhotes (como por exemplo carregar filhote na boca, emitido por Tina para ninhada 1 (Figura 37e). Não foi possível identificar se houve a alo amamentação (fêmea que não a mãe amamentar os filhotes), mas essas observações são uma contribuição no sentido de acusar a ocorrência de comportamento alopaparental na espécie, em cativeiro, tanto por machos como por fêmeas, independentemente de parentesco.

Ao suspeitar que a presença de Meg poderia estar suprimindo, de alguma forma, comportamental ou hormonalmente, outras fêmeas, retiramos da Meg do cercado em que estava (n=7: ♂Johnny, ♂ Zac, ♂Charlie, ♀Tina, ♀Lola e ♀Bela), mas a mantivemos na mesma sala. Mesmo, após alcançar a maturidade sexual, em janeiro de 2015, Lola (F1 de Meg) não ganhou massa corporal e não foi observado tentativas de cópula desta fêmea. O mesmo ocorreu para Bela (F2 de Meg) que alcançou maturidade sexual em abril de 2015.

De acordo com as anotações no *Diário do Biotério*, em 11 de novembro/2015, Meg foi transferida, grávida para outro Biotério (do LECO) e, seis dias após sua transferência deu à luz a dois filhotes (♀150595 e ♂150596), sendo sua 5ª ninhada. Em fevereiro/2016, todos os animais do EBAC foram agrupados juntos no cercado maior (G1' dos capítulos anteriores; n=8; ♂Tom, ♂Johnny, ♂ Charlie, ♂Sticht, ♀Tina, ♀ Lola, ♀Sandy e ♀Paris). Em julho/2016, todos os animais foram transferidos para o LECO (devido a solicitação da docente responsável pelo Biotério, local que permanecem até hoje). No Biotério LECO, continuamos monitorando os animais e obtivemos acesso às informações do *Diário do Biotério*. Em 18 de agosto de 2016 nasceram: ♀160599 e ♀160600, filhos de ♀110505 (Tina) e pai desconhecido (havia três machos com ela: Sticht, Tom e Charlie). Tina provavelmente engravidou em maio de 2016 (tempo de gestação=3m) quando ainda estava no EBAC e sem Meg, que foi retirada da sala do biotério em novembro de 2015, ou seja, Tina estava sem Meg há 6 meses e conseguiu engravidar e deu à luz no LECO em agosto, pois foi transferida em julho para o LECO. Em novembro de 2016, nasceram dois filhotes (♀160601 e ♂ 160602) da mãe ♀110505 (Tina) e pai ♂ 150587 (Sticht), e de acordo com o intervalo entre as gestações, Tina teve estro pós-parto (~3m). Em fevereiro de 2017, nasceram dois filhotes (♀170604 e ♂ 170605), e em junho ♂ 170606, filhos de mãe ♀150592 e pai ♂ 150587 (Sandy e Sticht= pais irmãos). Meg está sozinha (em decorrência de brigas) no momento.

4. Discussão

Uma única fêmea de *T. setosus* (Meg) se reproduziu neste grupo cativo durante dois anos, e quando esta engravidou houve um ganho discreto de sua massa corporal que ocorreu somente no final da gestação. Este ganho de peso é comum em fêmeas de roedores que seguem o padrão histicomorfa, assim como o tamanho pequeno da prole (KLEIMAN, 1974). O cuidado com os filhotes foi observado em outras fêmeas do grupo, o que indica que existe cuidado compartilhado com os filhotes nesta espécie, nessa população de cativeiro. Mas não podemos, contudo, identificar se inclui alo-amentação (não foi possível observar se os filhotes mamavam ou apenas descansavam sob outras fêmeas).

A produção de filhotes por uma única fêmea é uma evidência de algum mecanismo de inibição de estro por dominância social (FAULKES; ABBOTT; JARVIS, 1990) ou como uma hipótese complementar, manipular a reprodução de outras fêmeas da população através da indução do estresse social, de forma a melhorar a expectativa de sucesso reprodutivo da fêmea através de condições competitivas (WASSER; BARASH, 1983). A observação de maior tolerância entre machos do que entre fêmeas, dominância hierárquica de uma fêmea em relação ao grupo e cooperação generalizada nos cuidados aos filhotes reforçam a hipótese de supressão de estro. Estes dados comportamentais levam a sustentar a hipótese de que a dominância entre fêmeas nesta espécie, no caso de Meg e Tina, pode levar a supressão do estro, embora o mecanismo pelo qual isso se dá precisa ser investigado. As possíveis causas dessas mudanças fisiológicas induzidas na supressão de estro podem ser liberação de ferormônios, fatores sociais e desvio de endogamia.

A supressão do cio em alguns casos pode ser facilitada se o tamanho do grupo é pequeno ou a disponibilidade de alimento é alta que sugere um ajuste no comportamento das fêmeas dominantes para disponibilidade de recursos (CLUTTON-BROCK; HUCHARD, 2013). Wasser e Barash (1983) sugerem o termo despotismo reprodutivo que tende a ocorrer quando as vantagens da vida em grupo são grandes, mas os recursos são limitados: uma única fêmea acasala no grupo que contém várias fêmeas adultas e estas exibem cuidado parental. Como temos um ambiente artificial, o cativeiro, no qual não ocorre busca por alimento, podemos inferir que a disponibilidade de alimento é alta, pois na natureza dificilmente os animais teriam acesso a essa quantidade de alimento diariamente. E ainda, o tamanho do nosso grupo é pequeno (n=8-tamanho máximo

alcançado), e como Clutton-Brock e Huchard (2013) sugerem que tenha um ajuste no comportamento das fêmeas, que pode levar a supressão.

As relações entre tamanho de grupo, *rank* de dominância e fertilidade podem ser medidas pelo acesso a recursos, estresse social ou ambos. Em estudos com primatas, a fertilidade da fêmea diminuiu conforme o número de competidores pelo recurso aumentou; grupos maiores exibiram maior intervalo entre as gestações e o baixo *rank* materno foi associado com a maturidade mais tardia (BEEHNER; LU, 2013).

Em nosso grupo, podemos ver que quando a densidade demográfica teve seu maior valor (n=8), alguns indivíduos foram encontrados machucados ou mortos, como por exemplo no caso a fêmea filhote Linda que foi encontrada morta em 24/02/15, quando estava no cercado com 8 animais na menor divisão (disposição das repartições madeiras do cercado). Depois deste ocorrido, em março de 2015 aumentamos o tamanho do cercado para o dobro do tamanho (retirando uma repartição de madeira) e estavam vivendo Meg, Tina, Johnny, Lola e Zac no grupo 1. Acreditamos que este tamanho de grupo foi o máximo suportado pelos indivíduos alojados nos cercados.

A fêmea Tina não procriou em cativeiro no período observado e não foram vistas nas filmagens tentativas de cópula dos machos direcionadas a ela, que é subordinada à fêmea Meg, a dominante. Esta relação entre o *rank* de dominância e fertilidade pode estar nos informando algo, pois com um status hierárquico menor, a fertilidade pode estar diminuída também.

O trabalho de Luchesi (2010), a partir de *Trinomys yonenagae*, oferece indícios de que a maturidade sexual ocorre de forma tardia na superfamília a qual *Trinomys* pertence, seguindo o padrão dos Caviomorpha. Este padrão também foi observado na espécie que trabalhamos, sendo que os animais se tornam maduros sexualmente a partir do terceiro mês de vida. Em várias espécies de mamíferos, o momento de abertura vaginal em fêmeas é considerado o início da vida reprodutiva (ROWLANDS; WEIR, 1974). Na espécie *T. yonenagae*, a primeira abertura vaginal ocorreu por volta dos 90 dias, que é semelhante a duração do tempo de gestação (LUCHESE, 2010). *T. setosus* seguiu o mesmo padrão de *T. yonenagae* respeitando as mesmas durações e ocorrência da abertura vaginal.

Na espécie *T. yonenagae*, o tamanho das ninhadas é de em média de 2 filhotes precoces (LUCHESE, 2010) e houve relato de infanticídio pelos pais em um grupo de cativeiro (Luchesi, observação pessoal). A morte de Linda pode ter sido um episódio de infanticídio, um mês após seu nascimento (fevereiro/2015). Pelas filmagens, vimos

animais correndo uns atrás dos outros ou fugindo e causando uma “euforia, agitação” no grupo todo, especialmente Charlie. No entanto, no período de fevereiro a junho de 2015, anotamos as ocorrências de tentativas de fuga para fora do cercado, por parte de Charlie (ao menos 12 vezes), para o cercado do lado, no qual estavam alojados o macho *Tom* e a fêmea *Amy*. Este fato faz com que especulássemos que talvez Charlie tenha machucado a filhote, com intenção ou em decorrência da agitação, ou na tentativa de sair do cercado, como um indivíduo na fase de dispersão da área natal. Sua irmã de ninhada (*Lola*) também apresentou tentativas de fuga no mesmo período, porém em menor número (4 vezes). De acordo com as anotações no *Diário do Biotério*, foi visto que as tentativas de fuga já tinham ocorrido em dois indivíduos (de cercados distintos) somente uma vez, mas que provavelmente estava relacionada a um fator externo não identificável por nós (por exemplo: estro de alguma fêmea, dispersão do macho pelo próprio grupo), dado o padrão com o qual ocorriam (aconteciam um dia, depois passavam-se vários outros de calma, até que se via outro dia agitado).

O ambiente de cativeiro atende as necessidades de alimentação, abrigo, calor e proteção contra predação; e com alimento distribuído *ad libitum*, não esperaríamos canibalismo, como hipótese da predação para explicar o infanticídio, comum entre primatas, carnívoros e roedores (EBENSPERGER, 1998). O infanticídio é esperado sob condições de recursos limitados como escassez alimentar e alta densidade populacional (BUTYNSKI, 1982). Segundo Wolff & Macdonald, (2004), o infanticídio pelo macho parece ser incomum em espécies com filhotes precoces, e comum em espécies com filhotes altriciais e longos períodos de investimento da fêmea, como por exemplo em roedores Muridae.

Vários mecanismos foram propostos como contra estratégias para prevenir o infanticídio (HAUSFATER, 1984; HRDY, 1979). Eles podem incluir o ataque direto (por indivíduos isolados ou por coalizões de grupo), evitar animais infanticidas, a promiscuidade, a territorialidade ou a interrupção antecipada da gravidez. Em nosso estudo, as hipóteses mais plausíveis que explicariam o infanticídio por fêmeas seria a da prevenção a adoção que é mais esperado em espécies precoces do que altriciais (ELWOOD, 1992) como é o caso de *T. setosus*; e a hipótese da seleção sexual (HRDY, 1977, 1979) na qual machos podem matar infantes de outros machos e aumentar suas chances de acasalamento, e quando consegue acasalar, cuida da próxima ninhada da fêmea vitimizada, como ocorreu em *T. setosus*.

O estro pós-parto, que ocorre quando a fêmea entra em estro logo após dar à luz, faz parte do repertório reprodutivo de espécies de roedores como *Cavia porcellus* e *Meriones unguiculatus* e permite aumentar a produtividade e as chances de continuidade da espécie. Foi observado a ocorrência estro pós-parto em *T. setosus* através das filmagens (os machos tentam acasalar pouco tempo após o nascimento dos filhotes), também já descrito em *T. yonenegae* (LUCHESE, 2010). Tina só engravidou depois de 6 meses que estava no cercado sem a presença de Meg no Biotério do EBAC, o que sustenta nossa hipótese da supressão de estro por dominância entre fêmeas nesta espécie, no caso de Meg e Tina.

Espécies com altos níveis de organização social possuem dispersão e maturidade reprodutiva tardias (WATERMAN, 1995). Podemos discutir aqui, o fato de *T. setosus* possuir maturidade reprodutiva tardia, e ter altos níveis de organização social (Capítulos 1 e 2 desta tese) se esta espécie possuiria também dispersão tardia. O que vimos nas colônias foi que a dispersão ocorreu em direção a indivíduos que já atingiram maturidade sexual, por ex., nos casos em que a mãe Meg tenta expulsar a filha Lola, e não outros indivíduos, talvez como forma de eliminar a competição sexual que teria com sua própria filha. Armitage (1981) sugeriu que dispersão tardia é uma tática de espécies sociais, e define socialidade como um estado da formação do grupo quando membros de diferentes sexo e idade compartilham o mesmo espaço, e este compartilhamento inclui sobreposição de áreas de uso, comunicação e interações sociais coesivas.

Capítulo 4- Paternidade em *Trinomys setosus*

Afinal, são monogâmicos ou não? Qual é o sistema de acasalamento desses animais?

Devido a inexistência de nascimentos de *Clyomys bishopi* em cativeiro, não foi possível realizarmos a análise genética de paternidade para esta espécie. Portanto, este capítulo diz respeito somente a espécie *Trinomys setosus*.

1. Introdução

A genética da conservação é uma ciência aplicada dentro da biologia da conservação que envolve a genética evolutiva e molecular para conservação da biodiversidade e utiliza metodologias de diversas áreas como sistemática, genética molecular e ecologia (FRANKHAM, 2010; FRANKHAM; BRISCOE; BALLOU, 2002). Usada como ferramenta importante na resolução de incertezas taxonômicas e na definição de unidades de manejo ou evolutivas dentro de espécies, a genética da conservação pode auxiliar medidas de manutenção da viabilidade populacional das espécies a longo prazo (FRANKHAM, 2009). Ainda, fornece informações importantes para elaboração de projetos de conservação, como identificação molecular do sexo, estimativas de tamanho populacional de espécies, de grau ou relações de parentesco e estratégias reprodutivas dos indivíduos, e sobre a estrutura e o fluxo gênico de populações (FRANKHAM, 2010). Essas informações são difíceis de serem obtidas de forma direta, no caso de espécies com hábitos noturnos ou fossoriais, como os ratos-de-espinho. Quando se tem o conhecimento da distribuição espacial da variação genética pode-se fazer inferências sobre os padrões de estruturação social e de dispersão das espécies (ARANTES, 2011).

Além de informações como diversidade genética e relações de parentesco, os marcadores moleculares também são importantes ferramentas para análises filogenéticas. Para isso, é de extrema importância a utilização de marcadores nucleares e mitocondriais na análise da história evolutiva de *Echimyidae*, para compreensão de filogenias interespecíficas e da estrutura populacional das espécies. *Trinomys* foi incluído em análises genéticas nucleares e mitocondriais, com objetivo de inferir relações entre os gêneros (GALEWSKI et al., 2005). Alguns estudos com *Trinomys* utilizaram um fragmento do gene mitocondrial citocromo *b* (LARA; PATTON; HINGST-ZAHER, 2002; LARA; PATTON, 2000; LARA; PATTON; DA SILVA, 1996; LEITE; PATTON, 2002). No entanto, apenas um único marcador pode não refletir a história dos ancestrais da espécie (PAGE; HOLMES, 1998) e por isso tem se tornado comum a inclusão e o uso de genes nucleares, além dos mitocondriais (GALEWSKI et al., 2005). Por exemplo, para a comparação da estrutura geográfica da diversidade genética das populações de três

espécies de *Trinomys*- *T. panema*, *T. paratus* e *T. setosus*, utilizou-se sequências de DNA de um gene mitocondrial e um gene nuclear (AGRIZZI, 2013).

Determinação de relações de parentesco

A determinação das relações de parentesco entre os indivíduos de um grupo social é feita através de marcadores genéticos (MATOCQ; LACEY, 2004). Existem diversos tipos de marcadores moleculares disponíveis para se estudar a diversidade e a estrutura genética de um grupo de animais. Nesta pesquisa, utilizamos marcadores do tipo microsatélites, que são pequenas sequências simples repetidas no DNA que variam de um a seis pares de bases (ZANE; BARGELLONI; PATARNELLO, 2002). Os microsatélites têm ampla distribuição no genoma, revelam alto grau de polimorfismo (CHISTIAKOV; HELLEMANS; VOLCKAERT, 2006) e resultam de herança codominante, o que torna possível sua identificação nos dois alelos de um *locus* separadamente (SUNNUCKS, 2000).

A análise molecular já foi feita em roedores caviomorfos e revelou a presença de multi paternidade, em *Galea musteloides* (ADRIAN et al., 2005) e *Cavia aperea* (ADRIAN; SACHSER, 2011). A marcação por microsatélites já foi utilizada na avaliação das relações de parentesco de *Trinomys yonenagae*. Santos (2010) examinou de que forma o parentesco genético variou em função da distância entre os sistemas de tocas ocupados por adultos e movimento dos animais. Os autores utilizaram seis microsatélites polimórficos isolados construídos para esta espécie, e as análises revelaram que o parentesco genético declinou com a distância entre os sistemas de toca em que os indivíduos residiam; e entre adultos residentes no mesmo sistema foi maior do que entre aqueles em diferentes sistemas de tocas; os companheiros de toca, particularmente as fêmeas, eram tipicamente parentes próximos. Dessa forma, o parentesco parecia ser associado aos padrões de movimento dos indivíduos dentro desta população.

Este estudo sugeriu que o movimento do indivíduo e a estrutura de parentesco podem ser influenciados pela evitação de endogamia, e ainda indicou que os grupos sociais da espécie eram geralmente compostos por parentes, mas que a dispersão entre os grupos tende a redução do parentesco entre os membros, em particular adultos do sexo oposto. O fato de conviver adultos de ambos os sexos de *T. yonenagae* dentro do sistema de toca levou o autor a discutir a consistência da literatura que as unidades sociais da

espécie são constituídas por grupos familiares, e ainda a formação de grupos por parentes estáveis pode influenciar a evolução de comportamentos sociais.

Uma variação de microssatélites em tuco-tucos foi caracterizada para uma população de *Ctenomys haigi*, solitários; e para outra população de vida livre de *C. socialibus*, sociais (LACEY, 2001). Em todos os loci, o número de alelos e a heterozigosidade observada foram maiores nos solitários do que nos sociais e as populações exibiram diferenças nos padrões de variação do tamanho e frequência dos alelos. As diferenças levaram os autores a sugerirem que fatores como comportamento, demografia, histórico populacional e propriedades moleculares podem ter contribuído para a variabilidade de microssatélites. As espécies exibem diferenças comportamentais e demográficas que impactam padrões de variação genética, sendo que a principal diferença é a formação de grupos sociais por *C. sociabilis*. Viver em grupo, nesta espécie surge devido a filopatria natal por fêmeas (LACEY; BRAUDE; WIECZOREK, 1997; LACEY; PATTON; CAMERON, 2000) que leva à agregação espacial de indivíduos que compartilham alelos devido à recente ancestralidade comum.

É normalmente esperado que a presença de unidades sociais distintas favorece o aumento da variação genética dentro das populações, devido à manutenção de diferenças genéticas entre os grupos. No entanto, em *C. sociabilis*, a rotatividade de grupos, a recolonização de sistemas de toca e a migração limitada entre as populações sugerem que os membros de uma população compartilham a mesma ancestralidade. Já na espécie solitária em que o sistema de toca é habitado apenas por um único adulto (*C. haigi*) há uma tendência de recolonização por indivíduos de fora da população estudada. Os autores sugerem então que a variação dentro das populações locais de *C. haigi* deve ser maior do que dentro das populações locais de *C. sociabilis*. E ainda, os dados com microssatélites sugerem que os atuais comportamentos e variáveis demográficas contribuem para as diferenças em variabilidade genética entre as populações estudadas (DOBSON et al., 1998; LACEY, 2001).

Sistemas de acasalamento

Algumas espécies, como as aqui tratadas, se desenvolveram nos mais diferentes ambientes. Esta diversidade de habitats se relaciona com os sistemas sociais e de acasalamento, e as estratégias evolutivamente mais adequadas são selecionadas. Os sistemas de acasalamento e a genética não necessariamente são determinados pela composição social de um grupo, pois cópulas extra par podem ocorrer em muitas espécies

de aves e mamíferos (ADRIAN; SACHSER, 2011). A distribuição de recursos determina a distribuição de fêmeas, que, por sua vez, ajudam a explicar a distribuição dos machos junto com a competição por acasalamentos afetam diferentes formas de interação social (CLUTTON-BROCK; HARVEY, 1978).

Dentro dos Hystricognathi, as espécies das famílias Echimyidae e Caviidae, podem ser usadas para se estudar comparativamente a evolução do comportamento social (TANG-MARTÍNEZ, 2003). Em Caviidae, o sistema social de preás (*Cavia aperea*) é caracterizado por unidades com um único macho e este macho alfa é mais pesado que fêmeas não grávidas e agressivo com os rivais. A exclusividade do sucesso reprodutivo por machos maiores, o dimorfismo sexual e a raridade de multipaternidade aponta para uma competição por fêmeas e sistema de acasalamento descrito como poligenia de defesa por fêmeas. Ainda assim, embora com pouquíssima frequência, houve multipaternidade: ou seja, uma fêmea mesmo vivendo em harém, engravidou de mais de um macho em uma mesma ninhada (ADRIAN; SACHSER, 2011). Em *Cavia magna* tem sistema social solitário, e áreas de vida são maiores em machos do que fêmeas e há dimorfismo no qual machos são mais pesados que fêmeas. Já *Cavia intermedia*, o tamanho das áreas de vida não difere e não há dimorfismo sexual (ADRIAN; SACHSER, 2011).

A espécie *Galea musteloides* possui hábito generalista, razão sexual enviesada a favor dos machos e apresenta sistema de acasalamento promíscua, com alta frequência de ninhadas com multipaternidade (Adrian et al., 2005). Por outro lado, *G. monasteriensis* (sinônimo de *G. musteloides boliviensis*) tem alta incompatibilidade entre os adultos, são extremamente agressivos uns com outros, e o comportamento é iniciado mais frequentemente por fêmeas; comportamentos paternos evidenciam o sistema social como monogâmico, sem multi paternidades e competição entre machos por acesso a fêmeas (ADRIAN; SACHSER, 2011).

Objetivo

O objetivo deste estudo foi investigar, utilizando microsatélites, a paternidade dos filhotes de Meg (i.e., quem era o pai dos seus filhotes e, presumivelmente, qual macho ela escolheu) e verificar a existência de multipaternidade na espécie, isto é, se os filhotes - sempre dois por ninhada - eram filhos de machos diferentes. Como base nesses dados, poderíamos inferir a estratégia reprodutiva preferencial da fêmea - se monogâmica ou promíscua, e o sucesso reprodutivo relativo dos machos do grupo. Nossa hipótese era que monogâmicos sociais, pelas características observadas, como ausência de dimorfismo

sexual, maturação sexual tardia e marcada afiliação heterossexual, revelada nos capítulos anteriores, pelos altos valores de associação entre um casal.

2. Material e Métodos

Obtenção das amostras

Realizamos a análise molecular de paternidade dos filhotes das 4 ninhadas de Meg e de um filhote (n=9) com mãe externa, testando os possíveis candidatos a pais (n=7).

Coleta e armazenamento das amostras

Para a genotipagem da análise molecular de paternidade, foram coletadas amostras de tecido muscular (n=10) e de pelos (n=8) de 18 indivíduos de *Trinomys setosus* (2 vivos do G1 e G1', 6 filhotes vivos, os quais os pelos foram retirados e os 7 adultos de G1 e G2 candidatos a pais e os 3 filhotes que morreram, mas que haviam sido mantidos no freezer). As amostras de tecido constituíram de músculos da região da coxa retirados dos animais mortos (♂Peter, ♂Johnny, ♂Zac, ♂110522, ♂110511, ♂110512, ♂110521 e filhotes: ♂Hamy, ♀Linda e ♀Paris). Para os animais vivos foi usado pelo para retirada de DNA (♀110514 Meg, ♂110510 Tom e filhotes: ♂Charlie, ♀Lola, ♀Bela, ♀Lilo, ♂Sticht e ♀Sandy). Essas amostras de tecido muscular foram conservadas em álcool 70% e mantidas em freezer -20°C até a extração do DNA. As amostras de pelo foram mantidas em tubos ou envelopes em ambiente seco.

A partir da próxima etapa, todos os procedimentos foram realizados no Laboratório de Biodiversidade Molecular e Conservação (Depto Genética, UFSCAR), acompanhado pelo doutorando Bruno Henrique Saranholi e supervisionados pelo Profº Drº Pedro Manoel Galetti Jr.

Extração do DNA

Para a extração do DNA, foi utilizado o protocolo de extração salina adaptado de Aljanabi & Martinez (1997). O protocolo seguiu as seguintes etapas:

1. Homogeneizar o tecido (50 – 100 mg ou 1 cm²) em 400 µl de tampão salino (NaCl 0,4 M; Tris HCl 10 mM pH 8,0 e EDTA pH 8,0 a 2 mM).
2. Adicionar 40 µl de SDS 20% e 15,0 µl de Proteinase K 20 mg/ml e misturar bem.
3. Incubar as amostras a 55 - 65°C por pelo menos 2h ou overnight.
4. Adicionar 300 µl de NaCl 6 M.

5. Vortexar as amostras por 30 segundos a velocidade máxima e centrifugar por 30 min. a 10000 rpm.
6. Transferir o sobrenadante para outro tubo (1,5 ml).
7. Adicionar igual volume de isopropanol e misturar bem.
8. Incubar a -20°C por 1h ou -80°C por 20-30 min.
9. Centrifugar por 20 min. a 10000 rpm.
10. Lavar o pellet com 300 µl de etanol 70% e centrifugar por 5 minutos.
11. Lavar o pellet novamente com 300 µl de etanol 100% e centrifugar por mais 5min.
12. Secar o DNA em estufa e ressuspender em 100 µl de H₂O. Caso haja necessidade, colocar RNase (2,0 µl a uma concentração de 10 ng/µl).

Após a extração, o DNA foi quantificado em BioPhotomer (Eppendorf) e foram estabelecidas alíquotas de uso para as PCRs na concentração de 50ng/ml.

Análises moleculares

Para a obtenção dos genótipos, utilizamos 6 locos de microsatélites (Try1, Try3, Try5, Try7, Try11 e Try14) já descritos para a espécie *T. yonenagae* (devido à proximidade filogenética desta espécie com *T. setosus*. Também 4 locos descritos para *Ctenomys socialibis* (SOC 1, SOC 3, SOC 5 e SOC 7, LACEY, 2001), uma espécie com também possui hábitos sociais. Em todos os *primers forward* foi adicionada a “cauda” universal de 18 pares de bases (TGT AAA ACG ACG GCC AGT) na posição 5', seguindo a metodologia proposta por Schuelke, (2000). Dessa forma, em ciclos subsequentes da PCR, um *primer* universal M13 complementar à “cauda” universal e marcado com fluoróforo é incorporado ao produto de PCR para que possa ser enviado para a genotipagem.

O protocolo de PCR utilizado seguiu os seguintes parâmetros: cada PCR contém um volume total de 15µl, com 50 a 100ng de DNA, 0,15mM de dNTP, 1x de tampão tris-KCl 10x (tris-KCl (Tris-HCl 20 mM pH 8,4 e KCl) 2 a 2,5mM de Cloreto de Magnésio (Invitrogen®), 150µg/ml de BSA, 0,15 µM do *primer forward*, 0,60 µM do *primer reverse*, 0,60 µM do *primer* M13 e uma unidade de Taq DNA polimerase (Platinum, Invitrogen®). O ciclo estabelecido no termociclador foi: desnaturação inicial a 94°C por 5 min, seguido por 30 ciclos a 94°C por 45 seg, temperatura de *annealing* (Tabela 56) por 45 seg e 72°C por 45 seg. Seguido do ciclo do M13: 8 ciclos de 95°C por 30 segundos,

53°C por 45 segundos, 72°C por 45 segundos e extensão final de 20 minutos à 72°C. Em seguida, os produtos de PCRs foram visualizados em eletroforese em gel de agarose e enviados para genotipagem em sequenciador automático ABI3730XL (Applied Biosystems).

Tabela 56 - Temperaturas de anelamento (°C) para cada primer utilizado

Primer	Temperatura de anelamento (°C)
TRY1	56°C
TRY 3	59°C
TRY5	58°C
TRY 7	53°C
TRY11	57°C
TRY14	52°C
SOC 1	58°C
SOC 3	58°C
SOC 5	60°C
SOC 7	58°C

Primers TRY: da espécie *Trinomys yonenagae* e SOC: da espécie *Ctenomys socialibis*

Análises genéticas

Para verificarmos o poder discriminatório dos *loci* utilizados, usamos duas medidas de probabilidade: (1) Pid (Probabilidade de Identidade) que corresponde à chance de indivíduos compartilharem o mesmo genótipo dentro da população estudada, e (2) Pidsibs, que também é a probabilidade de indivíduos compartilharem o mesmo genótipo dentro da população, mas que considera provável a ocorrência de indivíduos aparentados (WAITS; LUIKART; TABERLET, 2001). Os cálculos dos valores de Pid e Pidsibs foram feitos no GenAlex v6.5 (PEAKALL; SMOUSE, 2012). Devido a qualidade do DNA presente nas amostras de pelo, todos os genótipos homozigotos foram confirmados três vezes para se evitar subestimativas no número de alelos devido ao que se chama de *allelic-dropout* (TABERLET et al., 1996), que ocorre quando não há amplificação de um dos alelos. Os genótipos foram analisados no software Geneious v.7 (KEARSE et al., 2012).

Para a detecção dos pais mais prováveis para cada prole, inicialmente foi feita uma verificação visual entre todos os alelos dos filhos e seus possíveis pais. Em seguida, conduzimos análises de paternidade através dos testes de hipóteses no *software* ML-Relate (KALINOWSKI; WAGNER; TAPER, 2006), o qual atribui valores de probabilidade de cada indivíduo ser o pai da respectiva prole.

3. Resultados

As análises conduzidas para avaliar o poder de individualização dos microssatélites demonstraram que eles são suficientemente informativos para identificar os indivíduos. Os valores de P_{id} indicam que apenas dois loci já seriam informativos para obter essa informação (considerando $P_{id} < 0,01$). No entanto, utilizando os valores P_{idsibs} , que consideram a possibilidade de ocorrerem indivíduos aparentados em uma população, sendo assim um critério mais rigoroso, os valores indicam que seis *loci* são capazes de realizar a individualização (considerando $P_{idsibs} < 0,01$) (Figura 38). Esses resultados mostram a eficiência da abordagem não invasiva em conjunto com técnicas moleculares para a detecção de indivíduos a partir desse tipo de amostras.

Na figura 38, o eixo y (probabilidade de identidade) nos informa qual é a chance, através do painel de microssatélites considerar que dois indivíduos diferentes na verdade são o mesmo indivíduo. Com sete loci de microssatélites, a chance de o teste detectar erroneamente dois indivíduos como sendo o mesmo é de 0,01 (1%), ou seja, a chance é de 99% de não ser o mesmo indivíduo, de na verdade ser dois indivíduos. Se usarmos 1 ou 2 *locus*, por exemplo, a chance de errar seria 40%. Do ponto de vista de parentesco este dado é importante, pois é possível atribuir diferentemente os indivíduos, informando quem é quem.

Figura 38 - Valores de P_{id} e P_{idsibs} a partir do conjunto de microssatélites utilizados.

*Valores de P_{idsibs} menores que 0,01.

Dessa forma, foi possível identificar os pais mais prováveis de cada prole, conforme a tabela 57 abaixo:

Tabela 57 - Análise de paternidade dos pais das proles das 4 ninhadas da mãe Meg e de uma ninhada externa, de mãe externa, com a exclusão de pais através de teste de hipóteses

Ninhada	Prole	Mãe	Pai	Exclusão de Pai (Teste de hipóteses)					
F1	Charlie	Meg	Peter	Johnny	Zac	Tom	♂110511	♂110512	♂110522
F1	Lola	Meg	Peter	Johnny	Zac	Tom	♂110511	♂110512	♂110522
F2	Linda	Meg	Peter	Johnny	Zac	Tom	♂110511	♂110512	♂110522
F3	Sticht	Meg	Peter ou Zac*		Johnny	Tom	♂110511	♂110512	♂110522
F4	Paris	Meg	Johnny	Peter	Zac	Tom	♂110511	♂110512	♂110522
F4	Sandy	Meg	Johnny	Peter	Zac	Tom	♂110511	♂110512	♂110522
Externa	Hammy	Externa	Peter	Johnny	Zac	Tom	♂110511	♂110512	♂110522

*De acordo com os genótipos, os indivíduos Peter e Zac possuem as maiores chances de serem os pais do indivíduo Sticht: os valores de p do teste de hipóteses foram significativos para ambos, o que impede a resolução desse dilema. Zac era o único que vivia com Meg, mas não podemos desconsiderar a possibilidade de que Peter tenha visitado o cercado dela, escalando as paredes com fez Charlie mais de uma vez.

De acordo com a análise de paternidade realizada, os pais mais prováveis para cada prole foram o mesmo pai para a ninhada 1 e 2 (F1 e F2; pai Peter) e outro pai para ninhada 4 (F4; pai Johnny). Todos os outros possíveis pais foram excluídos pela análise. O resultado não foi claro para a ninhada 3, como dito antes, sendo os indivíduos Peter e Zac os indivíduos com maiores chances de serem os pais do indivíduo Sticht. O material coletado de Bela e Lilo gerou DNA e foi enviado para a genotipagem, mas foram insuficientes para esclarecer parentesco para estes indivíduos.

4. Discussão

A análise de paternidade dos filhotes de Meg em nosso grupo de *T. setosus* em cativeiro não revelou a existência de múltiplas cópulas de Meg com diferentes machos: os irmãos de ninhada (das ninhadas 1 e 4) eram do mesmo pai. Mas a fêmea não escolheu sempre o mesmo macho. Suas duas primeiras ninhadas foram de Peter, um macho que nem sequer vivia com ela e só sua última ninhada foi com Johnny, o macho com quem ela formou associação mais forte (desde o tempo em que cruzou com Peter, provavelmente em janeiro de 2015, originando a 3ª ninhada).

O fato do resultado do pai não ter sido claro para a ninhada 3, sendo Peter e Zac com maiores chances de serem os pais do indivíduo Sticht, nos leva a discutir alguns pontos. Como por exemplo, mesmo na ninhada 1 (F1: Charlie e Lola) em que ficou claro a paternidade de Peter pela genética, a disposição em que os animais estavam no Biotério nos levam a algumas questões. No provável mês em que Meg engravidou pela primeira vez (julho de 2014), Peter estava alojado em um cercado com seu filho Hamy (cuja mãe Fanny era uma fêmea que morreu e não chegou a participar deste estudo). Meg vivia em outro cercado com os animais Zac, Johnny e Tina. Espacialmente, Peter não estava perto de Meg, no entanto, sabemos que estes indivíduos podem ultrapassar de um cercado a outro, mesmo quando tentamos controlar estas situações, por exemplo com uma malha de arame. Ou seja, tanto Peter pode ter ido até Meg, como Meg pode ter ido até Peter. Em mangustos *Helogale parvula*, a fêmea se aproxima e monta no macho ocasionalmente e às vezes montam em algum macho enquanto ele estava acasalando, e neste caso a preferência da fêmea foi pelo macho alfa (CREEL et al., 1992).

O macho Zac pode não ter sido detectado como pai, pela genética, pois neste caso os microssatélites não foram capazes de distinguir o pai mais provável. Meg engravidou pela segunda vez provavelmente no mês de outubro de 2014, dando à luz a Linda e Bela (F2), no entanto para Bela não foi possível realizar a análise devido ao material de DNA coletado. Em sua terceira gestação (F3: Lilo e Sticht), Meg provavelmente engravidou em janeiro de 2015 e nesta época Peter e Zac estavam presentes no Biotério (Zac no mesmo cercado e Peter em outro, como foi dito acima). Para o indivíduo Sticht, não foi possível discriminar entre os possíveis pais Peter e Zac, pois ambos tiveram as maiores chances de serem os pais com os valores de p do teste de hipóteses significativos para ambos. Na última gestação (F4: Paris e Sandy), Meg engravidou provavelmente no mês de abril de 2015, época em que o indivíduo Peter não estava mais presente no Biotério do

EBAC, excluindo a possibilidade de ser pai. Além disso, os dados genéticos indicaram a maior probabilidade da paternidade de Johnny para as irmãs desta ninhada.

Os sistemas de acasalamento e a sociabilidade entre espécies de Cavimorfos variam, por exemplo em *Cavia aperea* há dimorfismo sexual, poliginia de defesa por fêmeas e a multipaternidade é rara e apontada pela competição por fêmeas. *G. musteloides boliviensis* apresenta dimorfismo sexual reverso, com fêmeas mais pesadas do que machos, é monogâmico e não apresentou multipaternidade (ADRIAN; SACHSER, 2011). Já *Galea musteloides* é promíscua e com alta frequência de ninhadas com multipaternidade (ADRIAN et al., 2005). Em *Microcavia australis*, as unidades sociais são estáveis (CONTRERAS; ROIG, 1978; ROOD, 1970) e supõe-se que os animais sejam preferencialmente promíscuos, ainda que a multipaternidade não tenha sido investigada através de estudos moleculares (ADRIAN; SACHSER, 2011).

A questão da sociabilidade e dos marcadores moleculares também vale ser discutida aqui. Em *Ctenomys*, a espécie social mostrou-se menos geneticamente variável do que a solitária (LACEY, 2001). Se isso também ocorrer em *Trinomys setosus*, espécie social que vive em grupos e os indivíduos podem ser geneticamente mais semelhantes entre si, poderia justificar o fato de que entre alguns indivíduos não foi possível discriminá-los na análise de paternidade. Pretendemos realizar novas e futuras análises para discriminar estes indivíduos. *Trinomys setosus* não apresenta dimorfismo sexual (PESSOA; ZUBEN; REIS, 1998), com base nos dados deste capítulo, podemos inferir que a estratégia reprodutiva preferencial da fêmea está mais inclinada a promiscuidade do que monogamia, como era nossa hipótese inicial, dada pelas características que indicariam monogamia social.

Capítulo 5- Repertório comportamental de *Trinomys* *setosus* e *Clyomys bishopi* em cativeiro

1. Introdução

Os estudos de repertórios comportamentais e observações da história natural são importantes para um melhor entendimento da biologia e ecologia dos organismos (ALCOCK, 2016). O conhecimento do repertório comportamental de qualquer espécie é importante para quaisquer populações da espécie em vida livre ou em cativeiro, e ações de preservação e melhoramento em técnicas de manejo. Nas ciências do comportamento, neurociências, psicologia, psicobiologia e etologia, o conjunto de respostas comportamentais de uma espécie ou modelo de estudo é ponto de partida para a escolha das variáveis operacionais que serão usadas para testar as hipóteses de estudo, e constituem um etograma, que é um o inventário ou uma lista de unidades comportamentais que compõem o repertório comportamental de um animal, ou espécie, acompanhado das respectivas descrições morfofuncionais dos comportamentos (FREITAS; NISHIDA, 2006).

Em termos comportamentais, as espécies brasileiras *T. setosus*, restrita à Mata atlântica e *Clyomys bishopi*, endêmica do cerrado, permanecem desconhecidas (BEZERRA; OLIVEIRA, 2013). Takata (2014) realizou a primeira descrição do repertório comportamental de *Trinomys setosus* em cativeiro, de forma comparativa em relação à espécie mais conhecida do gênero (*T. yonenagae*, endêmico da Caatinga). A primeira descrição do repertório comportamental de *T. yonenagae* em cativeiro foi realizada por Manaf & Oliveira (2000) e inclui comportamentos sociais, como o *allogrooming* observado entre os animais do mesmo sexo e entre machos e fêmeas; o *contato naso-auricular*, anterior ao *amontoamento* usado no repouso lado a lado; e o *contato naso-nasal*, que acontece entre dois indivíduos que se aproximam e param lado a lado em contato de corpo inteiro. Comportamentos agonísticos como *perseguição*, *luta* e *ataque* ocorreram pouco tempo após os grupos serem estabelecidos, e tendem a desaparecer; e o *contato naso-anal* intra sexual, que constitui um comportamento social exploratório. Com os grupos já estabelecidos, o *contato naso-anal* tende a ser exibido exclusivamente entre machos e fêmeas; o macho segue a fêmea e tenta montá-la, e a fêmea normalmente foge. *T. yonenagae* possui também um amplo repertório acústico composto de sons vocais (*twitters*, *squeaks*, *clicks* e *growls*) e não vocais, como por ex., o tamborilamento (*foot drumming*), produzido mecanicamente pelo bater no solo com as patas traseiras de 3 a 4 vezes; ocorre em animais mantidos em gaiolas ou colônias em contexto similar a roedores de deserto, durante encontros agonísticos, territoriais ou

acasalamento e pode ter função de proteção contra predação e reconhecimento individual (MANAF; SPINELLI OLIVEIRA, 2000).

Trabalhos posteriores analisaram as diferenças sexuais dos repertórios e as sequências comportamentais de *T. yonenagae* em cativeiro e constataram que os machos exibiam uma frequência muito baixa de comportamentos agressivos e as fêmeas eram mais ativas e exibiam uma maior quantidade de comportamentos de contato (Neves 2004; Rios 2005). A alta tolerância social, a baixa agressividade, os padrões sexuais e vocais relativamente simples e a vida comunal são, para os autores, uma sugestão de que o uso de um sistema complexo de galerias pode ter atuado como um importante fator seletivo em *T. yonenagae* com significado ecológico num contexto de ambiente semiárido (MANAF; SPINELLI OLIVEIRA, 2000). Nesse estudo, o clado formado pelas espécies *T. setosus* e *T. yonenagae* mostrou maior nível de tolerância a coespecíficos, i.e, menor taxa de exibição de comportamentos agonísticos e afiliativos em encontros exclusivamente intra-sexuais, do que *T. minor* (DE FREITAS et al., 2010; FREITAS; EL-HANI; DA ROCHA, 2008).

Existem poucas informações disponíveis na literatura sobre os hábitos da espécie *Clyomys bishopi*. Bueno et al., (2004) e Burda, Honeycutt, et al., (2000) a descrevem apresentando hábitos sociais e coloniais, descrita por esses autores como um agrupamento de indivíduos que constroem seu sistema de tocas próximos uns aos outros. A maioria dos trabalhos sobre a espécie relatam a dificuldade de se estudar o comportamento diretamente pelo fato de ser uma espécie noturna, críptica, fossorial (ou subterrânea) e que vive em tocas. Com uma literatura escassa sobre o comportamento social da espécie, adotamos a mesma metodologia que será utilizada para *T. setosus*, baseada na semelhança de comportamentos que foram visualizados em cativeiro. Nossa principal contribuição neste capítulo é o provimento de informações que aumentem o conhecimento acerca dessas espécies.

Objetivo

O objetivo principal deste capítulo é descrever os comportamentos social de *T. setosus* e *Clyomys bishopi* vivendo em grupo, em cativeiro, e de forma comparativa a *T. yonenagae*.

2. Material e Métodos

Para levantamento dos comportamentos, usamos as filmagens dos grupos descritos e obtidas na seção de “Material e Métodos Gerais”, das espécies *Trinomys setosus* e *Clyomys bishopi*. Ao assistir os vídeos, procuramos identificar as categorias do conhecido etograma de *T. yonenagae* e notando variações em categorias que não correspondiam exatamente ao repertório da espécie irmã.

3. Resultados

Análise dos comportamentos

As categorias utilizadas nesta análise estão descritas na tabela 58. Os comportamentos foram classificados como agonísticos (Agarrar, Atacar, Bater, Encarar e Fugir), de contato e afiliativos (Alocação, Aproximar, Contato-corporal, Contato naso-anal, Contato naso-auricular, Contato naso-caudal, Contato naso-corporal e Contato naso-nasal), reprodutiva (Montar). Consideramos aqui o comportamento “*Tocar com as patas dianteiras*” (MANAF; SPINELLI OLIVEIRA, 2000) como agonístico, pois em todos os casos percebemos que vinha acompanhado posteriormente de alguma briga ou comportamento agonístico, diferentemente de Takata (2014) que o considerou afiliativo. Não foram encontrados os comportamentos: *bater*, *chutar*, *contato naso-caudal*, *encarar* e não encontramos referência quanto ao *agarrar*, em *Trinomys yonenagae*. As ocorrências de comportamentos afiliativos e agonísticos observados em *T. setosus* e *C. bishopi* estão listados na tabela 59, comparados com dados da literatura de *T. yonenagae*.

Tabela 58 - Descrição dos repertórios comportamentais afiliativos e agonísticos de *T. setosus* e *C. bishopi* baseada nos etogramas de *T. yonenagae* (FREITAS et al., 2008; MANAF & SPINELLI OLIVEIRA, 2000; SALDANHA FILHO, 2008) por Takata, 2014 e Cantano (2018)

		<i>T. setosus</i>	<i>C. bishopi</i>	
Comportamento social				
Afiliativo	Descrição			
	Alocatar	Pentear pescoço ou cabeça de outro animal
	Aproximar	Aproximar-se de outro animal
	Contato corporal	Estar parado em contato com outro animal. Geralmente um animal cheira o outro antes de parar em contato, podendo apoiar a cabeça
	Contato naso-anal	Tocar com o focinho a região anal e cheira-la
	Contato naso-auricular	Introduzir o focinho na orelha de outro animal com movimentos vigorosos
	Contato naso-caudal	Aproximar, cheira ou encostar o focinho na cauda do outro animal
	Contato naso-corporal	Tocar com o focinho a região dorsal de outro animal cheira-la
	Contato naso-nasal	Tocar a região nasal de outro animal com o focinho
	Contato naso-lombar	Tocar a região lombar de outro animal com o focinho, boca ou outra região da face
	Tocar com as patas dianteiras	Tocar a cabeça ou tórax de outro animal com as patas dianteiras		X
	Montar (reprodutiva)	Aproximar-se do parceiro colocando as patas dianteiras na parte posterior do outro, seguida ou não de movimentos pélvicos
	Saltitar (?)	Realizar movimentos rápidos das patas posteriores e da região posterior do corpo para cima e para baixo, podendo ocorrer vocalização de choro ou grito trinado		X

“continua”

“continua”

“continuação”		Comportamento social	Descrição	<i>T.setosus</i>	<i>C. bishopi</i>
Agonístico	Agarrar		Agarrar outro animal com as patas dianteiras, permanecendo nessa posição por uns instantes ou empurrando
	Atacar		Aproximar abruptamente de outro animal, podendo ou não mordê-lo
	Avançar		Movimento brusco em direção a outro animal sem contato físico
	Bater		Bater na região lombar ou na cabeça de outro animal com uma ou duas patas dianteiras
	Encarar		Aproximar-se da face de outro animal vagarosamente, parando a uma distância menor que um corpo
	Fugir		Mover-se na direção oposta de um animal que o persegue
	Perseguir		Seguir em alta velocidade
	Morder		Morder outro animal e eventualmente fazendo com que ele fuja
Ilustrações de Takata, 2018				“conclusão”	

Tabela 59 - Ocorrências de comportamentos afiliativos e agonísticos observados em *T. setosus* e *C. bishopi* (neste trabalho) e em *T. yonenagae* (na literatura)

Categoria	Comportamento social	Ocorrência		
		<i>T. setosus</i>	<i>T. yonenagae</i>	<i>C. bishopi</i>
Agonístico	Agarrar	✓	Não observado	✓
	Atacar	✓	✓	✓
	Avançar	✓	✓	✓
	Bater	✓	X	✓
	Chutar	X	X*	Não observado
	Encarar	✓	X	✓
	Fugir	✓	✓	✓
	Perseguir	✓	✓	✓
	Morder	✓	✓	✓
	Alocatar	✓	✓	✓
Afiliativo	Aproximar	✓	✓	✓
	Contato corporal	✓	✓	✓
	Contato naso-anal	✓	✓	✓
	Contato naso-auricular	✓	✓	✓
	Contato naso-caudal	✓	Não observado	✓
	Contato naso-corporal	✓	✓	✓
	Contato naso-nasal	✓	✓	✓
	Contato naso-lombar	✓	✓	✓
	Tocar com as patas dianteiras	✓	✓	Não observado
	Montar (reprodutiva)	✓	✓	✓
	Saltitar (?)	✓	X	Não observado

✓ = ocorre na espécie indicada; X = não ocorre, de acordo com as referências acima e com resultados deste trabalho; **não observado** = não foi citado nas referências consultadas; ? = não se sabe o contexto envolvido para classificar em “tipo” (agonística, afiliativa, reprodutiva, outros). * Não fica claro se o comportamento está presente em *T. yonenagae*, visto que os autores oferecem o etograma a partir de observações de 4 espécies: *Trinomys yonenagae*, *T. iheringi denigratus*, *T. albispinus minor* e *Thrichomys apereioide*. Em Saldanha-filho (2007) o clado que inclui *T. denigratus* e *T. yonenagae* é citado como tendo perdido os comportamentos agonísticos de chutar com uma pata e encarar.

Alguns comportamentos de *T. setosus* não haviam sido descritos no etograma conhecido de *Trinomys yonenagae*, mas não é possível afirmar que eles não façam parte do repertório daquela espécie. Estes comportamentos foram *agarrar*, *bater* e *contato naso-caudal* e estão descritos na tabela 58. Em relação aos comportamentos comuns nas duas espécies, o ataque foi comum em ambos os sexos, no entanto fêmeas atacam com maior frequência do que machos, tanto fêmeas quanto machos no grupo 1 de *T. setosus*. *T. yonenagae* e *T. setosus* descansam em contato de maneira semelhante (Takata, 2014). Aparentemente, a monta nessas espécies se expressam de maneira semelhante.

Entretanto, a ocorrência de monta em *T. setosus* foi muito baixa (Takata, 2014; Cantano, observação pessoal) ocorrendo em nosso Biotério somente nas situações de estro pós-parto. O comportamento naso-anal foi exclusivamente de machos para fêmeas em *T. yonenagae* após estabelecidas os grupos. De acordo com os resultados mostrados no capítulo 2, este comportamento ocorreu com baixa frequência (de 0,5 a 2,6% de todos os comportamentos afiliativos) em todos os grupos de *T. setosus*. No grupo 1 (momento 1) ocorreu somente de forma intrasexual, já no momento 2 (grupo 1') ocorreu de macho para fêmea, de fêmea para macho e entre fêmeas, e no grupo 2 ocorreu de macho para fêmea e de fêmea para macho. Mesmo tendo ocorrido de forma intersexual, devido a sua baixa frequência e como não foi visto nenhuma tentativa de monta pelo macho ou fuga da fêmea após este comportamento ser exibido, optamos por manter este comportamento incluído na categoria de comportamentos afiliativos.

Takata (2014) descreveu um novo comportamento, visto em *T. setosus* que é o saltitar, exibido enquanto o animal emite o choro ou grito trinado. Durante este comportamento, o animal exerce movimentos rápidos das patas posteriores e da região posterior do corpo para cima e para baixo, podendo ser exibida durante a locomoção fásica com a vocalização acompanhando o movimento de “puxar” as patas posteriores para frente. Este comportamento foi emitido por Tina, direcionado para Johnny e correspondeu a primeira apresentação entre esses dois animais: Johnny já estava na gaiola quando Tina foi colocada, ficou imóvel por alguns segundos até que começou a andar e exibiu o comportamento. Outra ocorrência foi no grupo que continha Zac, Meg, Tina e Johnny, após receberem sementes de girassol, os animais estavam interagindo de modo agonístico, disputando as sementes, e Zac estava afastado de todos quando emitiu uma sequência de assobios e entre eles, emitiu o choro trinado ao mesmo tempo em que saltitou (Takata, 2014). O comportamento de tamborilamento (MANAF; SPINELLI OLIVEIRA, 2000) foi observado também em *T. setosus*, sendo possível registrar a ocorrência de pelo menos 4 vezes, sendo 3 delas executada pelo mesmo animal (Charlie) durante situações de manipulação para pesagem, colocação, manutenção do cercado ou situações externas, como por ex., ruído de cortador de grama na área externa ao Biotério. O repertório comportamental encontrado de *T. setosus* quando comparado ao *T. yonenagae* descrito na literatura, são semelhantes: poucos comportamentos diferem, tais como saltitar e bater.

4. Discussão

Reconstruções filogenéticas baseadas em dados moleculares mostraram que *Trinomys yonenagae* divergiu de *T. setosus* há cerca de 8.5 milhões de anos, entre o final do Mioceno e o início do Plioceno (LUCHESE et al., 2018; TAVARES; PESSÔA; SEUÁNEZ, 2015). Podemos dizer então que *T. yonenagae* conservou seu repertório comportamental, em relação a *T. setosus*. Seria esperado uma taxa de afiliação em *T. setosus* semelhante a *T. yonenagae*, pela proximidade filogenética, o que foi confirmada (ver Capítulo 2). Embora a literatura indica uma taxa intermediária à *T. yonenagae* e *T. albispinus/iheringhi* (FREITAS; EL-HANI; DA ROCHA, 2008) os indivíduos estão juntos a maior parte do tempo, inclusive durante atividades de forrageio, alimentação e descanso.

O repertório comportamental encontrado de *T. setosus* quando comparado ao *T. yonenagae* descrito na literatura, é muito semelhante, com alguns poucos comportamentos que diferem, tais como saltitar e bater. Essas diferenças poderiam ter relação com o tipo de ambiente em que vivem. Por exemplo, em *T. yonenagae* a locomoção saltatorial e fásica facilita o deslocamento na areia. O saltitar em *T. setosus*, como foi exibida juntamente com vocalizações nos leva a considerar que possivelmente este comportamento tenha uma função de alarme e de proteção do grupo. Além disso, sugerimos que tenha papel na intimidação de predadores ou competidores, como o *chirrup* ou *song* de *Cavia* (BAKLOVÁ; BARANYIOVÁ; ŠIMÁNKOVÁ, 2016; MONTICELLI, 2000). O comportamento de tamborilamento em *T. setosus* teria mantido sua função adaptativa, como sugerida em *T. yonenagae*, o que pode variar é a frequência e intensidade do bater as patas, devido a diferenças nos ambientes. Como *T. setosus* habita ambiente florestado, talvez tenha outros comportamentos com diferentes funções, mas que são compartilhadas pelo grupo irmão da Caatinga. Este comportamento sugere que seja uma intimidação à predador ou coespecífico competidor (BAKLOVÁ; BARANYIOVÁ; ŠIMÁNKOVÁ, 2016).

Associamos o saltitar a um contexto de cortejo, dado que o vimos semelhante à monta e que, além disso, os movimentos e emissão da vocalização lembram a exibição de corte (rumba) e o chamado de corte, *purr*, respectivamente, dos preás e cobaias (*Cavia*) (MONTICELLI, 2000). Ao compararmos a rumba com o saltitar ambos envolvem a movimentação ritmada do quadril, mas em saltitar ela não é lateral e sim dorso-ventral, com movimentos curtos e rápidos; além disso, em ambas as patas posteriores são

levantadas do solo e as vocalizações que acompanham as exhibições (choro trinado e *purr*), tem caráter pulsado e ritmo que acompanham os movimentos. Em *T. yonenagae* foi descrito uma exibição chamada de *foot-tapping* (MANAF; SPINELLI OLIVEIRA, 2000), relacionada ao cortejo, exibida por machos muito excitados e que antecede tentativas de monta. Contudo, o *foot-tapping* é feito levantando-se e abaixando-se de volta ao solo as patas dianteiras, e não as traseiras.

Em Saldanha Filho (2008), o clado que inclui *T. setosus* e *T. yonenagae* é citado como tendo perdido os comportamentos agonísticos de *chutar* e *encarar*. O repertório comportamental de *T. setosus* mostrou-se semelhante ao da espécie irmã, *Trinomys yonenagae*. Comparados com os comportamentos descritos por Manaf & Spinelli Oliveira (2000), Freitas et al. (2008) e Saldanha Filho (2008), todos os comportamentos do etograma apresentado aqui foram exibidos por *T. setosus*, exceto o bater, o contato naso-caudal e o encarar.

Alternativamente, e com base em Eisenberg, (1967), sobre a manutenção de repertórios entre espécies do mesmo gênero, é possível que esses comportamentos simplesmente não tenham sido notados ou exibidos em cativeiro por *T. yonenagae*, mas que façam parte também do repertório daquela espécie. Isso foi visto em *Cavia aperea* e *C. porcellus* separados por um processo de domesticação de pelos menos 8 mil anos (KÜNZL; SACHSER, 1999; ROOD, 1972).

Em relação ao repertório comportamental encontrado em *Clyomys bishopi*, os comportamentos agonísticos foram de agarrar, atacar, avançar, bater, encarar, fugir, perseguir e morder. E os afiliativos, foram alocatar, aproximar, contato-corporal, contato naso-anal, contato naso-auricular, contato naso-caudal, contato naso-corporal, contato naso-nasal, contato naso-lombar e monta. Comparado com os *Trinomys*, *Clyomys* só não exibiu comportamento agonístico de chutar, e dos afiliativos tocar com as patas dianteiras, e saltitar (descrito para *T. setosus*).

3. Considerações Finais

Nosso trabalho é pioneiro no estudo de roedores silvestres, utilizando a abordagem de redes sociais. A relevância do ambiente em cativeiro para este tipo de trabalho está relacionada com o detalhamento de visualização das interações e associações; assim como a vantagem de marcação individual, acesso a todos os animais durante o estudo e a registros do Biotério. Assim, os resultados aqui apresentados trazem uma fundamentação inédita não apenas para o conhecimento do comportamento social das espécies estudadas, mas também para uma abordagem comparativa entre tais grupos de roedores.

Reconhecemos que nosso grupo de *Trinomys setosus*, o grupo 1 é composto por indivíduos que constituem uma família (alguns indivíduos capturados, Meg e seus filhotes) e que podemos considerar como uma estrutura social familiar, já que contém animais aparentados, nos diferentes momentos analisados. O nosso trabalho possibilitou união de *Clyomys bishopi*, que foram capturados em 2011, mas até então viviam em Biotério em gaiolas separadas, pois acreditava-se que a espécie era solitária. Isso mostra que nossos resultados trouxeram também avanços no que concerne ao bem-estar de indivíduos de *Trinomys setosus* em cativeiro: ao conhecer a espécie em termos de tolerância social, afiliação e riscos de agonismo, pode-se embasar nesse conhecimento decisões sobre como mantê-los em cativeiro (em biotérios, zoológicos, etc.).

Abaixo, elencamos em tópicos as demais conclusões e contribuições que consideramos mais importantes de todos os cinco capítulos componentes dessa tese:

Separamos em tópicos, as principais conclusões e contribuições que trouxemos com este trabalho, abaixo:

*Em cativeiro, *Trinomys setosus* realiza frequentemente o comportamento de amontoamento, descansando em contato, enquanto que *Clyomys bishopi* raramente o faz.

*Foram encontradas associações preferenciais de curto e longo prazo, em *T. setosus* (exceto para G1, que só teve a de curto prazo), e de curto prazo para *C. bishopi*, e altos índices de afiliação, maiores em *T. setosus* (em *C. bishopi* houve igual proporção de afiliativos e agonísticos). *C. bishopi* é, no entanto, socialmente menos tolerante do que *T. setosus*, e não parece tender a um sistema de acasalamento monogâmica nem poligínica. Os animais parecem ter hábitos de vida mais individuais, com dominação de fêmeas em relação a machos. *C. bishopi* tem nível de socialidade mais baixo (nível 2 de

Lee (1994) reunindo-se apenas para as atividades fora do momento de descanso), e as fêmeas são ainda menos tolerantes do que os machos.

*Em *Trinomys setosus*, há estro pós-parto, como se esperava com base em *T. yonenagae* e acreditamos haver algum mecanismo de supressão de estro que precisa ser melhor investigado. Três fêmeas engravidaram, cada uma em um momento, nunca sobreposto (Fanny, antes de Meg, e Tina após separação de Meg). Nas gestações de Meg não houve multipaternidade, ou seja, seus dois filhotes foram sempre do mesmo macho. E, embora a fêmea associe-se preferencialmente com um macho (o que poderia ser visto como monogamia social), não há monogamia reprodutiva: a fêmea não escolheu sempre o mesmo macho em todas as vezes em que engravidou, sugerindo uma estratégia promíscua de acasalamento por parte da fêmea. Em *C. bishopi* os machos não parecem exercer defesa de parceira sexual nem formação de vínculo após a cópula, sugerindo uma estratégia promíscua de acasalamento.

*O repertório comportamental para as espécies *T. setosus* e *C. bishopi* manteve-se semelhante ao já descrito para *T. yonenagae*, apenas com algumas diferenças nos comportamentos de saltitar, e bater.

4. REFERÊNCIAS ¹

- ABBOTT, D. H. Behavioral and physiological suppression of fertility in subordinate marmoset monkeys. **American Journal of Primatology**, v. 6, n. 3, p. 169–186, 1984.
- ABBOTT, D. H. Behaviourally mediated suppression of reproduction in female primates. **Journal of Zoology**, v. 213, n. 3, p. 455–470, nov. 1987.
- ADKINS, R. M.; WALTON, A. H.; HONEYCUTT, R. L. Higher-level systematics of rodents and divergence time estimates based on two congruent nuclear genes. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 26, n. 3, p. 409–420, 1 mar. 2003.
- ADRIAN, O. et al. Paternal behaviour in wild guinea pigs: A comparative study in three closely related species with different social and mating systems. **Journal of Zoology**, v. 265, n. 1, p. 97–105, 2005.
- ADRIAN, O. et al. Female influences on pair formation, reproduction and male stress responses in a monogamous cavy (Galea monasteriensis). **Hormones and Behavior**, v. 53, n. 3, p. 403–412, 2008.
- ADRIAN, O.; SACHSER, N. Diversity of social and mating systems in caviids: a review. **Journal of Mammalogy**, v. 92, n. 1, p. 39–53, 2011.
- AGRIZZI, J. Filogeografia comparada de espécies de Trinomys (Rodentia : Echimyidae) na região central da Mata Atlântica Filogeografia comparada de espécies de Trinomys (Rodentia : Echimyidae) na região central da Mata Atlântica Juliander Agrizzi. 2013.
- ALBERS, P. C. H.; TIMMERMAN, P. J. A.; VOSSEN, J. M. H. Is maternal behavior correlated with later explorative behavior of young guinea pigs (Cavia aperea f. porcellus)? **Acta ethologica**, v. 2, n. 2, p. 91–96, 12 maio 2000.
- ALCOCK, J. **Comportamento animal: uma abordagem evolutiva**. [s.l.] Artmed editora, 2016.
- ALTMANN, J. Observational Study of Behavior: Sampling Methods. **Behaviour**, v. 49, n. 3, p. 227–266, 1 jan. 1974.
- ARANTES, A. C. R. Avaliação do status taxonômico e análise populacional de Clyomys bishopi, um roedor endêmico dos Cerrados do estado de São Paulo. p. 67 p., 2011.
- ARMITAGE, K. B. Sociality as a life-history tactic of ground squirrels. **Oecologia**, v. 48, n. 1, p. 36–49, fev. 1981.
- ARMOND, T. Filogeografia e delimitação de espécies do gênero Clyomys (Rodentia : Echimyidae). 15 jul. 2016.
- ARNOLD, G. W.; WALLACE, S. R.; REA, W. A. Associations between individuals

¹De acordo com a Associação Brasileira de Normas Técnicas (ABNT NBR 6023)

and home-range behaviour in natural flocks of three breeds of domestic sheep. **Applied Animal Ethology**, v. 7, n. 3, p. 239–257, 1 jun. 1981.

ATTIAS, N. et al. Potential distribution and new records of *Trinomys* species Rodentia: Echimyidae) in the state of Rio de Janeiro. **Zoologia (Curitiba)**, v. 26, n. 2, p. 305–315, jun. 2009.

BAKLOVÁ, A.; BARANYIOVÁ, E.; ŠIMÁNKOVÁ, H. Antipredator behaviour of domestic guinea pigs (*Cavia porcellus*). **Acta Veterinaria Brno**, v. 85, n. 3, p. 293–301, 10 out. 2016.

BARBOSA, A. T. Aumento do Repertório Acústico e da Socialidade : um Estudo com Roedores Equimiídeos. 2008.

BARROS, R. C. . et al. Regulation of breathing and body temperature of a burrowing rodent during hypoxic–hypercapnia. **Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology**, v. 138, n. 1, p. 97–104, 1 maio 2004.

BARROS, R. C. H. et al. Respiratory and metabolic responses of the spiny rats *Proechimys yonenagae* and *P. iheringi* to CO₂. **Respiration Physiology**, v. 111, n. 2, p. 223–231, 1 fev. 1998.

BATALHA, M. A. O cerrado não é um bioma. **Biota Neotropica**, v. 11, n. 1, p. 21–24, 2011.

BEACHAM, J. Models of Dominance Hierarchy Formation: Effects of Prior Experience and Intrinsic Traits. **Behaviour**, v. 140, n. 10, p. 1275–1303, 2003.

BEEHNER, J. C.; LU, A. Reproductive suppression in female primates: A review. **Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews**, v. 22, n. 5, p. 226–238, set. 2013.

BEGALL, S.; BURDA, H.; GALLARDO, M. H. Reproduction, Postnatal Development, and Growth of Social Coruros, *Spalacopus cyanus* (Rodentia: Octodontidae), from Chile. **Journal of Mammalogy**, v. 80, n. 1, p. 210–217, 16 fev. 1999.

BEGALL, S.; BURDA, H.; SCHLEICH, C. E. Subterranean Rodents: News from Underground. In: **Subterranean Rodents**. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 2007. p. 3–9.

BEJDER, L.; FLETCHER, D.; BRÄGER, S. A method for testing association patterns of social animals. **Animal Behaviour**, v. 56, n. 3, p. 719–725, 1998.

BEZERRA, A. M. R.; DE OLIVEIRA, J. A. Taxonomic implications of cranial morphometric variation in the genus *Clyomys* Thomas, 1916 (Rodentia: Echimyidae). **Journal of Mammalogy**, v. 91, n. 1, p. 260–272, 17 fev. 2010.

BEZERRA, A. M. R.; DE OLIVEIRA, J. A.; BONVICINO, C. R. *Clyomys laticeps* (Rodentia: Echimyidae). **Mammalian Species**, v. 48, n. 938, p. 80–93, 2016.

BEZERRA, A. M. R.; OLIVEIRA, J. A. Variação geográfica na morfologia fállica em *Clyomys laticeps* (Thomas, 1909) (Rodentia, Echimyidae, Eumysopinae). 2013.

BISHOP, I. R. AN ANNOTATED LIST OF CAVIOMORPH RODENTS COLLECTED IN NORTH-EASTERN MATO GROSSO BRAZIL. **Mammalia**, v. 38, n. 3, p. 489–502, 1974.

BONACICH, P. Power and Centrality: A Family of Measures. **American Journal of Sociology**, v. 92, n. 5, p. 1170–1182, 15 mar. 1987.

BORGATTI, S. P. NetDraw: Graph visualization software. **Harvard: Analytic Technologies**, 2002.

BORGATTI, S. P.; EVERETT, M. G.; FREEMAN, L. C. Ucinet for Windows: Software for social network analysis. 2002.

BORGATTI, S. P.; EVERETT, M. G.; JOHNSON, J. C. **Analyzing social networks**. [s.l.] Sage, 2013.

BRENT, L. J. N.; LEHMANN, J.; RAMOS-FERNÁNDEZ, G. Social network analysis in the study of nonhuman primates: A historical perspective. **American Journal of Primatology**, v. 73, n. 8, p. 720–730, 2011.

BRIDGE, P. D. **Classification In Fry JC, editor.(Ed.), Biological data analysis: A practical approach (pp. 219–242)**Oxford, UK: Oxford University Press, , 1993.

BUENO, A. DE A. et al. Association og the “IUCN vulnarable” spiny rat clyomys bishopi (Rodentia:Echimyidae) with palm trees and armadillo burrows in southeastern Brazil. **Revista Biol. Trop.**, v. 52, n. 4, p. 1009–1011, 2004.

BURDA, H. et al. Are naked mole-rats eusocial and if so, why? **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 47, n. 5, p. 293–303, 2000.

BUTYNSKI, T. M. Harem-male replacement and infanticide in the blue monkey (*Cercopithecus mitus stuhlmanni*) in the Kibale Forest, Uganda. **American Journal of Primatology**, v. 3, n. 1–4, p. 1–22, 1982.

CAIRNS, S. J.; SCHWAGER, S. J. A comparison of association indices. **Animal Behaviour**, v. 35, n. 5, p. 1454–1469, 1987.

CANTANO, L. M. R. . et al. **Meg e Tina: um caso de dominância social com supressão de estro em *Trinomys setosus*?** Belém, PA: Encontro Anual de Etologia, 2015

CARTER, C. S.; GETZ, L. L. **Monogamy and the Prairie Vole****Scientific American**, a division of Nature America, Inc., , 1993. Disponível em: <<https://www.jstor.org/stable/24941514>>. Acesso em: 20 jul. 2018

CHISTIAKOV, D. A.; HELLEMANS, B.; VOLCKAERT, F. A. M. Microsatellites and their genomic distribution, evolution, function and applications: A review with special

reference to fish genetics. **Aquaculture**, v. 255, n. 1–4, p. 1–29, 31 maio 2006.

CLARKE, F. M.; MIETHE, G. H.; BENNETT, N. C. Reproductive suppression in female Damaraland mole-rats *Cryptomys damarensis*: dominant control or self-restraint? **Proceedings. Biological sciences**, v. 268, n. 1470, p. 899–909, 7 maio 2001.

CLUTTON-BROCK, T. H.; HARVEY, P. H. Mammals, resources and reproductive strategies. **Nature**, v. 273, p. 191, 18 maio 1978.

CLUTTON-BROCK, T. H.; HUCHARD, E. Social competition and selection in males and females. **Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences**, v. 368, n. 1631, p. 20130074, 5 dez. 2013.

CONGDON, E. Natal dispersal and new group formation in capybaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*) in a seasonally flooded savanna of Venezuela. **Dissertations**, 21 dez. 2007.

CONTRERAS, J. R.; ROIG, V. Observaciones sobre la organización social, la ecología y la estructura de los hábitáculos de *Microcavia australis australis* en Ñacuñán, Provincia de Mendoza. **Ecosur**, v. 5, n. 10, p. 191–199, 1978.

CREEL, S. et al. Behavioural and endocrine mechanisms of reproductive suppression in Serengeti dwarf mongooses. **Animal Behaviour**, v. 43, n. 2, p. 231–245, 1 fev. 1992.

CREEL, S. Social dominance and stress hormones. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 16, n. 9, p. 491–497, 1 set. 2001.

CREEL, S. R.; WASER, P. M. Failures of reproductive suppression in dwarf mongooses (*Helogale parvula*): accident or adaptation? **Behavioral Ecology**, v. 2, n. 1, p. 7–15, 1 mar. 1991.

CREEL, S. R.; WASER, P. M. Variation in reproductive suppression among dwarf mongooses: Interplay between mechanisms and evolution. In: **Cooperative breeding in mammals**. [s.l.] Cambridge University Press, Cambridge, 1997. p. 150–170.

CROFT, D. P. et al. Assortative interactions and social networks in fish. **Oecologia**, v. 143, n. 2, p. 211–219, 2005.

CROOK, J. H. Social organization and the environment: Aspects of contemporary social ethology. **Animal Behaviour**, v. 18, n. PART 2, p. 197–209, 1970.

CROOK, J. H.; GARTLAN, J. S. Evolution of Primate Societies. **Nature**, v. 210, n. 5042, p. 1200–1203, 18 jun. 1966.

D'AMATO, F. R. et al. Mating season influence on allogrooming in a confined group of Japanese macaques: A quantitative analysis. **Primates**, v. 23, n. 2, p. 220–232, abr. 1982.

D'ERCHIA, A. M. et al. The guinea-pig is not a rodent. **Nature**, v. 381, n. 6583, p. 597–600, 13 jun. 1996.

DAVID, H. A. (HERBERT A. **The method of paired comparisons**. [s.l.] C. Griffin, 1988.

DAVIES, N. B. (NICHOLAS B. .; KREBS, J. R. (JOHN R. .; WEST, S. A. **An introduction to behavioural ecology**. [s.l.] Wiley-Blackwell, 2012.

DAVIS, G. T. et al. Octodon degus kin and social structure. **Journal of Mammalogy**, v. 97, n. 2, p. 361–372, 2016.

DE FREITAS, J. N. S. et al. Affiliation in the social interactions in captivity of the torch tail rat, *Trinomys yonenagae* (Rodentia: Echimyidae). **Journal of Ethology**, v. 28, n. 1, p. 105–112, 1 jan. 2010.

DE VRIES, H. An improved test of linearity in dominance hierarchies containing unknown or tied relationships. **Animal Behaviour**, v. 50, n. 5, p. 1375–1389, 1995.

DE VRIES, H.; STEVENS, J. M. G.; VERVAECKE, H. Measuring and testing the steepness of dominance hierarchies. **Animal Behaviour**, v. 71, n. 3, p. 585–592, 2006.

DEBRY, R. W.; SULLIVAN, J. Identifying Conflicting Signal in a Multigene Analysis Reveals a Highly Resolved Tree: The Phylogeny of Rodentia (Mammalia). **Systematic Biology**, v. 52, n. 5, p. 604–617, 1 out. 2003.

DECANINI, D. P. Socialidade em Sagüis do Cerrado (*Callithrix penicillata*): Estratégias comportamentais nas relações intra e intergrupo. p. 84, 2006.

DIETZ, J. M. Ecology and social organization of the maned wolf (*Chrysocyon brachyurus*). **Smithsonian Contributions to Zoology**, n. 392, p. 1–51, 1984.

DITTUS, W. P. J. The Social Regulation of Population Density and Age-Sex Distribution in the Tamarin Monkey. **Behaviour**, v. 63, n. 3, p. 281–322, 1 jan. 1977.

DOBSON, F. S. et al. Breeding Groups and Gene Dynamics in a Socially Structured Population of Prairie Dogs. **Journal of Mammalogy**, v. 79, n. 3, p. 671, 21 ago. 1998.

DREWS, C. The Concept and Definition of Dominance in Animal Behaviour. **Behaviour**, v. 125, n. 3, p. 283–313, 1 jan. 1993.

DURRELL, J. L. et al. Do pigs form preferential associations? **Applied Animal Behaviour Science**, v. 89, n. 1–2, p. 41–52, 2004.

EBENSPERGER, L. et al. Communal nesting and kinship in degus (*Octodon degus*). **Naturwissenschaften**, v. 91, n. 8, p. 391–395, 15 ago. 2004.

EBENSPERGER, L. A. Strategies and counterstrategies to infanticide in mammals. **Biological Reviews**, v. 73, n. 3, p. 321–346, 1998.

EBENSPERGER, L. A. A review of the evolutionary causes of rodent group-living. **Acta Theriologica**, v. 46, n. 2, p. 115–144, jun. 2001.

EBENSPERGER, L. A. et al. Mean ecological conditions modulate the effects of group living and communal rearing on offspring production and survival. **Behavioral Ecology**, v. 25, n. 4, p. 862–870, 2014.

EBENSPERGER, L. A.; BLUMSTEIN, D. T. Sociality in New World hystricognath rodents is linked to predators and burrow digging. **Behavioral Ecology**, v. 17, n. 3, p. 410–418, 2006.

EBENSPERGER, L. A.; BOZINOVIC, F. Communal burrowing in the hystricognath rodent, *Octodon degus*: A benefit of sociality? **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 47, n. 5, p. 365–369, 2000.

EBENSPERGER, L. A.; HAYES, L. D. An integrative view of caviomorph social behavior. **Sociobiology of Caviomorph Rodents: An Integrative Approach**, n. March, p. 326–355, 2016a.

EBENSPERGER, L. A.; HAYES, L. D. Causes and evolution of group-living. **Sociobiology of Caviomorph Rodents**, n. March, p. 173–200, 2016b.

EBENSPERGER, L. A.; HURTADO, M. J.; LEÓN, C. An experimental examination of the consequences of communal versus solitary breeding on maternal condition and the early postnatal growth and survival of degu, *Octodon degus*, pups. **Animal Behaviour**, v. 73, n. 1, p. 185–194, 2007.

EISENBERG, J. F. A comparative study of rodent ethology with emphasis on evolution of social behavior, I. **Proceedings of the United States National Museum**, 1967.

EISENBERG, J. F. The function and motivational basis of hystricomorph vocalizations. **Symposia of the Zoological Society of London.**, 1974.

EISENBERG, J. F.; MUCKENHIRN, N. A.; RUDRAN, R. The relation between ecology and social structure in primates. **Science**, v. 176, n. 4037, p. 863–873, 1972.

EISENBERG, J. F.; REDFORD, K. H. The contemporary mammalian fauna. **Mammals of the Neotropics. In: The central Neotropics: Ecuador, Peru, Bolivia, Brazil**, v. 3, p. 49–522, 1999.

ELWOOD, R. W. (1992). Pup-cannibalism in rodents: cause and consequences. In *Cannibalism: Ecology and Evolution among Diverse Taxa*. **Oxford University Press, Oxford**, p. 299–322, 1992.

EMMONS, L.; FEER, F. Neotropical rainforest mammals: a field guide. 1997.

EPPLÉ, G.; KATZ, Y. Social influences on first reproductive success and related behaviors in the saddle-back tamarin (*Saguinus fuscicollis*, callitrichidae). **International Journal of Primatology**, v. 1, n. 2, p. 171–183, jun. 1980.

EPPLEY, T. M. et al. Huddling is more important than rest site selection for thermoregulation in southern bamboo lemurs. **Animal Behaviour**, v. 127, p. 153–161, 1 maio 2017.

ESTEVAM, C.; ALMEIDA, D. P. Carolina Estevam de Pinho Almeida. 2008.

FABRE, P.-H. et al. Diversification of South American spiny rats (Echimyidae): a multigene phylogenetic approach. **Zoologica Scripta**, v. 42, n. 2, p. 117–134, mar. 2013.

FABRE, P.-H. et al. Mitogenomic phylogeny, diversification, and biogeography of South American spiny rats. **Molecular Biology and Evolution**, v. 34, n. 3, p. msw261, 25 dez. 2016.

FABRE, P. H. et al. Rodents of the Caribbean: origin and diversification of hutias unravelled by next-generation museomics. **Biology letters**, 10(7), 20140266, 2014.

FARINE, D. R.; WHITEHEAD, H. Constructing, conducting and interpreting animal social network analysis. **Journal of Animal Ecology**, v. 84, n. 5, p. 1144–1163, 2015.

FAULKES, C. G. et al. Hormonal and behavioral aspects of reproductive suppression in female naked mole-rats. **The biology of the naked mole-rat**, p. 426–445, 1991.

FAULKES, C. G.; ABBOTT, D. H.; JARVIS, J. U. Social suppression of ovarian cyclicity in captive and wild colonies of naked mole-rats, *Heterocephalus glaber*. **Journal of reproduction and fertility**, v. 88, n. 2, p. 559–568, 1990.

FEDIGAN, L. M. Dominance and reproductive success in primates. **American Journal of Physical Anthropology**, v. 26, n. S1, p. 91–129, 1983.

FERNÁNDEZ-VARGAS, M.; PHELPS, S. M.; TANG-MARTÍNEZ, Z. Singing, allogrooming, and allomarking behaviour during inter- and intra-sexual encounters in the Neotropical short-tailed singing mouse (*Scotinomys teguina*). **Behaviour**, v. 148, n. 8, p. 945–965, 1 ago. 2011.

FERRANDO, C. P. R.; LEINER, N. O. Above-ground activity patterns of the semi-fossorial spiny rat *Clyomys laticeps*. **Ethology Ecology & Evolution**, v. 30, n. 4, p. 373–383, 4 jul. 2018.

FLACK, J. C. et al. Policing stabilizes construction of social niches in primates. **Nature**, v. 439, n. 7075, p. 426–429, 2006.

FLACK, J. C.; KRAKAUER, D. C. Encoding power in communication networks. **The American naturalist**, v. 168, n. 3, p. E87–102, 17 set. 2006.

FOSTER, E. A. et al. Social network correlates of food availability in an endangered population of killer whales, *Orcinus orca*. **Animal Behaviour**, v. 83, n. 3, p. 731–736, 2012.

FRANCESCOLI, G. A preliminary report on the acoustic communication in uruguayan ctenomys (rodentia, octodontidae): Basic sound types. **Bioacoustics**, v. 10, n. 2–3, p. 203–218, 1999.

FRANCESCOLI, G. .; QUIRICI, V. Two different vocalization patterns in *Ctenomys*

(Rodentia, Ctenomyidae) territorial signals | Dos patrones diferentes de vocalización en señales territoriales de *Ctenomys* (Rodentia, Ctenomyidae). **Mastozoología Neotropical**, 2010.

FRANKHAM, R. Where are we in conservation genetics and where do we need to go? **Conservation Genetics**, v. 11, n. 2, p. 661–663, 1 abr. 2009.

FRANKHAM, R. Challenges and opportunities of genetic approaches to biological conservation. **Biological Conservation**, v. 143, n. 9, p. 1919–1927, 2010.

FRANKHAM, R.; BRISCOE, D.; BALLOU, J. Introduction to conservation genetics. 2002.

FREITAS, E. G. DE; NISHIDA, S. M. Métodos de estudo do comportamento animal. **Yamamoto ME, Volpato GL. Comportamento Animal. EdUFRN, Natal**, 2006.

FREITAS, J. N. S. DE. Neuroecologia na ordem Rodentia: aspectos da cognição espacial em ratos-de-espinho e a evolução da encefalização Jorge Nei Silva de Freitas. 2013.

FREITAS, J. N. S.; EL-HANI, C. N.; DA ROCHA, P. L. B. Affiliation in Four Echimyid Rodent Species based on Intrasexual Dyadic Encounters: Evolutionary Implications. **Ethology**, v. 114, n. 4, p. 389–397, abr. 2008.

GAINES, M. S.; MCCLENAGHAN, L. R. Dispersal in Small Mammals. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 11, n. 1, p. 163–196, 28 nov. 1980.

GALEWSKI, T. et al. Ecomorphological diversification among South American spiny rats (Rodentia; Echimyidae): A phylogenetic and chronological approach. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 34, n. 3, p. 601–615, 2005.

GANSLOSSER, U.; WEHNELT, S. Juvenile development as part of the extraordinary social system of the Mara Dolichotis patagonum (Rodentia : Caviidae). **Mammalia**, v. 61, n. 1, p. 3–16, 1997.

GILBERT, C. et al. One for all and all for one: The energetic benefits of huddling in endotherms. **Biological Reviews**, v. 85, n. 3, p. 545–569, 2010.

GREENWOOD, P. J. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. **Animal Behaviour**, v. 28, n. 4, p. 1140–1162, 1980.

GRUETER, C. C. et al. Grooming and group cohesion in primates: Implications for the evolution of language. **Evolution and Human Behavior**, v. 34, n. 1, p. 61–68, 2013.

GUICHÓN, M. L. et al. SOCIAL BEHAVIOR AND GROUP FORMATION IN THE COYPU (MYOCASTOR COYPUS) IN THE ARGENTINEAN PAMPAS. **Journal of Mammalogy**, v. 84, n. 1, p. 254–262, 28 fev. 2003.

HAIGH, G. R.; CUSHING, B. S.; BRONSON, F. H. A Novel Postcopulatory Block of Reproduction in White-Footed Mice1. **Biology of Reproduction**, v. 38, n. 3, p. 623–

626, 1 abr. 1988.

HAIM, A.; VAN AARDE, R. .; SKINNER, J. . Burrowing and huddling in newborn porcupine: The effect on thermoregulation. **Physiology & Behavior**, v. 52, n. 2, p. 247–250, 1 ago. 1992.

HANNEMAN, R. A.; RIDDLE, M. **Introduction to social network methods** University of California Riverside, , 2005.

HAUSFATER, G. Infanticide in langurs: strategies, counterstrategies, and parameter values. **Infanticide: comparative and evolutionary perspectives**, 1984.

HEMELRIJK, C. K. An individual-orientated model of the emergence of despotic and egalitarian societies. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 266, n. 1417, p. 361–369, 22 fev. 1999.

HINDE, R. A. Interactions, Relationships and Social Structure. **Man**, v. 11, n. 1, p. 1, mar. 1976.

HINDE, R. A. **Primate Social Relationships, an Integrated Approach**. Blackwell Scientific Publications, Oxford. [s.l.] Sinauer Associates, 1983.

HOHOFF, C. et al. Monogamy in a new species of wild guinea pigs (*Galea* sp.). **Naturwissenschaften**, v. 89, n. 10, p. 462–465, 2002.

HRDY, S. B. Male-male competition and infanticide among the langurs (*Presbytis entellus*) of Abu, Rajasthan. **Folia primatologica; international journal of primatology**, v. 22, n. 1, p. 19–58, 1974.

HRDY, S. B. Infanticide as a primate reproductive strategy. **American Scientist**, v. 65, n. 1, p. 40–49, 1977.

HRDY, S. B. Infanticide among animals: A review, classification, and examination of the implications for the reproductive strategies of females. **Ethology and Sociobiology**, v. 1, n. 1, p. 13–40, 1 out. 1979.

HUTCHINS, M.; BARASH, D. P. Primates, 17(2) : 145-150,. v. 17, n. April, p. 145–146, 1976.

IACK-XIMENES, G. E. Revisão de *Trinomys* Thomas, 1921 (Rodentia: Echimyidae). **Universidade de São Paulo, São Paulo**, 2005.

ILANY, A. et al. Structural balance in the social networks of a wild mammal. **Animal Behaviour**, v. 85, n. 6, p. 1397–1405, 2013.

INSEL, T. R.; WINSLOW, J. T. Serotonin and neuropeptides in affiliative behaviors. **Biological Psychiatry**, v. 44, n. 3, p. 207–219, 1 ago. 1998.

IZAR, P. **Análise da estrutura social de um grupo de macacos-prego (*Cebus apella*) em condições de semi-cativeiro**, 1994.

IZAR, P.; FERREIRA, R. G.; SATO, T. Describing the organization of dominance relationships by dominance-directed tree method. **American Journal of Primatology**, v. 68, n. 2, p. 189–207, fev. 2006.

JANSON, C. H. Food Competition in Brown Capuchin Monkeys (*Cebus Apella*): Quantitative Effects of Group Size and Tree Productivity. **Behaviour**, v. 105, n. 1, p. 53–76, 1 jan. 1988.

KALINOWSKI, S. T.; WAGNER, A. P.; TAPER, M. L. ML-RELATE: A computer program for maximum likelihood estimation of relatedness and relationship. **Molecular Ecology Notes**, v. 6, n. 2, p. 576–579, jun. 2006.

KAPPELER, P. M.; VAN SCHAIK, C. P. Evolution of Primate Social Systems. **International Journal of Primatology**, v. 23, n. 4, p. 707–740, 2002.

KEARSE, M. et al. Geneious Basic: An integrated and extendable desktop software platform for the organization and analysis of sequence data. **Bioinformatics**, v. 28, n. 12, p. 1647–1649, 15 jun. 2012.

KEIL, A.; EPPLEN, J. T.; SACHSER, N. Reproductive Success of Males in the Promiscuous-Mating Yellow-Toothed Cavy (*Galea musteloides*). **Journal of Mammalogy**, v. 80, n. 4, p. 1257–1263, 6 dez. 1999.

KERTH, G.; PERONY, N.; SCHWEITZER, F. Bats are able to maintain long-term social relationships despite the high fission-fusion dynamics of their groups. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 278, n. 1719, p. 2761–2767, 2011.

KJER, K. M.; HONEYCUTT, R. L. Site specific rates of mitochondrial genomes and the phylogeny of eutheria. **BMC Evolutionary Biology**, v. 7, n. 1, p. 8, 25 jan. 2007.

KLEIMAN, D. G. Patterns of behaviour in hystricomorph rodents. **Symposia of the Zoological Society of London**, 1974.

KRAUSE, J.; RUXTON, G. D. **Living in groups**. [s.l.] Oxford University Press, 2002.

KÜNKELE, J.; HOECK, H. N. Communal suckling in the cavy *Galea musteloides*. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 37, n. 6, p. 385–391, dez. 1995.

KÜNZL, C.; SACHSER, N. The Behavioral Endocrinology of Domestication: A Comparison between the Domestic Guinea Pig (*Cavia aperea*.porcellus) and Its Wild Ancestor, the Cavy (*Cavia aperea*). **Hormones and Behavior**, v. 35, n. 1, p. 28–37, 1 fev. 1999.

KUTSUKAKE, N.; CLUTTON-BROCK, T. H. Social functions of allogrooming in cooperatively breeding meerkats. **Animal Behaviour**, v. 72, n. 5, p. 1059–1068, 1 nov. 2006.

LACEY, E. A. Microsatellite variation in solitary and social tuco-tucos: Molecular properties and population dynamics. **Heredity**, v. 86, n. 5, p. 628–637, 2001.

LACEY, E. A. Sociality reduces individual direct fitness in a communally breeding rodent, the colonial tuco-tuco (*Ctenomys sociabilis*). **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 56, n. 5, p. 449–457, 16 set. 2004.

LACEY, E. A.; BRAUDE, S. H.; WIECZOREK, J. R. Burrow Sharing by Colonial Tuco-Tucos (*Ctenomys sociabilis*). **Journal of Mammalogy**, v. 78, n. 2, p. 556–562, 21 maio 1997.

LACEY, E. A.; BRAUDE, S. H.; WIECZOREK, J. R. Burrow Sharing By Colonial Tuco-Tucos (*Ctenomys Sociabilis*). **Journal of Mammalogy**, v. 78, n. 2, p. 556–562, 21 maio 2014.

LACEY, E. A.; EBENSPERGER, L. A. Social Structure in Octodontid and Ctenomyid Rodents. **Rodent Societies: an ecological & evolutionary perspective**, n. Woods, p. 403–415, 2007.

LACEY, E. A.; PATTON, J. L.; CAMERON, G. N. **Life underground : the biology of subterranean rodents**. [s.l.] University of Chicago Press, 2000.

LANDAU, H. G. On dominance relations and the structure of animal societies: I. Effect of inherent characteristics. **The Bulletin of Mathematical Biophysics**, v. 13, n. 1, p. 1–19, mar. 1951.

LARA, M. C. .; PATTON, J. L.; HINGST-ZAHER, E. *Trinomys mirapitanga*, a new species of spiny rat (Rodentia: Echimyidae) from the Brazilian Atlantic. **Mammalian Biology**, v. 67, p. 233–242, 2002.

LARA, M. C.; PATTON, J. L. Evolutionary diversification of spiny rats (genus *Trinomys*, Rodentia: Echimyidae) in the Atlantic Forest of Brazil. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 130, n. 4, p. 661–686, 2000.

LARA, M. C.; PATTON, J. L.; DA SILVA, M. N. F. The Simultaneous Diversification of South American Echimyid Rodents (Hystricognathi) Based on Complete Cytochrome b Sequences. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 5, n. 2, p. 403–413, 1 abr. 1996.

LEE, P. C. Ecological influences on relationships and social structure. **Primate social relationships: an integrated approach** (RA Hinde, ed.). **Blackwell Scientific Publications, Oxford**, p. 225–230, 1983.

LEE, P. C. Social structure and evolution. In: **Behaviour and evolution**. New York, NY, US: Cambridge University Press, 1994. p. 266–303.

LEHMANN, J.; BOESCH, C. Sociality of the dispersing sex: the nature of social bonds in West African female chimpanzees, *Pan troglodytes*. **Animal Behaviour**, v. 77, n. 2, p. 377–387, 2009.

LEHMANN, J.; KORSTJENS, A. H.; DUNBAR, R. I. M. Group size, grooming and social cohesion in primates. **Animal Behaviour**, v. 74, n. 6, p. 1617–1629, 1 dez. 2007.

- LEITE, Y. L. .; PATTON, J. L. Evolution of South American spiny rats (Rodentia, Echimyidae): the star-phylogeny hypothesis revisited. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 25, n. 3, p. 455–464, 1 dez. 2002.
- LUCHESE, L. C. Maturação Sexual, Ciclos Reprodutivos e da Temperatura do Roedor Rabo-de-facho (*Trinomys yonenagae*, Echimyidae). p. 105, 2010.
- LUCHESE, L. C. et al. “*Trinomys yonenagae* (Rodentia: Hystricognathi: Echimyidae)” no prelo. **Mammalian Species**, 2018.
- LUSSEAU, D. Evidence for social role in a dolphin social network. **Evolutionary Ecology**, v. 21, n. 3, p. 357–366, 4 maio 2007.
- LUSSEAU, D.; WHITEHEAD, H.; GERO, S. Incorporating uncertainty into the study of animal social networks. **Animal Behaviour**, v. 75, n. 5, p. 1809–1815, 2008.
- MACHATSCHKE, I. H. et al. Conflict-involvement of male guinea pigs (*Cavia aperea* f. *porcellus*) as a criterion for partner preference. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 62, n. 8, p. 1341–1350, 27 abr. 2008.
- MAESTRI, R.; PATTERSON, B. D. Patterns of species richness and turnover for the South American rodent fauna. **PLoS ONE**, v. 11, n. 3, p. 1–18, 2016.
- MAESTRIPIERI, D. Vigilance costs of allogrooming in macaque mothers. **The American naturalist**, v. 141, n. 5, p. 744–53, 15 maio 1993.
- MAHER, C. R.; BURGER, J. R. Intraspecific variation in space use, group size, and mating systems of caviomorph rodents. **Journal of Mammalogy**, v. 92, n. 1, p. 54–64, 2011.
- MANAF, P. Estudo do comportamento social de uma população de *Proechimys yonenagae* (Rodentia: Echimyidae) em cativeiro. 2000.
- MANAF, P.; MORATO, S.; SPINELLI OLIVEIRA, E. Profile of wild Neotropical spiny rats (*Trinomys*, Echimyidae) in two behavioral tests. **Physiology and Behavior**, v. 79, n. 2, p. 129–133, 2003.
- MANAF, P.; SPINELLI OLIVEIRA, E. Behavioral Repertoire of the Spiny Rat *Proechimys* (*Trinomys*) *yonenagae* (Rodentia: Echimyidae) in Captivity. **Revista de Etologia**, v. 2, n. 1, p. 3–15, 2000.
- MATHESON, M. D.; BERNSTEIN, I. S. Grooming, social bonding, and agonistic aiding in rhesus monkeys. **American Journal of Primatology**, v. 51, n. 3, p. 177–186, jul. 2000.
- MATOCQ, M. D.; LACEY, E. A. Philopatry, kin clusters, and genetic relatedness in a population of woodrats (*Neotoma macrotis*). **Behavioral Ecology**, v. 15, n. 4, p. 647–653, 2004.
- METEOROLOGIA, I. N. DE. **BDMEP–Banco de Dados Meteorológicos para**

Ensino e Pesquisa INMET Brasília, , 2014.

MONTEIRO, L. R.; DOS REIS, S. F. Morphological evolution in the mandible of spiny rats, genus *Trinomys* (Rodentia: Echimyidae). **Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research**, v. 43, n. 4, p. 332–338, 2005.

MONTICELLI, P. F. **Aspectos acústicos da domesticação: os chamados de alerta e de corte do preá *Cavia aperea* e da cobaia *Cavia porcellus***. Universidade de São Paulo, , 2000.

MONTICELLI, P. F.; TOKUMARU, R. S.; ADES, C. Allosuckling in a captive group of wild cavies *Cavia aperea*. **Mammalia**, v. 82, n. 4, p. 355–359, 26 jul. 2018.

MOOJEN, J. Speciation in the Brazilian Spiny Rats: (genus *Proechimys*, Family Echimyidae). 1948.

NAKAMURA, M. ‘Gatherings’ of social grooming among wild chimpanzees: implications for evolution of sociality. **Journal of Human Evolution**, v. 44, n. 1, p. 59–71, 1 jan. 2003.

NAUG, D. Structure of the social network and its influence on transmission dynamics in a honeybee colony. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 62, n. 11, p. 1719–1725, 2008.

NEWBERRY, R. C.; WOOD-GUSH, D. G. M. Social relationships of piglets in a semi-natural environment. **Animal Behaviour**, v. 34, n. 5, p. 1311–1318, 1986.

NEWMAN, M. E. J. Analysis of weighted networks. **Physical Review E - Statistical, Nonlinear, and Soft Matter Physics**, v. 70, n. 5 2, 2004.

NOWAK, R. M. **Walker’s mammals of the world**. [s.l.] Johns Hopkins University Press, 1999.

OJEDA, R. A; MARES, M. A. Conservation of South American Mammals: Argentina as a Paradigm. **Mammalian Biology in South America**, v. 6, p. 505–521, 1982.

OLIVEIRA-UENO, A. S. DE. Etologia e bioacústica da comunicação de alarme em capivaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*): complexidade funcional e a influência das relações sociais. p. 98, 2017.

OLIVEIRA, E. S. et al. Does vaginal opening coincide with reproductive activity in a dune-living spiny rat? **Comparative Biochemistry and Physiology, Part A**, n. 148, p. S22, 2007.

PAGE, R. D. M.; HOLMES, E. C. **Molecular evolution : a phylogenetic approach**. [s.l.] Blackwell Science, 1998.

PALOMBIT, R. A. Infanticide as sexual conflict: coevolution of male strategies and female counterstrategies. **Cold Spring Harbor perspectives in biology**, v. 7, n. 6, p. a017640, 18 maio 2015.

PASQUARETTA, C. et al. Social networks in primates: smart and tolerant species have more efficient networks. **Scientific Reports**, v. 4, n. 1, p. 7600, 2015.

PASTOR-SATORRAS, R.; VESPIGNANI, A. The architecture of complex weighted network. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 101, p. 3747–3752, 2004.

PATTON, J. L. et al. **Mammals of South America**. [s.l.] University of Chicago Press, 2015. v. 2: Rodenti

PEAKALL, R.; SMOUSE, P. E. **GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and researchdan update**. **Bioinformatics** 28, 2537e2539, 2012.

PERRET, M. Environmental and social determinants of sexual function in the male lesser mouse lemur (*Microcebus murinus*). **Folia primatologica; international journal of primatology**, v. 59, n. 1, p. 1–25, 1992.

PESSÔA, L. M. et al. Chromosomal characterization of taxa of the genus *Trinomys* Thomas, 1921, (Rodentia: Echimyidae) in the states of Rio de Janeiro and São Paulo. **Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro**, v. 63, n. 1, p. 161–168, 2005.

PESSÔA, L. M. et al. Genus *Trinomys* Thomas, 1921. **Mammals of South America, Volume 2 (Rodents)**, n. January 2016, p. 999–1019, 2015.

PESSOA, L. M.; ZUBEN, F. J. VON; REIS, S. F. **Morphological affinities of *Proechimys yonenagae* Rocha, 1995 (Rodentia Echimyidae) Evidence from bacular and cranial characters** *Beirt, Bonn zool*, 1998.

PRICE, E. C.; MCGREW, W. C. Departures from Monogamy in Colonies of Captive Cotton-Top Tamarins. **Folia Primatologica**, v. 57, n. 1, p. 16–27, 1991.

RADFORD, A. N. Preparing for battle? Potential intergroup conflict promotes current intragroup affiliation. **Biology letters**, v. 7, n. 1, p. 26–9, 23 fev. 2011.

RAMOS-FERNÁNDEZ, G. et al. Association networks in spider monkeys (*Ateles geoffroyi*). **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 63, n. 7, p. 999–1013, 2009.

RAMOS, A. M. B. Variabilidade morfológica e status taxonômico das amostras populacionais do gênero *Clyomys* (Rodentia: Echimyidae). **Mastozoología Neotropical**, v. 10, n. 1, p. 185–186, 2003.

RANDALL, J. A. et al. Flexible social structure of a desert rodent, *Rhombomys opimus*: philopatry, kinship, and ecological constraints. **Behavioral Ecology**, v. 16, n. 6, p. 961–973, 1 nov. 2005.

REIG, O. A. Ecological Notes on the Fossorial Octodont Rodent *Spalacopus cyanus* (Molina). **Journal of Mammalogy**, v. 51, n. 3, p. 592, 1 ago. 1970.

REINHARDT, A.; REINHARDT, V. Cohesive Relationships in a Cattle Herd (Bos

Indicus). **Behaviour**, v. 77, n. 3, p. 121–150, 1 jan. 1981.

RIOS, V. P. Modelagem de Socialidade em Roedores Equimiídeos Utilizando Simulação Computacional Modelagem de Socialidade em Roedores Equimiídeos Utilizando Simulação Computacional. **Ethology**, 2009.

ROCHA, P. L. B. DA. *Proechimys yonenagae*, a new species of spiny rat (rodentia : Echimyidae) from fossil sand dunes in the brazilian caatinga. **Mammalia**, v. 59, n. 4, p. 537–550, 1995.

ROCHA, P. Ecologia e morfologia de uma nova espécie de proechimys (Rodentia: Echimyidae) das dunas interiores do Rio São Francisco, Bahia. 1991.

ROHLF, F. J. Adaptive Hierarchical Clustering Schemes. **Systematic Biology**, v. 19, n. 1, p. 58–82, 1 mar. 1970.

ROOD, J. P. Ecology and Social Behavior of the Desert Cavy (*Microcavia australis*). **American Midland Naturalist**, v. 83, n. 2, p. 415–454, 1970.

ROOD, J. P. Ecological and Behavioural Comparisons of Three Genera of Argentine Cavies. **Animal Behaviour Monographs**, v. 5, p. 1–83, 1972.

ROWLANDS, I. W.; WEIR, B. J. **The biology of hystricomorph rodents: the proceedings of a symposium held at the Zoological Society of London on 7 and 8 June, 1973**. [s.l.] Academic Press, 1974.

SACHSER, N.; RENNINGER, S.-V. Coping with new social situations: the role of social rearing in guinea pigs. **Ethology Ecology & Evolution**, v. 5, n. 1, p. 65–74, maio 1993.

SACHSER, N.; SCHWARZ-WEIG, E.; KEIL, A. BEHAVIOURAL STRATEGIES , TESTIS SIZE , AND REPRODUCTIVE SUCCESS IN TWO CAVIOMORPH RODENTS Mating systems can be divided into four different categories : monogamy , polygyny , polyandry and promiscuity (Krebs & Davies , 1993). In mammals polyandry and mo. p. 1203–1217, 1999.

SALDANHA FILHO, A. J. DE M. **Evolução dos Tipos de Comportamentos Sociais em Trinomys (Rodentia : Echimyidae) Evolução dos Tipos de Comportamentos Sociais em Trinomys (Rodentia : Echimyidae)**. [s.l: s.n.].

SALTZMAN, W.; SCHULTZ-DARKEN, N. J.; ABBOTT, D. H. Behavioural and endocrine predictors of dominance and tolerance in female common marmosets, *Callithrix jacchus*. **Animal Behaviour**, v. 51, n. 3, p. 657–674, 1996.

SANTOS, A. DOS. Electronic Thesis and Dissertations Kinship , Social Structure , and the Ecological Bases for Sociality in Torch-Tail Spiny Rats , *Trinomys yonenagae* (Rodentia : Echimyidae): Evidence from Field and Molecular Data by Jose Wellington Alves dos Santos A d. 2010.

SANTOS, E. A. DOS. Comportamento e organização social do preá *Cavia magna*

(Rodentia: Caviidae). . **Instituto de Psicologia (Psicologia Experimental)** , v. Master, p. 135, 2013.

SANTOS, J. Ecologia da socialidade do roedor psamófilo *Trinomys yonenagae* (Rodentia: Echimyidae) em uma área das dunas do rio São Francisco na Caatinga. 2004.

SAPOLSKY, R. M. Primates--A Natural Heritage of Conflict Resolution. **Science**, v. 289, n. 5479, p. 586–590, 29 abr. 2005.

SCANTLEBURY, M. et al. Huddling in groups leads to daily energy savings in free-living African Four-Striped Grass Mice, *Rhabdomys pumilio*. **Functional Ecology**, v. 20, n. 1, p. 166–173, 2006.

SCHINO, G. et al. Allogrooming as a tension-reduction mechanism: A behavioral approach. **American Journal of Primatology**, v. 16, n. 1, p. 43–50, 1988.

SCHMID, V. S.; DE VRIES, H. Finding a dominance order most consistent with a linear hierarchy: An improved algorithm for the I&SI method. **Animal Behaviour**, v. 86, n. 5, p. 1097–1105, 2013.

SCHNELL, G. D.; WATT, D. J.; DOUGLAS, M. E. Statistical comparison of proximity matrices: applications in animal behaviour. **Animal behaviour**, v. 33, n. 1, p. 239–253, 1985.

SCHOEPPF, I.; SCHRADIN, C. Better off alone! Reproductive competition and ecological constraints determine sociality in the African striped mouse (*Rhabdomys pumilio*). **Journal of Animal Ecology**, v. 81, n. 3, p. 649–656, 2012.

SCHRADIN, C. et al. Social flexibility and social evolution in mammals: A case study of the African striped mouse (*Rhabdomys pumilio*). **Molecular Ecology**, v. 21, n. 3, p. 541–553, 2012.

SCHRADIN, C. Intraspecific variation in social organization by genetic variation, developmental plasticity, social flexibility or entirely extrinsic factors. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 368, n. 1618, p. 20120346, 2013.

SCHRADIN, C.; LINDHOLM, A. K. Relative fitness of alternative male reproductive tactics in a mammal varies between years. **Journal of Animal Ecology**, v. 80, n. 5, p. 908–917, 2011.

SCHRADIN, C.; PILLAY, N. Intraspecific Variation in the Spatial and Social Organization of the African Striped Mouse. **Journal of Mammalogy**, v. 86, n. 1, p. 99–107, 15 fev. 2005.

SCHUELKE, M. An economic method for the fluorescent labeling of PCR fragments. **Nature Biotechnology**, v. 18, n. 2, p. 233–234, 1 fev. 2000.

SCHWARZ-WEIG, E.; SACHSER, N. Social behaviour, mating system and testes size in Cuis (*Galea musteloides*). **Zeitschrift fur Saugetierkunde**, v. 61, n. 1, p. 25–38,

1996.

SHEFFIELD, J. W.; O'SHAUGHNESSY, P. J.; ABBOTT, D. H. Social rank effects testicular steroidogenesis in male marmoset monkeys (*Callithrix jacchus*). **Journal of Endocrinology, Supplement**, v. 123, p. 83, 1989.

SHUTT, K. et al. Grooming in Barbary macaques: better to give than to receive? **Biology Letters**, v. 3, n. 3, p. 231–233, 2007.

SILK, J. B. The adaptive value of sociality in mammalian groups. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 362, n. 1480, p. 539–559, 2007.

SMALE, L.; NUNES, S.; HOLEKAMP, K. E. Sexually dimorphic dispersal in mammals: patterns, causes, and consequences. **Advances in the study of behaviour**, v. 26, p. 181–251, 1997.

SMUTS, B. B. **Sex and friendship in baboons**. [s.l.] Routledge, 2017.

SOKAL, R. R.; ROHLF, F. J. The Comparison of Dendrograms by Objective Methods. **Taxon**, v. 11, n. 2, p. 33, fev. 1962.

SPIGEL, I. M.; TRIVETT, S.; FRASER, D. Grooming behavior and competitive dominance in the albino rat. **Journal of Comparative and Physiological Psychology**, v. 78, n. 3, p. 409–411, 1972.

STEINER, A. L. Self- and allo-grooming behavior in some ground squirrels (Sciuridae), a descriptive study. **Canadian Journal of Zoology**, v. 51, n. 2, p. 151–161, 1973.

STERCK, E. H. M.; WATTS, D. P.; VAN SCHAIK, C. P. The evolution of female social relationships in nonhuman primates. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 41, n. 5, p. 291–309, 20 nov. 1997.

STRICKLIN, W. Matrilinear Social Dominance and Spatial Relationships among Angus and Hereford Cows 1. - **Journal of Animal Science**, 1983.

SUEUR, C.; PETIT, O. Organization of group members at departure is driven by social structure in Macaca. **International Journal of Primatology**, v. 29, n. 4, p. 1085–1098, 2008.

SUNDARESAN, S. R. et al. Network metrics reveal differences in social organization between two fission-fusion species, Grevy's zebra and onager. **Oecologia**, v. 151, n. 1, p. 140–149, 2007.

SUNNUCKS, P. Efficient genetic markers for population biology. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 15, n. 5, p. 199–203, 1 maio 2000.

TABERLET, P. et al. Reliable genotyping of samples with very low DNA quantities using PCR. **Nucleic Acids Research**, v. 24, n. 16, p. 3189–3194, 15 ago. 1996.

- TAKATA, J. T. **Comportamento social e acústico no rato-de-espinho da mata *Trinomys setosus denigratus* (Rodentia, Echimyidae): Uma comparação com a espécie da Caatinga, *Trinomys yonenagae*. Iniciação científica. 2014, 2014.**
- TANG-MARTÍNEZ, Z. Emerging Themes and Future Challenges: Forgotten Rodents, Neglected Questions. **Journal of Mammalogy**, v. 84, n. 4, p. 1212–1227, 2003.
- TARABORELLI, P.; MORENO, P. Comparing composition of social groups, mating system and social behaviour in two populations of *Microcavia australis*. **Mammalian Biology - Zeitschrift für Säugetierkunde**, v. 74, n. 1, p. 15–24, 1 jan. 2009.
- TASSE, J. Maternal and paternal care in the rock cavy, *Kerodon rupestris*, a South American hystricomorph rodent. **Zoo Biology**, v. 5, n. 1, p. 27–43, 1986.
- TAVARES, W. C., & PESSÔA, L. M. Variação morfológica em populações de *Trinomys* (Thomas, 1921) de restingas e matas de baixada no estado do Rio de Janeiro. **Mamíferos de restingas e manguezais do Brasil**, p. 128–154, 2010.
- TAVARES, W. C.; PESSÔA, L. M.; SEUÁNEZ, H. N. Plio-Pleistocene history of the endangered spiny rat *Trinomys eliasi* (Echimyidae) from Rio de Janeiro, Brazil. **Journal of Mammalogy**, v. 96, n. 1, p. 94–106, 15 fev. 2015.
- TAVARES, W. C.; PESSÔA, L. M.; SEUÁNEZ, H. N. Stability and acceleration of phenotypic evolution in spiny rats (*Trinomys*, Echimyidae) across different environments. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 178, n. 1, p. 149–162, 2016.
- THIERRY, B. Management Patterns across Macaque Species. **Natural conflict resolution**, v. 106, 2000.
- TRAVIS, S. E.; SLOBODCHIKOFF, C. N.; KEIM, P. Ecological and Demographic Effects on Intraspecific Variation in the Social System of Prairie Dogs. **Ecology**, v. 76, n. 6, p. 1794–1803, set. 1995.
- UPHAM, N. S. et al. Transitions between Andean and Amazonian centers of endemism in the radiation of some arboreal rodents. **BMC Evolutionary Biology**, v. 13, n. 1, p. 191, 2013.
- VAN HOOFF, J. A. R. A. M.; VAN SCHAIK, C. P. Male Bonds: Affiliative Relationships Among Nonhuman Primate Males. **Behaviour**, v. 130, n. 3, p. 309–337, 1 jan. 1994.
- VAN SCHAIK, C. P. Why Are Diurnal Primates Living in Groups? **Behaviour**, v. 87, n. 1, p. 120–144, 1 jan. 1983.
- VAN SCHAIK, C. P. The ecology of social relationships amongst female primates. In: **Comparative socioecology**. [s.l.] Blackwell, 1989. p. 195–218.
- VAN SCHAIK, C. P. **Social evolution in primates: the role of ecological factors and male behaviour**. PROCEEDINGS-BRITISH ACADEMY. **Anais...OXFORD**

UNIVERSITY PRESS INC., 1996

VEHRENCAMP, S. L. A model for the evolution of despotic versus egalitarian societies. **Animal Behaviour**, v. 31, n. 3, p. 667–682, 1 ago. 1983.

VIEIRA, M. V. **Dynamics of a rodent assemblage in a cerrado of southeast Brazil** *Revista Brasileira de Biologia*, 1997.

WAITS, L. P.; LUIKART, G.; TABERLET, P. Estimating the probability of identity among genotypes in natural populations: cautions and guidelines. **Molecular Ecology**, v. 10, n. 1, p. 249–256, jan. 2001.

WASSER, S. K.; BARASH, D. P. Reproductive Suppression Among Female Mammals: Implications for Biomedicine and Sexual Selection Theory. **The Quarterly Review of Biology**, v. 58, n. 4, p. 513–538, 22 dez. 1983.

WATERMAN, J. M. The Social Organization of the Cape Ground Squirrel (*Xerus inauris*; Rodentia: Sciuridae). **Ethology**, v. 101, n. 2, p. 130–147, 1995.

WEINGRILL, T. INFANTICIDE AND THE VALUE OF MALE-FEMALE RELATIONSHIPS IN MOUNTAIN CHACMA BABOONS. **Behaviour**, v. 137, n. 3, p. 337–359, 1 mar. 2000.

WHITEHEAD, H. Analysing animal social structure. **Anim. Behav**, v. 53, n. May 1996, p. 1053–1067, 1997.

WHITEHEAD, H. **Analyzing animal societies : quantitative methods for vertebrate social analysis**. [s.l.] University of Chicago Press, 2008.

WHITEHEAD, H. SOCPROG programs: analysing animal social structures. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 63, n. 5, p. 765–778, 16 mar. 2009.

WHITEHEAD, H. Socprog: Programming for Analysing Social Structure (version 2.6). 2015.

WHITEHEAD, H.; DUFAULT, S. Techniques for analyzing vertebrate social structure using identified individuals. **Advances in the Study of Behavior**, v. 28, p. 33–74, 1999.

WICKINGS, E. J.; DIXSON, A. F. Testicular function, secondary sexual development, and social status in male mandrills (*Mandrillus sphinx*). **Physiology and Behavior**, v. 52, n. 5, p. 909–916, 1992.

WITTEMYER, G.; DOUGLAS-HAMILTON, I.; GETZ, W. M. The socioecology of elephants: Analysis of the processes creating multitiered social structures. **Animal Behaviour**, v. 69, n. 6, p. 1357–1371, 2005.

WOLFF, J. O.; MACDONALD, D. W. Promiscuous females protect their offspring. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 19, n. 3, p. 127–134, 1 mar. 2004.

WOLFF, J.; SHERMAN, P. Rodent societies: an ecological and evolutionary perspective. 2008.

YAHAV, S.; BUFFENSTEIN, R. Huddling Behavior Facilitates Homeothermy in the Naked Mole Rat *Heterocephalus glaber*. **Physiological Zoology**, v. 64, n. 3, p. 871–884, 30 maio 1991.

ZANE, L.; BARGELLONI, L.; PATARNELLO, T. Strategies for microsatellite isolation: a review. **Molecular Ecology**, v. 11, n. 1, p. 1–16, jan. 2002.

5. Apêndice

Tabela 1- Registros da disposição espacial dos animais em relação aos outros indivíduos (se amontoados, i.e., deitados em contato, ou se estavam sozinhos) na fase clara (período de repouso) dos 3 grupos de *Trinomys setosus*

Data	Grupo	Próximos	Isolados
08/01/2015	1	Johnny, Meg, Lola e Charlie Zac e Tina	
08/01/2015	2		Peter, Hamy
08/01/2015	3	Todos	
09/01/2015	1	Todos	
09/01/2015	2		Peter, Hamy
09/01/2015	3	Todos	
12/01/2015	1	Zac, Johnny e Meg Tina, Charlie e Lola	
12/01/2015	2		Peter, Hamy
12/01/2015	3	Todos	
13/01/2015	1	Zac, Meg, Johnny, Tina e Lola	Charlie
13/01/2015	2		Peter, Hamy
13/01/2015	3	Todos	
14/01/2015	1	Todos	
14/01/2015	2		Peter, Hamy
14/01/2015	3	Todos	
16/01/2015	1		Todos
16/01/2015	2		Peter, Hamy
16/01/2015	3	Todos	
19/01/2015	1	Todos	
19/01/2015	2		Peter, Hamy
19/01/2015	3	Todos	
23/01/2015	1	Todos	
23/01/2015	2	Todos	
23/01/2015	3	Todos	
25/01/2015	1	Todos	
25/01/2015	2	Todos	
25/01/2015	3	Todos	
03/02/2015	1	Zac, Johnny, Tina, Charlie e Lola	Meg
03/02/2015	2	Todos	
03/02/2015	3	Todos	
20/02/2015	1	Todos	
20/02/2015	2	Todos	
20/02/2015	3	Todos	
03/03/2015	1	Tina, Lola, Meg e Johnny	
05/03/2015	1	Tina, Johnny, Meg e Lola	
05/03/2015	2'	*Amy e Charlie	
12/03/2015	1	Todos	
12/03/2015	2	Todos	
13/03/2015	1	Tina e Johnny	Meg e Lola
20/03/2015	1	Tina, Meg e Lola	Johnny
20/03/2015	2	Todos	
23/03/2015	1		Todos

23/03/2015	2	Todos	
24/03/2015	1		Todos
24/03/2015	2	Todos	
25/03/2015	1	Meg, Lola e Johnny	Tina
25/03/2015	2		Todos
01/04/2015	1		Todos
01/04/2015	2		Todos
06/04/2015	1	Todos	
06/04/2015	2		Todos
08/04/2015	1	Tina, Lola, Meg e Johnny	Zac
09/04/2015	1		Todos
09/04/2015	2	Todos	
10/04/2015	1	Tina, Lola, Meg e Zac	Johnny
10/04/2015	2	Todos	
05/05/2015	1	Todos	
05/05/2015	2''	*Zac e Bela	
19/05/2015	1	Meg e Tina	
		Johnny, Charlie e Lola	
27/05/2015	1	Johnny, Tina e Lola	Charlie e Meg
08/06/2015	1	Johnny e Tina	Meg, Charlie e Lola
08/06/2015	2	Amy e Tom	
30/06/2015	1	Lola, Charlie, Tina, Johnny	Meg
13/07/2015	1	Tina, Charlie, Johnny e Meg	Lola

Tabela 2- Frequências de cada comportamento afiliativo e agonístico emitidos, recebidos e totais por cada indivíduo do grupo 1 de *Trinomys setosus* (Janeiro a Maio de 2015)

Afiliativos																											
	Aproximar			Contato naso-anal			Contato naso-corporal			Contato naso-nasal			Contato naso-lombar			Contato naso-auricular			Contato corporal			Cheirar			Alocatar		
ID	E	R	T	E	R	T	E	R	T	E	R	T	E	R	T	E	R	T	E	R	T	E	R	T	E	R	T
Zac	0	0	0	1	0	1	10	20	30	21	23	44	2	1	3	2	9	11	1	2	3	0	0	0	25	31	56
Tin	4	7	11	1	0	1	4	2	6	3	22	25	1	0	1	1	14	15	1	1	2	0	0	0	10	32	42
Meg	3	8	11	0	0	0	26	12	38	44	25	69	5	7	12	5	10	15	4	1	5	3	0	3	65	40	105
Jon	4	9	13	0	0	0	7	26	33	9	51	60	4	6	10	1	11	12	0	1	1	0	3	3	56	54	110
Lola	10	1	11	0	1	1	11	9	20	34	22	56	2	0	2	20	0	20	1	3	4	0	0	0	40	31	71
Cha	5	2	7	0	1	1	19	10	29	45	13	58	2	1	3	21	6	27	1	0	1	0	0	0	34	41	75
Bel	1	1	2	0	0	0	2	0	2	4	4	8	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
Total	27	28		2	2		79	79		160	160		16	16		50	50		8	8		3	3		230	230	
Agonísticos																											
	Perseguir			Atacar			Bater			Agarrar			Morder			Fugir			Avançar			Brigar			Tocar		
ID	E	R	T	E	R	T	E	R	T	E	R	T	E	R	T	E	R	T	E	R	T	E	R	T	E	R	T
Zac	0	2	2	3	6	9	6	5	11	1	2	3	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Tin	0	11	11	2	10	12	1	4	5	0	1	1	3	1	4	1	0	1	0	0	0	1	1	2	0	0	0
Meg	62	3	65	45	3	48	18	13	31	9	8	17	6	1	7	1	3	4	2	1	3	1	0	1	0	2	2
Jon	3	3	6	1	7	8	9	7	16	6	7	13	1	4	5	0	0	0	0	1	1	0	0	0	2	0	2
Lola	0	44	44	2	27	29	1	5	6	0	0	0	0	1	1	2	1	3	1	1	2	0	1	1	0	0	0
Cha	0	2	2	1	2	3	0	1	1	4	2	6	0	2	2	0	1	1	1	1	2	0	0	0	0	0	0
Bel	0	0	0	3	2	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Total	65	65		57	57		35	35		20	20		10	10		5	5		4	4		2	2		2	2	

Tabela 3- Frequências de comportamentos afiliativos e agonísticos emitidos, recebidos e totais por indivíduo do grupo 1' de *T. setosus* (Fevereiro a Abril; e Junho de 2016)

ID	Afiliativos																													
	Aproximar			Contato naso-anal			Contato naso-corporal			Contato naso-nasal			Contato naso-lombar			Contato naso-auricular			Contato corporal			Encostar			Alocatar			Contato naso-caudal		
	E	R	T	E	R	T	E	R	T	E	R	T	E	R	T	E	R	T	E	R	T	E	R	T	E	R	T	E	R	T
Tom	26	27	53	6	1	7	21	9	30	2	11	13	1	0	1	5	7	12	10	2	12	1	0	1	12	12	24	9	0	9
Tina	11	23	34	0	6	6	1	15	16	1	5	6	0	1	1	1	6	7	1	8	9	0	0	0	4	16	20	0	6	6
Stick	13	3	16	0	0	0	5	9	14	5	4	9	0	0	0	1	0	1	6	3	9	1	0	1	6	4	10	1	0	1
Johnny	6	9	15	0	1	1	1	6	7	0	6	6	0	0	0	4	2	6	0	3	3	0	0	0	2	15	17	0	5	5
Lola	21	9	30	0	1	1	5	8	13	16	9	25	0	0	0	1	0	1	4	4	8	0	1	1	12	8	20	1	1	2
Charlie	4	5	9	0	0	0	3	6	9	2	5	7	0	0	0	0	0	0	2	1	3	0	0	0	0	3	3	1	1	2
Sandy	2	8	10	1	0	1	11	2	13	15	9	24	0	0	0	0	0	0	3	6	9	0	0	0	11	2	13	2	1	3
Paris	5	4	9	2	0	2	16	8	24	12	4	16	0	0	0	3	0	3	2	1	3	0	1	1	18	5	23	0	0	0
Total	88	88		9	9		63	63		53	53		1	1		15	15		28	28		2	2		65	65		14	14	
Agonísticos																														
ID	Perseguir			Atacar			Bater			Agarrar			Morder			Fugir			Avançar			Brigar			Tocar					
	E	R	T	E	R	T	E	R	T	E	R	T	E	R	T	E	R	T	E	R	T	E	R	T	E	R	T	E	R	T
Tom	23	1	24	3	15	18	6	9	15	4	6	10	2	6	8	2	2	4	1	6	7	1	0	1	9	1	10			
Tina	1	13	14	3	2	5	7	4	11	1	2	3	5	0	5	2	1	3	5	1	6	0	1	1	0	8	8			
Stick	3	3	6	13	10	23	0	0	0	1	2	3	1	2	3	0	3	3	0	0	0	0	0	0	0	3	3			
John	0	3	3	0	4	4	4	1	5	0	4	4	2	0	2	2	1	3	0	1	1	0	0	0	0	1	1			
Lola	9	8	17	28	3	31	1	0	1	1	1	2	1	1	2	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1			
Charlie	0	0	0	1	0	1	1	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2			
Sandy	1	6	7	1	13	14	1	3	4	5	0	5	2	0	2	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0			
Paris	1	4	5	1	3	4	0	2	2	3	0	3	0	4	4	1	0	1	1	0	1	0	0	0	5	0	5			
Total	38	38		50	50		20	20		15	15		13	13		8	8		8	8		1	1		15	15				

Tabela 4- Frequências de cada comportamento afiliativo e agonísticos emitidos, recebidos e totais por cada indivíduo do grupo 2 de *Trinomys setosus* (Março e Abril de 2015)

ID	Afiliativos																										
	Aproximar			Contato naso-anal			Contato naso-corporal			Contato naso-nasal			Contato naso-lombar			Contato naso-auricular			Contato corporal			Contato naso-caudal			Alocatar		
	E	R	T	E	R	T	E	R	T	E	R	T	E	R	T	E	R	T	E	R	T	E	R	T	E	R	T
Peter	9	11	20	0	1	1	1	1	2	1	12	13	0	0	0	3	4	7	5	1	6	0	1	1	51	40	91
Hammy	15	6	21	4	1	5	2	2	4	18	3	21	1	0	1	2	1	3	0	1	1	0	3	3	59	21	80
Kiki	2	12	14	2	2	4	2	2	4	5	4	9	0	1	1	1	1	2	4	3	7	2	1	3	60	30	90
Chloe	9	6	15	0	2	2	2	2	4	3	8	11	0	0	0	2	2	4	1	5	6	3	0	3	5	84	89
Total	35	35		6	6		7	7		27	27		1	1		8	8		10	10		5	5		175	175	

ID	Agonísticos																	
	Perseguir			Atacar			Morder			Fugir			Avançar			Tocar		
	E	R	T	E	R	T	E	R	T	E	R	T	E	R	T	E	R	T
Peter	1	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	2	0	2	2	0	2	2
Hammy	0	1	1	1	0	1	1	1	2	1	1	2	2	0	2	4	0	4
Kiki	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1
Chloe	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	1
Total	1	1	2	1	1	2	2	2		2	2		3	3		4	4	

Tabela 5- Frequências de cada comportamento afiliativo (com os sexuais) e agonísticos emitidos, recebidos e totais por cada indivíduo do grupo 1 de *C. bishopi* (Outubro de 2014; Janeiro, Julho e Agosto de 2015)

ID	Afiliativos												Sexuais					
	Aproximar			Contato naso-anal			Contato naso-corporal			Contato naso-caudal			Monta sexual			Agarra e monta		
	E	R	T	E	R	T	E	R	T	E	R	T	E	R	T	E	R	T
Fêmea F2	4	12	16	0	3	3	0	1	1	0	1	1	0	4	4	0	3	3
Macho M2	12	4	16	3	0	3	1	0	1	1	0	1	4	0	4	3	0	3
Total	16	16	32	3	3	6	1	1	2	1	1	2	4	4	8	3	3	6

ID	Agonísticos											
	Perseguir			Atacar			Morder			Fugir		
	E	R	T	E	R	T	E	R	T	E	R	T
Fêmea F2	2	10	12	5	1	6	0	2	2	7	0	7
Macho M2	10	2	12	1	5	6	2	0	2	0	7	7
Total	12	12	24	6	6	12	2	2	4	7	7	14

Tabela 6- Frequências de cada comportamento afiliativo (com os sexuais) e agonísticos emitidos, recebidos e totais por cada indivíduo do grupo 2 de *C. bishopi* (Outubro de 2014 e Janeiro de 2015)

ID	Afiliativos																					Sexual		
	Aproximar			Contato naso-anal			Contato naso-corporal			Contato naso-nasal			Contato naso-lombar			Contato corporal			Alocatar			Monta sexual		
	E	R	T	E	R	T	E	R	T	E	R	T	E	R	T	E	R	T	E	R	T	E	R	T
M3	9	29	38	1	0	1	0	2	2	0	3	3	0	2	2	4	1	5	0	1	1	5	0	5
F3	36	7	43	0	0	0	2	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
F4	3	12	15	0	1	1	1	1	2	3	0	3	2	0	2	1	4	5	1	0	1	0	5	5
Total	48	48	96	1	1	2	3	3	6	3	3	6	2	2	4	5	5	10	1	1	2	5	5	10

ID	Agonísticos																	
	Perseguir			Atacar			Morder			Fugir			Bater			Agarrar		
	E	R	T	E	R	T	E	R	T	E	R	T	E	R	T	E	R	T
M3	6	3	9	0	0	0	4	2	6	2	10	12	8	1	9	2	0	2
F3	16	3	19	1	16	17	1	1	2	8	10	18	2	0	2	0	0	0
F4	0	16	16	16	1	17	1	3	4	10	0	10	0	9	9	0	2	2
Total	22	22	44	17	17	34	6	6	12	20	20	40	10	10	20	2	2	4

Tabela 7- Frequências de cada comportamento afiliativo (com os sexuais) e agonísticos emitidos, recebidos e totais por cada indivíduo do grupo 3 de *C. bishopi* (Julho e Agosto de 2015)

	Afiliativos								
ID	Aproximar			Contato naso-caudal			Contato naso-nasal		
	E	R	T	E	R	T	E	R	T
F7	9	24	33	0	1	1	0	2	2
F4	22	7	29	2	0	2	1	0	1
F8	10	10	20	0	0	0	0	0	0
Total	41	41		2	1		1	2	

	Agonísticos																				
ID	Perseguir			Atacar			Morder			Fugir			Bater			Avançar			Encarar		
	E	R	T	E	R	T	E	R	T	E	R	T	E	R	T	E	R	T	E	R	T
F7	1	0	1	3	4	7	2	0	2	4	1	5	0	0	0	0	1	1	0	3	3
F4	2	0	2	4	4	8	0	1	1	2	6	8	0	1	1	2	1	3	2	2	4
F8	0	3	3	4	3	7	1	2	3	2	1	3	1	0	1	2	2	4	4	1	5
Total	3	3		11	11		3	3		8	8		1	1		4	4		6	6	

Tabela 8- Frequências de cada comportamento afiliativo (com os sexuais) e agonísticos emitidos, recebidos e totais por cada indivíduo do grupo 4 de *C. bishopi* (Julho e Agosto de 2015)

	Afiliativos																										
ID	Aproximar			Contato naso-anal			Contato naso-corporal			Contato naso-nasal			Contato naso-lombar			Contato corporal			Alocatar			Contato naso-caudal			Contato naso-auricular		
	E	R	T	E	R	T	E	R	T	E	R	T	E	R	T	E	R	T	E	R	T	E	R	T	E	R	T
M4	16	43	59	0	5	5	0	1	1	2	5	7	0	0	0	0	6	6	0	4	4	1	2	3	1	0	1
F3	19	11	30	1	1	2	1	0	1	3	0	3	1	0	1	6	0	6	3	0	3	0	0	0	0	1	1
F5	41	14	55	8	1	9	3	1	4	7	4	11	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	2	0	0	0
F6	10	18	28	2	4	6	0	2	2	3	6	9	0	1	1	0	0	0	2	0	2	1	0	1	1	1	2
Total	86	86		11	11		4	4		15	15		1	1		6	6		5	5		3	3		2	2	
	Agonísticos																										
ID	Perseguir			Atacar			Morder			Fugir			Bater			Avançar			Encarar								
	E	R	T	E	R	T	E	R	T	E	R	T	E	R	T	E	R	T	E	R	T						
M4	0	5	5	1	2	3	1	1	2	11	13	24	1	0	1	1	2	3	3	10	13						
F3	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	2	2	1	3	0	0	0	0	0	0						
F5	6	0	6	3	2	5	1	2	3	7	16	23	0	3	3	2	1	3	9	3	12						
F6	0	1	1	2	2	4	0	0	0	12	1	13	1	0	1	0	0	0	1	0	1						
Total	6	6		6	6		3	3		31	31		4	4		3	3		13	13							

Tabela 9 – Medidas de centralidade para os grupos 1, 1' e 2 de *Trinomys setosus* (acima) e 4 grupos (G1 a G4) de *Clyomys bishopi* (abaixo)

	Medidas de centralidade				
		Centralidade		Coefficiente de	
ID	Força	do autovetor	Alcance	clustering	Afinidade
Zac	3,29	0,37	11,86	0,75	3,61
Tin	3,67	0,41	13,33	0,76	3,64
Meg	3,95	0,43	13,99	0,71	3,54
Jon	3,94	0,44	14,16	0,73	3,59
Lola	3,75	0,41	13,42	0,73	3,58
Cha	3,34	0,38	12,52	0,81	3,75
Bel	0,42	0,05	1,55	0,77	3,65
media	3,19	0,36	11,55	0,75	3,62
dp	1,25	0,14	4,48	0,03	0,07
ID	Força	Centralidade	Alcance	Coefficiente de	Afinidade
		do autovetor		clustering	
Tom	4,15	0,34	16,71	0,6	4,03
Tina	2,47	0,21	10,64	0,7	4,3
Stich	4,62	0,4	19,48	0,66	4,19
Johny	4,25	0,37	18,06	0,69	4,24
Lola	4,4	0,36	17,63	0,6	4,01
Charlie	4,14	0,36	17,71	0,69	4,28
Sandy	3,97	0,35	17,34	0,72	4,36
Paris	4,7	0,4	19,65	0,66	4,18
media (dp)	4,09 (0,7)	0,35 (0,06)	17,14(2,81)	0,67 (0,05)	4,2 (0,13)
ID	Força	Centralidade	Alcance	Coefficiente de	Afinidade
		do autovetor		clustering	
Peter	2,98	0,51	8,63	0,95	2,9
Hammy	2,84	0,49	8,36	1	2,95
Kiki	2,93	0,5	8,55	0,97	2,92
Chloe	2,93	0,5	8,55	0,97	2,92
media	2,92	0,5	8,52	0,97	2,92
dp	0,06	0,01	0,11	0,02	0,02

G1	ID	Força	Centralidade do autovetor	Alcance	Coefficiente de clustering	Afinidade
	Fêmea	0,5	0,71	0,25	0,5	0,5
	Macho	0,5	0,71	0,25	0,5	0,5
	Grupo	0,5 (0,00)	0,71 (0,00)	0,25 (0,00)	0,5 (0,00)	0,5 (0,00)
G2	♂M3	1,5	0,65	1,85	0,4	1,23
	♀F3	0,9	0,44	1,31	1	1,46
	♀F4	1,4	0,63	1,86	0,5	1,33
	Grupo	1,27 (0,32)	0,57 (0,11)	1,67 (0,31)	0,63 (0,32)	1,34 (0,11)
G3	F7	0,72	0,63	0,44	0,5	0,6
	F4	0,67	0,61	0,43	0,62	0,65
	F8	0,5	0,48	0,35	1	0,7
	Grupo	0,63 (0,12)	0,57 (0,08)	0,41 (0,05)	0,71 (0,26)	0,65 (0,05)
G4	♂M3	1,24	0,54	1,55	0,67	1,24
	F3	0,45	0,2	0,59	0,79	1,3
	F5	1,42	0,6	1,74	0,54	1,22
	F6	1,3	0,55	1,58	0,62	1,22
	Grupo	1,10 (0,44)	0,47 (0,18)	1,36 (0,52)	0,66 (0,10)	1,25 (0,04)

Tabela 11- Medidas individuais de proporção de conflitos vencidos (PCW) e índice de dominância (Dij) para os grupos 1, 1'e 2 de *Trinomys setosus*; e para os 4 grupos de *Clyomys bishopi*

		ID	PCW	Dij
<i>Trinomys setosus</i>	G1	Zac	41	-2,6
		Tin	27	1,44
		Meg	79	7,02
		Jon	43	1,94
		Lol	9	-5,1
		Cha	41	-1,72
		Bel	60	-0,97
	G1'	Sandy	31	-1,3
		Johnny	35	-3,2
		Tina	42	1,3
		Stick	44	-2,4
		Paris	46	-2,1
		Charlie	50	0,7
		Tom	53	0,3
		Lola	75	6,8
	G2	Kiki	0	-1,1
		Peter	22	-1,3
		Chloe	67	1,08
		Hamy	75	1,3
<i>Clyomys bishopi</i>	G1	Macho	48	-0,04
		Fêmea	52	0,04
	G2	♀F3	30	-0,7
		♂M3	59	0,3
		♀F4	59	0,4
	G3	♀F8	48	-0,08
		♀F4	50	-0,04
		♀F7	53	0,12
	G4	♂M3	35	-0,54
		♀F3	51	-1,34
		♀F5	67	-0,29
		♀F6	80	2,17