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

PATRÍCIA CINTRA JUNTA

O PAPEL SOCIAL DA MÃE NA SOCIALIZAÇÃO DOS FILHOTES

**RIBEIRÃO PRETO - SP
2020**

PATRÍCIA CINTRA JUNTA

O PAPEL SOCIAL DA MÃE NA SOCIALIZAÇÃO DOS FILHOTES

Dissertação apresentada ao Departamento de Psicologia da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo, como parte das exigências para a obtenção do título de Mestre em Ciências.

Área de Concentração: Psicobiologia

Orientadora: Profa. Dra. Patrícia Ferreira Monticelli

Co-orientadora: Dra. Laís Mendes Ruiz Cantano

RIBEIRÃO PRETO - SP
2020

Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto – FFCLRP
Universidade de São Paulo

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

Junta, Patrícia Cintra

O papel social da mãe na socialização dos filhotes. Ribeirão Preto, 2020

68p

Dissertação apresentada ao Departamento de Psicologia da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo. Área: Psicobiologia

Orientadora: Profa. Dra. Patrícia Ferreira Monticelli

Co-orientadora: Dra. Laís Mendes Ruiz Cantano

1.Estrutura social. 2. Investimento parental. 3. cuidado parental. 4. Amamentação. 5.*Cavia porcellus*

Nome: Junta, Patrícia Cintra

Título: O papel social da mãe na socialização dos filhotes

Dissertação apresentada ao Departamento de Psicologia da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo, como parte das exigências para a obtenção do título de Mestre em Ciências. Área: Psicobiologia.

Aprovado em:

BANCA EXAMINADORA

Prof(a) Dr(a) _____

Instituição _____

Julgamento _____

Prof(a) Dr(a) _____

Instituição _____

Julgamento _____

Prof(a) Dr(a) _____

Instituição _____

Julgamento _____

Dedico ao meu amor Gean, que me incentivou a iniciar o mestrado, e aos meus pais, que sempre me apoiaram em todos os momentos da minha vida.

AGRADECIMENTOS

Meus agradecimentos às pessoas que fazem parte das minhas conquistas, que tenho o privilégio de conviver diariamente, e que são parte de minha trajetória de vida.

À minha querida orientadora **Profª Drª Patrícia Ferreira Monticelli**, que sou grata por ter me acolhido no EBAC, por ter me permitido crescer profissionalmente e academicamente. Agradeço pelo seu carinho e compreensão, pela sua capacidade empática de sempre abraçar seus alunos, seja nos bons momentos ou nos momentos difíceis. Agradeço ainda por todo o conhecimento que transmitiu sem medir esforços. A **Laís**, por todo o tempo dedicado, pela sua disposição sempre que precisei, por seus ensinamentos e carinho comigo. Pela compreensão e incentivo nos momentos difíceis. **Tainá** e **Paula**, agradeço por me ensinarem tanto, principalmente quando entrei no laboratório. Obrigada pelos ensinamentos técnicos e conversas. Agradeço a todo o **EBAC** pela acolhida, conversas, e conhecimentos que foram compartilhados ao longo do mestrado. Agradeço às cobaias, por serem tão amáveis, permitindo observações tão prazerosas.

À minha família, aos meus pais **Rosa** e **João**, que me ensinaram o significado do amor incondicional, o respeito pelo mundo e por todos os seres vivos, que sempre me apoiaram, me incentivaram e me ensinaram os valores mais importantes da vida. Aos melhores irmãos do mundo, **Luciano** e **João**, que sempre cuidaram de mim, me incentivaram e que estão sempre presentes. Às minhas cunhadas, **Aline** e **Cris**, por todos os momentos felizes e também de desabafo, as considero como irmãs. Agradeço também aos meus sobrinhos **Arthur** e **Melissa**, que tenho muito orgulho, que são sempre carinhosos e permitem os meus abraços apertados de tia coruja. Ao meu amor **Gean**, que sempre foi meu companheiro, amigo e incentivador. Sem você, não teria iniciado muitos projetos importantes em minha vida, sou muito grata por todo amor e apoio nesses oito anos de relacionamento, tenho certeza que estamos apenas começando nossa vida juntos. **Lila** e **Bisteca**, minhas filhas de patas, que espalham tanto amor e alegria pela casa, que deixam eu me aconchegar nos momentos felizes e principalmente nos tristes. Às minhas amigas, **Leticia** e **Vivian**, que estão sempre presentes, agradeço pelos momentos de cumplicidade e fraternidade que tornam os dias melhores.

Agradeço ao **Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico** (CNPQ) pelo apoio financeiro e à Faculdade de Filosofia, Ciência e Letras de Ribeirão Preto pela oportunidade.

“Não considere nenhuma prática como imutável.
Mude e esteja pronto a mudar novamente. Não
aceite verdade eterna, experimente”.

B.F. Skinner

RESUMO

Junta, P. C. O papel social da mãe na socialização dos filhotes. 2020. 68p. Dissertação de Mestrado em Psicobiologia. - Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, 2020.

Variações no investimento parental oferecido por machos e fêmeas em mamíferos podem ser medidas através da frequência de cuidados providos aos filhotes, de indicadores da qualidade do vínculo de apego e do papel social dos pais na estrutura social (ES). Cobaias domésticas (*Cavia porcellus*) vivem em grupos sociais organizados hierarquicamente. Nas primeiras semanas de vida, os filhotes ficam mais próximos da mãe, e aprendem a reconhecê-la e vinculam-se a ela durante a amamentação e a higienização. O pai participa menos da rotina dos filhotes, mas sua presença favorece a socialização, especialmente de filhotes machos. Nosso foco foi verificar se o papel social da mãe e o investimento diferencial materno provido a cada filhote, poderia afetar o desempenho social deles. Observamos o comportamento social e o desenvolvimento físico dos filhotes (geração filial, GF) durante a primeira semana de vida, e após o amadurecimento sexual (GF', a partir dos 73 dias de vida). No 1º momento, filhotes (GF: 7 machos e 7 fêmeas de 5 ninhadas) que nasceram de um grupo de 5 machos e 7 fêmeas (geração parental, GP), gravamos em vídeo os animais no grupo 4 vezes por dia, com sessões de 30 minutos, totalizando 28 sessões de observação do dia 1 ao 7º dia de vida por filhote. No 2º momento, GF', mantida agora sem a presença dos animais de GP, foi gravada em 2 sessões (30 minutos) a cada 2 dias durante 14 dias. A partir das observações dos animais em cada momento, (1) calculamos os índices de associação diádica (IA) de cada indivíduo de GF/GF' com cada um dos outros animais do grupo, amostrados por "escaneamento" (15 registros instantâneos/sessão a intervalos de 2 min); e (2) a proporção de comportamentos afiliativos e agonísticos, frequência e a duração de episódios de amamentação, emitidos durante cada sessão. Na primeira semana de vida de GF, as fêmeas adultas (GP) dirigiram mais vezes comportamentos agonísticos à filhotes fêmeas do que a filhotes machos e a seus próprios filhotes do que aos alheios; os maiores IAs foram obtidos entre irmãos e entre mães e filhotes; e os animais mais fortes na rede social formada por GP+GF, eram as fêmeas, e não os machos. Ao contrário do esperado, a fêmea de maior força na rede não foi a que passou mais tempo amamentando seus filhotes, que também não foram vistos mamando em outras lactantes. Houve diferença entre as ninhadas na duração total de amamentação, e os filhotes que mais se aproximaram e seguiram a mãe, foram os que mamaram menos durante as sessões. Ao contrário da literatura, não registramos episódios de aloamamentação nesses 7 dias de vida. Após o amadurecimento sexual (GF'), o macho com maior peso, foi o que obteve o maior valor de força, e assumiu o primeiro lugar no *ranking* social. Os vínculos entre díades de animais observados em GF, mudaram em GF': as associações ficaram mais fortes entre não-irmãos. Ao contrário do que esperávamos, não encontramos correspondência entre o papel social das mães ou a proporção de amamentação dos filhotes (GF) no seu desempenho físico e social quando adultos (GF'). Entretanto, o índice de associação entre mãe-filhote parece relacionar-se com o desenvolvimento social e estrutural deste grupo de cobaias domésticas. Esses resultados são discutidos no âmbito das estratégias reprodutivas masculinas e femininas em mamíferos sociais.

Palavras-chave: estrutura social; investimento parental; cuidado parental; amamentação; *Cavia porcellus*

ABSTRACT

Junta, P. C. The social role of the mother in the socialization of puppies.2020. 68p. (Master Dissertation). Programa de Pós-Graduação em Psicobiologia. - Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, SP.

Variations in the parental investment offered by males and females in mammals can be measured through the frequency of care provided to the young, indicators of the quality of attachment, and the parents' social role in the social structure (ES). Domestic guinea pigs (*Cavia porcellus*) live in hierarchically organized social groups. In the first weeks of life, mother-infant attachment forms while they learn to recognize each other during breastfeeding and hygiene. The father rarely participates in infants' routine, but his presence favors socialization. We aimed to investigate if the mother's social role and parental investment quality would affect infant social performance. We observed the infants' social behavior and physical development (filial generation, FG) during the first week of life, and after sexual maturity (FG', from 73 days old). At the 1st moment, we video-recorded the infants (FG: 7 males and 7 females from 5 litters) in the parental social group (parental generation, PG: 5 males and 7 females), 4 times a day in 30 minutes sessions, totaling 28 sessions from day 1 to the 7th day of life. In the 2nd moment, FG was maintained alone (without PG) and recorded in two 30 minutes sessions. From each moment, we calculated (1) the indices of dyadic association (AI) sampled by "scanning" (15 instant records per session at 2 min intervals); and (2) the proportion of affiliative and agonistic behaviors, and frequency and duration of breastfeeding episodes. In FG's first week, adult females (PG) directed more often agonistic behavior to infant males than to females, and to their own than to other females' offspring; the highest AIs were obtained between siblings and between mothers and infants; and the strongest animals in the PG+FG social network were females. Contrary to expectations, the net strongest female was not the one who spent the most time breastfeeding her young; her infants were also not seen breastfeeding in other lactating females. There was a difference between the litters in the total breastfeeding; infants that most approached and followed the mother were those that suckled less during the sessions. We registered no allosuckling episode. After sexual maturity (FG'), the bigger male was the one who obtained the highest strength value and occupied the first position in the social ranking. The bonds between animals observed in FG changed in FG': associations become stronger among non-siblings than between siblings. Contrary to what we expected, there was no clear correspondence between the mother's social role or breastfeeding proportion and FG' physical and social performance. However, the mother-infant association index seems to be related to the social and structural development in that guinea pig group, suggesting that the maternal bond's quality influences the performance and social roles within the group. Results are discussed in the context of male and female reproductive strategies in social mammals.

Key-words: social structure; parental investment; parental care; suckling; *Cavia porcellus*

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Animais que participaram do estudo, da geração parental (GP) e da geração filha (GF), no 1º momento (a primeira semana de vida dos filhotes) e no 2º (GF'). F6 não produziu ninhada e F2, F3 e F4 produziram filhotes albinos (n=5) que, embora estivessem presentes no grupo, não foram incluídos em GF por impossibilidade de discriminá-los nas filmagens.	21
Tabela 2- Data de nascimento e peso (em gramas) das cobaias da geração filha (GF) produzida por 5 fêmeas de GP na 1a e 2a pesagens feitas em GF e GF', respectivamente. Os valores entre parênteses na coluna "mãe" indicam o peso médio das fêmeas após o parto* e o peso médio da ninhada ao nascer. "Ganho" apresenta o valor médio de ganho de massa em gramas nas pesagens semanais entre o momento 1 (GF) e momento 2 (GF')**.	22
Tabela 3 - Matriz dos índices de associação entre os filhotes do grupo GF de <i>Cavia porcellus</i> , a partir de dados de proximidade obtidos durante a primeira semana de vida, no período de 11/02/2018 a 03/03/ 2018.	31
Tabela 4 - Matriz dos índices de associação dos filhotes de <i>Cavia porcellus</i> com os animais de GP, a partir de dados de proximidade obtidos durante a primeira semana de vida.	32
Tabela 5- Índices de associação entre os filhotes não-albinos e as mães no momento 1 (primeira semana de vida). O gradiente de cor cinza representa as associações relativamente mais fortes e as preferenciais* (>0,64).	33
Tabela 6 - Teste de preferência e evitação gerado pelo programa SOCPROG entre filhotes e adultos de <i>Cavia porcellus</i> em cativeiro, no momento 1.	35
Tabela 7 - Medidas de força, centralidade do autovetor, coeficiente de alcance e afinidade dos filhotes não-albinos do grupo de <i>Cavia porcellus</i> em cativeiro durante a primeira semana de vida, no período de 11/02/2018 a 03/03/ 2018.	36
Tabela 8 - Tempo de duração total e relativo dos episódios de "amamentação"* de 9 filhotes de 5 fêmeas durante a primeira semana de vida de <i>Cavia porcellus</i> em cativeiro, no período de 11/02/2018 a 03/03/ 2018.	39
Tabela 9- Frequência de emissão da interação naso-anal entre os adultos e filhotes de <i>Cavia porcellus</i> em cativeiro, no período de 11/02/2018 a 03/03/ 2018	42
Tabela 10- Frequência de emissão de mordidas pelos adultos, direcionadas aos filhotes de <i>Cavia porcellus</i> em cativeiro, no período de 11/02/2018 a 03/03/2018.	43

Tabela 11- Frequência de interações agonísticas, separadas por tipos, do grupo direcionadas aos filhotes de <i>Cavia porcellus</i> em cativeiro, no período de 11/02/2018 a 03/03/2018.....	44
Tabela 12 - Matriz dos índices de associação entre os membros do grupo GF' de <i>Cavia porcellus</i> em cativeiro, no período de 25/04 a 13/05/2018 (2º momento, sem GP).....	45
Tabela 13 - Medidas de índices de força, centralidade, coeficiente de alcance e afinidade dos membros do grupo GF' de <i>Cavia porcellus</i> em cativeiro no período de 25/04 a 13/05/2018.	47
Tabela 14 - Comparação dos índices de força das fêmeas adultas antes dos partos e dos seus filhos do grupo GF' após 3 meses de nascimento. Os índices de força foram gerados pelo programa SOCPROG	48
Tabela 15 - Teste de preferência e evitação gerado pelo programa SOCPROG entre membros de <i>Cavia porcellus</i> em cativeiro.	50
Tabela 16 - Quantidade de vitórias e derrotas por díade do grupo GF' de <i>Cavia porcellus</i> em cativeiro entre os meses de Abril e Maio de 2018.....	51
Tabela 17- Ranking de classificação de hierarquia de dominância gerada pelo programa SOCPROG, pelo método de 'I&SI' (de Vries 1998). Grupo GF' gerada no período de (Abril e Maio de 2018) e Grupo GP gerada do período de (Dezembro de 2017 a Fevereiro de 2018) antes do nascimento dos filhotes.	53
Tabela 18 - Massa corporal (g) de <i>Cavia porcellus</i> em cativeiro, indicando o peso das mães de cada ninhada, peso GF, peso médio de GF, peso de GF' e ganho de peso.	59

LISTA DE FIGURAS

Figura 1- Vista superior do cercado de madeira (2,3m x 1,4m) na fase clara, que usamos para as análises comportamentais. O cercado foi instalado no Biotério do Laboratório de Etologia e Bioacústica (EBAC).....	23
Figura 2- Dias amostrados para análise comportamental no 1º momento. Note que o intervalo de sete dias variou entre ninhadas (1 a 5), contados a partir do nascimento de cada uma delas. As ninhadas 2 e 3 continham animais albinos, que não entram nas análises de GF	24
Figura 3-Índice David's score modificado (a), dendrograma (b) e Índice de Força (c) do grupo parental (GP) de <i>Cavia porcellus</i> em cativeiro entre os meses de Dezembro (2017) a Fevereiro (2018). Dados de Nogueira (2018).....	27
Figura 4 - Média dos índices de associações individuais (a) e dendrograma (b) dos filhotes não-albinos de <i>Cavia porcellus</i> durante a primeira semana de vida. A média foi obtida a partir de associações do filhote com outros filhotes e adultos (M e F)	34
Figura 5 - Rede de associação composta por fêmeas e filhotes de <i>Cavia porcellus</i> , em cativeiro, gerada pelo programa SOCPROG, e editada no NetDraw.....	37
Figura 6- Frequência e média de amamentação dos filhotes do grupo de cobaias (<i>Cavia porcellus</i>) em cativeiro. Os indivíduos aparentados estão representados pelos números iguais, no período de 11/02/2018 a 03/03/ 2018.	38
Figura 7- Frequência de alolimpeza, na qual os filhotes não-albinos foram limpos por suas mães <i>Cavia porcellus</i> em cativeiro, no período de 11/02/2018 a 03/03/2018.....	40
Figura 8- - Emissão de interações afiliativas: aproximação, seguimento e subir no dorso; dos filhotes com suas próprias mães, de <i>Cavia porcellus</i> em cativeiro, no período de 11/02/2018 a 03/03/ 2018.....	41
Figura 9- Frequência de mordidas emitidas pelas fêmeas em direção aos seus próprios filhotes de <i>Cavia porcellus</i> em cativeiro, no período de 11/02/2018 a 03/03/2018.....	43
Figura 10-Média dos índices de associações individuais do grupo GF' de <i>Cavia porcellus</i> em cativeiro, no período de 25/04 a 13/05/2018	46
Figura 11- Rede de associação do grupo de <i>Cavia porcellus</i> , em cativeiro, GF (a) e GF' (b) gerada pelo programa SOCPROG, e editada no NetDraw.....	49
Figura 12 - Representação da proporção de vitórias (PCW) dos membros GF' de <i>Cavia porcellus</i> em cativeiro entre os meses de Abril e Maio de 2018.....	52

Figura 13 - Índice David's score modificado (MDS) no grupo GF' de <i>Cavia porcellus</i> em cativeiro entre os meses de Abril e Maio de 2018.....	52
--	----

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO	14
OBJETIVOS	19
MATERIAIS E MÉTODOS.....	20
Animais e alojamento	20
Equipamentos	23
Procedimento amostral	24
Procedimentos de registro dos comportamentos e da proximidade espacial.....	25
Proximidade.....	25
Comportamento	25
Caracterização de GP, segundo Nogueira (2018), para comparação com GF'	26
Análise dos dados	28
Índices de Associação e preferências sociais	28
Relações interindividuais.....	28
Índices de Hierarquia do Grupo	29
RESULTADOS	30
Momento 1: a 1ª semana dos filhotes (GF) na presença de GP.....	30
Momento 2: GF dois meses mais tarde (GF') e sem GP	45
DISCUSSÃO	53
CONCLUSÃO.....	61
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	62

INTRODUÇÃO

Dentro de uma sociedade ou estrutura social (ES) ocorrem interações diádicas, que afetam os animais individualmente e que têm consequências em termos de *fitness* (no sucesso reprodutivo do indivíduo). Parte do repertório comportamental social de uma espécie decorre da sua história filogenética. Ou seja, é causa e consequência de uma trajetória evolutiva que influencia e é influenciada pela história ontogenética (Sachser, 1998). O sistema social, embora tenha uma bagagem evolutiva, é flexível e se desenvolve de formas diferentes entre populações de uma espécie, dependendo das características ambientais, como os aspectos climáticos, e as forças de predação dentre outros aspectos que podem modificar o comportamento do grupo (Adrian & Sachser, 2011).

O sistema social é dividido em três componentes por Kappeler e van Schaik (2002). A primeira diz respeito à organização social, que leva em consideração o sexo e faixa etária dos membros, o tamanho, a coesão espacial e temporal do grupo. A segunda trata da estrutura social que, segundo Hinde (1976), tem como base as interações diádicas (em animais humanos diríamos interpessoais) que ocorrem entre os indivíduos de um grupo. A interação se refere ao que está ocorrendo (conteúdo das interações) e a qualidade desse conteúdo. Além disso, sucessivas interações formam relações que podem ser influenciadas e influenciam interações, que por sua vez, acabam por afetar toda a estrutura social. Hinde (1976), também aponta que a ES possui padrões de relacionamento, e é dinâmica, uma vez que as composições dos membros podem mudar. A terceira configuração de um sistema social se refere ao sistema de acasalamento, que se compõe como consequência das estratégias masculinas e femininas e das interações sociais que tem por consequência a reprodução (Kappeler & Van Schaik, 2002).

A vida social pode ser determinante para a sobrevivência de algumas espécies, mas apresenta custos universais (Alexander, 1974). Por exemplo, torna maior a competitividade intraespecífica por recursos (Ebensperger et al., 2007), pode aumentar o risco de infanticídio (Ebensperger & Hayes, 2016), pode aumentar a probabilidade de transmissão de parasitas (Godfrey et al. 2009) e a disputa por posições sociais, junto aos custos da posição hierárquica que o indivíduo ocupa no grupo (Creel, 2001). As vantagens da vida em grupo devem ser observadas individualmente, ocorrendo quando os benefícios individuais são superiores aos custos. Um dos fatores mais importantes que podem levar a formação de grupos é o risco de predação (Alexander, 1974): ao dividirem a responsabilidade da segurança do grupo, mais animais vigilantes gastam proporcionalmente menos tempo individualmente nessa atividade, e podem direcionar mais energia na busca de recursos (Artiss et al. 1999). Dentre outros

benefícios estão a termo-regulação e a proteção de filhotes (Ebensperger et al., 2007). Em grupos estáveis que vivem juntos por gerações, a cooperação pode evoluir como uma estratégia adaptativa (Alexander, 1974).

A vida em grupo pode ter como característica o estabelecimento de hierarquias, que são definidas com comportamentos de dominância e submissão. Asher et. al. (2008) realizou estudos sobre a organização social e o sistema de acasalamento de *C. aperea* em seu habitat natural, no Uruguai. Neste estudo, o autor observou e coletou dados de 54 sujeitos, dentre eles 22 fêmeas e 18 machos adultos, e 14 juvenis machos e fêmeas. Entre os resultados encontrados, houve maior frequência de interação entre os maiores machos e fêmeas, e esses foram os que produziram mais filhotes (detectado por teste genético de paternidade) e que tiveram maior sucesso em afastar as fêmeas férteis de outros machos.

O grupo dos roedores é apontado de forma recorrente na literatura como um modelo interessante para estudos da evolução da sociabilidade em mamíferos terrestres. Corresponde à maior irradiação dos mamíferos, com cerca de 2.277 espécies viventes (Wilson e Reeder, 2005). Dentre os roedores, a linhagem mais antiga parece ser a dos caviomorfos, da família Caviidae, com espécies encontradas frequentemente na América do Sul (Wilson e Reeder, 2005; Adrian & Sachser, 2011). A espécie *Cavia porcellus* surgiu a partir de domesticação de uma espécie de preá da região dos Andes (Lavallée, 1990). Achados de pinturas e múmias sugerem que a domesticação tenha se iniciado por volta de 1.000 e 500 a.C (ou antes, para Lavallée, 1990), como fonte de alimento e para cultos religiosos (Weir, 1974). *C. porcellus* apresenta comportamentos próximos às espécies silvestres do gênero, com exibições ritualizadas de corte, agonísticas e afiliativas (Monticelli, 2005; Furnari, 2006). A cobaia, nome popular da espécie, tem um ciclo ultradiano de atividade (comunicação pessoal de P. Monticelli), com picos de atividade no início da manhã e da noite (Asher et al., 2004), e maior frequência de forrageamento no crepúsculo (Rood, 1972).

Grupos sociais de cobaias se relacionam de forma duradoura, por meio de dominância e de vínculos sociais, que podem ser conquistados com comportamentos agonísticos e/ou sócio-positivos (Jacobs, 1976; Sachser, 1998). O sistema de corte de fêmeas está relacionado com a formação de associações, e o mesmo macho pode se associar sempre com a mesma fêmea por gravidezes sucessivas (Jacobs, 1976). Assim como nas cobaias e nos preás (*Cavia aperea*) os machos desenvolvem laços duradouros com fêmeas e normalmente formam haréns, caracterizando um sistema poligínico e de defesa da fêmea contra outros machos, com ocorrência de comportamentos agonísticos (Asher et al., 2004).

Em contrapartida, Adrian e Sachser (2011) observaram que em outras espécies de *Caviinae* existem sistemas promíscuos, e que após o cortejo, as fêmeas podem escolher ativamente o parceiro sexual, com base em suas características morfológicas. O cortejo do macho *Cavia* envolve um sistema de comunicação ritualizado de movimentos e vocalização já muito bem descritos, originalmente nomeados de rumba e *purr*, respectivamente (King, 1956; Berryman, 1976). Esses sinais complexos devem ter sido selecionados pelo efeito que causam nas fêmeas e, assim, é plausível supor que neles estão as pistas da qualidade do macho que as fêmeas precisam acessar para escolher seus parceiros sexuais. A escolha do parceiro sexual, pode ser influenciada também por outros aspectos, como quando o macho oferece pouca ou nenhuma ajuda parental, e as fêmeas ficam restritas a buscar por “*good genes*”, ou seja, parceiros que são capazes de oferecer uma prole saudável, com material genético ideal para seus filhotes (Trivers, 1972). A qualidade dos genes pode ser observada por três características principais, a capacidade de sobrevivência dos genes ao longo das gerações, de reprodução das gerações descendentes e da complementaridade entre os genes dos pais (Trivers, 1972).

Segundo Trivers (1972), a avaliação da capacidade de sobrevivência dos genes pode ocorrer a partir de uma avaliação do estado de saúde dos machos. Se as fêmeas são capazes de discriminar machos fracos e doentes dos saudáveis, elas possuem boas condições de assegurar que sejam fecundadas, pois machos enfraquecidos talvez não tenham uma boa taxa de fecundação; as fêmeas garantiriam com isso uma prole com maiores chances de sobrevivência. Os machos dominantes também podem ser alvos das escolhas das fêmeas, pois com eles o acasalamento é mais rápido e seguro. Por outro lado, os machos de postos hierárquicos mais baixos são mais suscetíveis a interferências de outros durante a cópula (Jacobs, 1976).

Em relação à complementaridade dos genes hipotetizada por Trivers (1972), as fêmeas buscariam machos com características diferentes das suas, aumentando a diversidade genética da prole. Em espécies nas quais o ritual de cortejo do macho e a avaliação pelas fêmeas se encerram no ato de cópula e fertilização dos óvulos, outros comportamentos podem ter sido selecionados para que a fêmea aumente seu sucesso reprodutivo, mesmo sem a ajuda do macho: a provisão de um território com recursos defendido pelo macho escolhido, por exemplo (Trivers, 1972). Na maioria das espécies, o cuidado é oferecido exclusivamente pelas fêmeas, que além de responsáveis por todo o período de gestação, produzem o leite que nutre os filhotes (Trivers, 1972).

O porquinho-da-índia ou cobaia (Rodentia: *Cavia porcellus*), apresenta cuidado maternal por quatro semanas. Segundo Tokumaru (2000), as fêmeas são capazes de discriminar

seus filhotes no grupo: a vocalização emitida pelo filhote separado da mãe, um assobio, é discriminado pelas mães quando o estímulo é pareado com assobio de filhotes alheios. Os filhotes são capazes de ingerir alimentos sólidos, desde o primeiro dia de nascimento (King, 1956; Tokumaru, 2000), porém nos primeiros quatro dias se alimentam mais do leite materno (King, 1956). Além disso, os filhotes são capazes de se locomover bem, seguindo sua mãe e irmãos, explorando o ambiente (Porter et al., 1973). A maturidade sexual em fêmeas (primeiro estro) pode ser atingida a partir dos 40 dias de vida quando não há machos no grupo, ou até antes, aos 26 dias, quando há machos (Trillmich et al, 2005). Para os machos, a maturidade sexual ocorre entre 30 a 40 dias de vida (Asdell, 1964).

O cuidado materno é composto pela amamentação e higienização do filhote, durante os quais se estabelecem contatos, por exemplo, entre focinhos, que fazem parte do repertório de fortalecimento do vínculo materno (Albers et al., 1999). Ao estudar comportamentos maternos na espécie *Cavia porcellus*, Albers et al. (1999), observou que o comportamento dos filhotes pode ser influenciado pelo estilo de cuidado da mãe, que ele classificou em três tipos. Há a mãe que promove comportamentos afiliativos e permite que o filhote se mantenha próximo, fortalecendo o vínculo entre eles e promovendo a segurança do filhote, notada pela frequência de comportamentos exploratórios do mesmo. Há também a mãe mais agressiva, que pode afetar negativamente as relações sociais que o filhote estabelece e sua dedicação à comportamentos exploratórios. E por último, há a mãe ausente, que também pode influenciar no comportamento exploratório do filhote (Albers et al., 1999).

As relações entre mães e filhotes em cobaias apresentam características semelhantes quando os comportamentos são exibidos, como amamentação e alolimpeza, porém as frequências dos cuidados e qualidade do vínculo de relação para relação devem ser estudadas. As mães não oferecem cuidados iguais a toda sua ninhada (Lessells, 2002), o que pode estar ligado ao sexo dos filhotes ou à insistência dos filhotes em conseguir o leite (Takamatsu, 2007). O vínculo em cobaias extrapola a relação mãe-filhote: a aloamamentação ocorre com frequência e Takamatsu (2007) sugere que possa haver o estabelecimento de fortes laços entre esses indivíduos. O comportamento alopaparental, *i.e.*, cuidado oferecido para um filhote que não é próprio do cuidador, já foi descrito para 120 espécies de mamíferos (Riedman, 1982). Em cobaias, a aloamamentação é frequentemente observada quando há ocorrência de nascimentos com intervalo pequeno de tempo entre eles (Takamatsu, 2007). É necessário que a fêmea encontre boas condições ambientais ao seu dispor, como comida, água e um lugar seguro para viver, para a produção do leite e amamentação, que exigem um grande gasto energético da

fêmea (Laurien-Kehnen & Trillmich, 2003; Takamatsu, 2007). Durante a amamentação, a fêmea perde gordura e proteínas corporais em prol do filhote, o que constitui um investimento parental (Trivers, 1972; Takamatsu, 2007).

Hipóteses tentam explicar o comportamento de alo-amamentação, como a cooperação entre indivíduos e a busca de experiência parental (Riedman, 1982). Em cobaias, a hipótese de Takamatsu (2007) é que o comportamento esteja relacionado às características da vida social e à domesticação: são os filhotes que buscam ativamente o leite, de sua mãe ou não, e há baixa tendência agressiva da espécie, que pode ser resultante do processo de domesticação (Künzle e Sachser, 1999; Monticelli, 2005). De fato, os cuidados aloparentais, a alo-amamentação e o investimento diferencial em filhotes, parecem exercer influência na ES do grupo, porém, qual o critério para o investimento parental diferencial entre filhotes de uma mesma ninhada?

Hipóteses sobre favoritismo parental são descritas pela literatura, e pesquisas são realizadas na tentativa de compreender melhor as causas do investimento parental diferencial. A mãe mamífera pode favorecer um filhote sobre o outro em decorrência da sua idade, do seu sexo ou do seu tamanho (Lessells, 2002). Em primatas, como o *Callithrix jacchus*, o cuidado parental diferencial se correlaciona com a posição hierárquica das mães (Terceiro, 2016). Fêmeas de maior posto hierárquico amamentam por mais tempo seus próprios filhotes, ao passo que as fêmeas subordinadas amamentam os seus próprios filhotes e os da fêmea dominante (Terceiro, 2016). Para partilha de alimentos, a fêmea subordinada desempenha um papel mais ativo do que a dominante: a média de eventos de partilhas no estudo de Terceiro (2016) foi maior para os filhotes da fêmea dominante, do que para seus próprios, até o terceiro mês de vida dos filhotes.

Em espécies que vivem em grupos, a estrutura social afeta significativamente as relações, a qualidade dos vínculos e o sucesso reprodutivo dos indivíduos. A ES de um grupo é determinada pelo padrão de interações entre os indivíduos, ou seja, pelas relações sociais (Hinde, 1976; Kappeler; van Schaik, 2002), pela natureza e a forma das interações (Whitehead, 2008) e podem ser afetadas por variáveis ecológicas como densidade populacional, razão sexual e grau de disponibilidade de alimento (Izar, 1994). Dessa forma, a partir da ES, podemos obter informações importantes sobre a biologia comportamental de uma população, e generalizá-las à espécie (Izar, 1994; Whitehead, 2008). A análise das redes sociais auxilia na quantificação, descrição e comparação das relações entre membros de um grupo social de mamífero, nosso grupo de interesse (Croft, James, & Krause, 2008). Nosso laboratório tem investigado a ES de roedores caviomorfos com as métricas de rede (cobaias: Verzola-Olivio, 2016 e Nogueira,

2018; capivaras: Oliveira-Ueno, 2017; ratos-de-espinho: Cantano, 2018) e revelado vieses pelo foco exclusivo no comportamento dos machos e na consideração de passividade das fêmeas (Verzola-Olivio, doutorado em andamento; Nievas, 2019).

Neste trabalho, investigamos outra faceta da ES de cobaias: sua relação com o desempenho de uma geração-filha (GF). Nossa hipótese era que o investimento maternal e alomaternal seria diferencial (hipótese do favoritismo parental), ou seja, que maior cuidado (frequência e duração) seria direcionado a filhotes de mães com maior posição hierárquica, e que a posição da mãe na rede social do grupo afetaria os filhotes em relação à sua posição na rede daquele grupo (mais próxima à da mãe), após a maturidade. Para tanto, partimos de um grupo de cobaias (GF) do biotério do Laboratório de Etologia e Bioacústica (EBAC), proveniente de uma geração parental conhecida (GP). De GP tínhamos informações sobre a posição hierárquica de cada membro do grupo e das associações preferenciais entre eles. GP era formado de 6 fêmeas, dentre elas 5 produziram uma ninhada cada, de 2 a 4 filhotes (Nogueira, 2018).

Coletamos os dados de GF (dados de associação e interação) e esperamos encontrar relações entre o desempenho dos animais dessa geração do nascimento à maturidade sexual com o desempenho social dos pais (*status* social e papel na rede social de interação). As relações preferenciais entre animais e as medidas de redes de interação foram usadas na identificação do papel social dos animais e da hierarquia de dominância entre os indivíduos de GF, após a maturidade sexual (GF').

OBJETIVOS

Nosso objetivo foi testar a hipótese de favoritismo parental em um roedor que produz filhotes precoces e que vive em grupos sociais estáveis, *Cavia porcellus*. Em termos específicos, o que fizemos foi:

- Medir as relações de proximidade espacial entre filhotes de cinco ninhadas, entre si e com sua geração parental (momento 1: GF+GP);
- Medir as relações de proximidade espacial entre esses filhotes durante a maturidade sexual entre si (momento 2: GF');
- A partir dos dados de proximidade diádica, calcular índices de associação (IA) e valores de rede de interação para identificar os papéis sociais de GF e, mais tarde, de GF' já sem GP;

- Comparar de forma qualitativa o papel social de GF' aos de suas mães, em relação à posição na hierarquia de dominância e aos valores de força e de centralidade na rede de interação de seus grupos;
- Quantificar e caracterizar os episódios de amamentação em termos de frequência, duração e envolvidos (que fêmea e qual dos filhotes);
- Quantificar as ocorrências e direção de comportamentos afiliativos e agonísticos que envolveram GF e GF'.

MATERIAIS E MÉTODOS

Animais e alojamento

Nosso grupo de estudo foi a primeira geração (GF) de um grupo parental (GP: 5 machos e 6 fêmeas adultos) de cobaias, oriundo de um estoque heterogêneo de animais do Laboratório de Etologia e Bioacústica (EBAC) do Depto de Psicologia da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, da Universidade de São Paulo (FFCLRP-USP). GP havia sido estudada em pesquisa anterior por Tainá de Souza Duarte Nogueira, entre Dezembro/2017 e Abril/2018 (Nogueira, 2018; certificação ética CEUA/FFCLRP nº17.5.118.59.7). Utilizamos da monografia os dados de estrutura social de GP do período anterior ao nascimento dos filhotes (de 05/12/2017 a 10/02/2018).

Nosso estudo foi feito em cima de gravações coletadas a partir de então, do nascimento da 1ª ninhada de GP, que chamamos de GF. Nomeamos os indivíduos de GF (7 machos e 7 fêmeas, nascidos entre 11 e 25 de fevereiro de 2018) com letras minúsculas em distinção aos de GP (Tabela 1). O número de identificação de GF foi o mesmo que adotamos para as mães. Após sete dias do nascimento da 5ª ninhada (Tabela 2), fizemos uma pausa nas gravações e retomamos quando a 1ª ninhada completou 73 dias. Durante essa pausa, F1 morreu, e o laudo veterinário indicou decorrências do parto. Neste 2º momento, GF passou a ser chamada de GF', que agora compunha-se de animais em maturidade sexual, numerados. Uma das fêmeas de GP não produziu filhotes, por isso não houve uma 6ª ninhada; essa fêmea corresponde à F37 de Nogueira (2018), onde consta que foi retirada do grupo (G2) para tratamento veterinário em meados de março/2018, portanto após a observação de GF. GP não participou do 2º momento (GF'): os animais de GP foram retirados do grupo no dia 18 de abril daquele ano.

Tabela 1 - Animais que participaram do estudo, da geração parental (GP) e da geração filha (GF), no 1º momento (a primeira semana de vida dos filhotes) e no 2º (GF'). F6 não produziu ninhada e F2, F3 e F4 produziram filhotes albinos (n=5) que, embora estivessem presentes no grupo, não foram incluídos em GF por impossibilidade de discriminá-los nas filmagens.

1º Momento			2º Momento
GP*		GF	GF'
M12	F1	m1a	m1a
M15	F2	m1b	m1b
M17	F3	m2d	f2a
M32	F4	m3c	f2b
M36	F5	f4a	f2c
	F6	f4b	m2d
		m4c	m3a
		f5a	m3b
		f5b	m3c
			f4a
			f4b
			m4c
			f5a
			f5b

Nota. 2º Momento GF' = Filhotes após a maturidade sexual; F= fêmeas adultas; M= machos adultos. *As fêmeas de GP foram renomeadas, para facilitar a leitura deste trabalho. Elas equivalem aos seguintes números de Nogueira (2018): F1=F38, F2=40, F3=39, F4=33, F5=29, F6=37 e GP corresponde a G2.

Tabela 2- Data de nascimento e peso (em gramas) das cobaias da geração filha (GF) produzida por 5 fêmeas de GP na 1º e 2º pesagens feitas em GF e GF', respectivamente. Os valores entre parênteses na coluna “mãe” indicam o peso médio das fêmeas após o parto* e o peso médio da ninhada ao nascer. “Ganho” apresenta o valor médio de ganho de massa em gramas nas pesagens semanais entre o momento 1 (GF) e momento 2 (GF')**.

GF	Sexo	Nascimento	Mãe	1ª Pesagem	Ganho	2ª Pesagem (GF')
m1a	M	11/02/2018	F1	80	382	670
m1b	M	11/02/2018		78	388	680
f2a	F	12/02/2018	F2	81	366	729
f2b	F	12/02/2018		91	369	732
f2c	F	12/02/2018		96	406	792
m2d	M	12/02/2018		87	401	644
m3a	M	14/02/2018	F3	156	430	682
m3b	M	14/02/2018		155	444	706
m3c	M	14/02/2018		154	464	754
f4a	F	20/02/2018	F4	100	375	654
f4b	F	20/02/2018		92	325	581
m4c	M	20/02/2018		96	270	479
f5a	F	25/02/2018	F5	114	400	732
f5b	F	25/02/2018		90	598	598

Nota. 1º Pesagem: Primeira pesagem dos filhotes, geralmente nos primeiros dias de vida; 2º Pesagem: Após o último dia de filmagem (14/05/2018) F= fêmeas adultas; *Peso médio entre pesagens obtidas entre 13/02 e 14/05/2018

Os animais foram alojados em um cercado de madeira (2,3m x 1,4m) no Biotério do EBAC (Figura 1), e de lá eram filmados. O cercado era limpo duas vezes por semana com álcool 70%, após a troca da maravalha. O Biotério é parcialmente isolado de interferências externas, com sistema de renovação de ar (exaustor e timer modelo Coel modelo BWT40 on 20min a cada 60min), com controle de temperatura ($24,0 \pm 2,0^{\circ}\text{C}$; ar condicionado Split Midea Estilo Quente/Frio 9000BTU) e ciclo claro-escuro (12h escuro: 12h claro – luzes acesas às 14:00h; timer modelo Coel modelo BWT40).

A maioria dos animais possuía cor de pelagem variada, que permitiu sua identificação; os que eram albinos foram tingidos no dorso com violeta genciana. Os animais receberam comida e água *ad libitum* e capim duas vezes por semana; e foram pesados uma vez por semana (procedimento do biotério). Os dados foram arquivados no Diário do Biotério para possíveis consultas e análise e acompanhamento de ganho de peso ao longo do desenvolvimento.

Equipamentos

Os animais foram filmados 24h/dia por um sistema de câmeras de segurança (gravador digital de vídeo H.264 DVR) instalado no teto acima do cercado (Figura 1) e programado para gravar de forma contínua. As gravações eram automaticamente salvas em um disco rígido que, quando ficava sem espaço para novas gravações, apagava os registros anteriores e gravava no espaço gerado. Assim, era necessário copiar as janelas de gravação de interesse amostral, para um outro disco rígido.

Figura 1- Vista superior do cercado de madeira (2,3m x 1,4m) na fase clara, que usamos para as análises comportamentais. O cercado foi instalado no Biotério do Laboratório de Etologia e Bioacústica (EBAC).

Fonte: a autora

Procedimento amostral

Das gravações salvas em disco rígido de GF (24h/dia de 11 de fevereiro a 4 de março) analisamos uma amostra de 4 sessões de 30 minutos por dia (2h/dia) por 5 a 7 dias (Figura 2), de acordo com a ninhada (as gravações dos dias 14 e 15 de fevereiro estavam corrompidas). Note na Figura 2 que o sétimo dia de vida variou entre as ninhadas, que nasceram a intervalos de 1 a 6 dias. As sessões foram igualmente distribuídas nos períodos claro e escuro, por sorteio das horas. Notamos posteriormente que não era possível discriminar individualmente os cinco filhotes albinos em nenhuma das fases, por causa da qualidade das filmagens. Corrigimos isso em GF': dentre as gravações feitas entre os dias 25/04 a 13/05/2018, analisamos 2 sessões de 30 minutos por dia (1h/dia), a intervalos de 2 a 3 dias (7 dias amostrados em um intervalo de 18 dias), que geraram 7 horas de observação do momento 2, todas no período claro.

Figura 2- Dias amostrados para análise comportamental no 1º momento. Note que o intervalo de sete dias variou entre ninhadas (1 a 5), contados a partir do nascimento de cada uma delas. As ninhadas 2 e 3 continham animais albinos, que não entram nas análises de GF.

Legenda: m: macho; f: fêmea. O retângulo central indica os dias de nascimento das cinco ninhadas e o 7º dia respectivo de cada ninhada. Os retângulos indicam o intervalo de observação de cada uma, de 11/02/2018 a 04/03/2018.

Procedimentos de registro dos comportamentos e da proximidade espacial

Proximidade

A proximidade espacial entre dois indivíduos foi medida, para servir ao cálculo de índices de associação entre animais, pelo método “*scan sampling*” (Altmann, 1974): a cada sessão de 30 minutos, varria-se fotograficamente o grupo a intervalos de 2 minutos e anotava-se quem estava perto de quem. Obtivemos com isso, 15 registros de proximidades entre animais por sessão, da seguinte forma: a cada 2 minutos (*scan*), quando dois animais estavam próximos a menos de um corpo de filhote de distância um do outro e o comportamento deles, anotava-se em uma tabela de Excel (Microsoft® Office) o nome dos dois animais envolvidos, sempre na ordem Emissor >> Receptor e usando uma linha para cada díade. A primeira coluna dessa tabela continha a data e hora do *scan* e na segunda coluna os sujeitos próximos no momento do *scan*. As díades possíveis no momento 1 eram formadas por qualquer um dos GF, exceto os 5 filhotes albinos, entre si ou com algum dos GPs. No segundo momento, GP não estava mais presente e os cinco albinos participaram da contagem.

Comportamento

Dentro da janela temporal de amostragem do 1º momento, registramos todas as ocorrências de comportamentos afiliativos, e os agonísticos que foram usados para analisar a relação mãe-filhote. Foram considerados afiliativos o contato naso-anal (NA), a alo-limpeza (AL), a aproximação (AP), o seguimento (SE), o subir no dorso (SD) e também a amamentação (AM); e agonísticos, a mordida (MO), o espantar, investidas com a cabeça, perseguição e ataque (adaptação do etograma de Monticelli, 2005, para *Cavia porcellus* e *C. aperea*). Os episódios de amamentação também foram quantificados em relação à duração média dos episódios e duração total. Consideramos amamentação todas as vezes em que o filhote se posicionava abaixo do ventre da fêmea e permanecia por mais de 10 segundos na posição de amamentação, já que era impossível ver a boca dos filhotes. No 2º momento registramos apenas os comportamentos agonísticos que foram citados acima, pois nosso interesse foi verificar as posições hierárquicas que se estabeleceram após a retirada do grupo parental.

Caracterização de GP, segundo Nogueira (2018), para comparação com GF'

A comparação entre o status social e papel social de GF' em relação às mães foi feita com base nos dados de Nogueira (2018) apresentados como parte desta seção, já que não são resultados nossos. Para a comparação de nossos dados de GF' com GP antes do nascimento dos filhotes, adotamos os mesmos critérios e configurações de Nogueira (2018).

Conforme a autora, então, antes do nascimento dos filhotes, GP não estava organizada de forma linear de dominância e a atribuição de classes hierárquicas foi feita com base no índice de dominância Modified David's Score (Figura 3): foram classificados como dominantes (MDS positivo) os machos 17, 32 e 15 e as fêmeas F2 e F5. Havia associações preferenciais ($\geq$ IA médio da díade 0,06) entre machos e fêmeas de GP: M17 com F5 (0,17) e com F2 (0,12), M32-F2 (0,14) e M15 igualmente com duas fêmeas F4 e F1 (0,14) e menos com F6 (0,08). Segundo a autora, não houve associações repulsivas, mas duas díades de machos não foram observadas próximos (M12-M36 e M12-M32). M36 não apresentou associações acima da média do grupo com nenhuma fêmea (Figura 3). F1 e F6 tinham metade da massa corporal das outras e, consistentemente, aparecem como parte do grupo não-dominante. Entre os machos, M17, 32 e 15, nessa ordem, exerciam alguma dominância entre si e à F2 e F5 (Figura 3).

Figura 3-Índice David's score modificado (a), dendrograma (b) e Índice de Força (c) do grupo parental (GP) de *Cavia porcellus* em cativeiro entre os meses de Dezembro (2017) a Fevereiro (2018). Dados de Nogueira (2018)

Nota. a) Os índices positivos do gráfico indicam que são indivíduos dominantes em relação aos demais (com índices negativos), sendo do mais dominante para o menos: M17> M32> M15> F2>F5>M12, e do mais subordinado para o menos: F6>F1>F3>F4>M36; b) Indivíduos com a mesma cor indicam que são do mesmo *cluster*, quanto mais próxima a ligação do eixo vertical, maior a associação entre as díades; c) A linha desenhada mostra a média do grupo, indicando indivíduos abaixo (M17, M32, M12 e M36) e os indivíduos acima dela (F6, M15, F3, F4, F2, F1 e F5)

Análise dos dados

Índices de Associação e preferências sociais

A partir da tabela com as relações das díades/scan, usamos o software SOCPROG 2.9 para calcular índices de associação (IA) e medidas de rede de interação (**força** e **centralidade**) para GF e GF'. Para cada díade, o programa apresenta um IA que representa uma estimativa do tipo de relação entre cada dois animais, considerando o número de vezes em que foram observados juntos em um período amostral. O índice varia de 0 (díade nunca observada no período analisado) a 1 (observados em proximidade em todos os *scans* do período). Adotamos o “Dia” como período amostral e acrescentamos a opção “weighted by date”, para inclusão das díades que apareceram juntas mais de uma vez no dia. Estimamos também o valor de proximidade para díades que se repetem em scans de um mesmo dia (opção “weighted by date”).

Para investigar se as associações eram aleatórias (H_0 : hipótese nula) ou preferenciais ou repulsivas, utilizamos o teste de preferência e/ou evitação (*Preferred/Avoidance test*) e a análise de agrupamentos (*Cluster Analysis*) do SOCPROG. A formação de “clusters” em um grupo pode indicar a associação entre indivíduos em subgrupos menores, quando o valor de modularidade for maior do que 0,3 pelo critério de Newman (2004). A qualidade dessa representatividade dos subgrupos é dada por um Coeficiente de Correlação Cofenético (adotamos o critério de $CCC \geq 0,8$ como boa qualidade de representação para mostrar a divisão do grupo em dendrogramas) (Whitehead, 2009). Utilizamos como critério para definir as associações como preferenciais que o IA da díade fosse o dobro do IA da média do grupo (Durell et. al, 2004).

Relações interindividuais

Utilizamos como métricas de rede de interação a **força** e **centralidade do vetor**, **alcance** e **afinidade**. A avaliação da **força** apresenta dados relacionados à sociabilidade, e é calculada a partir dos índices de associação de cada indivíduo: quanto maior os IAs, maior o nível de associação e/ou de associações fortes com outros integrantes do grupo. A **centralidade do vetor** representa o valor do indivíduo no grupo, relacionando a soma das IAs, com autovetor de maior autovalor da matriz de associação. Um indivíduo central no grupo tem muitas associações e/ou associações com outros indivíduos centrais. O **alcance** indica quanto o comportamento de um indivíduo pode influenciar o comportamento de outros, sendo assim, indivíduos com alto valor de **alcance** tem maior influência sobre o comportamento dos outros

do grupo. Por fim, a **afinidade** é uma medida relacionada com a associação à indivíduos fortes, sendo que aqueles com altos valores de **afinidade** se associam fortemente a indivíduos de alta **força**.

Com base na frequência de interações entre os indivíduos, foram analisadas as interações agonísticas e afiliativas, por meio das frequências das taxas de interação (Whitehead, 2009). Muitas interações, entretanto, são assimétricas, ou seja, um animal pode responder igualmente a certa interação, ou não interagir a um comportamento direcionado a ele. Com o software UCINET foi possível estabelecer ainda outras métricas das redes de interação assimétricas (Borgatti, Everett, & Freeman, 2002; Hanneman & Riddle, 2005). São elas: **grau da rede** (“*degree*”), **centralidade de fluxo** (“*FlowBetweenness*”), e **poder de Bonacich** (Bonacich, 1987). O número de indivíduos com que um animal interage estabelece o grau da rede. O indivíduo com maior potencial de conectividade da rede possui maior valor de **centralidade de fluxo**. O poder de influência de um indivíduo é calculado pela quantidade interações que ele faz, juntamente com a quantidade de interações dos indivíduos que ele esteve em contato. Dois valores são representativos das duas medidas, o “*outdegree*” e “*outpower*” que dizem respeito às interações realizadas por cada indivíduo, e o *indegree* e *inpower*, que se referem às interações recebidas dos indivíduos. O NODEXL (2014) apresentará as interações assimétricas e direcionais, representadas por nós (indivíduo) e arestas (interação), que se ligam quando uma interação ocorre.

Índices de Hierarquia do Grupo

Os dados de comportamentos agonísticos foram usados para a análise da hierarquia de dominância, também no software SOCPROG. Entre díades de animais, verificam-se os sujeitos que vencem ou perdem a maioria dos conflitos. A partir das proporções de vencedores e perdedores, o SOCPROG calcula: o índice de dominância, a posição hierárquica, o índice de linearidade (h e h') e o gradiente de dominância (*Steepness*). O índice de dominância (D_{ij}) é calculado com base nos números de vitórias e derrotas da díade (P_{ij}); o índice de linearidade indicará uma hierarquia linear se estiver próximo de 1 (h' é usado quando não há díades que não interagiram no período amostral). O gradiente de dominância ou medida de profundidade é uma estimativa de 0 a 1 de chances de vitórias entre indivíduos adjacentes, que indicará despotismo, quando estiver mais próximo de zero (*i.e.*, uma assimetria forte) ou relações de dominância igualitárias entre os indivíduos, quando mais próximo de 1 (*i.e.*, menor discrepância entre postos hierárquicos).

RESULTADOS

Momento 1: a 1ª semana dos filhotes (GF) na presença de GP

Os índices de associação (IA) dos filhotes (GF) entre si e com GP estão apresentados nas Tabelas 3 e 4. Pelo critério adotado para definir as associações como preferenciais (que o IA da díade fosse o dobro do IA da média do grupo = 0,32), notam-se associações preferenciais entre indivíduos de uma mesma ninhada, os mais altos entre irmãs _ f5a-f5b (IA=1,0) e f4a-f4b (0,91) _, e um pouco mais baixos, mas ainda indicativos de associações preferenciais (>0,64) entre irmãos de sexos diferentes _ f4a-m4c (0,78) e f4b-m4c (0,78). Os irmãos m1a e m1b não foram observados juntos em proporção tão alta, e as ninhadas de F2 e F3 não podem ser levadas em conta porque delas faziam parte os filhotes albinos (f2 a, b e c e m3a, b). A f5a associou-se mais com o macho M32, e também com F5; enquanto que sua irmã f5b se associou mais fortemente com f5a, e depois com f5b (Tabela 4).

Em relação à GP, os índices de associação entre os filhotes não-albinos e suas próprias mães apresentaram variações (de 0,36 a 0,86; Tabela 5), no momento 1. Todos os filhotes interagiram preferencialmente com suas mães do que com qualquer outra fêmea mãe. O filhote m3c, da ninhada dos três maiores machos ao nascimento (Tabela 2), teve o maior IA com sua mãe F3 (0,86). Não pudemos obter informações sobre os outros dois machos dela, que eram albinos, mas m3c foi o macho de maior peso aos 3 meses (Tabela 2), seguido dos irmãos que ficaram com o peso abaixo de fêmeas de F2 e F5 (f5a, a que nasceu maior entre as fêmeas e também em relação à irmã). Os próximos maiores IAs foram de f4b e F4 (0,74) e de F2 e m2d (o único macho e o menor filhote de uma ninhada de 4) e f4a e F4 (0,67). Os outros filhotes não-albinos tiveram baixos IAs com suas mães, ainda que maior com elas do que com outra fêmea. O menor IA com a mãe foi de m1b (0,36), o menor filhote de todos ao nascer e o que mais ganhou peso até os 3 meses (Tabela 2), alcançando o irmão. Esses resultados e as demais díades estão representadas na tabela 5.

Dois machos apresentaram associações com filhotes fêmeas (ainda assim, não preferenciais): M15 (f4a = 0,47; f5a = 0,46; f5b = 0,54) e M32 (f5a = 0,36). As fêmeas mantiveram associações mais fortes com os próprios filhotes, exceto a fêmea F1 (que sabemos depois que esteve doente nessa fase), que ficou mais próxima de um de seus filhotes (m1a = 0,47) e de f5a (0,50). F5 apresentou índices iguais com ambos os filhotes (f5a e f5b = 0,55) e com f4a (0,46).

Tabela 3 - Matriz dos índices de associação entre os filhotes do grupo GF de *Cavia porcellus*, a partir de dados de proximidade obtidos durante a primeira semana de vida, no período de 11/02/2018 a 03/03/ 2018.

m1a	1,00								
m1b	0,55	1,00							
m2d	0,16	0,14	1,00						
m3c	0,46	0,34	0,24	1,00					
f4a	0,25	0,15	0,43	0,25	1,00				
f4b	0,17	0,37	0,35	0,50	0,91	1,00			
m4c	0,24	0,21	0,25	0,40	0,78	0,78	1,00		
f5a	0,20	0,26	0,21	0,20	0,33	0,44	0,53	1,00	
f5b	0,10	0,43	0,42	0,50	0,56	0,67	0,53	1,00	1,00
	m1a	m1b	m2d	m3c	f4a	f4b	m4c	f5a	f5b

Nota. Em cinza está destacado os maiores índices de associações preferenciais obtidos (valores maiores que o dobro da média do grupo); m=machos filhotes; f= fêmeas filhotes. Média do IA do grupo: 0,32. Valores acima de 0,64 são indicativos de associações preferenciais.

Tabela 4 - Matriz dos índices de associação dos filhotes de *Cavia porcellus* com os animais de GP, a partir de dados de proximidade obtidos durante a primeira semana de vida.

M12	1.00																				
M15	0.00	1.00																			
M17	0.00	0.12	1.00																		
F5	0.15	0.18	0.40	1.00																	
M32	0.00	0.00	0.00	0.20	1.00																
F4	0.00	0.34	0.06	0.06	0.00	1.00															
M36	0.08	0.12	0.07	0.27	0.13	0.13	1.00														
F6	0.00	0.00	0.00	0.23	0.00	0.07	0.00	1.00													
F1	0.14	0.28	0.19	0.06	0.19	0.18	0.19	0.21	1.00												
F3	0.00	0.12	0.00	0.00	0.07	0.00	0.13	0.00	0.06	1.00											
F2	0.14	0.11	0.13	0.06	0.06	0.12	0.00	0.00	0.12	0.19	1.00										
m1a	0.25	0.31	0.14	0.14	0.21	0.14	0.14	0.33	0.47	0.14	0.20	1.00									
m1b	0.30	0.34	0.26	0.19	0.13	0.25	0.13	0.22	0.36	0.13	0.06	0.55	1.00								
m2d	0.17	0.26	0.07	0.15	0.15	0.29	0.15	0.00	0.14	0.30	0.69	0.16	0.14	1.00							
m3c	0.25	0.13	0.29	0.21	0.14	0.14	0.14	0.08	0.13	0.86	0.33	0.46	0.34	0.24	1.00						
f4a	0.09	0.47	0.23	0.46	0.15	0.67	0.38	0.09	0.07	0.23	0.43	0.25	0.15	0.43	0.25	1.00					
f4b	0.09	0.27	0.31	0.23	0.08	0.74	0.31	0.09	0.36	0.31	0.29	0.17	0.37	0.35	0.50	0.91	1.00				
m4c	0.09	0.32	0.15	0.22	0.37	0.57	0.07	0.26	0.14	0.44	0.28	0.24	0.21	0.25	0.40	0.78	0.78	1.00			
f5a	0.11	0.46	0.45	0.55	0.64	0.35	0.27	0.33	0.25	0.18	0.33	0.20	0.26	0.21	0.20	0.33	0.44	0.53	1.00		
f5b	0.33	0.54	0.45	0.55	0.45	0.35	0.45	0.22	0.50	0.45	0.42	0.10	0.43	0.42	0.50	0.56	0.67	0.53	1.00	1.00	
	M12	M15	M17	F5	M32	F4	M36	F6	F1	F3	F2	m1a	m1b	m2d	m3c	f4a	f4b	m4c	f5a	f5b	

Nota. Em cinza está destacado os maiores índices de associações preferenciais obtidos (valores maiores que o dobro da média do grupo); m=machos filhotes; f= fêmeas filhotes. Média do IA do grupo: 0,32. Valores acima de 0,64 são indicativos de associações preferenciais.

Tabela 5- Índices de associação entre os filhotes não-albinos e as mães no momento 1 (primeira semana de vida). O gradiente de cor cinza representa as associações relativamente mais fortes e as preferenciais* ($>0,64$).

GF	F1	F2	F3	F4	F5
m1a	0.47	0.20	0.14	0.14	0.14
m1b	0.36	0.06	0.13	0.25	0.19
m2d	0.14	0.69	0.30	0.29	0.15
m3c	0.13	0.33	0.86	0.14	0.21
f4a	0.07	0.43	0.23	0.67	0.46
f4b	0.36	0.29	0.31	0.74	0.23
m4c	0.14	0.28	0.44	0.57	0.22
f5a	0.25	0.33	0.18	0.35	0.55
f5b	0.50	0.42	0.45	0.35	0.55

Nota. *Pelo critério adotado, em cinza aquelas cujo IA médio = 2* Média aritmética do IA do grupo (0,32). GF: Filhotes durante 1º semana de vida; F1 a F5 = fêmeas adultas que produziram ninhadas; m=machos filhotes; f=fêmeas filhotes.

A formação de “*clusters*” em um grupo pode indicar a associação entre indivíduos em subgrupos menores e a qualidade da representatividade desses subgrupos é dada pelo CCC $\geq 0,8$. Embora nosso valor de CCC gerado foi de 0,72 o dendrograma não pode ser lido como indicando subdivisões, já que o índice de modularidade foi baixo e menor que 0,3 (0,19), mas ele indica a proximidade social entre os animais, portanto o usamos aqui (Figura 4), como uma representação das afinidades e não como sugestão de divisões internas do grupo.

Figura 4 - Média dos índices de associações individuais (a) e dendrograma (b) dos filhotes não-albinos de *Cavia porcellus* durante a primeira semana de vida. A média foi obtida a partir de associações do filhote com outros filhotes e adultos (M e F)

Nota. (a) A linha desenhada mostra a média do grupo: 0,32; (b) cores iguais representam possíveis agrupamentos e cores diferentes, possíveis subdivisões do grupo; quanto mais próxima a ligação do eixo vertical entre as diádes, maior o índice de associação entre ela; GF: Filhotes durante 1º semana de vida; m=machos filhotes; f= fêmeas filhotes

Testamos a hipótese de que haviam associações preferenciais em GF com o teste de preferência e/ou evitação (*Preferred/Avoidance test*) e a análise de agrupamentos (*Cluster Analysis*) do SOCPROG. O valor significativo de p sugere que as associações não ocorreram de forma aleatória nesse grupo: os dados reais do desvio padrão ($p=0,0000$) e do coeficiente de variação ($p=0,0010$) foram maiores que os dados randômicos (Tabela 6). As associações preferências aconteceram tanto entre dias como repetiram-se entre scans de um mesmo dia, com base respectivamente no valor significativo do desvio padrão dos IAs reais ($>$ aleatórios) e na média mais baixa dos índices de associação dos dados reais (Tabela 6).

Tabela 6 - Teste de preferência e evitação gerado pelo programa SOCPROG entre filhotes e adultos de *Cavia porcellus* em cativeiro, no momento 1.

Teste Estatístico	Média		Real >	Valor <i>p</i>
	Dados		Randômico	
	Dados Reais	Dados Randômicos		
Média	0,24	0,29	1/1000	0,0010
Desvio padrão (Dp)	0,21	0,18	1000/1000	0,0000
Coefficiente de variação (Cv)	0,87	0,61	999/1000	0,0010
Proporção de elementos não-zero	0,83	0,92	1/1000	0,0010
Tamanho típico do grupo (DP)	0,66	0,35	1000/1000	0,0000

Em relação aos valores de rede, os irmãos m1a e m1b apresentaram valores baixos de **força** (m1a=5,10; m1b=5,20), de **centralidade** (m1a=0,16; m1b=0,18) e de **coeficiente de alcance** (m1a = 27,91; m1b = 30,35). A f5b, aquela com maior média de associação do grupo (0,45), apresentou os maiores valores de **força**, **centralidade** e **coeficiente de alcance** (Tabela 7; Figura 4).

Tabela 7 - Medidas de força, centralidade do autovetor, coeficiente de alcance e afinidade dos filhotes não-albinos do grupo de *Cavia porcellus* em cativeiro durante a primeira semana de vida, no período de 11/02/2018 a 03/03/ 2018.

GF	Força	Centralidade do Autovetor	Coeficiente de alcance	Afinidade
m1a	5,10	0,16	27,91	5,47
m1b	5,20	0,18	30,35	5,84
m2d	6,18	0,22	37,45	6,06
m3c	7,11	0,26	43,11	6,07
f4a	7,60	0,28	46,87	6,17
f4b	7,89	0,29	49,5	6,27
m4c	7,12	0,26	44,43	6,24
f5a	7,69	0,27	45,26	5,89
f5b	9,96	0,33	56,08	5,63

Nota. GF: Filhotes durante 1º semana de vida; m=machos filhotes; f= fêmeas filhote; em cinza os maiores valores.

Representamos graficamente os índices de associação de GF e das fêmeas de GP (Figura 5). Todos os indivíduos se conectam, ou seja, estão associados, ainda que com ligações mais fortes ou mais fracas.

Figura 5 - Rede de associação composta por fêmeas e filhotes de *Cavia porcellus*, em cativeiro, gerada pelo programa SOCPROG, e editada no NetDraw.

Nota. O gráfico gerado pelo software SOCPROG representou as redes com nós interligados por arestas, sendo que os nós dizem respeito aos indivíduos e as arestas, as relações entre eles, suas associações; A rede possui espessuras diferentes que representam a **força** das associações, sendo 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); Números iguais na identificação representam indivíduos aparentados, as cores verdes são representativas de fêmeas adultas e rosa de filhotes; m=machos filhotes ; f= fêmeas filhotes; F= fêmeas adultas

Dos comportamentos afiliativos, agonísticos e a amamentação

Durante a janela de amostragem utilizada, não houve nenhum registro de episódio de alo-amamentação de filhotes não-albinos. A frequência e a duração (relativa e total) dos episódios de amamentação (AM) dos filhotes podem ser vistas nas Figuras 6 e Tabela 8, respectivamente. A frequência de amamentação variou mesmo dentro da ninhada. O m1a foi observado mais vezes abaixo do ventre de sua mãe (AM=22) do que seu irmão m1b (AM= 13). Os três filhotes de F4 posicionaram-se em postura de amamentação mais vezes (f4a (AM= 28) e f4b (AM= 28), m4c (AM= 24), e mais ainda a f5a (AM= 34); seu irmão, ao contrário, apareceu bem menos nessa posição durante os scans (AM= 19). O indivíduo m2d, um dos dois machos que menos cresceu, foi o menos observado abaixo do ventre (AM=12), mas na mesma proporção que m1b.

Figura 6- Frequência e média de amamentação dos filhotes do grupo de cobaias (*Cavia porcellus*) em cativeiro. Os indivíduos aparentados estão representados pelos números iguais, no período de 11/02/2018 a 03/03/ 2018.

Nota. A barra cinza escura apresenta a frequência de amamentação, enquanto a barra cinza clara a média (frequência/quantidade de dias); A linha desenhada mostra a média do grupo: 21; GF: Filhotes durante 1º semana de vida; m=machos filhotes; f= fêmeas filhotes

Algumas variações foram observadas no tempo de duração de amamentação dos filhotes e das ninhadas (Tabela 8). Novamente, como nos dados de duração, a quarta ninhada (f4a; f4b; m4c) mamou por períodos mais longos, especialmente m4c. Os irmãos m1a e m1b, da primeira ninhada, foram a segunda ninhada com maior tempo de duração de amamentação. Em contrapartida, as irmãs f5a e f5b da última ninhada, e o macho m3c obtiveram os menores tempos de amamentação do grupo, ainda que f5a tenha sido a que tentou mamar mais vezes, a julgar pelas vezes avistadas abaixo da mãe (Tabela 8).

Tabela 8 - Tempo de duração total e relativo dos episódios de “amamentação”* de 9 filhotes de 5 fêmeas durante a primeira semana de vida de *Cavia porcellus* em cativeiro, no período de 11/02/2018 a 03/03/ 2018.

ID	Duração relativa (min) (dur total/freq)	Duração total (hs:min:seg)
m1a	13	04:53:36
m1b	21	04:38:58
m2d	20	04:06:03
m3c	12	03:31:39
f4a	12	06:03:25
f4b	12	05:47:27
m4c	15	06:21:36
f5a	6	03:35:42
f5b	8	03:50:05
Média	13	04:45:23

Nota: ID = Indivíduos; m=machos filhotes; f= fêmeas filhotes; em cinza maiores tempos de amamentação em termos de duração relativa e duração total; * consideramos a duração total de amamentação o tempo observado abaixo do ventre de uma fêmea (sempre a mãe)

O comportamento de alolimpeza foi direcionado apenas aos próprios filhotes (F4 - f4a, f4b e m4c; F5 - f5a e f5b), e apenas após o nascimento da 4ª ninhada, visto que as ninhadas 2 e 3 eram formadas em sua maioria de filhotes albinos, que não puderam ser monitorados. Quem mais recebeu foram justos dessas ninhadas, as jovens f4b e f5a (Figura 7).

Figura 7- Frequência de alolimpeza, na qual os filhotes não-albinos foram limpos por suas mães *Cavia porcellus* em cativeiro, no período de 11/02/2018 a 03/03/2018.

Nota. A linha desenhada mostra a média do grupo: 5; GF: Filhotes durante 1º semana de vida; m=machos filhotes; f= fêmeas filhotes

Os filhotes apresentaram frequências variadas quanto a emissão de comportamentos de busca de contato com a própria mãe, sendo aproximação (AP), seguimento (SE) e subir no dorso (SD), os mais frequentes para todos os filhotes (Figura 8). As aproximações e seguimento ocorreram em maior frequência pelo filhote m3c (AP=54; SE=48), e o subir no dorso foi observado mais vezes emitido pelo indivíduo m2d (SD=10). O filhote m4c (AP=18) foi o indivíduo que menos se aproximou da mãe, e a f5b foi a que menos seguiu (SE=8). Dentre as ninhadas, os irmãos m1a (AP=31; SE= 31) e m1b (AP=30; SE=29) se aproximaram e seguiram sua mãe com maior regularidade. De F4, as jovens fêmeas buscaram mais a mãe do que o macho m4, mas entre as duas jovens de F5, a diferença foi grande.

Figura 8- - Emissão de interações afiliativas: aproximação, seguimento e subir no dorso; dos filhotes com suas próprias mães, de *Cavia porcellus* em cativeiro, no período de 11/02/2018 a 03/03/ 2018.

Nota.GF: Filhotes durante 1º semana de vida; m=machos filhotes; f= fêmeas filhotes; Médias: aproximação= 34, seguimento =25, subir no dorso = 3

Houve uma grande quantidade de emissões de contato naso-anal (NA) exibido pelos machos, em direção aos filhotes (Tabela 9). As ocorrências foram apresentadas do maior para o menor: M15 (NA=71), M17 (NA=31), M36 (NA=17), M32 (NA=13) e M12 (NA=6). O maior número de NA dirigidos a um filhote foi emitido pelo indivíduo M15 (NA=15) direcionados ao m2d. M12 fez contato naso-anal apenas em m1a e m1b. Em relação às fêmeas GP, elas raramente emitiram o comportamento nos scans e quando fizeram, foram a filhotes fêmeas (tabela 9).

Tabela 9- Frequência de emissão da interação naso-anal entre os adultos e filhotes de *Cavia porcellus* em cativeiro, no período de 11/02/2018 a 03/03/ 2018

Receptor	Emissor										
	GP Fêmeas						GP Machos				
Filhotes	F1	F2	F3	F4	F5	F6	M12	M15	M17	M32	M36
m1a							2	9	2		1
m1b							4	9	5	1	
m2d								15	11	3	1
m3c								11	5	2	3
f4a			1	1				8	1	1	
f4b			1					12	1		2
m4c								5			
f5a		1							5	2	5
f5b								2	1	4	5

Nota: GP= Grupo Parental; F=fêmeas; M=machos; m=machos filhotes; f= fêmeas filhotes; em cinza, o valor mais alto de NA.

Todos os indivíduos foram receptores de interações agonísticas pelo menos uma vez durante o período amostrado, os filhotes fêmeas relativamente mais (por ex., f5a e f4a; Tabelas MO e a de todos os AG). As mordidas foram os comportamentos mais frequentes dentre os agonísticos, e mesmo das mães para os filhotes. As fêmeas F4 e F5, foram observadas mordendo (MO) seus próprios filhotes em mais de uma ocasião (Figura 9). Os filhotes f4a, f4b e m4c receberam quatro mordidas da sua mãe e F5 mordeu mais frequentemente f5a (MO=10), que se aproximou da mãe mais vezes, do que f5b (MO =2). F2 foi observada mordendo filhotes alheios: f4a (MO =5), f4b (MO=2) e m4c (MO=5).

Figura 9- Frequência de mordidas emitidas pelas fêmeas em direção aos seus próprios filhotes de *Cavia porcellus* em cativeiro, no período de 11/02/2018 a 03/03/2018.

Nota.GF: Filhotes durante 1º semana de vida; m=machos filhotes; f= fêmeas filhotes; Sem barras, significa que os indivíduos não foram mordidos nenhuma vez

Tabela 10- Frequência de emissão de mordidas pelos adultos, direcionadas aos filhotes de *Cavia porcellus* em cativeiro, no período de 11/02/2018 a 03/03/2018.

Receptor	Emissor										
	GP Fêmeas						GP Machos				
GF	F1	F2	F3	F4	F5	F6	M12	M15	M17	M32	M36
m1a			1								
m1b											1
m2d											
m3c			3								
f4a		5	1	4	1						1
f4b		2		4					1	1	
m4c		5		4	2				1		
f5a					10			1			
f5b					2						

Nota. Em cinza, estão representadas as mordidas das fêmeas direcionadas aos próprios filhotes. Em branco, significa que os indivíduos não foram mordidos nenhuma vez; GF: Filhotes durante 1º semana de vida; GP= Grupo Parental; F=fêmeas adultas; M=machos adultos; m=machos filhotes; f= fêmeas filhotes T=total de ocorrências

Tabela 11- Frequência de interações agonísticas, separadas por tipos, do grupo direcionadas aos filhotes de *Cavia porcellus* em cativeiro, no período de 11/02/2018 a 03/03/2018

GF	Espantar	Investida de cabeça	Mordida	Perseguição	Ataque	T
m1a			1	1		2
m1b		2	1			3
m2d	3	1				4
m3c		3	3		1	7
f4a	5	2	12		1	20
f4b	2		8			10
m4c	1	1	12			14
f5a	6	4	11			21
f5b	1	3	2			6

Nota. Em cinza os indivíduos que sofreram a maior frequência de mordidas dentre os filhotes; T=total de ocorrências; GF: Filhotes durante 1º semana de vida; m=machos filhotes; f= fêmeas filhotes

Momento 2: GF dois meses mais tarde (GF') e sem GP

O segundo momento se refere ao grupo com a presença dos albinos e sem a geração parental (GP), que foi removida no dia 18/04/2018, além disso as fêmeas F1 e F6 vieram a óbito durante este período. Os dados do segundo momento foram coletados entre os dias 25/04 e 13/05/2018. A matriz da tabela 12 apresenta os índices de associação entre díades de GF' (obtidos neste período). Os maiores IAs são de díades de macho-fêmea de ninhadas diferentes (f2a - m1b, m3a - f2b, m3c - f2a e f5a - m3b) e macho-macho irmãos (m3c - m3a e m3c - m3b). A única associação preferencial (dobro da média = 1) foi entre f5b - m3b. O IA=0 de m3b - m1b pode indicar repulsa, se não houver associação entre eles mesmo fora do nosso período amostral.

Tabela 12 - Matriz dos índices de associação entre os membros do grupo GF' de *Cavia porcellus* em cativeiro, no período de 25/04 a 13/05/2018 (2º momento, sem GP).

m1a	1													
m1b	0,29	1												
f2a	0,29	0,86	1											
f2b	0,43	0,14	0,6	1										
f2c	0,29	0,43	0,6	0,4	1									
m2d	0,29	0,14	0,7	0,6	0,6	1								
m3a	0,43	0,43	0,6	0,9	0,7	0,3	1							
m3b	0,14	0	0,6	0,6	0,7	0,3	0,71	1						
m3c	0,43	0,14	0,9	0,7	0,7	0,3	0,86	0,86	1					
f4a	0,57	0,57	0,1	0,1	0,3	0,7	0,57	0,57	0,6	1				
f4b	0,43	0,71	0,7	0,4	0,6	0,4	0,57	0,57	0,6	0,71	1			
m4c	0,57	0,29	0,7	0,4	0,6	0,6	0,29	0,43	0,7	0,71	0,43	1		
f5a	0,14	0,57	0,3	0,4	0,7	0,6	0,71	0,86	0,7	0,43	0,43	0,43	1	
f5b	0,43	0,29	0,6	0,4	0,3	0,3	0,14	1	0,7	0,57	0,71	0,57	0,29	1
m1a	m1b	f2a	f2b	f2c	m2d	m3a	m3b	m3c	f4a	f4b	m4c	f5a	f5b	

Nota. IA médio = 0,50; Em cinza está destacado a única associação preferencial do grupo (valores maiores que o dobro da média do grupo = 1); m=machos; f= fêmeas

O macho m3c foi o membro com maior **força**, **centralidade**, **coeficiente de alcance** (Tabela 13) e maior média de associação do grupo (Figura 10); ou seja, ele é um membro central na rede, que pode ter associações com outros membros fortes e centrais, e que possui alto **alcance** (influência sobre outros). Os irmãos de m3c (m3a e m3b), também apresentaram índices altos de **força** em relação aos outros membros do grupo, bem como, médias de associação, **centralidade** e **coeficiente de alcance** com valores próximos entre eles. Além disso, o irmão m3b apresentou o maior índice de **afinidade** do grupo. Os irmãos m1a e m1b apresentaram os menores índices de **força**.

Figura 10-Média dos índices de associações individuais do grupo GF' de *Cavia porcellus* em cativeiro, no período de 25/04 a 13/05/2018

Nota. A linha desenhada mostra a média do grupo: 0,50; GF': sexualmente maduros sem os pais; m=machos; f=fêmeas

Tabela 13 - Medidas de índices de força, centralidade, coeficiente de alcance e afinidade dos membros do grupo GF' de *Cavia porcellus* em cativeiro no período de 25/04 a 13/05/2018.

GF'	Força	Centralidade do autover	Coeficiente de alcance	Afinidade
m1a	4.71	0.19	31.67	6.72
m1b	4.86	0.20	33.00	6.79
f2a	7.43	0.30	48.65	6.55
f2b	6.14	0.25	41.71	6.79
f2c	6.86	0.28	46.06	6.72
m2d	5.71	0.23	38.43	6.73
m3a	7.14	0.29	47.76	6.69
m3b	7.29	0.30	49.76	6.83
m3c	8.14	0.33	54.27	6.66
f4a	6.57	0.26	42.76	6.51
f4b	7.29	0.29	47.57	6.53
m4c	6.71	0.27	44.41	6.61
f5a	6.57	0.27	44.14	6.72
f5b	6.29	0.26	42.67	6.79

Nota. Gradiente de cor cinza que representa os valores de força, centralidade e coeficiente de alcance, maiores em cinza escuro e os menores valores em cinza claro; GF': sexualmente maduros sem os pais; m=machos; f=fêmeas

Na tabela 14, é possível notar que o índice de **força** das mães antes do nascimento dos filhos, não se aproxima nem parece ter relação com os valores dos filhos quando adultos. F3 tinha o menor valor de **força** dentre as fêmeas, enquanto seu filhote possui o maior valor de **força** dentre os outros membros. F1, embora não fosse dominante antes do nascimento da ninhada, era forte em sua rede, ao passo que m1a e m1b possuem os menores valores de **força**.

Tabela 14 - Comparação dos índices de força das fêmeas adultas antes dos partos e dos seus filhos do grupo GF' após 3 meses de nascimento. Os índices de força foram gerados pelo programa SOCPROG.

Mãe			GF'		
ID	Força	Centralidade	Macho	Força	Centralidade
F1	0,73	0,35	m1a	4,71	0.19
			m1b	4,86	0.20
F2	0,73	0,35		7,43	0.30
				6,14	0.25
				6,86	0.28
			m2d	5,71	0.23
F3	0.62	0.3	m3a	7.14	0.29
			m3b	7.29	0.30
			m3c	8,14	0.33
F4	0.68	0.33		6.57	0.26
				7.29	0.29
			m4c	6,71	0.27
F5	0,76	0,36		6,57	0.27
				6,29	0.26

Nota. Índice de força das mães antes do nascimento dos filhos. Adaptado de. Variações na estrutura social de cobaias em grupos com diferentes densidades e após o nascimento de filhotes. Nogueira, T. S. D. (2018). Monografia. Departamento de Biologia, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto; GF': sexualmente maduros sem os pais; m=machos; f/F= fêmeas. Gradiente de cor cinza representa os valores de força, maiores em cinza escuro e os menores valores em cinza claro.

Na figura 11 as associações entre os indivíduos podem ser observadas na rede social, gerada pelo programa SOCPROG, e editada no NetDraw. Todos os indivíduos do grupo e associações estão representados, com ligações mais fortes ou mais fracas entre os membros, que podem ser observados pela espessura das linhas. Durante o período os indivíduos não mantiveram os mesmos índices de associação entre os pares (Figura 11). Ao comparar os dois momentos, nota-se diminuição (f5a – f5b, m1a – m1b) ou aumento do IA entre irmãos (m3a, m3b e m3c) (Figura 11b). Ainda no segundo momento (Figura 11b), machos e fêmeas foram observados mais próximos, representado os maiores índices de associação (m3c – f2a, m1b – f2a, m3b – f5a, m3b – f5b, m3a – f2b).

Figura 11- Rede de associação do grupo de *Cavia porcellus*, em cativeiro, GF (a) e GF' (b) gerada pelo programa SOCPROG, e editada no NetDraw.

a)

b)

Nota. O gráfico gerado pelo software NODEXL (2014), representou as redes com nós interligados por arestas, sendo que os nós dizem respeito aos indivíduos e as arestas, as relações entre eles, suas associações; A rede possui espessuras diferentes que representam a **força** das associações, sendo 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) Números e cores iguais na identificação representam indivíduos aparentados; m=machos; f=fêmeas

O teste de preferência e/ou evitação (*Preferred/Avoidance test*) também sugere para o 2º momento que hajam associações preferenciais no grupo (Tabela 15). Os dados reais do desvio padrão ($p = 0,1070$) e o coeficiente de variação ($p = 0,0990$) foram maiores do que dos valores randômicos, indicando que houve diferença a longo-prazo em quase todas as permutações, apesar do valor de p não ter sido significativo em nenhuma das métricas ($p > 0,05$). Os dados reais da média foram iguais aos dados randômicos, nos indicando que não houve associações preferenciais a curto prazo. Logo, as associações preferências ocorreram entre os dias em dias aleatórios juntos. A semelhança na proporção de elementos não-zero ($p = 0,4270$), sugere que não houve relações repulsivas no grupo em quase metade das permutações. O teste de modularidade gerado pelo programa SOCPROG, retornou com valor de 0,11 indicando que não há subdivisões importantes no grupo. Divisões são consideradas, quando o teste apresenta valor de modularidade acima de 0,3 e como o valor do coeficiente de variação cofenético foi abaixo de 0,8 (CCC=0,56) não representamos as associações do grupo em um dendrograma.

Tabela 15 - Teste de preferência e evitação gerado pelo programa SOCPROG entre membros de *Cavia porcellus* em cativeiro.

Teste Estatístico	Média		Real >	Valor P
			Randômico	
	Dados Reais	Dados Randômicos		
Média	0,50	0,50	222/1000	-
Desvio padrão (Dp)	0,21	0,19	893/1000	0,1070
Coeficiente de variação (Cv)	0,41	0,39	901/1000	0,0990
Proporção de elementos não-zero	0,98	0,98	427/1000	0,4270

De acordo com nossos dados podemos sugerir que os maiores índices de associação ocorreram entre machos e fêmeas no grupo, e entre díades de irmãos. Um macho apresentou a maior média de associação, bem como, o maior valor de **força**, **centralidade** e **coeficiente de alcance** no grupo. Inversamente, os animais que apresentaram a menor média de associação, também obtiveram valores baixos nas métricas de **força**, **centralidade** e **coeficiente de alcance**. As análises do teste de permutação retornaram valores que não indicam formação de clusters e nem relações repulsivas relevantes no grupo. Os índices de hierarquia sugerem que

não havia linearidade nas posições ocupadas entre os membros GF': $h = 0,126$ e $h' = 0,273$, valores próximos de zero. Os valores obtidos no teste de linearidade, para h' foram semelhantes ao valor esperado (0,23; $p:0,36$ com 1000 permutações; teste para linearidade de de Vries (1995). No mesmo sentido, o gradiente de dominância retornou o valor de 0,082 ($p=0,636$ com 1000 permutações), sugerindo uma hierarquia mais igualitária do que despótica, ou seja, os membros mais dominantes não ganham sempre os confrontos.

A quantidade de vitórias e derrotas por indivíduo no grupo pode ser observada na tabela 16. O m3c foi o mais vitorioso no grupo, com um total de 50 vitórias sobre outros indivíduos, mas sofreu 28 derrotas no período. O m1a sofreu o maior número de derrotas (31 derrotas), mas foi vitorioso 25 vezes. As fêmeas mais novas (f5a, f5b, f4b e f2c) praticamente não participaram de confrontos. E algumas díades apresentaram valores igual a 0, que significa que não houve nenhum confronto entre eles.

Tabela 16 - Quantidade de vitórias e derrotas por díade do grupo GF' de *Cavia porcellus* em cativeiro entre os meses de Abril e Maio de 2018

Vencedores	m1a	0	8	0	4	5	0	7	0	0	1	0	0
	m1b	9	0	0	1	0	0	5	0	0	4	1	0
	f2b	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1
	m2d	1	1	0	0	6	1	5	0	0	2	0	0
	m3a	5	4	0	9	0	2	8	0	0	6	0	0
	m3b	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0
	m3c	15	10	0	8	9	4	0	0	0	4	0	0
	f4a	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	1	0
	f4b	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	m4c	0	1	0	0	8	0	0	0	0	0	0	0
	f5a	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	f5b	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	m1a	m1b	f2b	m2d	m3a	m3b	m3c	f4a	f4b	m4c	f5a	f5b	
	Perdedores												

Na figura 12 podemos observar a proporção de vitórias dos membros do grupo. As irmãs f4a e f4b obtiveram a maior proporção de vitórias, com poucos conflitos com outros membros (Figura 12). O m3c, apresentou a terceira maior proporção de vitórias contra indivíduos com muitos confrontos travados (m1a, m1b, m2d e m3a). Isso pode explicar a maior posição de dominância segundo o Índice MDS (Figura 13) e no ranking hierárquico do método 'I&SI' (Tabela 17), que compara os valores de GF' aos de GP. Seu irmão, m3a, obteve 0,55 de proporção de vitórias e a segunda posição de dominância no grupo (Figura 12; Tabela 17). A

mãe deles, ao contrário, não era dominante antes do nascimento dos filhotes. Novamente aqui, como em GF, há discrepância entre o desempenho de f5b e f5a.

Figura 12 - Representação da proporção de vitórias (PCW) dos membros GF' de *Cavia porcellus* em cativeiro entre os meses de Abril e Maio de 2018

Nota. Valores mais próximos do 1 indicam maior proporção de vitórias; GF': sexualmente maturos sem os pais m=machos; f= fêmeas. Índice PCW gerado pelo software SOCPROG.

Figura 13 - Índice David's score modificado (MDS) no grupo GF' de *Cavia porcellus* em cativeiro entre os meses de Abril e Maio de 2018.

Nota. Valores positivos indicam animais com maior hierarquia no grupo (dominantes em relação aos demais), enquanto que valores negativos, indicam baixos níveis hierárquicos; sendo do mais dominante para o menos: m3c>m3a>m1a>f4b> f4a>m2d>f2b>f5b e do mais subordinado para o menos: m4c>f5a>m3b>m1b. GF': sexualmente maturos sem os pais; m=machos; f= fêmeas. Índice David's score gerado pelo software SOCPROG.

Tabela 17- Ranking de classificação de hierarquia de dominância gerada pelo programa SOCPROG, pelo método de 'I&SI' (de Vries 1998). Grupo GF' gerada no período de (Abril e Maio de 2018) e Grupo GP gerada do período de (Dezembro de 2017 a Fevereiro de 2018) antes do nascimento dos filhotes.

Grupo GF'		Grupo GP	
I&S Rank	ID	I&S Rank	ID
1°	m3c	1°	M15
2°	f4a	2°	M32
3°	f4b	3°	M17
4°	m3a	4°	F2
5°	m1b	5°	M12
6°	f5b	6°	M36
7°	f2b	7°	F5
8°	m1a	8°	F4
9°	m2d	9°	F3
10°	m4c	10°	F1
11°	f5a	11°	F6
12°	m3b		

Nota.GF': sexualmente maturos sem os pais; GP: Grupo parental; m/M=machos; f/F= fêmeas

DISCUSSÃO

Neste estudo, nos propusemos a estudar as relações materno-filiais em um ambiente social conhecido e controlado, com a pergunta: variações no cuidado parental e o papel das mães na estrutura social (ES) podem afetar o desempenho social posterior dos filhotes? Usamos como indicativos de cuidado, um índice de associação com base em proximidade espacial, a proporção de comportamentos afiliativos e a duração relativa e total de amamentação (suposta pela postura e posição dos filhotes em relação ao ventre de uma fêmea lactante). E consideramos também a proximidade e os comportamentos de outros adultos do grupo em relação aos filhotes: o pai, que ainda não sabíamos quem era (teremos este dado mais tarde, com base em uma análise molecular de parentesco), outras fêmeas (lactantes e uma não-lactante) e outros machos.

A geração parental (GP) era um grupo socialmente estável formado há mais de dois meses por animais de um estoque heterogêneo, adquiridos de diferentes criadores do Estado de São Paulo. Constituíam-se de cinco machos (três dominantes, M15, M32 e M17) e seis fêmeas (duas dominantes, F2 e F5) que se subdividiram em quatro grupos menores em decorrência de suas relações interindividuais: o maior grupo era formado pelo maior macho (M15=1070g), as duas menores fêmeas (F1 e F6) e F4, e a associação entre M15 e F4 era preferencial ($IA_{med} da\ díade = 2 * IA\ médio\ de\ todas\ as\ díades$); os outros três eram de associações preferenciais entre um macho e uma fêmea, M32-F2, M17-F5 e M12-F3, e M36 se relacionava fracamente com todos. F2, contudo, também se associou com M17. De acordo com a literatura e observações de outros autores do nosso laboratório, essa é uma estrutura social esperada para cobaias em altas densidades populacionais (Sachser, 1998b). E a formação de associações preferenciais entre machos e fêmeas foi descrita por Jacobs (1976) como uma estratégia reprodutiva do macho nesse sistema de poliginia por defesa de fêmea. Em uma população de vida livre de *C. aperea* de alta densidade populacional, Asher et al. (2008) encontraram diferentes estratégias reprodutivas masculinas: os machos grandes que conseguem guardar uma (ou até três fêmeas) de outros machos, formando um “harém”; os pequenos machos-satélite, que seriam aceitos pelos dominantes à medida que não desafiassem o sucesso reprodutivo dele; e os “roaming males”, de tamanho intermediário, que transitariam entre os haréns e, eventualmente, conseguiriam uma cópula; talvez esta seja a estratégia adotada por M36 que, tinha tamanho muito similar ao M32 (881 e 885g, respectivamente, em dezembro de 2017; Nogueira 2018) mas que ao contrário daquele, não se associou a nenhuma fêmea. A relação assimétrica entre os machos nos confrontos e a não-linearidade da hierarquia de dominância também são esperadas em grupos com maior concentração de indivíduos (Sachser, 1986, 1998; Verzola-Olivio et al., 2020): M17 dominava M15, mas não o M32 (Nogueira, 2018). Em relação a esse cenário de GP, que estrutura teve GF’, um grupo formado durante o amadurecimento sexual das ninhadas de GP, a partir dos 73 dias de vida da primeira ninhada? Constituiu-se de sete machos (3 mais dominantes, m3c, m3a e m1a) e sete fêmeas (2 mais dominantes, as irmãs f4b e f4a) vivendo no mesmo cercado de GP, com 3 indivíduos a mais. Após 2 meses de convivência, eles mantiveram-se sem uma clara subdivisão.

O indivíduo de maior massa era um macho (m3c) que assumiu um papel de dominância na organização hierárquica que, como em GP, não era linear e nem despótica; ou seja, os membros mais dominantes não ganharam sempre os confrontos. O próprio m3c perdeu quase o mesmo número de vezes para o irmão m3a e para m1a, do que ganhou de m3a (Tabela 16).

Quando se olha para a proporção de vitórias dada pelo índice PCW (Figura 12), são as irmãs f4 que têm os maiores valores; ou seja, nas raras vezes que entraram em confronto com alguém, ganharam. E, por fim, as associações mais fortes, ocorreram em sua maioria entre machos e fêmeas (f2a-m1b, m3a-f2b, m3c-f2a e f5a-m3b), e entre os irmãos m3 (m3c-m3a e m3c-m3b). Um dos três machos dominantes (m1a) e todos os não-dominantes ainda não haviam estabelecido uma associação preferencial com uma fêmea. Se formos menos exigentes com nosso critério de corte para o reconhecimento de preferências sociais, houve associação de $IA=0,7$ entre os casais m1a-f4a, m1b-f4b, m2d-f4a, m3a-f5a, m3b-f2c, m3c-f5a/f5b, m4c-f2a/f4a. Parece assim que, em relação aos pais, GF' estava em processo de formação, com uma estrutura social dentro do esperado, mas ainda não completamente estabelecida e não subdivida.

Nesse conjunto de resultados, duas coisas chamam a nossa atenção: todas as associações mais fortes (> 0.8) entre machos e fêmeas ocorreram entre indivíduos de ninhadas diferentes. Seria isso um feito do acaso, uma particularidade do nosso grupo único de animais, ou um indicativo da existência de um mecanismo de evitação de consanguinidade? Dados de Nogueira (2018) do grupo GF e GP, mostraram que após o desmame (14/03 a 14/04/2018), as fêmeas filhotes se associaram mais aos machos adultos que não se associavam as suas mães anteriormente, machos que possivelmente não são seus pais. Os experimentos de Beauchamp e colaboradores (1979) sugerem que pistas olfativas possam mediar o reconhecimento interespecífico entre cobaias e preás e a distinção de machos e fêmeas (Beauchamp et al., 1979). Além disso, nesse mesmo estudo com *C. aperea* e *C. porcellus*, observaram um grupo de machos que durante as primeiras semanas de vida permaneceram apenas com seu grupo familiar, sem contato com outras fêmeas, mas ao serem alojados junto às outras fêmeas, demonstraram ter preferência pelo odor destas fêmeas desconhecidas.

O segundo resultado interessante é a proximidade entre os irmãos machos de F3. Aqui, tivemos apenas duas oportunidades de observar ninhadas com irmãos machos (F1 e F3), o que é muito pouco para se falar em padrões, mas pode ser interessante se esse efeito se repetir em outros grupos de cobaias. Entre m1a e m1b, houve pouca associação (0,29) e talvez houvesse até rivalidade (Tabela 12). A mãe deles estava doente desde o parto e isso pode ter tido reflexo no comportamento dela em relação a eles no momento 1, pois de fato em GF os índices de associação entre ela e os seus filhotes foram baixos em relação aos demais filhotes e suas mães (Tabela 5). Os irmãos da ninhada 3, contudo, estabeleceram, até o momento observado, um aparente vínculo social: seus IAs foram quase tão altos entre si quanto os que eles estabeleceram com as fêmeas preferidas (Tabela 12). Todo criador de cobaia sabe que é possível manter dois

machos irmãos juntos quando adultos, se eles tiverem sido mantidos juntos desde filhotes. O interessante é que isso não parece ser possível em preás (Epplen et. al, 1999; Monticelli, 2013). Seria essa associação duradoura entre irmãos machos um efeito da maior tolerância social adquirida ao longo do processo evolutivo da domesticação? Por enquanto, isso é só uma fraca sugestão, que precisará ser investigada.

Quando relacionamos os índices de força de GF' e GP (o grupo G2 de Nogueira, 2018), parece não haver qualquer suporte à nossa hipótese, de que o papel social da mãe poderia dar uma vantagem social aos filhos. O indivíduo de maior força na rede do grupo GF' era um macho (m3c) e não uma fêmea e era filho da fêmea com menor índice de força do grupo GP (Tabela 14) ocorrendo discrepâncias também com outros grupos familiares (F5 – f5a e f5b; F1 – f1a e f1b). Antes do nascimento dos filhotes, haviam 3 animais fortes na rede de GP, todas fêmeas: F5 (índice de força = 0,76), F1 e F2 (0,73). Desde o parto, contudo, F1 estava doente e isso pode ter mudado seu comportamento em relação aos outros animais; não sabemos como isso pode ter afetado seus filhotes. Após o nascimento dos filhotes todas as mães ganharam força devido aos altos índices de associações com os filhotes, mas F1 foi a mãe com os valores mais baixos (Nogueira, 2018), e de fato seus filhotes foram os que menos se associaram com a própria mãe, que menos se associaram com o grupo (em valores médios) e que, quando sexualmente maduros, apresentaram os menores níveis de força de sua rede social. Sabemos que a ausência da mãe em cobaias pode influenciar a capacidade de exploração dos filhotes (Albers et al., 1999) que é caracterizada pela investigação do meio (busca de recursos), e de outros animais (contato social). Entretanto, F1 foi uma das 3 fêmeas que mais amamentou ou em tempo total ou em duração relativa (Tabela 8), valores acima da média das colunas), um de seus filhos (m1a) foi o filhote que mais tentava mamar, que teve índice maior de associação com sua mãe em relação ao seu irmão, logo ocupou um posto de dominância, ainda que não o mais alto.

Poderíamos considerar como “bom desempenho” ter-se chegado a um posto de dominância. Viu-se que em *Cavia porcellus*, a dominância do macho lhe confere maior êxito na guarda das fêmeas, o que deve aumentar o seu sucesso reprodutivo (Jacobs, 1976). Talvez a força em uma rede social seja uma estratégia boa para fêmeas, mas não para machos. Os mesmos aspectos foram observados por Nogueira (2018) e Verzola-Olívio (2016) com fêmeas adultas de *Cavia porcellus*, e por Cantano (2018), com fêmeas de ratos-de-espinho. Estas apresentaram maior **força e centralidade** no grupo quando analisadas em cativeiro, no mesmo em que esta pesquisa foi conduzida. Temos visto em capivaras e mesmo em cobaias, que os animais que sustentam a rede do grupo são fêmeas, independentemente de serem dominantes

ou subordinadas. Observando capivaras em um recinto em zoológico, Ueno (2017) encontrou como animal central e forte da rede, uma fêmea da classe dos subordinados; Nievas (2019), embora não tenha estimado índices de força em rede de interação, descreve o papel central da fêmea dominante na estrutura do grupo: quando esta morre, o grupo se decompõe. No período de 2 anos, houve rotatividade de machos, mas permanência de quatro fêmeas no grupo, além disso, foi maior a quantidade de recapturas semestrais de fêmeas, indícios que demonstram como as fêmeas são mais constantes no grupo. O fato das fêmeas serem mais constantes no grupo, pode estar relacionado com as várias associações com um número maior de indivíduos (Nievas, 2019). As fêmeas talvez até consigam cópulas com outros machos, quando for interessante a elas: em preás, novamente, daquela população de vida livre estudada por Asher et al (2008), os autores encontraram ninhadas formadas por filhotes de mais de um macho (multi-paternidade) em mais de 15% delas, através de testes moleculares de paternidade.

Esse argumento, no entanto, precisa ser melhor estudado. Tivemos quase o mesmo número de animais fortes de cada sexo em GF': 2 das 7 fêmeas e 3 dos 7 machos (os irmãos da ninhada 3). Os filhotes das outras duas fêmeas fortes de GP tiveram índices medianos de força (em torno de 6) e uma delas, f2a, que se associou preferencialmente com o dominante m3c, foi a fêmea de maior força da rede. Se fosse possível adotar a premissa de que o provável pai dos filhotes de uma fêmea seja o macho com quem ela mantém uma associação preferencial, o dominante M15 teria gerado um macho dominante (m1a), entre os três que produziu; o dominante M17 teria gerado dois (m3c e m3a) dentre os três que produziu; e M32 nenhum, do único que produziu. Se além dessa premissa, tomássemos a hipótese de que para as fêmeas é mais vantajoso ser forte e central na rede do que ser dominante, M15 produziu uma fêmea mais forte e outra mediana (as duas dominantes); M17, duas, todas de força mediana, e três fêmeas, uma forte e as outras medianamente fortes. Testaremos essa hipótese com a confirmação da paternidade dos filhotes, quando estiver pronta.

Temos em mãos um outro indicativo de desempenho dos filhotes, normalmente adotado na literatura zoológica: o ganho de massa da infância até a maturidade (Tabela 18). O peso ao nascer não é um indicador confiável em cobaias porque sabemos que ele tem relação com o número de filhotes da ninhada. Calculamos um valor médio de massa da ninhada (massa dos filhotes/número de filhotes) e vimos que as ninhadas 3 e 2 tinham o mesmo tamanho, mas pesos médios bem diferentes (155g e 96g, Tabela 18); seriam os machos mais pesados ao nascer? Não, quando se comparam as ninhadas 1 e 5, de mesmo tamanho, mas uma só de fêmeas e outra só de machos: a de fêmeas pesou mais (102x88g). F1, contudo, tinha menos da metade do

tamanho de F5 e F3, mas produziu uma ninhada maior em peso e número. Embora tivessem praticamente o mesmo peso ao nascer, os três machos dessa ninhada (F3), que gerou os animais dominantes, chegaram a GF' com pesos levemente diferentes. O segundo (m3b) que mais ganhou peso em tamanho, foi aquele, dentre os três, que não teve índices de dominância positivos, ao menos até aquele momento. O outro dominante de GF', nasceu tão pequeno quanto o irmão e ganhou peso na proporção que os filhotes fêmeas ganharam.

O peso das mães e dos filhotes não parece, então, explicar a dominância em GF'. Talvez o peso do pai explique, quando soubermos quem é. Se o pai de todos os filhotes dessas ninhadas tiver sido o macho “preferido” da fêmea, os machos maiores teriam gerado as maiores ninhadas em peso médio: M15 (1070g) - F4 (96g), M12 (920g) - F3 (155g) e M17 (982g) - F5 (102g). O M32 (885g) não produziu uma grande ninhada em peso, apenas em número, mas eles ganharam bastante massa e metade deles está entre os maiores animais de GF'. Quando olhamos para os índices de mamadas e as associações preferenciais entre adultos, as fêmeas que mais amamentaram (ou os filhotes que mais mamaram, citação; Tabela 8) em duração total (F4) ou duração relativa (F1 e F2) foram as que estavam associadas aos machos que dividiam a posição alfa, M15 e M32. Mas F4 e F2 não amamentaram igualmente os machos de suas ninhadas (m2 e m4): em comparação às irmãs, o desempenho deles foi pior em termos de ganho de massa corporal, índice de dominância e medidas de rede. Nossos resultados sugerem, assim, e de forma modesta, que possa haver um investimento maior em fêmeas do que em machos em *Cavia*.

Tabela 18 - Massa corporal (g) de *Cavia porcellus* em cativeiro, indicando o peso das mães de cada ninhada, peso GF, peso médio de GF, peso de GF' e ganho de peso.

ID	Mãe (peso) entre 28/02- 06/03)	Peso GF	Peso médio da ninhada em GF	Peso GF' em 14/05/2018	Ganho
m1a	F1 (364,5)	80	79,0	670	590
m1b		78		680	602
f2a	F2 (763)	81	88,8	729	648
f2b		91		732	641
f2c		96		792	696
m2d		87		644	557
m3a	F3 (702)	156	155,0	682	526
m3b		155		706	551
m3c		154		754	600
f4a	F4 (853)	100	96,0	654	554
f4b		92		581	489
m4c		96		479	383
f5a	F5 (897)	114	102,0	732	618
f5b		90		598	508

Legenda. Peso em gramas; Peso Mãe: Peso das mães após período gestacional; Peso GF: Primeira pesagem dos filhotes, geralmente nos primeiros dias de vida; Peso médio: Peso médio entre pesagens obtidas entre 13/02 e 14/05/2018; Peso GF': Após o último dia de filmagem (14/05/2018); Ganho de Peso: Peso ganho de GF a GF' F= fêmeas adultas;

Voltando a infância (GF), não houve registros de interações agonísticas iniciados por filhotes, porém os adultos apresentaram esses comportamentos direcionados a eles. Furnari (2011) ao observar *Cavia intermedia* também não registrou emissões de comportamentos agonísticos emitidos por filhotes, porém eles sofreram agressões dos adultos. As fêmeas adultas foram responsáveis pela maior emissão de comportamentos de mordida, investida com a cabeça e espantar. Estes foram primeiramente mais direcionados para os filhotes fêmeas e para os próprios filhotes, em seguida para alheios também. F2 foi vista mordendo toda a ninhada de F4, que fazia parte de outro *cluster* no grupo quando observados por Tainá (2018). As primeiras ninhadas receberam menos mordidas em relação às mais novas. Os machos adultos foram mais

tolerantes com os filhotes, como também observado por Furnari (2011) em *Cavia intermedia*, uma população de vida livre de preás da Ilha Moleques do Sul, SC.

Ainda nas primeiras semanas de vida, os filhotes ficaram mais próximos da mãe e apenas um macho (M15) mostrou maior interesse pelos filhotes, ao direcionar a todos os machinhos contato naso-anal e apenas às fêmeas de F4, notadamente, sua preferida. Adrian et al. (2006) havia proposto que o papel do macho cobaia esteja na importante socialização dos filhotes, especialmente dos machos. Ao nascer, os filhotes fêmeas tiveram os maiores índices de **força** do grupo e em todas as ninhadas as maiores associações dos filhotes foram com a mãe e irmãos. A maioria dos filhotes foi pouco vista próximo a um adulto que não a mãe. Esse resultado também foi observado por Nogueira (2018), que estudou gerações anteriores de cobaias, em espaços com maior ou menor concentração de animais. Na primeira semana, apenas a F1, que adoeceu de forma discreta após o parto, não apresentou associação preferencial com um de seus filhotes (m1b). Todas as demais mães apresentaram altos índices de associação com seus próprios filhotes, como esperado. Fullerton et. al (1974) descreveram uma reciprocidade entre mãe (que reconhece seus próprios filhotes) e filhote na busca por proximidade espacial entre eles, que foi interpretada como uma vinculação de apego. Também em preás, *Cavia intermedia*, os filhotes (considerados machos com testículos não desenvolvidos, e medidas morfológicas da cabeça) seguem mais suas próprias mães, em comparação com outros indivíduos do grupo (Furnari, 2011).

Na amamentação as mães tendem a dedicar igual tempo de amamentação a cada filhote, amamentam exclusivamente seus filhotes expulsando os alheios, o que diferiu do observado na literatura por Takamatsu (2007) e Fullerton et. al (1974), em fêmeas de *Cavia porcellus* de até sete dias de diferença entre os partos. Os filhos do grupo GF nasceram com diferença de até no máximo 5 dias, entretanto não foi observado facilidade dos filhotes em alcançar a mama da fêmea e registrados episódios de aloamamentação. Para a ninhada de F5, a frequência de amamentação apresentou diferença significativa entre as irmãs, porém não houve variação relevante na duração total e relativa. Uma frequência alta de tentativa de amamentação, demonstra que f5a se aproximava, tentava mamar, porém sua mãe a expulsava com comportamentos agressivos (alta frequência de mordida) não permitia a amamentação por muito tempo, além de não ficar um longo período próxima de sua ninhada.

O grande e dominante m3c de GF', não foi o que mais mamou em GF, mas foi o que mais se aproximou, seguiu e associou-se mais à própria mãe. Como os filhotes são capazes de se alimentar sozinhos a partir do primeiro dia (King, 1956; Tokumaru, 2000), o ganho de peso

que não tenha vindo da amamentação, pode ter vindo da ingestão de ração, sempre disponível. Desde a primeira semana, m3c apresentava alto índice de **força e centralidade** (Tabela 7). Sua mãe e o macho preferido dela não estavam entre os dominantes do grupo antes do nascimento dos filhotes (dados de Nogueira, 2018). Esses resultados sugerem que a qualidade do vínculo materno pode ter influenciado o desempenho social desse macho. De fato, a influência do padrão de cuidado materno recebido pelos filhotes no seu comportamento social quando adulto apareceu em outros casos: os dois filhotes machos da mãe mais ausente, tiveram os menores índices de associação e força nos dois momentos de análise, e ocuparam postos mais baixos na hierarquia de dominância. A mãe mais agressiva e com baixo índice de associação, produziu duas fêmeas que também ocuparam postos sociais mais baixos. Os dados aqui sugerem que em cobaias cativas, assim como possivelmente em preás, o cuidado materno pode influenciar a forma como o indivíduo se relaciona com os outros na idade adulta, com consequência no seu papel social, e em como desenvolve vínculos sociais com os outros. O trabalho reforça a importância da investigação sobre a construção dos vínculos maternos, para melhor entendimento dos papéis sociais nos grupos.

CONCLUSÃO

Como Hinde (1976) nos ensinou, a estrutura social é dinâmica, como o são as interações e os relacionamentos, que mudam ao longo do tempo e espaço, como vimos entre GF e GF'. As mães parecem influenciar positivamente o desempenho dos filhotes com a atenção que lhes dão na primeira infância. Embora nossos resultados tenham sido colhidos de um só grupo e em condições de cativeiro, eles sugerem que se investigue a existência de um mecanismo de evitação de consanguinidade em *Cavia*, e o papel dos machos no desempenho dos filhotes ao nascer e mais tarde. Quando falamos em desempenho social, pensamos em uma forma indireta de estimar o sucesso reprodutivo do indivíduo em seu grupo social. Isso só pode ser estudado ao longo de gerações e estava longe do nosso objetivo, mas pode interessar a pesquisas futuras com cobaias ou preás. Nossos dados nos ensinaram a pensar em desempenho social de machos e de fêmeas como sistemas distintos. Para um dos sexos, a dominância hierárquica pode estar diretamente ligada ao sucesso reprodutivo; para o outro, notadamente a fêmea, com o seu papel ativo na reprodução, pode ser interessante ampliar sua rede de interação social, ao mesmo tempo em que aceita a proteção de um macho. O sucesso reprodutivo dela depende das escolhas que ela faz em termos de investimento parental (Trivers, 1972).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Adrian, O., Brockmann, I., Hohoff, C., & Sachser, N. (2006). Paternal behaviour in wild guinea pigs: a comparative study in three closely related species with different social and mating systems. *Journal of Zoology*, 265(1), 97-105.

Adrian O., & Sachser N. (2011). Diversity of social and mating systems in cavies: a review, *Journal of Mammalogy*, v 92, p 39–53, <https://doi.org/10.1644/09-MAMM-S-405.1>

Albers, P. C. H., Timmermans, P. J. A., & Vossen, J. M. H. (1999). Evidence for the existence of mothering styles in guinea pigs (*Cavia aperea* f. *porcellus*). *Behaviour*, 136(4), p 469-479.

Alexander, R. D. (1974). The evolution of social behavior. *Annual Review of ecology and Systematics* 5: 325 - 83]

Altmann, J. Observational Study of Behavior: Sampling Methods. *Behaviour*, v. 49, n. 3, p. 227–266, 1 jan. 1974

Artiss, T.; Hochachka, W. M. & Martin, K. 1999. Female foraging and male vigilance in white-tailed ptarmigan (*Lagopus leucurus*): Opportunism or behavioural coordination? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 46: 429-434.

Asdell, S. A. (1964). Patterns of mammalian reproduction. New York: Cornell University Press.

Asher, M., Oliveira E. S., & Sachser N. (2004). Social System and Spatial Organization of Wild Guinea Pigs (*Cavia aperea*) in a Natural Population, *Journal of Mammalogy*, v 85, p 788–796, <https://doi.org/10.1644/BNS-012>

Asher, M., Lippmann, T., Epplen, J. T., Kraus, C., Trillmich, F., & Sachser, N. (2008). Large males dominate: ecology, social organization, and mating system of wild cavies, the ancestors of the guinea pig. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62(9), 1509-1521.

- Beauchamp, G. K., Criss, B. R., & Wellington, J. L. (1979). Chemical communication in *Cavia*: responses of wild (*C. aperea*), domestic (*C. porcellus*) and F1 males to urine. *Animal Behaviour*, 27, 1066-1072.
- Bejder, L., Fletcher, D., & Brager, S. (1998). A method for testing association patterns of social animals. *Animal Behaviour*, v. 56, p. 719-725.
- Berryman J. C. (1976). Guinea pig vocalizations, their structure, causation and function. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, v.41, p.80-106.
- Bonacich, P. (1987). Power and centrality: A family of measures. *American journal of sociology*, v. 92, n. 5, p.1170-1182.
- Borgatti, S. P., Everett, M. G., & Freeman, L. C. (2002). *UCINET for Windows: software for social network analysis*. Harvard, MA: Analytic Technologies.
- Cantano, L. M. R. (2018) Comportamento e dinâmica social de duas espécies de ratos-de-espinho em cativeiro sob a visão das redes sociais. Tese de Doutorado - Departamento de Psicologia, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto.
- Creel, S. (2001). Social dominance and stress hormones. *Trends in ecology & evolution*, 16(9), 491-497.
- Croft, D. P., James, R., & Krause, J. (2008). *Exploring Animal Social Networks*. Princeton University Press, Princeton.
- Dalmaso, A. C., & Codenotti, T. L. (2010). Comportamentos de hierarquia e dominância em grupos de bugios-ruivos, *Alouatta guariba clamitans* (Cabrera, 1940), em cativeiro. *Revista de Etologia*, 9(2), 40-47.
- David, H. A. (1988). *The Method of Paired Comparisons*. London: C. Griffin.

De Vries, H. (1995). An improved test of linearity in dominance hierarchies containing unknown or tied relationships. *Animal Behaviour*, v. 50, n. 5, p. 1375-1389.

De Vries, H., Stevens, J. M. G., & Vervaecke, H. (2006) Measuring and testing the steepness of dominance hierarchies. *Animal Behaviour*, v. 71, n. 3, p. 585-592.

Durrell, J. L., Sneddon, I. A., O'connell, N. E., & Whitehead, H. (2004). Do pigs form preferential associations?. *Applied Animal Behaviour Science*, 89(1-2), 41-52.

Ebensperger, L. A., & Hayes, L. D. (2016). Causes and evolution of group-living. *Sociobiology of caviomorph rodents. John Wiley & Sons, Ltd., Chichester, UK*, 173-200.

Ebensperger, L. A., Hurtado, M. J., & León, C. (2007). 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*, 73(1), 185–194. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2006.06.004>

Epplen, J., Schwarz-Weig, E., Keil, A., & Sachser, N. (1999). Behavioural strategies, testis size, and reproductive success in two caviomorph rodents with different mating systems. *Behaviour*, 136(9), 1203-1217.

Fullerton, C.; Berryman, J. C.; Porter, R. H. (1973) On the nature of mother-infant interactions in the Guinea-pig (*Cavia porcellus*). *Behaviour*, v. 48, p. 145-156.

Furnari, N. (2006). *Corte intra e interespecífica em cobaias (Cavia porcellus) e preás (Cavia aperea)*. Dissertação de Mestrado. Universidade de São Paulo.

Furnari, N. (2011). *Comportamento e organização social do preá Cavia intermedia, uma espécie endêmica das Ilhas Moleques do Sul, Santa Catarina* (Doctoral dissertation, Universidade de São Paulo).

Godfrey, S.S.; Bull, C.M.; James, R. & Murray, K. (2009). Network structure and parasite transmission in a group living lizard, the gidgee skink, *Egernia stokesii*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 64: 1045-1056.

Hanneman, R. A., & Riddle, M. (2005) *Introduction to social network methods*. Riverside, CA: University of California, Riverside.

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

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

Jacobs, W. W. (1976) Male-female associations in the domestic guinea pig. *Animal learning & behavior*, v. 4, n. 1, p. 77-83.

Kappeler, P. M.; Van Schaik, C. P. (2002) Evolution of Primate Social Systems. *International Journal of Primatology*, v. 23, n. 4, p. 707–740.

King, J. A. (1956). Social relations of the domestic guinea-pigs living under semi-natural conditions. *Ecology*, v. 37, p. 221-228.

Künzl, C. e Sachser N. (1999). The endocrinology of domestication: a comparison between the domestic guinea-pig (*Cavia aperea f. porcellus*) and its wild ancestor, the cavy (*Cavia aperea*). *Hormones and Behavior*, v.35, p.28-37.

Lavallée, D. L. (1990) A domestication animale en Amerique du Sud - Le point des connaissances. *Bull Inst. Étude Andines*, v.19, n.1, p.25-44.

Landau, H. G. (1951). On dominance relations and the structure of animal societies: I. Effect of inherent characteristics. *Bulletin of Mathematical Biophysics*, v. 13, n. 1, p. 1-19.

Laurien-Kehnen, C., Trillmich, F. (2003) Lactation performance of guinea pigs (*Cavia porcellus*) does not respond to experimental manipulation of pup demands *Behav Ecol Sociobiol* 53, 145–152. <https://doi.org/10.1007/s00265-002-0550-7>

Lessells, C. M. (2002). Parentally biased favouritism: why should parents specialize in caring for different offspring?. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 357(1419), 381-403.

Monticelli, P. F. (2005). *Comportamento e comunicação acústica no preá e na cobaia*. 161p. Tese de Doutorado - Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, São Paulo.

Monticelli, P. F., & Ades, C. (2013). The rich acoustic repertoire of a precocious rodent, the wild cavy *Cavia aperea*. *Bioacoustics*, 22(1), 49-66.

Newman, M. E. J. (2004). Analysis of weighted networks. *Physical Review E*, v. 70, n.5, pp. 056131 1-9.

Nievas, A. M. (2019) *Ecologia comportamental de capivaras *Hydrochoerus hydrochaeris* em ambientes antrópicos* (Doctoral dissertation, Universidade de São Paulo).

Nogueira, S. S. C.; Otta, E.; Dias, C. T. Dos S.; Nogueira-Filho, L. G. (2000). Alloparental behavior in the Capybara (*Hydrochoerus hydrochaeris*). *Revista de Etologia*, Vol. 2 (1), 17-21.

Nogueira, T. S. D. (2018). Variações na estrutura social de cobaias em grupos com diferentes densidades e após o nascimento de filhotes. Monografia. Departamento de Biologia, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto.

Ueno, A. S. de O., & Monticelli, P. F. (2017). *Etologia e bioacústica da comunicação de alarme em capivaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*): complexidade funcional e a influência das relações sociais*. Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto.

Porter, R. H., Fullerton, C., & Berryman, J. C. (1973). Exploration and attachment behaviour in infant guinea pigs. *Behaviour*, 45(3-4), 312-322.

Riedman, M. L. (1982). The evolution of alloparental care and adoption in mammals and birds. *The Quarterly Review Biology*, 57 (4), 405-435.

Rood, J. P. (1972) Ecological and behavioural comparisons of three genera of argentine caviés. *Anim. Behav. Monogr*, v. 5, pp. 1-83.

Sachser N. (1998a). Of domestic and wild guinea pigs: studies in sociophysiology, domestication and social evolution. *Naturwissenschaften* v 85, p 307–317.

Sachser, N., Dürschlag, M., & Hirzel, D. (1998b). Social relationships and the management of stress. *Psychoneuroendocrinology*, 23(8), 891-904.

Takamatsu, A. T. (2007). *Obtendo o recurso alheio: a aloamamentação em filhotes de cobaias (Cavia porcellus)*. Dissertação de Mestrado. Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, São Paulo.

Terceiro, F. E. O. (2016). *Cuidado parental diferencial em Callithrix jacchus em ambiente natural*. 2016. 64f. Dissertação (Mestrado em Psicobiologia) - Centro de Biociências, Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Natal.

Tokumaru, R. S. (2000) *Reconhecimento entre mãe e filhote na cobaia doméstica Cavia porcellus*. (Tese de Doutorado). Departamento de Psicologia Experimental, Universidade Paulo, São Paulo.

Trillmich, F., Laurien-Kehnen, C., Adrian, A., & Linke, S. (2005). Age at maturity in caviés and guinea-pigs (*Cavia aperea* and *Cavia aperea* f. *porcellus*): influence of social factors. *Journal of Zoology*, 268(3), p. 285-294.

Trivers R. L. (1972) Parental investment and sexual selection. pp 136-179. In: *Sexual Selection and the descend of the man 1871-1971*. Chicago: Aldine.

Verzola-Olivio P. (2016) Associações preferenciais e o papel da fêmea nas relações intersexuais em cobaias (*Cavia porcellus*). Dissertação de Mestrado. Universidade de São Paulo. 2016.

Weir, B. J. (1974) Notes on the origin of the domestic guinea pig. *Symp. Zool. Soc. Lond.* v. 34, pp. 437-446.

Whitehead, H. (2008). *Analyzing animal societies: Quantitative methods for vertebrate social analysis*. Chicago, IL: Chicago University Press.

Whitehead, H. (2009). SOCPROG programs analysing animal social structures. *Behavioral Ecology Sociobiology*, v. 63, p. 765-778.

Wilson, D. E., & Reeder, D. M. (2005). *Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference*. (D. E. Wilson & D. M. Reeder, Eds.) (3 rd). Johns Hopkins University Press. <https://www.departments.bucknell.edu/biology/resources/msw3/>