

CIBELE BIONDO

**ESTRUTURA SOCIAL E ALO-AMAMENTAÇÃO DE
CATETOS (*Tayassu tajacu*) EM CATIVEIRO**



São Paulo

2006

CIBELE BIONDO

**ESTRUTURA SOCIAL E ALO-AMAMENTAÇÃO DE
CATETOS (*Tayassu tajacu*) EM CATIVEIRO**

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

São Paulo

2006

CIBELE BIONDO

**ESTRUTURA SOCIAL E ALO-AMAMENTAÇÃO DE
CATETOS (*Tayassu tajacu*) EM CATIVEIRO**

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

Área de concentração: Psicologia Experimental

Orientadora: Profa. Dra. Vera Silvia Raad Bussab

São Paulo

2006

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

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

Biondo, Cibele.

Estrutura social e alo-amamentação de catetos (*Tayassu tajacu*) em cativeiro / Cibele Biondo; orientadora Vera Silvia Raad Bussab. -- São Paulo, 2006.

129 p.

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

1. Estrutura social 2. Comportamento social (animal) 3. Amamentação 4. Estrutura de parentesco 5. Nutrição 6. Catetos I. Título.

HM706

**ESTRUTURA SOCIAL E ALO-AMAMENTAÇÃO DE
CATETOS (*Tayassu tajacu*) EM CATIVEIRO**

CIBELE BIONDO

BANCA EXAMINADORA

(Nome e Assinatura)

(Nome e Assinatura)

(Nome e Assinatura)

(Nome e Assinatura)

(Nome e Assinatura)

Tese defendida e aprovada em: ____/____/____

*Aos catetos, cujo estudo se tornou um
desafio apaixonante.*

AGRADECIMENTO ESPECIAL

Aos meus pais, Alfio e Vanilda, por tudo o que me ensinaram e representam para mim, pelo amor incondicional, pelo incentivo constante e por tudo o que fizeram para tornar este trabalho possível, incluindo a participação nas observações de campo (minha mãe) e na coleta de sangue dos animais (meu pai).

Ao meu irmão Fabrício e minha cunhada Flávia, meus queridos exemplos de sucesso, pelo amor, carinho e constante apoio e valorização do meu trabalho.

Ao meu namorado Fábio, por sua constante participação no meu trabalho, me ajudando no laboratório, compartilhando as minhas idéias mirabolantes, sempre me dando valiosas sugestões e, acima de tudo, por ter me mostrado que o verdadeiro amor é possível.

A minha cachorrinha Mel, pelos momentos de desestresse e por, constantemente, me estimular a pensar sobre o comportamento animal.

AGRADECIMENTOS

À Profa. Dra. Vera Silvia Raad Bussab, pela orientação, incentivo, confiança e amizade; por sempre ter acreditado nas minhas idéias (por mais mirabolantes que elas fossem) me apoiado em todos os momentos; e pelos agradáveis anos de convivência.

À Profa. Dra. Cristina Yumi Miyaki, por ter me acolhido em seu grupo de estudo, me disponibilizando o laboratório e os materiais necessários para a análise molecular, e acima de tudo, por sua valiosa orientação, amizade, incentivo e apoio em todos os momentos em que precisei.

À Profa. Dra. Patrícia Izar, pelas valiosas contribuições na ocasião do Exame de Qualificação, por todo o auxílio com as análises dos dados de comportamento (sempre me mostrando aquilo que eu não consigo enxergar e simplificando a minha vida nos momentos em que eu insisto fazer dela uma complicação) e pela amizade e constante apoio.

À Profa. Dra. Emma Otta, por suas sugestões sempre pertinentes, não só na ocasião do Exame de Qualificação, mas durante todos os momentos em que precisei; pela grande amizade e incentivo.

Ao Prof. Dr. Fernando José Leite Ribeiro, pela amizade, por sempre acreditar em mim, me incentivar e por suas sugestões e idéias que ajudaram muito na elaboração do projeto desta tese.

À Profa. Dra. Eleonore Zулnara Freire Setz, por ter me apresentado os catetos e por tudo o que fez por mim no início desta longa caminhada.

Ao Prof. Dr. Sérgio Luiz Gama Nogueira-Filho, por suas valiosas contribuições em diversos momentos do meu trabalho com os catetos e, especialmente neste projeto, por me auxiliar com a formulação da ração experimental dos animais.

Ao Prof. Dr. César Ades, pelo exemplo, amizade e incentivo.

Ao Sr. Manuel Carrano e sua esposa D. Irene, por permitirem a realização deste trabalho em sua Fazenda e pela confiança e apoio.

Ao agrônomo Guilherme Carrano por ter me ajudado com a formulação da ração dos animais de estudo.

A todos os funcionários da Fazenda Vale Verde, em especial ao Valdir, pela disponibilidade constante e por todo o auxílio no manejo dos animais.

À Dra Adriana Gonela, por ter gentilmente cedido alíquotas de *primers* para este trabalho, pela amizade e por compartilhar comigo sua experiência com os microssatélites de queixadas.

Ao Laboratório de Sanidade Suína da Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia da USP, em especial à Dra. Andréa, por disponibilizar amostras de sangue de porco doméstico.

Ao Dr. Miguel José Rangel pelas informações fornecidas à respeito do procedimento de coleta de sangue dos animais.

Às queridas Érika e Tânia, pela amizade e por me conduzirem nos primeiros passos no laboratório.

À querida amiga Flávia, por tudo que me ensinou a respeito dos microssatélites, por sempre partilhar comigo suas experiências e pela sua grande amizade.

Aos demais amigos do laboratório, Adri, Zé, Rodrigão, Renatão, Gustavo, Fefê, Erwin, Poly, Jana, Priscila e Lu, por estarem sempre prontos a me ajudar, pela amizade e por tornarem a rotina de laboratório muito mais agradável.

A minha querida amiga “quase irmã” Yumi, por toda amizade, carinho, incentivo, apoio e pela agradável convivência durante o tempo em que moramos juntas.

As minhas queridas “aluninhas” de monitoria, Marina e Gabi, por toda a amizade e por me mostrarem o quanto é prazeroso ensinar e, em especial à Gabi, pela revisão de alguns capítulos dessa tese.

Aos amigos e colegas da Pós, Vera Baião, Cris Fontela, Renata Plaza, Renata Santalla, Andressa, Ana Elisa, Gisele, Marco, Zoraida, Altay, Carlos Nunes, pela amizade e apoio.

Aos amigos da Graduação em Psicologia, Leandro, Luisa, Paulo, Luis e Isabel, pela amizade e pelos momentos divertidos que passamos juntos.

Aos funcionários do Departamento de Psicologia Experimental, em especial à Sonia, Ana Laura e Alexandre, por todo o auxílio com as questões burocráticas.

A minha “nova família”, Sr. Luis, D. Cristina, Luciana, Alexandre e Isabella, por todo o carinho, apoio e incentivo que me dedicaram nesta etapa da minha vida.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) pela concessão da bolsa.

Ao CNPq pela concessão da bolsa no início do projeto.

E, finalmente, a todos aqueles que não foram citados, mas que, direta ou indiretamente, contribuíram para esse trabalho.

“... não há quem resista à investida furiosa e em massa; a própria onça não se atreve a combatê-los e se às vezes consegue vitimar um porco, é porque o pôde surpreender desgarrado da vara.”

(Von Ihering)

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS.....	xi
LISTA DE TABELAS.....	xiii
RESUMO.....	xv
ABSTRACT.....	xvi
APRESENTAÇÃO.....	xvii
CAPÍTULO I - INTRODUÇÃO GERAL E DESCRIÇÃO DOS ANIMAIS ESTUDADOS.....	1
1.1 Descrição geral da espécie estudada.....	3
1.2 Local de estudo e animais.....	5
1.2.1 Nascimento dos filhotes.....	7
CAPÍTULO II - DETERMINAÇÃO DO PARENTESCO DOS ANIMAIS POR MEIO DE MARCADORES MOLECULARES MICROSSATÉLITES.....	9
2.1 INTRODUÇÃO.....	10
2.1.1 O uso de marcadores moleculares em estudos de comportamento.....	10
2.1.2 A escolha do marcador.....	12
2.1.3 Fundamentos metodológicos	13
2.1.3.1 Extração de DNA.....	13
2.1.3.2 PCR.....	14
2.1.3.3 Eletroforese.....	16
2.2 OBJETIVOS.....	17
2.3 MATERIAL E MÉTODOS.....	17
2.3.1 Coleta de sangue.....	17
2.3.2 Extração de DNA.....	18
2.3.3 Padronização das reações de PCR	19
2.3.4 Detecção de polimorfismo dos locos estudados e genotipagem dos indivíduos.....	21
2.3.5 Seqüenciamento para comprovação de amplificação de microsatélite.....	22
2.3.6 Análise dos dados.....	23
2.4 RESULTADOS.....	24
2.4.1 Características dos locos de microsatélite.....	24
2.4.2 Determinação do parentesco dos indivíduos estudados	26
2.5 DISCUSSÃO.....	29
2.5.1 Características dos locos de microsatélites.....	29
2.5.2 Determinação do parentesco dos indivíduos estudados.....	30

CAPÍTULO III - ESTRUTURA SOCIAL DOS ANIMAIS: INFLUÊNCIA DO PARENTESCO E DA CONDIÇÃO NUTRICIONAL.....	32
3.1 INTRODUÇÃO.....	33
3.1.1 Estrutura social.....	33
3.1.2 Hierarquia de dominância e disponibilidade de recursos.....	34
3.1.3 Relações sociais e parentesco.....	35
3.1.4 Comportamento e estrutura social do cateto	36
3.2 OBJETIVOS.....	38
3.3 MATERIAL E MÉTODOS.....	38
3.3.1 Nutrição diferencial dos animais.....	38
3.3.2 Coleta de dados	39
3.3.3 Análise dos dados.....	42
3.3.3.1 Análise das interações agonísticas (IA).....	43
3.3.3.2 Análise do comportamento de fricção mútua (FM).....	44
3.3.3.3 Análise dos comportamentos de investigação olfativa (IO) e limpeza social (LS).....	45
3.3.3.4 Análise de proximidade espacial entre os indivíduos.....	45
3.3.3.5 Correlações das relações sociais com o parentesco dos indivíduos.....	46
3.3.3.5 Outras análises.....	46
3.4 RESULTADOS.....	47
3.4.1 Descrição geral das interações sociais.....	47
3.4.2 Interações agonísticas e dominância.....	49
3.4.3 Fricção mútua.....	55
3.4.4 Investigação olfativa e limpeza social.....	57
3.4.5 Proximidade espacial.....	60
3.4.6 Relações sociais e parentesco.....	65
3.4.7 Brincadeiras.....	66
3.4.8 Resumo dos resultados.....	67
3.5 DISCUSSÃO.....	69
3.5.1 Relações de dominância.....	69
3.5.2 Interações afiliativas e proximidade espacial.....	72
3.5.3 Brincadeiras	77
CAPÍTULO IV - AMAMENTAÇÃO E ALO-AMAMENTAÇÃO	79
4.1 INTRODUÇÃO.....	80
4.1.1 A alo-amamentação e a questão de custos e benefícios.....	80
4.1.2 Amamentação e alo-amamentação em catetos.....	84
4.2 OBJETIVOS.....	85
4.3 MATERIAL E MÉTODOS.....	85

4.4 RESULTADOS.....	87
4.4.1 Descrição geral da amamentação.....	87
4.4.2 Alo-amamentação.....	90
4.5 DISCUSSÃO.....	94
4.5.1 Descrição geral da amamentação de própria prole.....	94
4.5.2 Alo-amamentação.....	95
CAPÍTULO V – CONCLUSÕES.....	99
ANEXOS.....	102
A – Soluções usadas na extração de DNA.....	103
B – Genótipos dos animais para os locos analisados.....	105
C – Frequências alélicas dos locos utilizados para o cálculo do coeficiente de parentesco.....	107
D – Descrição detalhada de cada evento de alo-amamentação registrado.....	109
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	114
GLOSSÁRIO.....	129

LISTA DE FIGURAS

Figura n.	Página
<p>1.1: Representação dos recintos de estudo. CO, comedouro; BB, bebedouro; P, plataforma de observação.....</p>	7
<p>2.1: Ilustração de um ciclo da PCR. P = <i>primer</i>. Modificado de: http://nobelprize.org/chemistry/laureates/1993/illpres/pcr.html.....</p>	15
<p>2.2: Distribuição dos valores de r dos grupos analisados.....</p>	28
<p>3.1: Ilustração do critério de identificação dos subgrupos.....</p>	40
<p>3.2: Ilustrações de alguns dos comportamentos observados. (a) fricção mútua recíproca; (b) investigação olfativa: um indivíduo cheira a glândula de outro; (d) interação agonística: disputa em que os animais investem seus focinhos um no outro. Fonte: Sowls (1984).....</p>	41
<p>3.3: Sub-grafos de dominância dos grupos estudados. (a) B2-16, primeira fase; (b) B2-16, segunda fase; (c) B3-12, primeira fase; (d) B3-12, segunda fase. No caso das figuras (c) e (d), os números ao lado da linha significam os postos dos indivíduos na hierarquia; os números entre parênteses correspondem ao número de indivíduos dominados por aqueles que ocupam aquele posto. Círculo = fêmea; retângulo = macho; losango = juvenil.....</p>	53
<p>3.4: Árvores geradoras mínimas de FM. (a) B2-16, primeira fase; (b) B2-16, segunda fase; (c) B3-12, primeira fase; (d) B3-12, segunda fase. Os valores especificados correspondem ao comprimento do arco (L); quanto menor esse valor, mais forte é a relação entre os indivíduos. Entre parênteses, estão os coeficientes de parentesco entre os indivíduos. Círculo = fêmea, retângulo = macho, losango = juvenil. Formas em cinza denotam indivíduos aparentados que estão ligados na árvore.....</p>	56
<p>3.5: Árvores geradoras mínimas de IO e LS. (a) B2-16, primeira fase; (b) B2-16, segunda fase; (c) B3-12, primeira fase; (d) B3-12, segunda fase. Os valores especificados correspondem ao comprimento do arco (L); quanto menor esse valor, mais forte é a relação entre os indivíduos. Entre parênteses, estão os coeficientes de parentesco entre os indivíduos. +, relação mãe e filho; * não se sabe o valor de r pois as ninhadas não estavam individualizadas. Círculo = fêmea, retângulo = macho, losango = juvenil. Formas em cinza denotam indivíduos aparentados que estão ligados na árvore.....</p>	59
<p>3.6: Árvores geradoras mínimas de proximidade espacial da primeira fase. (a) B2-16 com os infantes, (b) B2-16 sem os infantes, (c) B3-12 com infantes, (d) B3-12 sem infantes. Os valores especificados correspondem ao comprimento do arco (L); quanto menor esse valor, mais forte é a relação entre os indivíduos. Entre parênteses, estão os coeficientes de parentesco entre os indivíduos. +, relação mãe e filho; * não se sabe o valor de r pois as ninhadas não estavam individualizadas. Círculo = fêmea, retângulo = macho, losango = juvenil. Formas em cinza denotam indivíduos aparentados que estão ligados na árvore...</p>	62

3.7: Árvores geradoras mínimas de proximidade espacial da segunda fase. (a) B2-16 com os infantes, (b) B2-16 sem os infantes, (c) B3-12 com infantes, (d) B3-12 sem infantes. Os valores especificados correspondem ao comprimento do arco (<i>L</i>); quanto menor esse valor, mais forte é a relação entre os indivíduos. Entre parênteses, estão os coeficientes de parentesco entre os indivíduos. Círculo = fêmea, retângulo = macho, losango = juvenil. Formas em cinza denotam indivíduos aparentados que estão ligados na árvore.....	63
3.8: Taxa de brincadeiras amostradas (frequência por filhote por hora) nos períodos pré e pós-desmame nos dois recintos observados.....	67
4.1: Frequência da duração das mamadas amostradas no grupo do B2-16 por categorias. 1, duração de 1 a 60 segundos; 2, de 61 a 120 segundos; 3, de 121 a 180 segundos; 4, de 181 a 240 segundos; 5, de 241 a 300 segundos; 6, de 301 a 360 segundos; 7, de 361 a 420 segundos; 8, de 421 a 480 segundos.....	89
4.2: Duração em segundos dos eventos de APP registrados dentro da categoria 1 de duração (duração inferior a um minuto).....	89
4.3: Frequência da duração das mamadas amostradas no grupo do B3-12 por categorias. 1, duração de 1 a 60 segundos; 2, de 61 a 120 segundos; 3, de 121 a 180 segundos; 4, de 181 a 240 segundos; 5, de 241 a 300 segundos; 6, de 301 a 360 segundos; 7, de 361 a 420 segundos; 8, de 421 a 480 segundos.....	90
4.4: Frequência de tentativa de mamada dos filhotes na própria mãe (APP) e em fêmeas alheias (ALO) de acordo com sua idade em meses.....	93

LISTA DE TABELAS

Tabela n.	Página
<p>1.1: Descrição dos animais estudados. a. equivale ao número do microchip do animal; b. região do corpo onde foi feita a tosa no pêlo; * sem identificação por perda do microchip.....</p>	6
<p>1.2: Identificação, sexo e filiação dos filhotes de estudo. * os filhotes machos não recebem número de identificação na FVV pois serão comercializados.....</p>	8
<p>2.1: Locos estudados e seqüência dos <i>primers</i> utilizados. F: <i>forward</i>; R: <i>reverse</i>.</p>	20
<p>2.2: Temperatura de hibridação dos <i>primers</i> (TH) usadas para porcos e catetos para os locos estudados.....</p>	21
<p>2.3: Número e tamanho dos alelos e a repetição encontrada para cada um dos locos analisados. Os dados de <i>Sus scrofa</i> foram obtidos nos <i>sites</i>: http://www.animalgenome.org/pig/ e http://www.thearkdb.org/browser?species=pig.....</p>	25
<p>2.4: Heterozigosidade observada (H_O), heterozigosidade esperada (H_E), probabilidade do teste de equilíbrio de Hardy-Weinberg (p HW) e freqüência de alelos nulos para cada um dos locos.....</p>	26
<p>2.5: Coeficientes de parentesco entre os indivíduos do recinto B2. Valores acima de 0,125, que denotam algum grau de parentesco (primeiro, segundo e terceiro grau), estão destacados em negrito.....</p>	27
<p>2.6: Coeficientes de parentesco entre os indivíduos do recinto B3. Valores acima de 0,125, que denotam algum grau de parentesco (primeiro, segundo e terceiro grau), estão destacados em negrito.....</p>	27
<p>3.1: Composição da ração utilizada nos grupos de estudo para cada 100kg. Foram utilizados ingredientes com os seguintes níveis de proteína bruta: rolão de milho, 4%; farelo de soja, 46%; farelo de trigo, 12,5%.....</p>	39
<p>3.2: Taxas médias (número de interações por hora) e desvios padrões observados para cada categoria comportamental nos dois recintos e probabilidade encontrada com as comparações entre eles, através de teste t.....</p>	47
<p>3.3: Taxas médias (número de interações por hora) e desvios padrões observados para os adultos em cada categoria comportamental nos dois recintos e a probabilidade encontrada com as comparações entre os eles, através de testes t.....</p>	48
<p>3.4: Correlações entre as categorias comportamentais analisadas no recinto B2-16 (N = 10); * $p < 0,05$; ** $p < 0,001$.....</p>	48
<p>3.5: Matriz de interações agonísticas entre os indivíduos do B2-16 na primeira fase. Estão apresentados os valores normalizados (número de interações por semana de observação). Autores estão representados nas linhas e receptores, nas colunas.....</p>	49

3.6: Matriz de interações agonísticas entre os indivíduos do B2-16 na segunda fase. Estão apresentados os valores normalizados (número de interações por semana de observação). Os autores estão representados nas linhas e receptores, nas colunas.....	50
3.7: Matriz de interações agonísticas entre os indivíduos do B3-12 na primeira fase. Estão apresentados os valores normalizados (número de interações por semana de observação). Autores estão representados nas linhas e receptores, nas colunas.....	50
3.8: Matriz de interações agonísticas entre os indivíduos do B3-12 na segunda fase. Estão apresentados os valores normalizados (número de interações por semana de observação). Autores estão representados nas linhas e receptores, nas colunas.....	50
3.9: Número de vértices das árvores geradas com cada um dos indivíduos como raiz, de acordo com a fase estudada.....	52
3.10: Comprimento médio dos arcos das Árvores Geradoras Mínimas para fricção mútua.....	57
3.11: Comprimento médio dos arcos das Árvores Geradoras Mínimas para IO e LS.....	58
3.12: Comprimento médio dos arcos das Árvores Geradoras Mínimas para proximidade espacial.....	64
3.13: Porcentagens de <i>scans</i> dos recintos B2-16 e B3-12 de acordo com o número de subgrupos formados.....	64
3.14: Valor da estatística τ_{Kr} para correlações entre o coeficiente de parentesco e as interações amostradas e índice de Anderberg (proximidade). * $p < 0,10$ (tendência); ** $p < 0,05$	65
3.15: Número de eventos de brincadeira de disputa entre os filhotes observados..	67
4.1: Tentativas de mamada dos filhotes nas fêmeas alheias. As ninhadas são constituídas por dois filhotes, então, o número de eventos relatados se refere às tentativas dos dois filhotes em conjunto.....	91

RESUMO

BIONDO, Cibele. *Estrutura social e alo-amamentação de catetos (Tayassu tajacu) em cativeiro*. São Paulo, 2006. 129p. Tese (Doutorado). Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo.

A estrutura social é a rede de relações estabelecidas entre os indivíduos do grupo e essa estrutura pode ser afetada por fatores como o parentesco e a condição nutricional. Um comportamento intrigante, que foi associado ao parentesco e à condição nutricional, é a alo-amamentação, em que uma fêmea amamenta filhotes de outras fêmeas. Este estudo teve por objetivos determinar a influência do parentesco e da condição nutricional na estrutura social de catetos (*Tayassu tajacu*) em cativeiro e descrever os eventos de alo-amamentação, buscando verificar variáveis que possam ajudar a compreender o comportamento nesta espécie. Para tal, foram observados dois grupos de animais cativos, um com dez indivíduos (grupo B2) e outro com sete (grupo B3). O grupo B2 foi submetido a uma dieta com 16% de proteína bruta e o B3, com 12%. Os animais dos dois grupos tiveram seu sangue coletado para a análise de parentesco, que foi feita utilizando-se marcadores moleculares microssatélites. Como ainda não tinham sido desenvolvidos *primers* de microssatélites para catetos, foram testados *primers* desenvolvidos para suínos. Essa metodologia mostrou-se eficaz para acessar locos de microssatélites em catetos e foi possível, através dela, estimar o coeficiente de parentesco entre os indivíduos. As interações afiliativas e agonísticas e os eventos de alo-amamentação foram registrados pelo método de todas as ocorrências. A proximidade espacial foi obtida registrando-se o padrão de subgrupos formados pelos indivíduos por meio de varredura instantânea. No geral, o grupo B2 apresentou maior ocorrência de interações agonísticas e afiliativas do que o B3, e foi caracterizado por uma estrutura igualitária quanto às relações de dominância, enquanto que o B3 se apresentou mais organizado hierarquicamente. O parentesco não pareceu influenciar diretamente a frequência das interações agonísticas, mas foi possível associar esta variável com a frequência de interações afiliativas e proximidade espacial. Os indivíduos aparentados ficaram mais próximos na estrutura espacial e, principalmente no B3, interagiram mais afiliativamente. Os eventos de alo-amamentação foram pouco frequentes e não pareceram acarretar muitos custos para a fêmea. Foi levantada a questão de que tal comportamento possa ser um comportamento afiliativo e possibilitar a formação de vínculos entre os filhotes e as fêmeas alheias.

ABSTRACT

BIONDO, Cibele. *Social structure and allonursing of collared peccaries (Tayassu tajacu) in captivity*. São Paulo, 2006. 129p. Doctoral Thesis. Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo.

The network of relationships established among individuals of a group is called social structure, and may be affected by factors as relatedness and nutritional conditions. Allonursing is an intriguing behavior characterized by the non-parental female nursing of infants. The goals of this study were determine the influence of relatedness and nutritional conditions in the social structure of collared peccaries (*Tayassu tajacu*) in captivity, and describe allonursing events to identify variables that may help the understanding of this behavior. Two groups of captive animals were studied, one with ten and another with seven individuals (B2 and B3 respectively). The B2 group diet contained 16% of crude protein, while the B3 group was fed with a 12% protein diet. Animals from both groups had blood samples collected for microsatellite analysis. Porcine primers were used to amplify microsatellites in collared peccary and this methodology was successfully applied to estimate genetic relationships among individuals. Agonistic and affiliative interactions as well as allonursing events were recorded using the all occurrences method, while spatial proximity among individuals was recorded using scan sampling. The B2 group presented a higher occurrence of agonistic and affiliative interactions than the B3 group, while the latter group was the most hierarchically organized. Genetic relationships did not directly influence the frequency of agonistic interactions, but influenced the frequency of affiliative interactions, as well as level of spatial proximity. Closely related individuals were generally more spatially close, and specially in the B3 group had more affiliative interactions. Allonursing events were rare and do not appear to cause much cost to the females. We raise the hypothesis of the latter behavior as an important factor to the formation of bonds among infants and non-parental females.

APRESENTAÇÃO

A idéia de estudar comportamento animal surgiu ainda na Graduação em Ciências Biológicas na Universidade Estadual de Campinas. Foi na iniciação científica, sob orientação da Profa. Dra. Eleonore Zulnara Freire Setz que descobri o gosto de trabalhar nessa área e com os catetos. Nesse primeiro trabalho, fiz observações naturalísticas no Bosque dos Jequitibás em Campinas (SP) com o objetivo de comparar o comportamento social dos catetos em cativeiro com o padrão que ocorre na natureza. Os resultados obtidos mostraram diferenças significativas na frequência dos comportamentos sociais no cativeiro e no campo. Por outro lado, mostraram também que alguns comportamentos relacionados à intercomunicação do bando, que seriam esperados com maior frequência na natureza, foram muito presentes no cativeiro, o que reforçou a importância deles na vida social dos catetos.

Concluída a Graduação, iniciei o mestrado no Programa de Pós-Graduação em Psicologia Experimental da Universidade de São Paulo, buscando me aprofundar no estudo do comportamento animal. Para minha dissertação, sob orientação da Profa. Dra. Vera Silvia Raad Bussab, escolhi trabalhar com o comportamento de alo-amamentação, em que as fêmeas amamentam outros filhotes além de seus próprios. Tal comportamento me intrigava muito. Eu queria saber o que fazia uma fêmea doar um recurso tão importante, o leite, para outros filhotes e não apenas para os seus próprios. Com esse estudo foi possível descrever o padrão da alo-amamentação em relação à amamentação de própria prole.

Durante essas pesquisas, da Iniciação Científica e do mestrado, muitas questões foram surgindo e muitas delas ainda ficaram por serem respondidas. Então, resolvi dar continuidade ao meu estudo com os catetos no Doutorado. Além de continuar estudando a alo-amamentação, também estudei a estrutura social dos catetos e a influência de fatores como o parentesco e a condição nutricional nas relações sociais entre os indivíduos.

Para determinação do parentesco entre os indivíduos estudados, acabei entrando no universo da biologia molecular e aprendendo a utilizar técnicas de análise do DNA. Nesta parte do trabalho, contei com a orientação da Profa. Dra. Cristina Yumi Miyaki (do Departamento de Genética e Biologia Evolutiva do

Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo) que, generosamente, disponibilizou o laboratório e todos os demais recursos necessários para a análise.

Os resultados dessa pesquisa estão descritos nesta tese, que foi organizada em cinco capítulos. O Capítulo I é uma introdução geral dos temas abordados na pesquisa e da espécie estudada. Neste capítulo também foi feita a descrição do local de estudo e dos animais observados. O Capítulo II descreve o estudo molecular para identificação do parentesco dos indivíduos. O Capítulo III apresenta as análises da estrutura social dos animais e a influência do parentesco e da condição nutricional nessa estrutura. No Capítulo IV, foram analisados os eventos de amamentação e alo-amamentação. Por fim, o Capítulo V apresenta as conclusões gerais do estudo.

CAPÍTULO I

INTRODUÇÃO GERAL E DESCRIÇÃO DOS ANIMAIS ESTUDADOS

A estrutura social de um grupo é a rede de relações estabelecidas entre os indivíduos do grupo (Hinde, 1983). As relações entre os indivíduos são estabelecidas através das interações entre eles e a qualidade dessas interações vai afetar a dinâmica e o estabelecimento das relações. Em última análise, as interações vão influenciar também a dinâmica da estrutura social. Por esse motivo, determinar o padrão de interação social dos indivíduos é importante para entender a estrutura social do grupo.

As interações sociais, e por consequência a estrutura social, podem ser influenciadas por diversos fatores, que podem ser intrínsecos ou extrínsecos ao grupo (Crook et al., 1976). Como exemplo de fator intrínseco, pode-se citar as relações de familiaridade e parentesco entre os indivíduos. Poder-se-ia esperar que os indivíduos aparentados se reconhecessem e se associassem e que interagissem com menor agressividade e mais afiliativamente entre si (Walters, 1981). Vários estudos têm investigado as relações entre o parentesco biológico dos indivíduos e os padrões de interações sociais nas espécies, buscando revelar como essas interações podem ser modificadas em função daquela variável (por exemplo, de Ruiter & Geffen, 1998; Gabor et al., 1999; Widdig, et al., 2001). Além disso, conhecer o parentesco entre os indivíduos é fundamental para testar hipóteses correntes sobre a evolução da cooperação nos grupos sociais, como a da seleção de parentesco (*kin selection*, Hamilton, 1964).

Devido aos recentes avanços, técnicas moleculares têm sido frequentemente utilizadas para acessar o parentesco biológico entre os indivíduos (Awise, 1994; Parker et al., 1998). Hugues (1998) destaca que as técnicas moleculares podem enriquecer os estudos sobre sistemas de acasalamento, interações sociais, cooperação e evolução das sociedades, pois esses métodos permitem determinar duas variáveis críticas para a compreensão desses processos: o parentesco genético e o sucesso reprodutivo de cada indivíduo do grupo.

Um fator extrínseco que pode influenciar as interações sociais é a disponibilidade de recursos como o alimento. Quando os recursos alimentares são escassos e/ou concentrados, espera-se um aumento na competição entre os indivíduos e, por consequência, na frequência do comportamento agressivo (Côté, 2000). Porém, as interações agressivas são custosas em termos energéticos e poder-se-ia esperar que os indivíduos se organizassem em estruturas hierárquicas de modo a reduzir esses custos e a utilizar os recursos, que já são escassos, com maior eficiência (Clutton-Brock et al., 1982 *apud* Veiberg et al., 2004).

Um comportamento intrigante entre os mamíferos e que têm sido frequentemente associado ao parentesco e também à condição nutricional dos indivíduos é o comportamento de alo-amamentação, em que uma fêmea amamenta filhotes de outras fêmeas (Packer et al, 1992). Muitos autores sugerem, para algumas espécies, que a alo-amamentação é um comportamento altruísta, que evoluiu através da seleção de parentesco (por exemplo, Ekvall, 1998; Hoogland, et al., 1989; König, 1994; Nogueira, 1997; Pusey & Packer, 1994). Desse modo, as fêmeas reconheceriam e amamentariam exclusivamente os filhotes das parentes próximas.

Em termos proximais, supõe-se que a ocorrência da alo-amamentação é regulada pela quantidade de leite que a fêmea é capaz de produzir e isso pode ser um reflexo de sua condição nutricional (Packer et al., 1992). Uma fêmea bem alimentada seria capaz de produzir uma grande quantidade de leite e poderia amamentar filhotes alheios sem grandes custos.

Os objetivos deste estudo foram elucidar a influência do parentesco genético (determinado por técnicas moleculares, Capítulo II) e da condição nutricional dos indivíduos na estrutura social de catetos (*Tayassu tajacu*) em cativeiro (Capítulo III) e decifrar os eventos de alo-amamentação tentando identificar variáveis que possam ajudar a compreender o comportamento nesta espécie (Capítulo IV).

1.1 Descrição geral da espécie estudada

Os catetos, conhecidos popularmente como porcos-do-mato, são pertencentes à família Tayassuidae, que engloba mais duas espécies: a queixada (*Tayassu pecari*) e o taguá (*Catagonus wagneri*). Esta família, a família Hippopotamidae (hipopótamos) e a família Suidae (porcos verdadeiros) formam a subordem Suiformes (Ordem Artiodactyla, Classe Mammalia).

Os catetos possuem patas delgadas, cauda vestigial, a cabeça desproporcionalmente grande em relação ao tamanho do corpo e focinho alongado. As patas dianteiras possuem quatro dígitos sendo dois funcionais; as traseiras, três, também com apenas dois funcionais (Sowls, 1984). Os adultos medem de 78 a 100 cm de comprimento (Mayer & Brandt, 1982) e por volta de 45 cm de altura. No cativeiro, o peso pode variar de 19 a 25 kg. A pelagem do animal tem uma coloração acinzentada com pêlos brancos envolta do pescoço que dão o aspecto de um “colar”. Os infantes possuem uma coloração mais clara e mais avermelhada do que dos adultos e adquirem a pelagem destes por volta de dois ou três meses de idade (Mayer & Brandt, 1982). A espécie não apresenta dimorfismo sexual e a distinção entre os sexos se faz através da visualização do escroto dos machos. Apesar dos caninos dos machos serem maiores do que das fêmeas, essa característica não é usada como determinante de sexo, pois pode haver sobreposição de medidas com relação aos das fêmeas (Mayer & Brandt, 1982). Segundo Neal (1959), as fêmeas possuem quatro pares de tetas, um par na região peitoral, dois na região abdominal e um na região inguinal; mas, apenas os dois pares mais posteriores são funcionais.

Os catetos apresentam uma ampla distribuição geográfica. Estão presentes na América do Norte, Central e do Sul, estendendo-se do sudoeste dos Estados Unidos (35° N - sul do Texas, Novo México e Arizona) até Santiago del Estero (30° S) na Argentina (Mayer & Brandt, 1982). Dentre os tayassuídeos, é a espécie que ocupa a maior diversidade de habitats, de desertos até as florestas tropicais chuvosas (Sowls, 1984).

São predominantemente herbívoros, alimentando-se de raízes, frutos, nozes e outros produtos vegetais (Corn & Warren, 1985; Enders, 1930; Mayer & Brandt, 1982). Porém, podem apresentar uma carnivoría oportunista comendo larvas, insetos, anfíbios, répteis, entre outros (Mayer & Brandt, 1982). No cativeiro, se adaptam a uma diversidade de alimentos, como por exemplo, milho, mandioca, banana e abóbora (Nogueira-Filho & Lavorenti, 1995).

O período de atividade dos catetos varia de acordo com a flutuação diária e sazonal da temperatura, disponibilidade de alimento e pressão de caça (Mayer & Brandt, 1982). Nas florestas tropicais chuvosas, eles são geralmente diurnos, dormindo à noite em tocas debaixo de raízes de árvores. Em habitats quentes e secos, têm atividade crepuscular e noturna não utilizando tocas (Neal, 1959; Mayer &

Brandt, 1982). No verão, são mais ativos à noite, enquanto que no inverno, são mais diurnos (Bigler, 1974).

A gestação das fêmeas tem duração média de 145 dias (Sowls, 1966 *apud* Wilber, et al., 1991) e os nascimentos podem ocorrer em todos os meses do ano. Smith e Sowls (1975) registraram que o tamanho da ninhada de cateto pode variar de um a quatro filhotes precociais, com média de dois. Na natureza, apesar de a reprodução poder ocorrer o ano todo, os nascimentos ocorrem preferencialmente na primavera e verão pela maior disponibilidade de recursos (Low, 1970 *apud* Hellgren et al., 1995). No cativeiro, essas épocas preferenciais também parecem ocorrer principalmente na primavera e verão, embora o acesso aos recursos, como alimento, seja constante.

Os catetos são animais sociais que vivem em bandos de cinco a 25 indivíduos (Byers & Bekoff, 1981; Keuroghlian *et al.*, 2004), com machos e fêmeas de várias idades, numa razão sexual de 1:1 (Mayer & Brandt, 1982). Os bandos ocupam territórios estáveis e que podem se sobrepor (Judas & Henry, 1999; Oldenburg *et al.*, 1985). Um estudo de cativeiro sugere que o sistema de acasalamento dos catetos pode variar entre poliginia e promiscuidade, dependendo da habilidade de um macho manter acesso exclusivo às fêmeas (Packard et al., 1991). Os adultos são bastante cooperativos e tolerantes aos juvenis (Byers & Bekoff, 1981). Com relação à organização social, os dados disponíveis ainda são controversos. Na natureza, Bissonette (1976 *apud* Solws, 1984) descreveu uma hierarquia de dominância linear, enquanto que em estudos de cativeiro, não foram encontradas hierarquias (Diaz, 1978; Nogueira-Filho, 1997; Sowls, 1984).

1.2 Local de estudo e animais

O estudo foi conduzido na Fazenda Vale Verde (FVV), uma propriedade particular localizada no Município de São Miguel Arcanjo, no interior do Estado de São Paulo, que possui uma criação de catetos com objetivos comerciais desde 1997. Originalmente, os animais estavam confinados em três recintos arborizados e cercados de tela com áreas de 900, 1.970 e 2.600 m², denominados recintos B1, E e F respectivamente (denominação utilizada na FVV). No recinto B1, formado principalmente por machos para serem comercializados, estavam 12 machos adultos,

uma fêmea adulta e uma fêmea juvenil. O recinto E era formado por 12 adultos, dois machos e 10 fêmeas. No recinto F estavam 15 adultos, um macho e 14 fêmeas.

Todos os recintos tinham um comedouro coberto para alimentação e um tanque de água com uma "bóia de reposição" que garantia o abastecimento contínuo para os animais. A alimentação era fornecida no início da manhã e final de tarde e compunha-se de ração de fabricação da própria Fazenda, à base de milho e minerais, com uma taxa de proteína bruta em torno de 13%. Os animais eram marcados com "microchip" para identificação nos procedimentos usuais da FVV.

Em Setembro de 2003, algumas fêmeas possivelmente prenhes foram capturadas nos grupos E e F e transferidas para os recintos B3 e B2 respectivamente, para a formação dos grupos experimentais. Para a captura, foram utilizadas caixas-armadilha com capacidade para 25 Kg e puçá de náilon. No momento da captura, foi verificada a identidade das fêmeas e elas foram marcadas através de tosas no pêlo em diferentes regiões do corpo. Foi adicionado um macho, procedente do recinto B1, em cada grupo, para garantir a continuidade da reprodução. Cada grupo foi composto por seis indivíduos, cinco fêmeas e um macho. A composição dos grupos está na Tabela 1.1.

Tabela 1.1: Descrição dos animais estudados. a. equivale ao número do microchip do animal; b. região do corpo onde foi feita a tosa no pêlo; * sem identificação por perda do microchip.

Animal	Identificação ^a	Sexo	Marca ^b	Recinto de origem	Recinto atual
Belly (Bel)	039863824	Fêmea	Lateral do abdômem	F	B2
Fore (For)	039866037	Fêmea	Pata dianteira	F	B2
Gland (Gla)	039582074	Fêmea	Final do dorso	F	B2
Hind (Hin)	039804519	Fêmea	Pata traseira	F	B2
Neck (Nec)	039786077	Fêmea	Pescoço/colar	F	B2
Teco (Tec)	039818075	Macho	Sem marca	B1	B2
Dodô (Dod)	039788807	Fêmea	Meio do dorso	E	B3
Fifi (Fif)	039595376	Fêmea	Final do dorso	E	B3
Lelê (Lel)	039633864	Fêmea	Pata dianteira	E	B3
Pêpa (Ppa)	039836379	Fêmea	Pescoço/colar	E	B3
Pepê (Pep)	*	Fêmea	Pata traseira	E	B3
Tico (Tic)	039801021	Macho	Sem marca	B1	B3

Os recintos B2 e B3 eram cercados com tela e tinham uma área em torno de 900 m² (17,0 x 57,0 m), com um comedouro coberto (2,0 x 2,5 m) e um bebedouro (1,0 x 1,0 m), conforme esquematizado na Figura 1.1. A vegetação rasteira era de capim do gênero *Brachiara* e existiam algumas árvores e palmeiras que garantiam sombra aos animais.

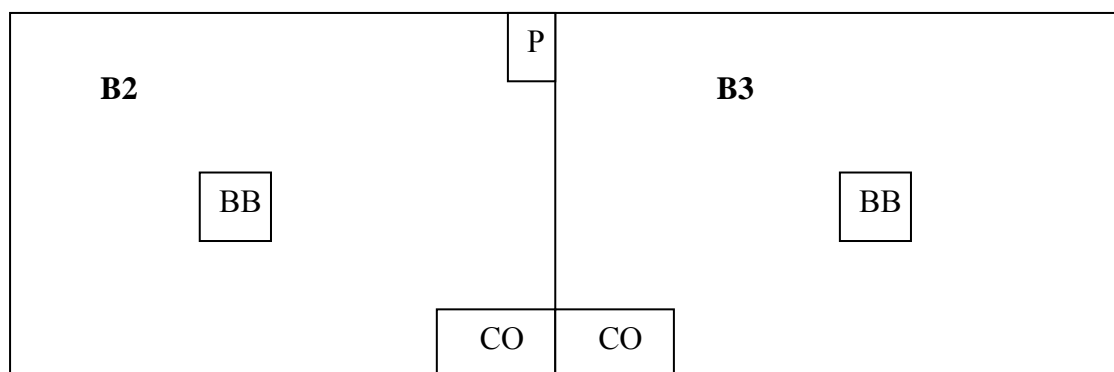


Figura 1.1: Representação dos recintos de estudo. CO, comedouro; BB, bebedouro; P, plataforma de observação.

1.2.1 Nascimento dos filhotes

O nascimento dos filhotes começou a partir da segunda metade de Outubro de 2003. No recinto B2 nasceram seis filhotes: três ninhadas de gêmeos nascidas em 16/10/03, 29/10/03 e 10/11/03. No recinto B3, nasceram duas ninhadas, uma de gêmeos (do dia 19/10/03) e uma de um único filhote (do dia 29/10/03). Porém, só este último sobreviveu; os gêmeos sofreram infanticídio no mesmo dia do nascimento. Segundo os funcionários da FVV, esses filhotes nasceram próximos ao portão de acesso ao recinto e quando eles chegaram para tratar os animais durante a manhã, uma fêmea começou a ameaçar e pisotear nos filhotes. Os funcionários preferiram ir embora para não causar mais estresse. Quando voltaram no período da tarde, os dois filhotes estavam no mesmo lugar, mortos e com partes do corpo comidas.

Os filhotes foram capturados para marcação em Fevereiro de 2004, já mais crescidos, para evitar possíveis infanticídios por causa do manejo. Foi nessa data também que se procedeu à remarcação dos adultos, pois o pêlo estava crescendo e

dificultando a identificação. Até essa data os filhotes do recinto B2 foram distinguidos pelas diferenças de tamanho. No recinto B3 não houve problema de identificação pois foi observado apenas um filhote.

No recinto B2, a primeira ninhada (que até o momento da marcação foram referidos como Ninhada N) era da Neck; a segunda (Ninhada G), da Gland; e a terceira (Ninhada H), da Hind. No recinto B3, o filhote era filho da Lelê.

No mês de Janeiro, houve morte de alguns filhotes por causa das chuvas que ocorreram na região. Os recintos ficaram um pouco alagados e com muita umidade. Pode ser que eles tenham morrido por causa do frio, de pneumonia, por exemplo. Nos recintos de estudo, houve morte de dois filhotes do B2, um da Hind e um da Gland. Cada uma delas ficou apenas com um filhote e, a partir dessa data, passaram a ser observados quatro filhotes nesse recinto.

Após a marcação, os filhotes foram individualizados e sexados conforme descrito na Tabela 1.2.

Tabela 1.2: Identificação, sexo e filiação dos filhotes de estudo. * os filhotes machos não recebem número de identificação na FVV pois serão comercializados.

Recinto	Filhote	Identificação	Sexo	Mãe
B2	Pedrita (Ped)	039597389	Fêmea	Neck
B2	Pipoca (Pip)	047313510	Fêmea	Neck
B2	Gigi (Gig)	046636553	Fêmea	Gland
B2	Nininha (Nin)	047299541	Fêmea	Hind
B3	Pateta (Pat)	Sem número*	Macho	Lelê

CAPÍTULO II

DETERMINAÇÃO DO PARENTESCO DOS ANIMAIS POR MEIO DE MARCADORES MOLECULARES MICROSSATÉLITES

Estudo desenvolvido em colaboração com a Profa. Dra. Cristina Yumi Miyaki do Departamento de Genética e Biologia Evolutiva do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo

2.1 INTRODUÇÃO

2.1.1 O uso de marcadores moleculares em estudos de comportamento

Devido aos recentes avanços, os métodos moleculares têm se mostrado um importante meio para acessar a informação biológica, como se pode verificar pela sua aplicação em diversas áreas do conhecimento, como etologia, ecologia, morfologia comparativa, sistemática e paleontologia (Awise, 1994). Essas técnicas podem ser usadas para responder a uma grande quantidade de questões biológicas em termos de história natural e evolução dos organismos, como por exemplo, para determinar o sucesso reprodutivo individual ou para avaliar a diferenciação genética entre populações (Parker et al., 1998). Em estudos comportamentais, as diferenças genéticas entre populações e entre indivíduos podem auxiliar na compreensão dos determinantes dos comportamentos. Dessa forma, informações moleculares ajudam no entendimento não só dos processos evolutivos ligados às questões últimas da seleção natural, como também dos associados à compreensão das questões proximais de determinação dos comportamentos na ontogênese dos indivíduos. Há um interesse especial na investigação das relações possíveis entre parentesco biológico e padrões de interações sociais nas espécies. Essas questões podem ser estudadas através da análise do que se chama de marcadores moleculares, seqüências de DNA ou de proteínas capazes de revelar *polimorfismos* entre indivíduos geneticamente relacionados.

Hughes (1998) sugere, em sua revisão sobre a integração das técnicas moleculares com métodos de campo no estudo do comportamento social, que as análises moleculares têm o potencial de enriquecer estudos sobre os sistemas de acasalamento, as interações grupais e familiares, a cooperação, a competição e a evolução das sociedades. A utilização desses métodos não só foi capaz de confirmar o que já era conhecido em relação às observações comportamentais, como também produziu revelações surpreendentes sobre sistemas reprodutivos e grupos sociais,

revogando hipóteses vigentes. Como exemplo, pode ser citado o caso dos machos dos pássaros *Chiroxiphia linearis* que formam “leks” e fazem exibição cooperativa em um mesmo local, durante anos. Aparentemente, apenas um macho copulava, o macho alfa. Acreditava-se que os machos eram aparentados e que o macho beta tivesse seu comportamento mantido por seleção de parentesco. Porém, análises utilizando marcadores moleculares mostraram que esses machos não são parentes (MacDonald & Potts, 1994). Então, novas hipóteses devem ser estudadas, como por exemplo, a de uma possível ascensão do macho beta ao posto de alfa, ou a de que o macho beta, exibindo-se com o alfa, consiga realizar cópulas ocasionais (Hughes, 1998).

As técnicas de análise molecular permitem testar diretamente as hipóteses de seleção de parentesco, que têm sido freqüentemente aventadas como mecanismo evolutivo na explicação dos processos comportamentais típicos de muitas espécies. Em relação aos grupos sociais, os marcadores moleculares permitem determinar duas variáveis críticas: o parentesco genético e o conhecimento do sucesso reprodutivo de cada membro do grupo (Hughes, 1998). Esses métodos podem ser integrados com observações de longo prazo de indivíduos marcados para confirmar relações e resolver conexões não conhecidas. Em chimpanzés, por exemplo, essas análises foram empregadas para a determinação da paternidade da prole de fêmeas que cruzaram com vários machos durante seu período fértil (Morin et al., 1994a) e para confirmar parentesco entre machos cooperativos e potencial seleção de parentesco (Morin et al., 1994b).

Outros estudos avaliaram as relações de dominância dentro do grupo e o sucesso reprodutivo. Esperava-se que os indivíduos dominantes tivessem maior sucesso reprodutivo por terem mais acesso a parceiros. Em alguns trabalhos, os marcadores confirmaram isso como, por exemplo, com babuínos (*Papio cyanocephalus*; Altmann et al., 1996). Constable et al. (2001), analisaram o DNA de chimpanzés de Gombe e também encontraram uma relação positiva entre posto hierárquico e êxito reprodutivo, embora todos os machos tenham conseguido procriar; resultado desse tipo também foi obtido por Boesch et al. (2006) com os chimpanzés de Taï, numa análise de paternidade realizada por um período de 14 anos. Em outros casos, parece não haver uma relação clara entre dominância e sucesso reprodutivo. Um exemplo foi dado em *Macaca sylvanus*, onde há pouca

dominância reprodutiva por parte do macho alfa e a maioria dos machos subordinados do grupo produz prole (von Segesser et al., 1995 *apud* Hughes, 1998).

Os métodos moleculares podem ser úteis, também, no estudo de espécies em que a marcação individual e a observação direta são muito difíceis de serem realizadas. Como exemplo desse tipo de trabalho pode-se citar o de McCracken (1984) com morcegos da espécie *Tadarida brasilienses*. As fêmeas ficam em colônias contendo milhões de indivíduos, um do lado do outro, o que torna o reconhecimento individual quase impossível. Visando a testar a hipótese de amamentação indiscriminada, o autor usou marcadores moleculares e percebeu que, ao contrário do que se presumia, as fêmeas localizam e amamentam sua própria prole na maior parte do tempo.

2.1.2 A escolha do marcador

Segundo Parker et al. (1998), a decisão de qual técnica é mais apropriada para resolver uma determinada questão depende de três fatores: 1) da extensão (quantidade) de polimorfismo genético requerido para melhor responder a questão; 2) da abordagem analítica ou estatística disponível para aplicação da técnica; 3) do tempo e do custo dos materiais envolvidos.

O desafio é encontrar o método apropriado, que revelará de maneira confiável a variação genética adequada para responder uma questão particular, com mínimo esforço e custo. Além disso, a escolha do marcador a ser utilizado em um determinado estudo depende não só do grau de relação entre os indivíduos amostrados, mas também do nível de seleção imposto a diferentes regiões do *genoma* (Parker et al., 1998).

Segundo Solé-Cava (2001), a escolha do método depende de vários critérios. Em primeiro lugar, está a adequação do grau de variabilidade do marcador escolhido ao nível de divergência que se deseja estudar. Marcadores que evoluem mais rapidamente (por exemplo, *microsatélites*) são mais apropriados para estudos de indivíduos, famílias e populações, enquanto aqueles que evoluem mais lentamente (por exemplo, enzimas) são mais adequados a estudos de espécies ou táxons supra-específicos. A questão dos custos também é citada por Solé-Cava (2001). Segundo ele, deve-se ter bom senso e “parcimônia” em termos financeiros na hora de escolher

entre métodos igualmente informativos, mas com custos muito diferentes. Ainda segundo esse autor, o fundamental na hora da escolha, é que o problema a ser estudado esteja bem definido, que exista uma adequação do grau de polimorfismo do marcador escolhido ao nível de divergência evolutiva a ser estudado, que os pressupostos da análise sejam bem explicitados e que o pesquisador evite os modismos das técnicas, não esquecendo de seu problema original.

Como estudos de parentesco requerem marcadores de alto grau de variabilidade, escolheu-se na presente pesquisa trabalhar com os microsatélites, que são marcadores altamente polimórficos tendendo a ter muitos *alelos* e alta taxa de *heterozigosidade* (Queller et al., 1993). Muitos estudos utilizando esses marcadores têm sido feitos em várias espécies, mostrando que eles são particularmente apropriados para essa aplicação (por exemplo, Gerloff et al., 1999; Moller et al., 2001; Radespiel et al., 2003; Ralls et al., 2001; Sunobe & Munehara, 2003; Valsecchi et al., 2002; Widdig et al., 2001).

Microsatélites são seqüências de DNA repetitivo “*em tandem*”, com unidades de repetição muito curtas, de 2 a 6 *nucleotídeos*, como por exemplo, CA, CAAC, GGAACC. Nesses marcadores, a variação se dá no número de repetições dessas unidades (Parker et al., 1998; Queller et al., 1993; Matioli & Passos-Bueno, 2001). São marcadores de fácil utilização, sendo analisados por amplificação dessas regiões usando a técnica da reação em cadeia da polimerase (PCR, do inglês, “polymerase chain reaction”), seguida por eletroforese em gel de poliacrilamida que permite a distinção dos alelos (Parker et al., 1998). Essa metodologia está descrita a seguir.

2.1.3 Fundamentos metodológicos

2.1.3.1 Extração de DNA

O DNA pode ser extraído de amostras de tecidos refrigerados, congelados, secos ou conservados em álcool ou tampão. O processo de extração começa com uma trituração mecânica para separar as células e destruir as membranas e/ou paredes das mesmas, enquanto o núcleo permanece intacto (tecidos como o sangue não precisam dessa trituração). O tecido é então imerso em uma solução contendo

um detergente que lisa (quebra) a membrana nuclear e uma proteinase que desnatura (altera a estrutura original) proteínas, especialmente as nucleases, mas deixa os ácidos nucléicos intactos. As proteínas são separadas dos ácidos nucléicos por extração com compostos orgânicos (geralmente fenol e clorofórmio). O DNA é então purificado com precipitação alcoólica ou diálise (Parker et al., 1998).

2.1.3.2 PCR

A técnica da reação em cadeia da polimerase, concebida inicialmente por Kary Mullis em 1985, envolve a replicação de regiões alvo do DNA que são flanqueadas por regiões de seqüências conhecidas. É uma maneira muito eficiente de obtenção de fragmentos curtos de DNA através de amplificação em ciclos (Parker et al., 1998; Matioli & Passos-Bueno, 2001).

Para a reação de PCR são necessários os seguintes componentes: uma pequena amostra do DNA-alvo que se deseja amplificar; *primers* (*oligonucleotídeos* sintéticos geralmente com 20 a 30 bases de comprimento) que se ligam nas regiões flanqueadoras; trifosfatos de desoxirribonucleotídeos (dNTPs), que formarão as moléculas resultantes da amplificação; *Taq* polimerase, enzima responsável pela síntese das novas moléculas; e um tampão que mantém o pH ótimo para a enzima.

Cada ciclo da reação tem três fases: A) a de desnaturação da fita dupla do DNA-alvo a uma temperatura alta, cerca de 94°C, onde as fitas são separadas; B) a de hibridação dos *primers* às regiões flanqueadoras nas fitas simples, que ocorre a temperaturas que, em geral, variam de 50 a 70°C, dependendo do *primer*; C) a de extensão da cadeia que está sendo sintetizada, a ~ 72 °C (Matioli & Passos-Buenos, 2001). Toda a reação é conduzida em cicladores térmicos automatizados. A Figura 2.1 ilustra um ciclo da PCR.

No caso dos microssatélites, são utilizados *primers* que se hibridam nas regiões flanqueadores dessas repetições. Segundo Matioli & Passos-Bueno (2001), é nesse ponto que reside a desvantagem da técnica, que é o problema da disponibilidade de informação (em termos de seqüência de nucleotídeos) sobre as regiões que possuam repetições para o organismo que se deseja estudar. Essa informação é necessária para que se possa desenvolver os *primers* das regiões flanqueadoras. Quando não se conhece a seqüência da região do organismo escolhido

é necessário construir uma biblioteca genômica, que é um processo bastante demorado (para mais informações, ver Matioli & Passos-Bueno, 2001).

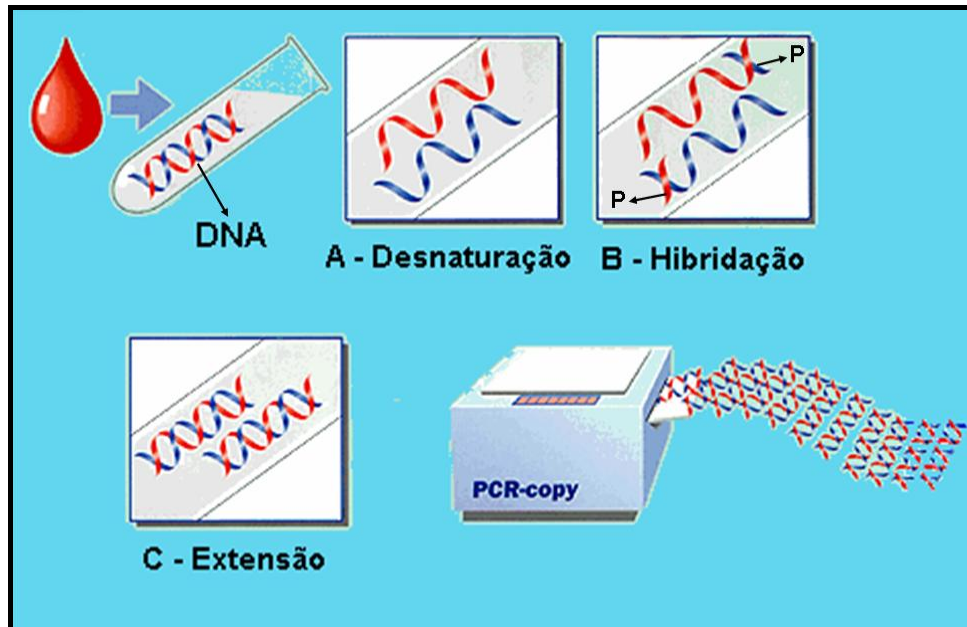


Figura 2.1: Ilustração de um ciclo da PCR. P = *primer*. Modificado de: <http://nobelprize.org/chemistry/laureates/1993/illpres/pcr.html>.

Uma maneira alternativa, que pode reduzir um pouco esse esforço inicial, é a utilização de *primers* desenvolvidos para espécies filogeneticamente próximas àquela que se está estudando, o que se chama de *primers* heterólogos (Queller et al., 1993). Isso tem sido feito com sucesso em alguns trabalhos: Launhardt et al. (1998) utilizaram *primers* de humanos em langures (*Presbytes entellus*); Murphey et al. (1993) acessaram microssatélites em búfalos (*Bubalus bubalis*) utilizando *primers* desenvolvidos para bovinos; Lowden et al. (2002) e Gongora et al. (2002) demonstraram que *primers* de porcos domésticos (*Sus scrofa*) amplificaram microssatélites em catetos (*Tayassu tajacu*); Gonela (2003) também utilizou primers de porcos domésticos para amplificar microssatélites em queixadas (*Tayassu pecari*).

Uma outra limitação da técnica está relacionada às mutações que podem ocorrer nos locais de hibridação dos *primers*, resultando em ausência de amplificação de um dos alelos. Esses alelos que não são amplificados são chamados de alelos nulos (Callen et al., 1993). A presença de alelos nulos em um loco leva a um excesso

de homozigotos na amostra, já que heterozigotos podem ser classificados erroneamente como homozigotos devido à falha de amplificação de um de seus alelos (o alelo nulo).

2.1.3.3 Eletroforese

O princípio da *eletroforese* é a migração diferencial das partículas de tamanhos e carga diferentes quando em um campo elétrico. É isso que permite a detecção dos polimorfismos, já que os fragmentos menores migram mais facilmente no gel do que os fragmentos maiores. O processo consiste em aplicar as amostras no gel, que é o suporte da eletroforese, em cavidades feitas durante sua polimerização. Em seguida, o gel é mergulhado em uma cuba contendo uma solução tampão e submetido a um campo elétrico. O tipo de gel a ser usado depende da diferença de tamanho dos fragmentos que se deseja separar. O gel de agarose, por exemplo, é utilizado para separar fragmentos com diferenças grandes no tamanho, ou seja, maior do que 50 pares de bases (pb). Já o gel de poliacrilamida possui resolução para separar fragmentos com diferença de tamanho de até 1 pb. Após a corrida eletroforética, são necessários alguns métodos químicos para tornar os fragmentos visíveis. Pode-se citar como exemplo a coloração com brometo de etídeo e com prata (Arias & Infante-Malachias, 2001).

No caso dos microssatélites, os fragmentos amplificados na reação de PCR são separados em géis desnaturantes de alta porcentagem de acrilamida (por exemplo, 6%), como os que são utilizados para o seqüenciamento. Isso permite uma boa separação dos alelos e elimina artefatos devidos a diferenças na conformação do DNA. Seqüências de DNA conhecidas (por exemplo, M13) são incluídas em cada gel funcionando como um parâmetro para produção de medidas precisas do comprimento dos alelos. Uma outra vantagem dos microssatélites para estudos de larga escala é que sua eletroforese e detecção podem ser muito simplificadas utilizando-se a tecnologia “multiplex” e do sequenciador automático. Para este fim, os *primers* são sintetizados com uma fluorescência agregada. Isso permite que vários locos sejam analisados simultaneamente utilizando-se fluorescências diferentes para cada um deles (Dowling et al., 1996).

No gel do sequenciador automático, os fragmentos marcados com fluorescência são detectados durante a eletroforese com o auxílio de um laser, que é

fixo em relação ao aparato eletroforético. Os fragmentos são detectados conforme eles passam pelo ponto onde está o laser. O processo é automático pelo fato de que o tamanho do fragmento é medido e interpretado diretamente pelo computador (Hillis et al., 1996).

2.2 OBJETIVOS

Os objetivos do presente estudo foram:

- 1) Testar a amplificação de *locos* de microssatélite em cateto (*Tayassu tajacu*) utilizando *primers* desenvolvidos para porco doméstico (*Sus scrofa*) e avaliar o grau de polimorfismo desses locos nos animais estudados;
- 2) Utilizar os locos que amplificarem microssatélite e forem polimórficos para estimar o parentesco entre os indivíduos estudados, para, posteriormente, verificar a possível relação dessa variável com as interações sociais e com comportamento de alo-amamentação nos grupos estudados.

2.3 MATERIAL E MÉTODOS

2.3.1 Coleta de sangue

Foram capturados 34 indivíduos para a coleta de sangue: 10 indivíduos do recinto B2 (os seis adultos e quatro filhotes), sete indivíduos do recinto B3 (os seis adultos e um filhote), quatro indivíduos do recinto E (um macho e três fêmeas) e 13 do recinto F (seis machos e sete fêmeas). Os animais dos dois últimos grupos foram capturados para auxiliar nas análises de parentesco dos grupos de estudo (B2 e B3), já que estes foram formados a partir daqueles.

A captura se deu da seguinte forma: os animais foram privados de comida, sendo impedidos de entrar no comedouro por um dia; no dia seguinte colocou-se a ração e permitiu-se que os animais entrassem para comer; nesse momento as portas foram fechadas e os animais ficaram presos; a partir daí, eles foram transferidos para caixas de contenção e anestesiados com 1,0 ml de Acepran 1% (Univet) para cada 10 kg de peso do animal.

Cerca de 6,0 ml de sangue foram extraídos da veia jugular de cada animal. A coleta foi feita em sistema a vácuo, utilizando-se tubos contendo EDTA

(VACUETTE), para evitar a coagulação do sangue, e agulhas especiais para coleta a vácuo de 25 x 0,8 mm.

Logo após a coleta, os tubos foram acondicionados em uma pequena caixa de isopor, contendo uma camada de nitrogênio líquido de ~ 2 cm. Foi colocado um suporte para os tubos, suspenso quatro centímetros acima da camada de nitrogênio de modo que eles ficassem expostos apenas ao vapor e não mergulhados no líquido. Esse procedimento serviu para resfriar os tubos que, posteriormente, foram transferidos para um botijão de nitrogênio, onde foram conservados até a extração do DNA. Se tivessem sido colocados imediatamente no botijão, com a temperatura extremamente baixa, poderiam se quebrar, perdendo-se, assim, o sangue coletado.

2.3.2 Extração de DNA

O DNA foi extraído do sangue pelo método fenol-clorofórmio com o seguinte protocolo (as soluções utilizadas estão descritas no Anexo A):

- 1 - diluir o sangue (2 - 10 ml) em 50 ml de Bloodlysis 1X e deixar no gelo por 30-40 min;
- 2 - centrifugar a 1.800 rpm por 15 min a 4°C e descartar o sobrenadante;
- 3 - adicionar 20 ml de Bloodlysis 1X e homogeneizar;
- 4 - repetir passos 2 e 3 até obter um precipitado claro;
- 5 - adicionar ao precipitado 3 ml de Nucleolysis 1X e homogeneizar;
- 6 - adicionar 20 µl de Proteinase K (20 mg/ml) e 120 µl SDS 25% e misturar cuidadosamente;
- 7 - deixar em estufa a 37 °C durante a noite;
- 8 - adicionar um volume de Fenol: Clorofórmio: Álcool isoamílico (25:24:1) e homogeneizar;
- 9 - centrifugar a 3.500 rpm por 20 min, recolher o sobrenadante e transferir para outro tubo;
- 10 - adicionar ao sobrenadante dois volumes de Etanol absoluto;
- 11 - centrifugar a 3.500 rpm por 20 min e descartar o sobrenadante;
- 12 - adicionar ao precipitado 1 ml de Etanol 70%
- 13 - centrifugar a 12.000 rpm por 10 min e descartar o sobrenadante;

14 - secar o precipitado com centrifugação a vácuo por mais ou menos 5 min.;

15 – dissolver em T.E. (100 - 300 µl);

16 - conservar a 4 °C.

Foram extraídos, também, DNA de quatro amostras de sangue de porco doméstico (cerca de 4,0 ml) em EDTA, obtidas no Laboratório de Sanidade Suína da Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia da USP seguindo o mesmo protocolo utilizado para catetos. Essas amostras foram utilizadas como controles positivos na padronização das reações de PCR, uma vez que os *primers* utilizados foram desenvolvidos para essa espécie.

Após as extrações, foram feitas quantificações do DNA dos indivíduos para verificar o sucesso na extração e também para avaliar a qualidade da amostra. Para isso, 1,0 µl de cada amostra foi carregado em gel de agarose 1% em tampão TBE 0,5X a 100 V, junto com três padrões de concentrações conhecidos de 62,5; 125; 250 ng/µl, que possibilitaram estimar a quantidade de DNA presente nas amostras por comparação da intensidade das bandas. O gel ficou imerso em uma solução de brometo de etídio por 10 minutos para corar o DNA. A seguir, fez-se a visualização das bandas em um transiluminador UV e o gel foi fotografado para consultas posteriores. Uma alíquota de cada amostra foi diluída para uma concentração em torno de 20 a 30 ng/µl em água Milli Q para ser usada nas reações de PCR.

2.3.3 Padronização das reações de PCR

Foram testados 13 locos de microssatélites, utilizando-se *primers* desenvolvidos para porcos domésticos, *Sus scrofa* (Tabela 2.1). Nas reações de padronização, para 12,5 µl de reação total, foram utilizados 1,5 µl de DNA-alvo (20-30 ng/µl), 1,2 µl de tampão (10X - Pharmacia), 1 µl de trifosfatos desoxirribonucleotídeos (dNTPs, 2mM), 0,4 µl de cloreto de magnésio (MgCl₂, 25 mM), 0,1 µl de *Taq* polimerase (5 U/µl - Pharmacia), 1 µl de cada *primer* (10 µM), 6,3 µl de água Milli Q.

O programa dos ciclos de amplificação foi: 95°C por 5 min.; 35 ciclos de 94 °C por 30 seg., TH por 30 seg., 72 °C por 30 seg.; e 72 °C por 10 min; onde TH é a

temperatura de hibridação do *primer* e difere para cada loco. Inicialmente, os testes foram feitos usando a temperatura de hibridação utilizada para porcos. Para alguns locos, foram necessários ajustes nesses programas de amplificação originais. As temperaturas de hibridação dos *primers* para porcos e as utilizadas para catetos em cada loco estão na Tabela 2.2.

Tabela 2.1: Locos estudados e seqüência dos *primers* utilizados. F: *forward*; R: *reverse*.

Loco	Seqüência do <i>Primer</i> * (5' ⇒ 3')	Referência
CGA	(F) GTCACAGTGGATGGCATTG (R) ACATCCCTAAGGTCGTGGC	Rohrer et al., 1994
TNFβ	(F) CTGGTCAGCCACCAAGATT (R) GGAAATGAGAAGTGTGGAGACC	Rohrer et al., 1994
IGF1	(F) GCTTGGATGGACCATGTTG (R) CACTTGAGGGGCAAATGATT	Rohrer et al., 1996
ACTG2	(F) CATCTTCCTCTTCCCTTCCC (R) TGTGGACTCAAGGCTGTAAGC	Rohrer et al., 1996
SW444	(F) ATAGTTTCGGTTGGCCAG (R) CTTAAGCCTCAAGCTAACAGGC	Rohrer et al., 1994
SW857	(F) TGAGAGGTCAGTTACAGAAGACC (R) GATCCTCCTCCAAATCCCAT	Rohrer et al., 1994
SW72	(F) ATCAGAACAGTGCGCCGT (R) TTTGAAAATGGGGTGTTTCC	Rohrer et al., 1994
SW378	(F) ATTATGCACCCCTACTCCCC (R) GATTTCTTCTTTGTTTGTGCC	Rohrer et al., 1994
SW951	(F) TTTCACAACCTCTGGCACCAG (R) GATCGTGCCCAAATGGAC	Rohrer et al., 1994
S0226	(F) GGTTAAACTTTTNCCTCAATACA (R) CACTTTTAACTTTTCATGATGCTCC	Robic et al., 1994
S0002	(F) GAAGCCCAAAGAGACAACCTGC (R) GTTCTTTACCCACTGAGCCA	Fredholm et al., 1993
S0155	(F) TGTTCTCTGTTTCTCCTCTGTTT (R) AAGTGGAAGAGTCAATGGCTAT	Ellegren et al., 1994
SW1954	(F) GATCGAACCACACCACAG (R) TCATTTGGAATAAAGGGATTTC	Alexander et al., 1996

Nota: * Cada *primer forward* foi sintetizado com a seqüência do M13 (5'-CACGACGTTGTAAAACGAC - 3') na sua extremidade 5' para ligação de um terceiro *primer* fluorescente para a genotipagem dos indivíduos no seqüenciador automático (para maiores informações ver método de marcação universal descrito por Boutin-Ganache et al., 2001).

Para as reações de padronização de cada loco, foram usadas duas amostras de catetos que tinham grande quantidade de DNA; duas amostras de porco doméstico para serem controles positivos (já que os *primers* foram desenvolvidos para essa

espécie) e um controle negativo (no qual o DNA-alvo foi substituído por água Milli Q, para verificar possível contaminação dos reagentes utilizados na PCR).

Para checar a amplificação do loco esperado, o produto da PCR foi submetido à corrida eletroforética em gel de agarose 1,5% em TBE 0,5X a 100 V. Para estimar o tamanho dos fragmentos amplificados, adicionou-se uma amostra de 1µl de um marcador padrão de tamanho, *ladder* de 100 pares de bases (Pharmacia). Posteriormente, os géis foram corados com brometo de etídeo e visualizados em transiluminador UV.

Tabela 2.2: Temperatura de hibridação dos *primers* (TH) usadas para porcos e catetos para os locos estudados.

Loco	TH em porcos (°C)	TH em catetos (°C)
CGA	65	56
TNFβ	60	56
ACTG2	58	60
IGFI	58	58
SW444	60	60
SW857	58	58
SW72	58	*
SW378	60	*
SW951	58	*
S0226	55	55
S0002	62	62
S0155	58	58
SW1954	55	56

Nota: * locos não padronizados por dificuldade de amplificação em catetos.

2.3.4 Detecção de polimorfismo dos locos estudados e genotipagem dos indivíduos

Os locos que resultaram em boas amplificações foram analisados quanto ao seu polimorfismo para posterior genotipagem dos indivíduos. Para tal, as reações de PCR foram feitas utilizando-se o *primer* M13 marcado com fluorescência (TET, HEX ou FAM, Applied Biosystems) para análise em seqüenciador automático. Nestas reações, utilizou-se 1,5 µl de DNA-alvo (20-30 ng/µl); 1,2 µl de tampão (10X – Pharmacia); 1 µl de dNTP (2mM); 0,4 µl de cloreto de magnésio (MgCl₂, 25mM) ; 0,1 µl de *Taq* polimerase (5 U/µl - Pharmacia); 0,3 µl do *primer* R (10 µM); 0,2 µl

do *primer* M13 (10 μ M); 0,1 μ l do *primer* F (10 μ M) e 7,2 μ l de água Milli Q, totalizando um volume de 12 μ l. Para checar a amplificação, 2 μ l do produto foi carregado em gel de agarose 1,5%.

Os produtos amplificados foram carregados em gel de poliacrilamida 5% no seqüenciador automático ABI Prism 377 (Applied Biosystems) por duas horas, utilizando-se TAMRA 500 (Applied Biosystems) como marcador de tamanho. Antes de serem aplicadas no gel, as amostras foram preparadas com 1,5 μ l do produto de PCR; 2,3 μ l de formamida; 0,6 μ l de TAMRA 500 (Applied Biosystems); e 0,4 μ l de tampão de aplicação (Applied Biosystems); e, em seguida, desnaturadas a 96°C por dois minutos sendo, imediatamente após, colocadas no gelo. Os resultados do gel automático foram analisados com o auxílio dos programas GENESCAN 2.1.1 e GENOTYPER 2.1 (ambos da Applied Biosystems).

2.3.5 Seqüenciamento para comprovação de amplificação de microssatélite

Após a genotipagem de alguns indivíduos, foi selecionado o produto de pelo menos um indivíduo homozigoto para cada loco para fazer a reação de seqüenciamento e verificar se os *primers* tinham amplificado microssatélite, já que foram utilizados *primers* desenvolvidos para outra espécie.

Para isso, foram realizadas reações de PCR sem o iniciador M13 e com concentração e volume dos reagentes iguais aos das reações de padronização. Essas reações foram purificadas com 1 μ l de SAP (fosfatase alcalina de camarão, USB) e 1 μ l de exonuclease I (USB) para cada 10 μ l de produto amplificado, por uma hora a 37° C e 10 min. a 80° C. Para a reação de seqüenciamento foram utilizados 0,5 μ l de produto purificado, 1,2 μ l de Big Dye Terminator e 1,2 μ l de *primer* forward do loco específico. O programa de amplificação utilizado nesta reação foi o seguinte: 96°C por 1 min.; 35 ciclos de 96°C por 10 seg., 50°C por 10 seg. e 60°C por 4 min.

Depois de feita a reação, 5 μ l do produto foi precipitado com 80 μ l de isopropanol 75%, deixado à temperatura ambiente (~25 °C) durante 15 min. e centrifugado por 30 min. a 12.000 rpm. O sobrenadante foi descartado e adicionou-se 200 μ l de etanol 70% ao precipitado e misturou-se. Após centrifugar a mistura por 20 min a 12.000 rpm, descartou-se o sobrenadante e o precipitado foi seco por dois minutos a 90°C.

Ao precipitado foi adicionado 1,6 μ l de uma solução de tampão de aplicação (blue-dextran) e formamida a uma concentração 1:5. Essas amostras foram desnaturadas a 96 °C por dois minutos, colocadas no gelo e carregadas em gel de poliacrilamida 5% no seqüenciador automático ABI Prism 377 (Applied Biosystems) por 3,5 horas. As seqüências foram analisadas com o auxílio dos programas SEQUENCE ANALYSIS 3.4.1 e SEQUENCE NAVIGATOR 3.4.1 (ambos da Applied Biosystems).

Depois de comprovada a amplificação de microsatélite, foram concluídas as genotipagens dos indivíduos.

2.3.6 Análise dos dados

Inicialmente, os dados obtidos foram analisados no programa MICRO-CHECKER (van Oosterhout et al., 2004) para verificação de possíveis erros de genotipagem como, por exemplo, presença de alelos nulos. O programa GENEPOP (Raymond & Rousset, 1995) foi utilizado para calcular as heterozigosidades observada e esperada e também para avaliar os locos quanto ao equilíbrio de Hardy-Weinberg (pré-requisito para a análise de parentesco) através de um teste exato que utiliza o método da cadeia de Markov. O número médio de alelos encontrados e as heterozigosidades médias esperada e observada foram calculados no programa estatístico SPSS 13.0 (Statistical Package for Social Sciences).

O parentesco entre os indivíduos foi calculado usando o coeficiente de parentesco r , segundo Wang (2002), com o auxílio do programa SPAGeDi 1.2 (Hardy & Vekemans, 2002). No cálculo do coeficiente r , as freqüências alélicas da população são usadas para estimar a proporção de alelos compartilhados por pares de indivíduos que são idênticos por descendência. O valor médio esperado para parentes de primeiro grau (pais e prole ou irmãos por parte de mãe e de pai) é 0,5; de segundo grau (avós e netos, meio-irmãos ou tios e sobrinhos), 0,25; de terceiro grau (primos em primeiro grau ou bisavós e bisnetos), 0,125; e zero para não aparentados. A estimativa de Wang (2002) foi escolhida por ter boa precisão, independente do número de alelos por loco, distribuição das freqüências alélicas, tamanho da amostra e presença de indivíduos aparentados na amostra para o cálculo das freqüências alélicas.

O erro padrão da média dos coeficientes de parentesco obtidos para o grupo do recinto B2 e para o grupo do recinto B3 foi estimado por *jackknife* com todos os locos (*over all loci*) no programa SPAGeDi 1.2. As comparações dos r médios dos dois recintos foram feitas por teste t , já que os dados apresentaram distribuição normal (teste de Lilliefors, $p > 0,05$). As frequências de relações aparentadas nos dois recintos foram comparadas por tabela de contingência de dupla entrada. Essas análises foram feitas no programa SPSS 13.0.

2.4 RESULTADOS

2.4.1 Características dos locos de microssatélite

Dos 13 locos testados, 10 (76,9%) amplificaram com sucesso: CGA, TNF β , IGF1, ACTG, SW444, SW857, S0226, S0002, S0155 e SW1954. Todos esses locos foram selecionados para o processo de detecção de polimorfismos. Não foi possível obter uma boa amplificação, isto é, com bandas nítidas e únicas no gel de agarose, para os locos SW72, SW378 e SW951.

O número e o tamanho dos alelos encontrados para cada um dos locos e a repetição obtida com o seqüenciamento estão na Tabela 2.3. A maioria dos locos (78%) amplificou os microssatélites com seqüências esperadas, ou seja, com as mesmas repetições apresentadas em porcos domésticos, com exceção dos locos S0002 e CGA. No caso do S0002, encontraram-se repetições GT seguidas de repetições AG, enquanto que a repetição observada no porco doméstico é CA. Já no caso do CGA, obteve-se uma seqüência onde a repetição CTTT (o microssatélite original do porco) foi substituída por um mononucleotídeo com repetição da base T. Além disso, para esse loco, a Pedrita apresentou um padrão homozigoto para o alelo 184 e a Neck, que se supõe ser a mãe desse filhote pelas observações comportamentais, para o alelo 179, o que contraria esta relação de parentesco (ver Anexo B). Essa inconsistência entre os genótipos de mãe e filha, pode sugerir a presença de alelo nulo. Por esse motivo, esse loco foi excluído das demais análises.

Dois locos, TNF β e S0155, foram monomórficos (22% dos locos analisados quanto ao polimorfismo), já os demais locos (78%) revelaram-se polimórficos com média de 5,57 alelos por loco ($DP = 2,76$). O loco mais polimórfico foi o ACTG2

com 10 alelos e o menos, o S0002 com dois alelos apenas (Tabela 2.3). No geral, o número de alelos encontrados para cada um dos locos em catetos foi menor do que o observado para porcos domésticos. Exceções foram os locos ACTG2 e SW857, que apresentaram um alelo a mais no cateto em relação ao porco doméstico (Tabela 2.3)

Tabela 2.3: Número e tamanho dos alelos e a repetição encontrada para cada um dos locos analisados. Os dados de *Sus scrofa* foram obtidos nos sites: <http://www.animalgenome.org/pig/> e <http://www.thearkdb.org/browser?species=pig>.

Locos	<i>Sus scrofa</i>			<i>Tayassu tajacu</i>		
	Número de alelos	Tamanho dos alelos (pb)	Repetição	Número de alelos	Tamanho dos alelos (pb)	Repetição
CGA	12	322-336	(CTTT) _n	2	179-184	(T) _n
TNFβ	13	174-213	(CTG) _n	1	167	(CTG) _n
IGF1	7	223-237	(CA) _n	5	248-258	(CA) _n
ACTG2	9	109-142	(CA) _n	10	147-183	(CA) _n
SW444	14	92-124	(GT) _n	6	121-133	(GT) _n
SW857	7	145-149	(CA) _n	8	150-174	(CA) _n
S0226	4	194*	(CA) _n	3	194-198	(CA) _n
S0002	9	189-212	(CA) _n	2	221-223	(GT) _n (AG) _n
S0155	7	148-164	(CA) _n	1	140	(CA) _n
SW1954	8	167-195	(GT) _n	5	192-200	(GT) _n

Nota: * Informação sobre o tamanho dos outros alelos não disponível.

A heterozigosidade média esperada foi de 0,66 ($DP = 0,22$) e a observada, de 0,58 ($DP = 0,30$). A maioria dos locos estava em equilíbrio de Hardy-Weinberg, com exceção dos locos S0226 e SW1954, que apresentaram heterozigosidades observadas muito menor do que as esperadas (Tabela 2.4). Além disso, o excesso de homozigotos desses dois locos seria uma evidência de presença de alelos nulos e, por esse motivo, eles foram excluídos da análise de parentesco. O loco S0002 também foi excluído das demais análises por ter apenas dois alelos e heterozigosidade baixa, sendo pouco informativo.

Tabela 2.4: Heterozigosidade observada (H_O), heterozigosidade esperada (H_E), probabilidade do teste de equilíbrio de Hardy-Weinberg (p HW) e frequência de alelos nulos para cada um dos locos.

Locos	H_O	H_E	p HW	Alelos nulos
IGF1	0,65	0,71	0,190	0,027
ACTG2	0,94	0,84	0,230	-0,072
SW444	0,65	0,68	0,117	0,027
SW857	0,94	0,87	0,773	-0,055
S0226	0,29	0,56	0,001	0,215
S0002	0,18	0,21	0,371	0,063
SW1954	0,38	0,76	0,000	0,234

2.4.2 Determinação do parentesco dos indivíduos estudados

Os coeficientes de parentesco entre os indivíduos do recinto B2 e entre os do recinto B3 estão apresentados nas Tabelas 2.5 e 2.6, respectivamente. No recinto B2, os coeficientes variaram de -0,44 a 0,51, sendo o coeficiente médio de 0,08 ($EP = 0,03$). No caso do recinto B3, o coeficiente mínimo foi -0,60 e máximo 0,45 com média de -0,07 ($EP = 0,07$). Embora a diferença não seja significativa, o parentesco médio entre os indivíduos do recinto B2 foi maior do que entre os indivíduos do B3 ($t(32) = 1,71$; $p = 0,10$). Quando os filhotes foram excluídos das análises, no grupo do B2, o valor mínimo dos coeficientes foi -0,44 e o máximo, 0,41 com média de 0,01 ($EP = 0,08$). No B3, os coeficientes variaram entre -0,60 e 0,45, sendo o coeficiente médio de -0,11 ($EP = 0,07$). Não houve diferença significativa entre as médias ($t(27) = 1,14$; $p = 0,27$).

Os valores de r das relações entre mãe e filho conhecidas (Gland e Gigi, Hind e Nininha, Neck e Pedrita, Neck e Pipoca, Lelê e Pateta) variaram de 0,28 a 0,45 (valores em negrito e itálico nas Tabelas 2.5 e 2.6). A média desses valores foi 0,35, sendo menor do que o valor esperado de 0,50 para relações de primeiro grau. Desse modo, pode ser que também ocorram relações de segundo grau com coeficiente menor que o valor esperado de 0,25 e de terceiro grau, com menor do que 0,125. Mas isso não pôde ser detectado, já que não há pares de indivíduos com relações previamente conhecidas com esses graus de parentesco. De todo modo, assumiu-se que pares de indivíduos com valor de r maior do que 0,125 são aparentados pelo

menos em terceiro grau, embora não se possa descartar a possibilidade de que pares com valores abaixo do valor esperado apresentem algum grau de parentesco.

Tabela 2.5: Coeficientes de parentesco entre os indivíduos do recinto B2. Valores acima de 0,125, que denotam algum grau de parentesco (primeiro, segundo e terceiro grau), estão destacados em negrito.

	Bel	For	Gla	Hin	Nec	Tec	Ped	Pip	Gig	Nin
Bel	*									
For	-0,44	*								
Gla	0,26	-0,01	*							
Hin	-0,40	-0,13	0,07	*						
Nec	0,13	0,28	0,41	0,35	*					
Tec	-0,16	-0,04	0,00	0,07	-0,29	*				
Ped	-0,02	0,12	0,41	-0,21	0,41	0,12	*			
Pip	-0,44	0,41	0,40	0,11	0,28	0,12	0,22	*		
Gig	-0,01	-0,29	0,28	0,07	-0,16	0,28	-0,01	0,28	*	
Nin	-0,44	0,48	-0,01	0,35	0,51	0,12	0,12	0,12	-0,29	*

Tabela 2.6: Coeficientes de parentesco entre os indivíduos do recinto B3. Valores acima de 0,125, que denotam algum grau de parentesco (primeiro, segundo e terceiro grau), estão destacados em negrito.

	Dod	Fif	Lel	Ppa	Pep	Tic	Pat
Dod	*						
Fif	-0,12	*					
Lel	0,45	-0,21	*				
Ppa	0,26	-0,12	0,45	*			
Pep	-0,60	-0,16	-0,60	-0,32	*		
Tic	-0,05	-0,31	-0,05	-0,12	-0,16	*	
Pat	0,13	-0,25	0,45	0,13	-0,60	0,42	*

De acordo com esse critério, analisando-se a frequência das relações com algum grau de parentesco (pelo menos acima de terceiro grau) nos dois recintos (valores em negrito nas tabelas 2.5 e 2.6), observou-se que, no B2, 51% das relações são de indivíduos aparentados *versus* 49% de não parentes; já no recinto B3, ocorre o inverso: a maioria das relações é de indivíduos não aparentados (67 *versus* 33% de

relações de indivíduos aparentados). Porém, essa diferença entre os dois recintos não foi significativa, χ^2 de Pearson (1, $N = 66$) = 1,83; $p = 0,18$. Quando se analisam exclusivamente os indivíduos adultos, a porcentagem de relações entre parentes foi menor do que de relações entre não parentes nos dois recintos. No B2, 33% das relações possuem algum parentesco, enquanto que 67% não possuem parentesco próximo. No B3, esses valores são, respectivamente, 20% e 80%. Embora a porcentagem de relações aparentadas seja maior no B2 do que no B3, a diferença não foi significativa (χ^2 de Pearson (1, $N = 30$) = 0,68; $p = 0,41$).

É possível observar, também, que no grupo do B2, ocorreu uma distribuição mais uniforme e contínua dos valores de parentesco do que no do B3 (Figura 2.2). Os indivíduos do B2 apresentaram coeficientes de parentesco de vários graus. Já no do B3, a maioria dos valores se concentraram abaixo de zero ou entre 0,40 e 0,50, com poucos valores intermediários.

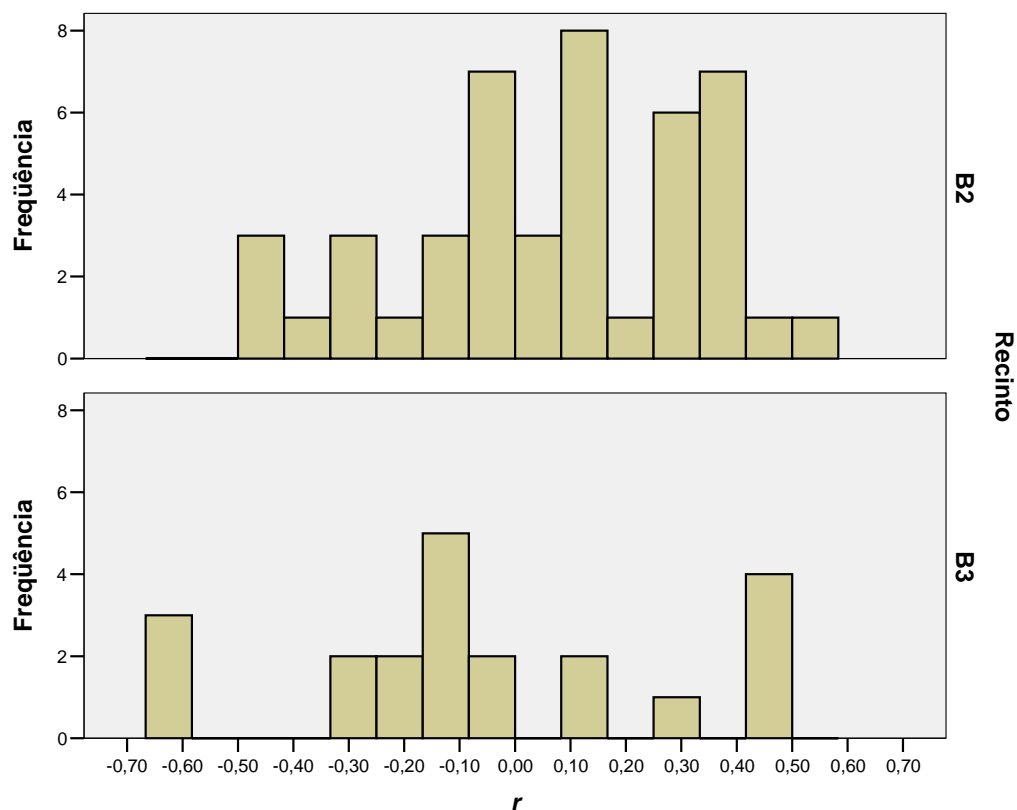


Figura 2.2: Distribuição dos valores de r dos grupos analisados.

2.5 DISCUSSÃO

2.5.1 Características dos locos de microssatélites

A amplificação de locos de microssatélites em catetos utilizando *primers* desenvolvidos para porco doméstico já havia sido testada por Lowden et al. (2002) e por Gongora et al. (2002). Lowden et al. (2002) verificaram a amplificação de 31 locos em três indivíduos e obtiveram um sucesso de 29%; já Gongora et al. (2002) testaram 18 locos em seis indivíduos e tiveram um sucesso de 89%. No presente trabalho, 77% dos locos testados amplificaram em catetos. Essas diferenças no sucesso da amplificação heteróloga, como destacado por Gongora et al. (2002), devem ser interpretadas com cuidado, pois podem ser devidas a diferenças na qualidade do DNA, nos reagentes utilizados e no protocolo da PCR. A porcentagem de sucesso encontrada no presente estudo foi semelhante à encontrada em outros trabalhos com ampliações heterólogas dentro da Ordem Artiodactyla (de 40 a 100% de sucesso: Ellegren et al., 1997; Engel et al., 1996; Flagstad et al., 1999; Gaur et al., 2003; Gonela, 2003; Gongora et al., 2002; Goodman et al., 1999; Lowden et al., 2002; Slate et al., 1998).

Analisando-se as seqüências repetitivas dos locos que amplificaram, 78% desses locos apresentaram a mesma repetição encontrada no porco doméstico, o que pode sugerir um alto grau de conservação dessas regiões repetitivas entre as duas espécies. Stallings et al. (1991) também encontraram alto grau de conservação de microssatélites (no caso, dinucleotídeos $(GT)_n$) entre espécies aparentadas: 100% entre humanos e outros primatas e 71% entre ratos e camundongos. Por outro lado, esses mesmos autores observaram apenas 30% de locos conservados entre espécies distantes como humanos e roedores, porcentagem parecida com o que Sun e Kirkpatrick (1996) encontraram entre humanos e bovinos e suínos (25%) analisando dinucleotídeos $(CA)_n$ e $(GT)_n$.

O menor número de alelos por loco encontrado em catetos em relação ao porco doméstico era esperado, já que essa redução pode ocorrer quando se trabalha com amplificação heteróloga (Ellegren et al., 1995; Goldstein & Pollock, 1997). Gongora et al. (2002) e Lowden et al. (2002) também descreveram menor número de

alelos em catetos; e Gonela (2003) observou essa redução em queixadas (*Tayassu pecari*), utilizando *primers* desenvolvidos para porco doméstico.

Apesar de algumas limitações, como a dificuldade de amplificação de alguns locos, a redução no número de alelos e a presença de alelos nulos, as repetições se mostraram conservadas entre cateto e porco doméstico, e houve certo grau de polimorfismo e alta heterozigosidade na maioria dos locos. Desse modo, a utilização de *primers* desenvolvidos para porco doméstico se mostrou uma boa metodologia para acessar microsátélites em catetos e pode ser uma alternativa ao desenvolvimento de *primers* específicos para a espécie.

2.5.2 Determinação do parentesco dos indivíduos estudados

Foram selecionados para a análise de parentesco apenas os quatro locos que não apresentaram erros de genotipagem e que estavam em equilíbrio de Hardy-Weinberg, buscando evitar, assim, desvios nas estimativas de parentesco. Embora o número de locos seja relativamente pequeno, os locos selecionados apresentaram as características destacadas por Queller et al. (1993) como importantes para marcadores utilizados nesse tipo de análise, como o número elevado de alelos (neste caso, de cinco a 10) e a alta heterozigosidade (neste caso, de 0,65 a 0,94). Essa variabilidade encontrada nos locos selecionados possibilitou estimar o coeficiente de parentesco dos indivíduos estudados.

De acordo com as estimativas, no grupo do B2, o coeficiente médio de parentesco e a frequência de relações aparentadas foram maiores do que do B3, mesmo com a retirada dos filhotes da análise, embora a diferença não tenha sido significativa. Além disso, observando a distribuição do r observou-se que ela foi mais uniforme e contínua no B2 do que no B3. Com esses dados foi possível observar que o grupo do B2 é caracterizado por animais com várias relações de parentesco em vários graus, não sendo possível separá-los em aparentados e não aparentados, pois todos os indivíduos têm alguma relação de parentesco no grupo. Já no B3, é possível observar um núcleo de indivíduos bastante aparentados, e outro de indivíduos com nenhum parentesco com outros membros do grupo.

O coeficiente de parentesco médio entre os indivíduos com relação conhecida de mãe e filho foi 0,35, menor do que o esperado de 0,50 para essa categoria de relação. Isso pode ter acontecido porque a estatística r é calculada com base nas

freqüências alélicas da população e as relações que compartilham alelos raros têm um peso maior do que as relações que compartilham alelos comuns (ver, por exemplo, Gemmell, 2003). Se os indivíduos compartilham muitos alelos comuns, espera-se que o parentesco entre eles seja menor do que entre aqueles que compartilham vários alelos raros. Neste trabalho, os pares de mãe e filho conhecidos compartilharam mais alelos comuns do que raros (ver Anexo B e C) e possivelmente por esse motivo, apresentaram um valor de r menor do que o esperado de 0,50. Embora a estimativa do r de Wang (2002) seja mais robusta às variações nas distribuições das freqüências alélicas do que outras estimativas de r (por exemplo, Queller & Goodnight, 1989 e Lynch & Ritland, 1999), não se pode descartar a influência da presença de alelos raros no cálculo do r no presente estudo.

Não foi possível estabelecer de maneira exata qual o grau de parentesco (se primeiro, segundo ou terceiro) entre os indivíduos dos dois grupos devido ao fato da amostra ser pequena em termos de números de loco, e isso restringir a aplicação de testes de atribuição a categorias esperadas de parentesco (Blouin, 2003). No teste de atribuição é calculada a probabilidade de que a relação de um par de indivíduos pertença a uma categoria particular de relação, por exemplo, pai e filho. Blouin (2003) destaca que, para discriminar díades de irmãos por parte de pai e mãe de díades não aparentadas com razoável precisão, são necessários de 15 a 20 locos de microssatélite; e para discriminar pais e filhos de indivíduos não aparentados, 10 locos. Desse modo, no cruzamento dos dados de parentesco com os dados comportamentais (descritos a seguir) foram utilizados apenas os valores de r , sem tentativa de relacionar os padrões comportamentais observados com categorias de relação.

CAPÍTULO III

ESTRUTURA SOCIAL DOS ANIMAIS: INFLUÊNCIA DO PARENTESCO E DA CONDIÇÃO NUTRICIONAL

3.1 INTRODUÇÃO

3.1.1 Estrutura social

A estrutura social de um grupo é a rede de relações interindividuais estabelecidas pelos membros do grupo (Hinde, 1983; van Kreveld, 1970). A relação entre dois indivíduos é estabelecida através de uma série de interações ao longo do tempo, sendo que o que acontece numa interação pode afetar o que acontece em outra. A qualidade das interações vai influenciar a dinâmica e o estabelecimento da relação. É através das interações que os indivíduos podem avaliar a qualidade da relação e continuar a estabelecê-la ou não. As relações sociais de cada indivíduo influenciam e são influenciadas pelas outras relações existentes dentro do grupo e isso reflete o dinamismo da estrutura social (Hinde, 1983). Dentre as relações que um indivíduo pode estabelecer com outro dentro de um grupo, estão as relações afiliativas, de dominância e espaciais. A análise dessas relações pode ajudar a identificar a estrutura social vigente no grupo e sua dinâmica.

Segundo Crook et al. (1976), a estrutura social pode ser afetada por fatores intrínsecos e extrínsecos ao grupo. Os fatores intrínsecos são as características do grupo, como seu tamanho e composição, além da presença de relações de familiaridade e parentesco entre os indivíduos. Os fatores extrínsecos são aqueles relacionados ao ambiente onde vive o grupo, como a disponibilidade de recursos e a pressão de predação. É necessário verificar como esses fatores podem determinar o estabelecimento das relações entre os indivíduos do grupo para que se possa compreender melhor sua estrutura social.

3.1.2 Hierarquia de dominância e disponibilidade de recursos

Embora existam várias discussões a respeito do conceito de dominância e, em geral, as discordâncias entre os autores se devam principalmente aos problemas metodológicos para medir essa variável (Hinde & Datta, 1981), a hierarquia pode ser definida como uma relação iterindividual inferida através de relações assimétricas entre os indivíduos (Poole, 1985). Quando se é capaz de ordenar os membros de um grupo de modo que os que ficam em posição superior ameaçam os que ficam em posição inferior, enquanto que estes (os subordinados) procuram evitar conflitos, diz-se que existe uma hierarquia de dominância entre os indivíduos (Poole, 1985). Para Gautheraux (1981), a função da dominância social seria diminuir a competição intra-específica para que os indivíduos coexistam de uma maneira ordenada, evitando-se ao máximo os conflitos deletérios. Além disso, a dominância social também possibilitaria maior eficiência na utilização de recursos.

Segundo Fournier e Festa-Bianchet (1995), hierarquias de dominância linearmente organizadas podem funcionar como estratégias adaptativas a contextos evolutivos nos quais ocorre a defesa de um recurso essencial, como fêmeas no estro, por exemplo. Isso pôde ser observado entre carneiros (*Ovis canadensis*), em que os machos defendem fêmeas em estro e foi possível determinar uma hierarquia de dominância linear e estável por muitos anos (Hass & Jenni, 1991).

Um outro recurso importante a ser defendido seria o alimento. Geralmente, espera-se que ocorra um aumento na frequência do comportamento agressivo entre os indivíduos quando os recursos alimentares são escassos e/ou concentrados (Côté, 2000). Jason (1985) observou esse aumento nas interações agonísticas em períodos de escassez de alimento num grupo de macacos-prego (*Cebus apella*). Em ungulados do hemisfério norte, também foram observadas evidências do aumento de agressão durante o inverno, época de alimento escasso e concentrado (Veiberg et al, 2004).

Porém, encontros agressivos são custosos em termos energéticos para os indivíduos e hierarquias de dominância seriam frequentemente estabelecidas para minimizar o número desses encontros e, em última análise, os custos que eles acarretam (Clutton-Brock et al., 1982 *apud* Veiberg et al., 2004). A partir do estabelecimento da hierarquia, os indivíduos têm seus postos fixados e a frequência de agressão diminui (Rowell, 1974). Desse modo, pode ser vantajoso para os indivíduos desenvolver estruturas hierárquicas quando os recursos são escassos,

visando a uma economia energética e uma maneira de exploração desses recursos mais eficiente.

3.1.3 Relações sociais e parentesco

Uma característica intrínseca do grupo que pode influenciar sua estrutura é a presença de relações de parentesco entre os indivíduos. Segundo Wrangham (1983), duas questões são importantes para entender o papel do parentesco nas estruturas sociais: a primeira é se os parentes se associam e a segunda é que, se associados, que tipo de relações existem entre eles.

A primeira questão está associada ao padrão de dispersão das espécies. Alguns grupos de mamíferos são compostos por indivíduos adultos não aparentados, cujos jovens de ambos os sexos dispersam do local natal (por exemplo, gorilas da montanha: Harcourt & Stewart, 1981). Outros grupos são caracterizados pela dispersão de um dos sexos e filopatria do outro, por exemplo, fêmeas aparentadas ficam juntas em colônias de morcegos *Myotis bechsteinii*, enquanto que os machos dispersam e são solitários (Kerth et al., 2000). Em *Macaca fascicularis* ocorre associação entre parentes de ambos os sexos em grupos diferentes: as fêmeas são filopátricas e os machos dispersam em grupos e se juntam em outro bando (de Ruiter & Geffen, 1998).

A segunda questão está relacionada ao fato de que a associação entre os indivíduos aparentados será refletida nas suas relações sociais (Wrangham, 1983). Em macacos rhesus (*Macaca mulatta*), por exemplo, em que as fêmeas são filopátricas e os machos dispersam, irmãs por parte de mãe ficam próximas espacialmente e apresentam alta frequência de catação e auxílio em confrontos agonísticos (Widdig, et al., 2001). Gabor et al. (1999), estudando porcos selvagens (*Sus scrofa*), verificaram que as associações tanto comportamentais quanto espaciais entre os indivíduos corresponderam amplamente às suas relações genéticas. Essas preferências para associação espacial e para interações afiliativas entre indivíduos aparentados também foram observadas em espécies de esquilos do gênero *Spermophilus* (Holmes, 1995).

A associação entre indivíduos aparentados tem sido relacionada à seleção de parentesco (*kin selection*): o alto grau de parentesco entre os indivíduos de um grupo

e os benefícios resultantes, relacionados à aptidão abrangente, excederiam os custos da socialidade e favoreceriam a cooperação entre tais indivíduos (Hamilton, 1964).

3.1.4 Comportamento e estrutura social do cateto

Os catetos são animais muito sociais (Byers & Bekoff, 1981), vivendo em bandos de cinco a 15 indivíduos, no Arizona e no Texas, onde eles têm sido mais estudados (Bigler, 1974; Neal, 1959; Schweinsburg, 1971). Na região tropical, foram relatadas estimativas variando de cinco a 25 indivíduos por bando (Keuroghlian et al., 2004; Kiltie & Terborgh, 1983; Judas & Henry, 1999; Robinson & Eisenberg, 1985; Taber et al., 1994;). Os bandos são compostos por machos e fêmeas de várias idades (Mayer & Brandt, 1982; Sowls, 1984) e tais grupos são tidos como estáveis e permanentes, o que significaria que os indivíduos nascem e permanecem no mesmo grupo até a morte (Schweinsburg, 1971). Porém, mais estudos de longo prazo com indivíduos marcados teriam que ser realizados para confirmar essa idéia.

O tamanho da área de vida ocupada pelos bandos varia de 50 a 700 ha (Keuroghlian et al., 2004; Judas & Henry, 1999; Sowls, 1984). Esses territórios são estáveis, já que mudanças no tamanho da área utilizada são pouco frequentes ao longo do tempo (Judas & Henry, 1999). Os territórios são formados por uma parte central, de uso exclusivo do bando, e pela parte mais periférica, onde pode haver sobreposição com os territórios de outros bandos (Oldenburg et al., 1985; Schweinsburg, 1971).

Byers e Bekoff (1981) observaram, na natureza, que os bandos de catetos funcionam como unidades sociais coesas, nas quais as distâncias entre os indivíduos são reduzidas ao mínimo por conta de frequentes interações amigáveis e poucas interações agonísticas. Além disso, destacaram que a cooperação é característica dos indivíduos e pode ser percebida nos comportamentos de alimentação e defesa contra predadores.

Os catetos apresentam um olfato muito desenvolvido e uma glândula dorsal que é utilizada em funções sociais como a marcação odorífera do ambiente e a fricção mútua (Byers 1985; Byers & Bekoff 1981; Enders 1930; Mayer & Brandt 1982; Neal 1959). A marcação odorífera está relacionada à delimitação do território ocupado pelos catetos e à defesa deste contra intrusos (Byers 1985). A fricção mútua é um comportamento que promove a coesão do bando, sendo que as marcas deixadas

nas faces dos animais que se friccionam funcionariam com um distintivo, facilitando o reconhecimento de intrusos (Byers 1985; Byers & Bekoff 1981). Os indivíduos estão sempre inspecionando olfativamente regiões do corpo uns dos outros ou objetos e sítios marcados. Esta investigação, que acontece precedendo ou seguindo quase todos os comportamentos sociais, mostra que os catetos estão continuamente conferindo a identidade do bando (Byers 1985).

Byers e Bekoff (1981) sugerem que o comportamento dos catetos reflete sua origem tropical, na qual a vida em grupo foi selecionada como uma adaptação anti-predação. Além disso, as ações promotoras de contato, baseadas no olfato e na audição, provavelmente foram selecionadas como uma maneira efetiva para manter a integridade do bando nas florestas densas. Para esses autores, os comportamentos promotores de pequenas distâncias interindividuais foram estabelecidos primeiro e tal proximidade, através das gerações, permitiu que a seleção de parentesco reduzisse a competição entre machos e favorecesse a evolução do comportamento cooperativo. Porém, esses mesmos autores sugerem que, antes de evocar a seleção de parentesco para explicar o comportamento cooperativo dos catetos, são necessárias informações a respeito do grau de parentesco entre os indivíduos do bando.

Com relação à organização social na natureza, Bissonette (1976 *apud* Solws, 1984) descreveu uma hierarquia de dominância linear que inclui ambos os sexos, com os machos ocupando os postos mais altos da hierarquia. Porém Byers (1980 *apud* Solws, 1984), também observou animais na natureza e questiona o relato de Bissonette sobre a existência de uma hierarquia linear. Para Solws (1984), a questão do papel da dominância e do estabelecimento da organização dos animais numa hierarquia na natureza é confusa, porque os estudos feitos não tinham um número suficiente de animais marcados para quantificar todas as relações possíveis.

Em cativeiro, Diaz (1978) e Solws (1984) não encontraram uma hierarquia de dominância entre catetos observados. Nogueira-Filho (1997), também em um estudo conduzido em cativeiro, observou interações agonísticas entre praticamente todos os indivíduos do grupo, mas esses conflitos foram circulares (isto é, o indivíduo A atinge B, que atinge C, que atinge A) o que caracterizou uma ausência de estrutura hierárquica, assim como observado nos outros trabalhos. O que esse autor pôde perceber, analisando os comportamentos amigáveis, é que fêmeas de procedências diferentes formaram subgrupos distintos e foram mais coesas do que os machos. Esse

dado pode sugerir um papel da familiaridade e parentesco no comportamento das fêmeas.

3.2 OBJETIVOS

Os objetivos deste estudo foram:

- 1) Estudar a estrutura social dos grupos com base nas relações agonísticas, afiliativas e espaciais (de proximidade) dos indivíduos;
- 2) Verificar a influência da condição nutricional e do parentesco dos animais nessa estrutura.

3.3 MATERIAL E MÉTODOS

3.3.1 Nutrição diferencial dos animais

Para simular situações de escassez e abundância de recursos alimentares na natureza, os dois grupos observados (descritos no Capítulo I) foram mantidos com uma dieta diferente em termos de quantidade de proteína bruta. O grupo do recinto B3 recebeu uma ração com 12% de proteína bruta e o grupo do B2, com 16%. Para facilitar a leitura, os recintos passarão a ser denominados B3-12 e B2-16 deste ponto em diante.

Esses valores de proteína bruta foram escolhidos de acordo com informações fornecidas por Nogueira-Filho (1990 e Comunicação Pessoal). Esse autor estabeleceu um valor de proteína bruta de 14% como sendo bom para crescimento e reprodução em catetos: o valor de 16% representa uma situação de dieta rica em proteína; já o valor de 12% representa uma dieta mais pobre. Esse valor de 12% é limítrofe, já que animais submetidos à dieta com proteína bruta abaixo desse valor cometem mais infanticídios.

A ração foi fabricada na própria FVV, com formulação feita pelo agrônomo da Fazenda, Guilherme Carrano, baseando-se nas informações de Nogueira-Filho (1990 e por Comunicação Pessoal) (Tabela 3.1). Os ingredientes foram bastante moídos na hora de misturar, para evitar que os animais separassem e escolhessem

para comer aquilo que é mais palatável (o milho, por exemplo). Antes da dieta experimental, os animais eram alimentados com uma ração de composição parecida e com 13% de proteína bruta.

De acordo com os procedimentos da FVV, as rações foram fornecidas pela manhã num cocho dentro do abrigo dos animais.

Tabela 3.1: Composição da ração utilizada nos grupos de estudo para cada 100kg. Foram utilizados ingredientes com os seguintes níveis de proteína bruta: rolão de milho, 4%; farelo de soja, 46%; farelo de trigo, 12,5%.

Composição	B3-12	B2-16
Rolão de milho (kg)	55	45
Farelo de soja (kg)	13	23
Farelo de trigo (kg)	30	30
Sal mineral (kg)	2	2
Proteína Bruta (%)	11,80	16,08

3.3.2 Coleta de dados

As observações foram conduzidas de Outubro de 2003 a Junho de 2004, iniciando-se junto com o período de nascimentos dos filhotes, para a coleta, também, dos dados de amamentação (ver capítulo IV). Durante o período de amamentação, os animais foram observados quinzenalmente, intercalando-se semanas de observação e semanas de “descanso”. Após o desmame (em Março), os animais passaram a ser observados durante uma semana por mês. Os grupos foram observados nos horários de maior atividade dos animais, das 8 às 10:30 e das 14:30 às 17 horas. Cada grupo foi observado diariamente por mais ou menos duas horas, procurando-se equilibrar o número de observações matutinas e vespertinas.

O método de observação utilizado para registro das interações afiliativas e agonísticas entre os indivíduos dos dois grupos foi o de todas as ocorrências (Setz, 1991). Para monitoramento simultâneo de todos os indivíduos do bando, um segundo observador ajudou na coleta de dados. Para a análise da proximidade espacial, foram feitas varreduras instantâneas (*scans*, Setz, 1991) a intervalos regulares de dez

minutos, registrando-se o padrão de subgrupos formados entre os indivíduos. Na identificação dos subgrupos, utilizou-se um critério relativo de distância definido por Michi (1999), no qual dois ou mais indivíduos foram considerados em um mesmo subgrupo se o espaçamento entre eles não era maior do que o espaçamento entre os subgrupos, conforme ilustrado na Figura 3.1. Quando os animais estavam andando em fila indiana, um logo após o outro, eles foram considerados em um mesmo subgrupo.

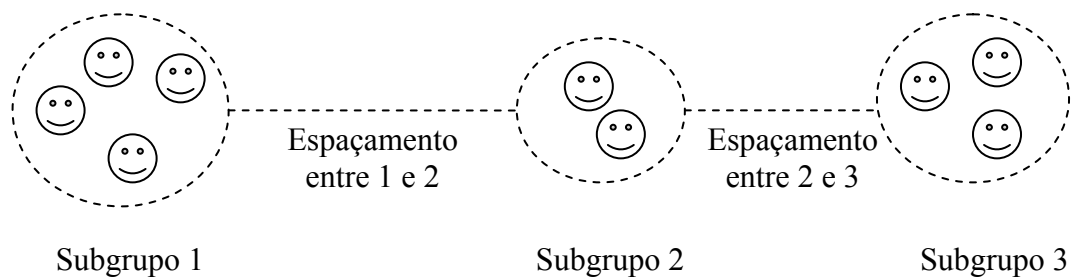


Figura 3.1: Ilustração do critério de identificação dos subgrupos.

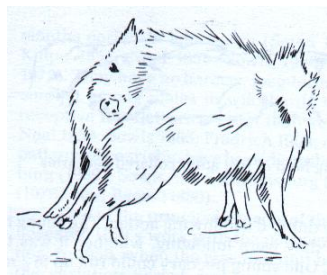
Os registros foram feitos com um gravador portátil usado pelos observadores, que se posicionavam numa plataforma de madeira de 1,50m de altura, junto à tela que separa os dois recintos experimentais, conforme esquematizado na Figura 1.1 (ver Capítulo I), de onde tinham uma visão geral dos recintos. Quando os animais ficavam muito distantes, eram identificados com o uso de um binóculo B-275II (SAMSUNG – Field 7,6°, 7 x 25mm).

A descrição sucinta das interações sociais amostradas vem a seguir (para uma descrição mais detalhada ver Byers & Bekoff, 1981):

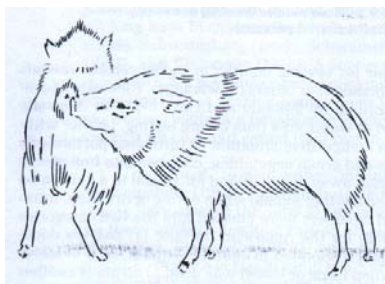
- Interações afiliativas:
 - Brincadeira (BR): os animais correm sozinhos ou uns atrás dos outros, pulam, rolam no chão e disputam, mas não de maneira agonística.
 - Fricção mútua (FM): dois animais, localizados lado-a-lado em orientação cabeça-cauda, friccionam simultaneamente a lateral de

suas cabeças no sentido vertical (para cima e para baixo) na região da glândula dorsal um do outro (Figura 3.2a).

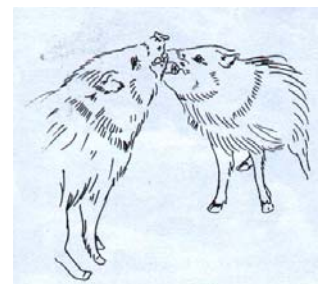
- Investigação olfativa (IO): os animais tocam o focinho em partes do corpo uns dos outros, movimentando o disco nasal (Figura 3.2b).
- Limpeza social (LS): os animais esfregam o focinho para cima e para baixo em regiões do corpo uns dos outros, lambendo ou mordiscando.
- Interações agonísticas (IA): entram nesta categoria os comportamentos de ameaça como, por exemplo, rosnar, estalar os dentes, eriçar pêlos; e os de disputa, quando dois animais erguem seus focinhos com a boca aberta e os movimentam para frente e para trás, de um lado e de outro contra o focinho do outro, grunhindo ou rosnando, frequentemente fazendo movimentos de mordida (Figura 3.2c).



(a)



(b)



(c)

Figura 3.2: Ilustrações de alguns dos comportamentos observados. (a) fricção mútua recíproca; (b) investigação olfativa: um indivíduo cheira a glândula de outro; (d) interação agonística: disputa em que os animais investem seus focinhos um no outro. Fonte: SOWLS (1984).

Em seguida, os dados registrados no gravador foram transcritos para o que se chamou de caderno de registros, para posteriormente serem tabulados. A transcrição

foi realizada em paralelo com a coleta de dados para garantir que informações singulares se mantivessem sempre à mão.

3.3.3 Análise dos dados

Os comportamentos amostrados foram analisados através dos métodos de Árvore Geradora Mínima (AGM – Izar, Japyassu & Alberts, 2005) e Árvore Orientada de Dominância (AOD - Izar, Ferreira & Sato, 2006), baseados em conceitos da Teoria dos Grafos (Christofides, 1975). Essas análises foram realizadas sob orientação da Profa. Dra. Patrícia Izar (Departamento de Psicologia Experimental, IP, USP).

Para contextualizar, um grafo $G (V, A)$ é uma estrutura definida por V , o conjunto de vértices, e por A , o conjunto de arcos. Um arco é uma relação de distância ou similaridade entre dois vértices. Segundo Izar, Japyassu e Alberts (2005), “os vértices podem ser pessoas num grupo social, comportamentos, coisas, grupos, posições numa hierarquia, cidades, etc. Isto é, vértices correspondem aos elementos da teoria dos conjuntos. Os arcos representam relações do tipo gostar de, bater em, estar junto de, comunicar-se com, odiar a, etc”.

Para essas análises, para cada comportamento foram construídas matrizes sociométricas (indivíduo x indivíduo) em que os valores das caselas representam a frequência de interações entre as díades de cada grupo, normalizada pelo número de horas de observação dos dois indivíduos em questão, já que as ninhadas não foram observadas pelo mesmo número de horas que os outros indivíduos.

Em função da individualização dos filhotes do B2-16 ter sido feita só a partir de Fevereiro de 2004, foram construídas duas matrizes para cada comportamento, uma referente ao período anterior à marcação dos filhotes (onde eles foram denominados como ninhada N, G e H) e outra referente ao período posterior. O mesmo foi feito para o recinto B3-12 para fins de comparação entre os dois recintos. O período anterior à marcação foi denominado de primeira fase e o período posterior, de segunda fase do estudo.

3.3.3.1 Análise das interações agonísticas (IA)

Os eventos de IA foram analisados pela Árvore Orientada de Dominância (AOD). Para esse comportamento, as matrizes são assimétricas, com os agentes representados nas linhas e os receptores, nas colunas.

A AOD é construída a partir de uma matriz de dominância, onde as caselas recebem o valor 1 se o indivíduo da linha domina (vence) o indivíduo da coluna ou 0 se é dominado por ele (perde). A casela também pode ter valor 0 no caso de empates ou de ausência de conflitos.

A matriz de dominância pressupõe irreflexibilidade. Para explicar essa propriedade, uma casela será denominada pelas letras minúsculas i e j da seguinte maneira: $[i, j]$, onde i é o indivíduo da linha e j , o da coluna. A matriz é irreflexiva se para todo membro i , $[i, i]$ for igual a 0. Outra propriedade dessa matriz é ser assimétrica, isto é, para todos os membros i e j , se $[i, j]$ é igual a 1, então $[j, i]$ é igual a 0.

Além disso, para que uma estrutura seja hierárquica, isto é, representada de maneira ordenada, além das propriedades acima descritas, deve-se assumir a propriedade da transitividade. Segundo este princípio, se $[i, j]$ é igual a 1 e $[j, k]$ é igual a 1, então $[i, k]$ também é igual a 1. Quando na estrutura ocorrem relações circulares, como por exemplo, i domina j , j domina k , e k domina i , então o princípio da transitividade é violado e a estrutura não é hierárquica.

As árvores de dominância são representadas por diagramas hierárquicos como $A \rightarrow B \rightarrow C \rightarrow D$, onde A domina B que domina C que domina D . Nesse exemplo, A é o indivíduo raiz. Nessas árvores, um dado caminho contém todas as informações dos subcaminhos (tais como $A \rightarrow B$ e $B \rightarrow C \rightarrow D$), que não são representados por serem redundantes. Além disso, os caminhos são elementares, ou seja, não contêm indivíduos repetidos.

As AODs foram construídas com o programa DOMINA, um aplicativo Delphi, cujo algoritmo segue os seguintes passos: a) construa a matriz de dominância, com 1 se o indivíduo da linha venceu o da coluna ou 0 se perdeu; b) imponha transitividade à matriz por aplicação repetida do princípio da transitividade até a matriz não mudar mais, o que resultará na matriz transitiva de dominância; c) selecione um dado indivíduo R como raiz da árvore; d) enumere todos os caminhos de R até os outros membros; e) descarte os caminhos não maximais; f) descarte os

caminhos redundantes. O resultado do algoritmo é um grupo de caminhos que pode ser representado como uma árvore hierárquica enraizada em R.

3.3.3.2 Análise do comportamento de fricção mútua (FM)

O comportamento de FM foi analisado pela Árvore Geradora Mínima (AGM). A partir de matrizes simétricas foram construídas matrizes de dissimilaridade através de uma transformação recíproca ($1 / [i,j]$). Às caselas com valor zero foi atribuído um outro valor, já que não existe divisão por zero. Foi escolhido o número dez que representava um valor bem maior que qualquer outro da matriz observada, não havendo sobreposição com as caselas em que houve interação, isto é, com valor diferente de zero.

As AGMs foram construídas a partir dessas matrizes de dissimilaridade. Essas árvores são grafos conexos com n vértices (indivíduos) e $n-1$ arcos ou ligações, isto é, não apresentam circuitos. A construção das árvores seguiu os passos do algoritmo de Prim (1957): a) escolha arbitrariamente um vértice como raiz; b) encontre, entre todos os outros vértices do grafo, aquele com o menor valor de distância em relação à raiz e incorpore-o à árvore; encontre, entre todos os outros vértices do grafo que ainda não pertencem à árvore, aquele que tiver o menor valor de distância em relação a qualquer vértice da árvore e incorpore-o à árvore. Proceda dessa maneira até que todos os vértices estejam inclusos na árvore.

A estrutura gráfica resultante tende a representar as relações mais fortes entre os indivíduos da matriz, o que possibilita a identificação de subgrupos. Os membros de um subgrupo específico aparecerão em ramos mais próximos na árvore.

Para cada árvore, foi calculado o comprimento médio dos arcos (L), dado pela soma de todos os arcos pertencentes à árvore ($\sum lij$), onde l é a distância entre dois vértices da árvore, dividida pelo número de arcos da árvore ($n-1$). O comprimento médio dos arcos de uma AGM reflete o grau de associação entre os vértices. Dentro da árvore, quanto menor é o valor de L , maior é a coesão entre os vértices (indivíduos), ou seja, maior é a frequência do comportamento entre eles.

3.3.3.3 Análise dos comportamentos de investigação olfativa (IO) e limpeza social (LS)

Como Byers & Bekoff (1981) classificaram em seu etograma esses dois comportamentos em uma única categoria e, por meio de correlações de Pearson, observou-se que as duas categorias foram fortemente correlacionadas, resolveu-se fazer uma análise com AGMs para esses comportamentos somados. Para essa análise, as matrizes foram construídas de maneira simétrica, com as taxas totais observadas para cada díade, não importando a direção da interação (isto é, quem foi o autor ou o receptor). A construção da AGM se deu da mesma forma que para FM.

3.3.3.4 Análise de proximidade espacial entre os indivíduos

Os *scans* foram organizados em matrizes $n \times p$, nas quais as linhas correspondiam aos *scans* e as colunas, aos indivíduos. As caselas foram completadas com os números dos subgrupos. Os indivíduos que pertenciam ao mesmo subgrupo recebiam o mesmo número e aqueles que pertenciam a subgrupos diferentes, números distintos. Quando determinado indivíduo não foi localizado no momento do *scan*, sua casela recebeu um valor vazio (-9).

Essas matrizes foram convertidas em matrizes de dissimilaridade, utilizando-se o índice de Anderberg (1973): dados os indivíduos A e B,

$$ID(A, B) = d / a+d,$$

onde a é o número de vezes em que A e B estavam juntos num subgrupo; e d é o número de vezes em que A estava em um subgrupo e B não estava, ou vice versa.

O valor desse índice varia de zero a um sendo que quanto menor o índice, mais forte é a relação de proximidade entre os indivíduos. Tal índice só considera os registros em que pelo menos um dos indivíduos está presente, já que não se pode afirmar a distância entre dois indivíduos não localizados.

A partir dessas matrizes, construíram-se as AGMs seguindo o algoritmo de Prim, conforme descrito para FM. Neste caso, como a matriz de dissimilaridade foi construída seguindo o índice de Anderberg, o valor de L também varia de zero a um, com o menor valor indicando maior proximidade.

3.3.3.5 Correlações das relações sociais com o parentesco dos indivíduos

As taxas das interações afiliativas (FM, IO e LS) e agonísticas (IA) entre os indivíduos e os índices de Anderberg (que indicam proximidade) foram correlacionados com os coeficientes de parentesco por meio de correlações de matrizes usando a estatística τ_{KR} , desenvolvida por Hemelrijk (1990a e b), no programa MatrixTester v2.2.3b (Hemelrijk, 1990a). Como o r de Wang (2002, ver Capítulo II) é decimal e pode ser negativo e o programa só utiliza números inteiros e positivos, os valores de r foram transformados usando a fórmula $100(1 - r)$. Desse modo, os menores valores denotam maior grau de parentesco enquanto que os maiores, menor grau. As taxas das interações e os índices de Anderberg também foram transformados em números inteiros pela multiplicação dos valores por 100. No caso das interações, a relação é direta com os menores valores denotando menor frequência, enquanto que os maiores denotam maior frequência. No caso dos índices de Anderberg, assim como o r , essa relação é contrária, com os menores valores indicando maior proximidade e os maiores, menor.

Como as amostras de sangue para a análise de parentesco foram coletadas quando estavam apenas quatro filhotes no grupo do B2-16 (segunda fase), os coeficientes só foram correlacionados com as taxas de interações e índices de Anderberg relativos à segunda fase do estudo. Isso também foi feito para o B3-12, para fins de comparação.

3.3.3.5 Outras análises

Testes t para amostras independentes foram conduzidos para avaliar a diferença na frequência de comportamentos sociais desempenhados pelos indivíduos do recinto B2-16 e do recinto B3-12. Para a execução desses testes, a frequência do comportamento social de cada indivíduo foi dividida pelo número de horas em que ele foi observado para normalizar os dados, já que os animais dos dois recintos foram observados por um número de horas diferente. Além disso, foram calculados coeficientes de correlações de Pearson entre essas taxas das categorias amostradas. O comportamento de brincadeira foi analisado através de estatística descritiva. Todas essas análises foram feitas com o auxílio do programa estatístico SPSS 13.0 (Statistical Package for Social Sciences).

3.4 RESULTADOS

3.4.1 Descrição geral das interações sociais

Foram amostradas 710 interações sociais (excluindo-se a categoria brincadeira, que foi analisada em separado) em 133 horas de observação. No recinto B2-16, foram registrados 487 eventos em 80 horas de observação e no recinto B3-12, 223 eventos em 53 horas.

Comparando-se as taxas dos comportamentos observados, não houve diferença significativa entre os recintos ($t(15) = -0,633$; $p = 0,536$), embora a taxa média do recinto B2-16 ($M = 1,287$; $DP = 0,624$) tenha sido maior do que a do recinto B3-12 ($M = 1,127$; $DP = 0,272$). Com relação às categorias analisadas, houve diferença significativa apenas para as interações agonísticas ($t(15) = -2,330$; $p = 0,034$), sendo que a taxa dessas interações no B2-16 foi o dobro da taxa no B3-12. As taxas médias e desvios padrões de cada categoria estão demonstrados na Tabela 3.2.

Quando se compararam apenas os indivíduos adultos, a taxa média de todas as interações do recinto B2-16 ($M = 1,594$; $DP = 0,594$) continuou sendo maior do que a do B3-12 ($M = 1,170$; $DP = 0,271$), e essa diferença também não foi significativa ($t(10) = -1,592$; $p = 0,143$). Ainda que todas as categorias tenham apresentado média maior no recinto B2-16, novamente só houve diferença significativa para as interações agonísticas ($t(10) = -2,320$; $p = 0,043$). As taxas médias e desvios padrões estão na Tabela 3.3.

Os coeficientes de correlação de Pearson calculados entre as categorias comportamentais para o B3-12 não foram significativos; apenas houve uma tendência para a correlação entre IO e LS ($0,73$; $p = 0,065$). Mesmo com as interações afiliativas agrupadas em uma única categoria, não houve correlação significativa entre estas e IA. No caso do recinto B2-16, três das seis correlações calculadas (Tabela 3.4) foram significativas e maiores ou iguais a 0,68 (entre FM e LS; entre IO e LS; entre LS e IA). Com as interações afiliativas agrupadas, houve uma tendência para a correlação entre estas e IA ($0,60$; $p = 0,068$). Neste caso, os indivíduos que desempenharam mais comportamentos afiliativos entre si também tenderam a apresentar maior frequência de interações agonísticas.

Tabela 3.2: Taxas médias (número de interações por hora) e desvios padrões observados para cada categoria comportamental nos dois recintos e probabilidade encontrada com as comparações entre eles, através de teste *t*.

Categoria	Recinto	<i>M</i>	<i>DP</i>	<i>P</i>
FM	B3-12	0,458	0,088	0,878
	B2-16	0,441	0,274	
IO	B3-12	0,377	0,113	0,911
	B2-16	0,386	0,177	
LS	B3-12	0,129	0,087	0,931
	B2-16	0,134	0,117	
IA	B3-12	0,162	0,082	0,034
	B2-16	0,321	0,167	

Tabela 3.3: Taxas médias (número de interações por hora) e desvios padrões observados para os adultos em cada categoria comportamental nos dois recintos e a probabilidade encontrada com as comparações entre os eles, através de testes *t*.

Categoria	Recinto	<i>M</i>	<i>DP</i>	<i>P</i>
FM	B3-12	0,475	0,084	0,135
	B2-16	0,613	0,077	
IO	B3-12	0,387	0,121	0,514
	B2-16	0,450	0,194	
LS	B3-12	0,145	0,085	0,533
	B2-16	0,183	0,120	
IA	B3-12	0,164	0,090	0,043
	B2-16	0,348	0,173	

Tabela 3.4: Correlações entre as categorias comportamentais analisadas no recinto B2-16 (N = 10); * $p < 0,05$; ** $p < 0,001$.

	FM	IO	LS
IO	0,60		
LS	0,81**	0,84**	
IA	0,54	0,46	0,68*

Tabela 3.6: Matriz de interações agonísticas entre os indivíduos do B2-16 na segunda fase. Estão apresentados os valores normalizados (número de interações por semana de observação). Os autores estão representados nas linhas e receptores, nas colunas.

A/R	Bel	For	Gla	Hin	Nec	Tec	Ped	Pip	Gig	Nin
Bel		0	0	0	0,2	1,2	0	0,75	0	0
For	0		0	0,2	0	2,2	0	0	0	0,25
Gla	0,4	0,4		0	0,2	0,2	0,25	0	0,2	0
Hin	0,4	0,2	0		0,4	0,6	0	0	0	0,75
Nec	0,4	0	0	0,4		0,6	0,5	0,25	0	0
Tec	0,4	1,2	0,6	0,6	0		1,25	0,25	0,2	0
Ped	0	0	0	0	0	1,0		0	0	0
Pip	0	0	0	0,25	0	0	0,5		0,2	0
Gig	0	0	0	0	0	0	0	0		0
Nin	0	0	0	0	0	0	0	0	0,25	

Tabela 3.7: Matriz de interações agonísticas entre os indivíduos do B3-12 na primeira fase. Estão apresentados os valores normalizados (número de interações por semana de observação). Autores estão representados nas linhas e receptores, nas colunas.

A/R	Dod	Fif	Lel	Ppa	Pep	Tic	Pat
Dod		0	0	0	0	0	0
Fif	0		0	0	0	0	0
Lel	0	0		0	0	0,25	0
Ppa	0	0	0		0	0	0
Pep	0	0,25	0	0,25		0	0,25
Tic	0	0	0	0	0		0,25
Pat	0	0	0	0	0	0	

Tabela 3.8: Matriz de interações agonísticas entre os indivíduos do B3-12 na segunda fase. Estão apresentados os valores normalizados (número de interações por semana de observação). Autores estão representados nas linhas e receptores, nas colunas.

A/R	Dod	Fif	Lel	Ppa	Pep	Tic	Pat
Dod		0	0,2	0	0	0,2	0,2
Fif	0,2		0	0	0	0,4	0
Lel	0,2	0		0	0	0	0
Ppa	0	0	0		0	0,4	0,2
Pep	0,2	0	0	0,4		0,6	0
Tic	0	0,6	0,4	0	0		0,4
Pat	0	0	0	0,2	0	0,2	

Através das Árvores Orientadas de Dominância (AOD), observou-se que no recinto B2-16, na primeira fase, todas as árvores enraizadas nos adultos continham oito vértices (Tabela 3.9), ou seja, todos os indivíduos atingiram a maioria dos indivíduos do grupo. Além disso, foi possível observar muitas relações circulares em todas as árvores geradas, sendo que nenhuma foi mais informativa que a outra. Essas circularidades podem ser observadas no subgrafo de dominância do grupo representado na Figura 3.3a. Como exemplo, pode ser citada a relação das fêmeas Hind, Fore e Gland, em que a Hind atinge a Fore, que atinge a Gland, que atinge a Hind, fechando o circuito. Esses resultados indicam que os indivíduos estavam em posição de igualdade quanto à dominância, não sendo possível ordená-los numa hierarquia. Os infantes foram os indivíduos mais neutros, praticamente não participando das interações agonísticas, o que pode ser observado pelo número de vértices de suas árvores (Tabela 3.9).

Na segunda fase, todas as árvores enraizadas nos adultos contêm todos os indivíduos do grupo (Tabela 3.9) e com relações circulares, sendo, novamente, nenhuma mais informativa do que a outra. Não é possível ordenar os indivíduos, que estavam em posição de igualdade quanto à dominância (Figura 3.3b). Entre os juvenis, Pedrita (filha da Neck) e Gigi (filha da Gland) não atingiram ninguém; Nininha (filha da Hind) só atingiu a Gigi; já a Pipoca (filha da Neck) gerou uma árvore que contém todos os indivíduos do grupo. Pipoca é a única juvenil que atingiu um adulto diretamente, a fêmea Hind. Os outros indivíduos atingidos diretamente por ela foram a Pedrita e a Gigi. Com exceção da Pipoca, os juvenis foram, novamente, os mais subordinados ou neutros.

Tabela 3.9: Número de vértices das árvores geradas com cada um dos indivíduos como raiz, de acordo com a fase estudada.

Recinto	Raiz	Vértices 1ª fase	Vértices 2ª fase
B2-16	Belly	8	10
	Fore	8	10
	Gland	8	10
	Hind	8	10
	Neck	8	10
	Teco	8	10
	Ninhada N	1	/
	Ninhada G	2	/
	Ninhada H	1	/
	Pedrita	/	1
	Pipoca	/	10
	Gigi	/	1
	Nininha	/	2
B3-12	Dodô	1	5
	Fifi	1	5
	Lelê	3	1
	Pêpa	1	6
	Pepê	4	7
	Tico	2	5
	Pateta	1	1

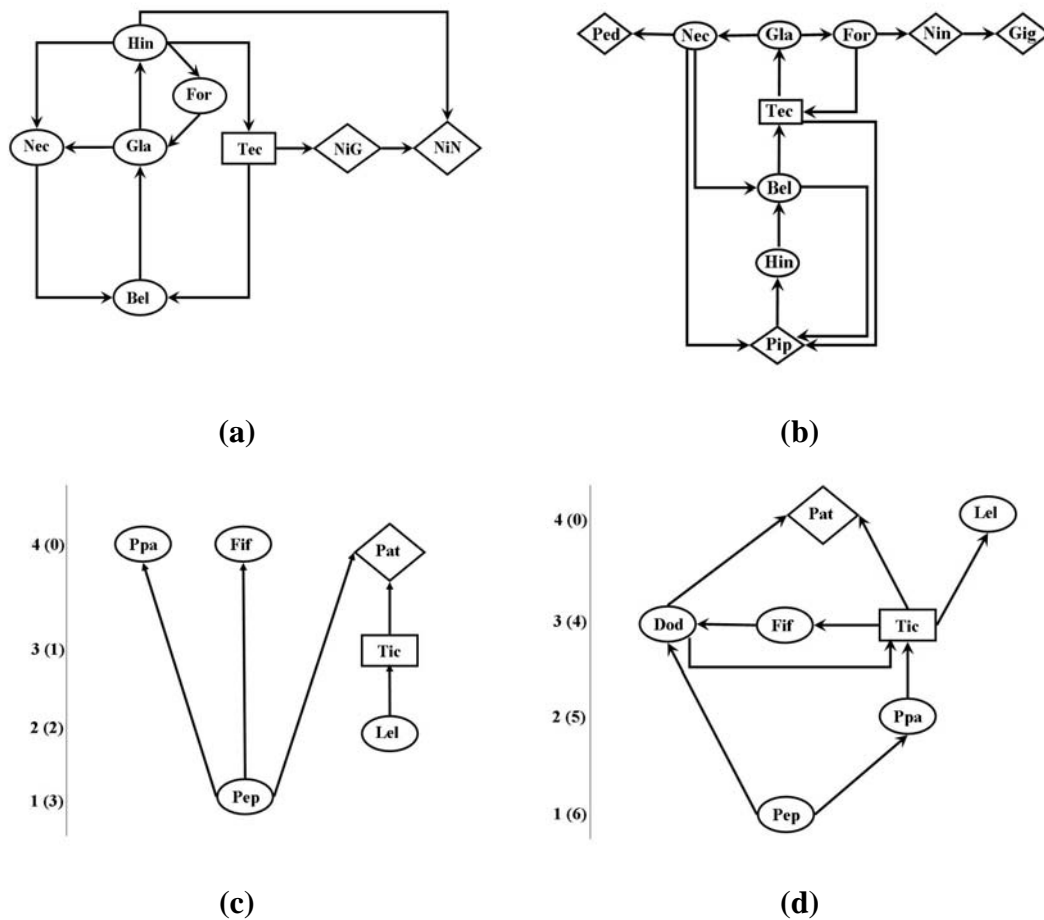


Figura 3.3: Sub-grafos de dominância dos grupos estudados. (a) B2-16, primeira fase; (b) B2-16, segunda fase; (c) B3-12, primeira fase; (d) B3-12, segunda fase. No caso das figuras (c) e (d), os números ao lado da linha significam os postos dos indivíduos na hierarquia; os números entre parênteses correspondem ao número de indivíduos dominados por aqueles que ocupam aquele posto. Círculo = fêmea; retângulo = macho; losango = juvenil.

No recinto B3-12, na primeira fase, as árvores geradas para cada membro do grupo apresentaram número de vértices diferentes. Nenhuma das árvores produzidas foi completa, isto é, contendo todos os indivíduos do grupo. A fêmea Pepê gerou a maior árvore, com quatro vértices (Tabela 3.9). A fêmea Lelê gerou uma árvore com três vértices e o macho Tico, uma com dois vértices. As fêmeas Dodô, Fifi, Pêpa e o infante Pateta (filho da Lelê) não geraram árvore, portanto, não atingiram nenhum

indivíduo do grupo. A relação dos indivíduos está apresentada na Figura 3.3c. A Pepê e a Lelê não foram atingidas por ninguém, mas atingiram outros indivíduos podendo ser as mais dominantes do grupo. A Dodô não foi atingida, mas também não atingiu nenhum indivíduo, sendo difícil estabelecer seu lugar na estrutura do grupo nessa fase. Pêpa, Fifi e Pateta seriam os indivíduos mais subordinados, pois foram dominados, mas não dominaram ninguém. Tico ocuparia uma posição intermediária, sendo dominado pela Lelê e dominando o Pateta.

Na segunda fase, novamente a Pepê apresentou a árvore com maior número de vértices (sete), sendo a sua árvore a única que incluiu todos os indivíduos do grupo (Tabela 3.9). Além disso, essa fêmea não foi atingida por nenhum indivíduo, portanto, confirmando seu papel de dominante (Figura 3.3d). O segundo indivíduo mais dominante seria a Pêpa, que apresentou uma árvore com seis vértices que está contida na árvore da Pepê. A Pêpa atingiu todos os outros indivíduos do grupo, com exceção da Pepê, e só foi atingida por essa fêmea. Tico, Dodô e Fifi, todos com árvores com cinco vértices, apresentaram uma relação circular, ficando empatados no terceiro posto da hierarquia. Lelê e seu filho Pateta foram os indivíduos mais subordinados, no caso da Lelê, contrariando o que foi observado para a primeira fase.

Através das AODs, pôde-se perceber que, embora não se observe uma hierarquia linear para nenhum dos dois grupos, os indivíduos do B3-12 apresentaram uma estrutura mais hierárquica, enquanto que no B2-16, as relações foram mais igualitárias, apesar de não pacíficas, já que eles apresentaram maiores taxas de IA.

Isso pode ser observado também nas matrizes de dominância geradas para a construção das árvores. Conforme descrito na metodologia, a matriz de dominância pressupõe irreflexibilidade e a matriz é irreflexiva se para todo membro i , a casela $[i, i]$ for igual a 0. Se esse valor for 1, o princípio da irreflexibilidade foi violado. No recinto B3-12, foram registradas poucas relações reflexivas. Na primeira fase, não foi encontrada nenhuma relação desse tipo e, na segunda, três (de sete possíveis). Já no caso do B2-16, na primeira fase, foram encontradas seis relações reflexivas (de nove possíveis) e, na segunda fase, sete (de dez possíveis). Nesse recinto, todos os adultos apresentaram relações reflexivas nas duas fases. O princípio da irreflexibilidade foi mais violado no caso do B2-16 do que no B3-12, indicando uma maior organização neste último, do que no primeiro.

3.4.3 Fricção mútua (FM)

Analisando-se as Árvores Geradoras Mínimas (AGMs) construídas para o comportamento de FM na primeira fase, observou-se que os infantes não estavam presentes na estrutura formada em nenhum dos dois recintos (Figura 3.4a e c). Nessa fase, em que os infantes ainda estavam no período de amamentação, eles não desempenharam o comportamento de FM.

No recinto B2-16, o macho Teco apareceu entre a díade Belly-Fore e as fêmeas com filhotes (Gland, Hind e Neck), que ficaram próximas. Observou-se uma díade de fêmeas aparentadas (Hind e Neck) ligadas diretamente na estrutura. No recinto B3-12, a fêmea Pêpa foi o indivíduo mais periférico, ligada às outras fêmeas pelo macho Tico. Não foi observada nenhuma ligação direta entre indivíduos aparentados nesse grupo.

Na segunda fase, no B2-16, quando os juvenis participaram do comportamento, observou-se a formação de dois grupos distintos que não estavam ligados: o dos juvenis e o dos adultos. Os juvenis friccionaram-se exclusivamente entre eles, o mesmo aconteceu com os adultos. No B3-12, O juvenil Pateta também participou do comportamento e apareceu na árvore ligado aos adultos por uma fêmea adulta, a Dodô (Figura 3.4b e d). Essa fêmea não era mãe do juvenil, mas era parente dele.

Entre os adultos, a estrutura parece estável de uma fase para a outra, com poucas mudanças, principalmente no caso do B2-16, onde a maioria das relações diádicas do primeiro período permaneceu. As relações diretas entre indivíduos aparentados aumentaram: todos os juvenis são aparentados e a ligação entre Neck e Hind permaneceu. No caso do B3-12, algumas relações se repetiram e outras mudaram. Lelê e Pepê, que estavam ligadas através da Fifi, na primeira fase, apareceram ligadas diretamente. A Pêpa, que antes era ligada ao Tico, apareceu ligada diretamente à Lelê. Duas relações diretas entre indivíduos aparentados foram observadas: entre Dodô e Pateta e entre Pêpa e Lelê.

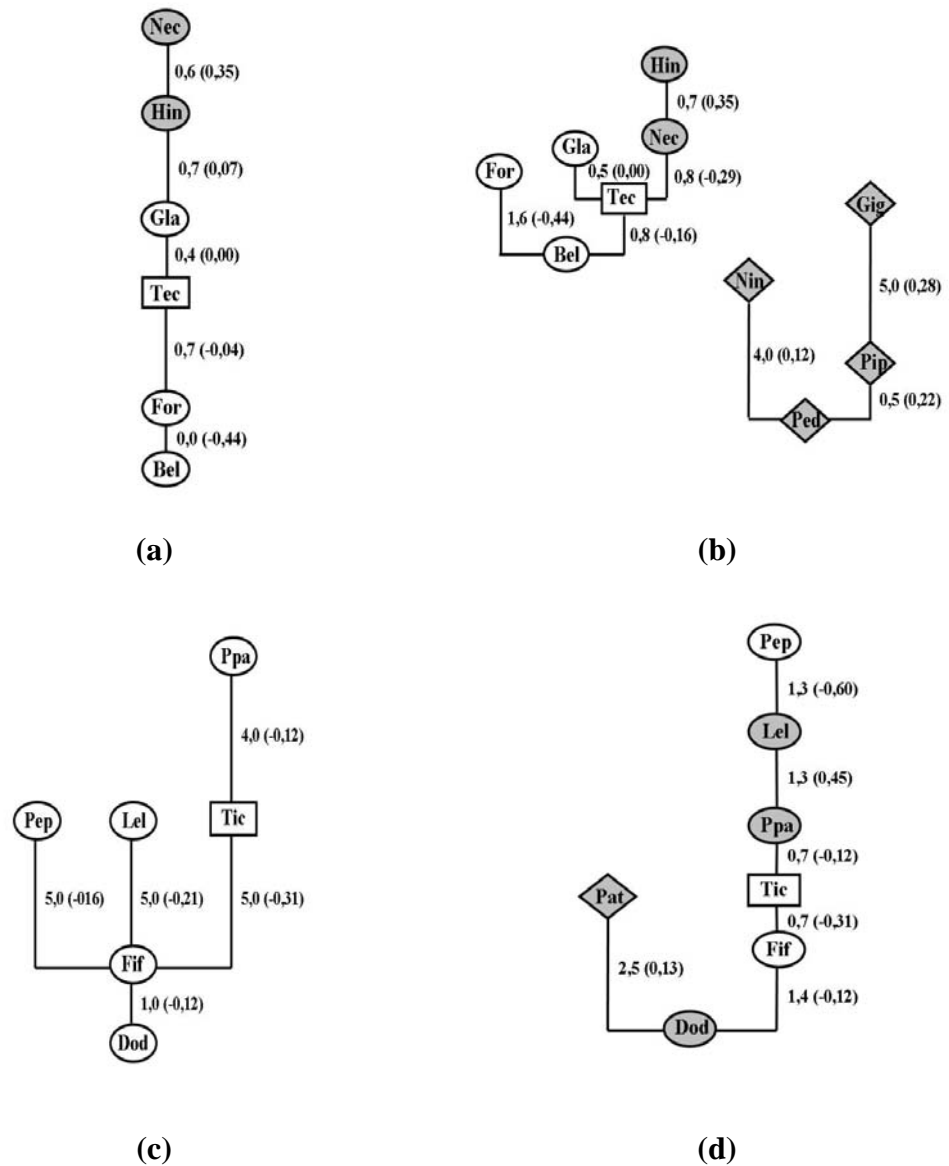


Figura 3.4: Árvores geradoras mínimas de FM. (a) B2-16, primeira fase; (b) B2-16, segunda fase; (c) B3-12, primeira fase; (d) B3-12, segunda fase. Os valores especificados correspondem ao comprimento do arco (L); quanto menor esse valor, mais forte é a relação entre os indivíduos. Entre parênteses, estão os coeficientes de parentesco entre os indivíduos. Círculo = fêmea, retângulo = macho, losango = juvenil. Formas em cinza denotam indivíduos aparentados que estão ligados na árvore.

Comparando-se o comprimento médio dos arcos (L) das AGMs dos dois recintos na primeira fase, observou-se que no recinto B3-12, o valor de L foi muito maior do que o do recinto B2-16 (Tabela 3.10). Isso indicou que os indivíduos desse último recinto friccionaram-se com uma frequência maior do que os indivíduos do primeiro. Na segunda fase, no B2-16, o valor de L do grupo dos adultos foi menor do que o dos filhotes, indicando que esses últimos friccionaram-se com menor frequência do que os primeiros. No caso dos adultos, houve um aumento do L na segunda fase indicando que eles friccionaram-se mais na primeira fase. No B3-12, houve uma grande diminuição do valor de L , mostrando que a frequência de FM entre os indivíduos desse grupo foi bem maior na segunda fase.

Tabela 3.10: Comprimento médio dos arcos das Árvores Geradoras Mínimas para fricção mútua.

Recinto	Fase	L médio
B2-16	Primeira	0,49
	Segunda, grupo dos adultos	0,76
	Segunda, grupo dos filhotes	2,37
B3-12	Primeira	3,40
	Segunda	1,30

3.4.4 Investigação olfativa e limpeza social

No recinto B2-16, na primeira fase, díades que foram observadas nas AGMs de FM, também foram observadas para IO e LS: Belly-Fore e Teco-Gland (Figura 3.5a). Os infantes participaram do comportamento já na primeira fase, ao contrário do que foi observado para FM. Eles apareceram ligados diretamente às mães, com exceção da ninhada da Gland, que ficou ligada à Belly. O macho Teco foi elemento central. As relações entre Neck e sua ninhada N e Hind e sua ninhada H representaram as duas únicas relações de indivíduos aparentados ligados diretamente na estrutura.

No recinto B3-12, na primeira fase, o macho Tico, a fêmea Lelê e seu infante Pateta formaram um subgrupo (Figura 3.5c). Lelê não apresentou parentesco próximo com o macho Tico, mas apareceu ligada ao seu filhote na estrutura por esse

macho, que é parente do filhote. Fifi foi a fêmea mais próxima da Dodô, que também apareceu ligada diretamente a Pepe e ao Tico. A fêmea Pêpa não participou do comportamento nesta fase.

Na segunda fase, no B2-16, a estrutura se alterou em relação à primeira (Figura 3.5b). Quanto aos juvenis, apenas Pipoca estava diretamente ligada à sua mãe Neck, Nininha estava ligada à Belly, Gigi estava ligada a Neck e a Pedrita estava ligada a sua irmã Pipoca. Teco foi elemento central ligando a Fore, a Gland e a Hind ao restante do grupo. Belly e Neck, e Neck e seus juvenis Pedrita e Pipoca, representaram as relações de indivíduos aparentados próximos na estrutura.

No B3-12, as relações foram mais alteradas em relação à primeira fase do que no caso do B2-16 (Figura 3.5d). Lelê e seu juvenil Pateta estavam diretamente ligados à Dodô, e esses três indivíduos são aparentados. Pêpa participou do comportamento nesta fase e apareceu ligada ao Tico. Fifi e Pepê que no período anterior estavam ligadas através da Dodô, neste período, estavam ligadas diretamente.

Analisando-se apenas a primeira fase, o L médio da árvore do B2-16 foi um pouco menor do que o da árvore do B3-12, indicando uma maior frequência de IO e LS entre os indivíduos daquele grupo (Tabela 3.11). Já na segunda fase, tanto na árvore do B2-16 quanto na do B3-12, houve um aumento da frequência desses comportamentos em relação à primeira fase, dada à diminuição no valor do L .

Tabela 3.11: Comprimento médio dos arcos das Árvores Geradoras Mínimas para IO e LS.

Recinto	Fase	L médio
B2-16	Primeira	1,51
	Segunda	0,93
B3-12	Primeira	2,00
	Segunda	0,73

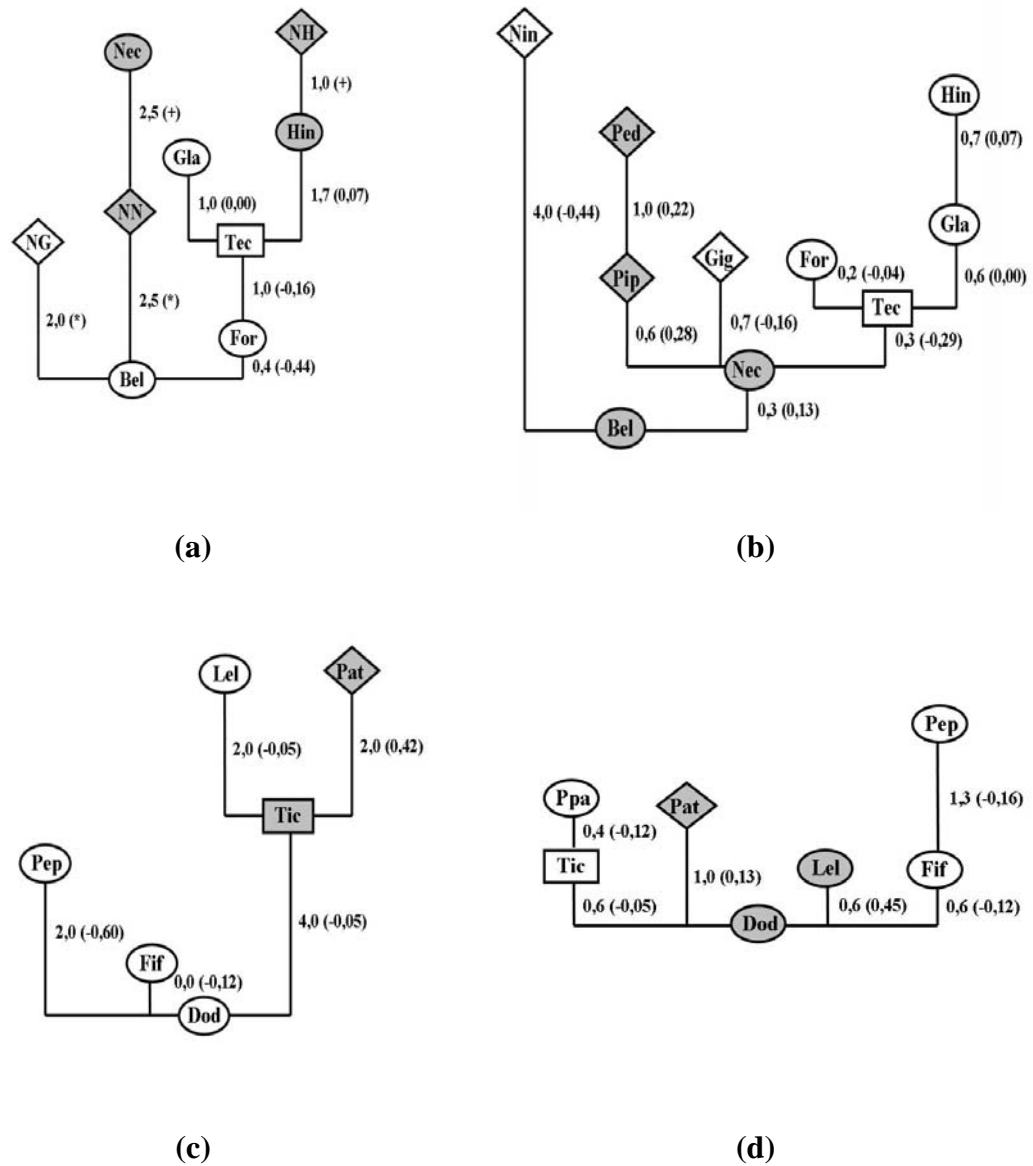


Figura 3.5: Árvores geradoras mínimas de IO e LS. (a) B2-16, primeira fase; (b) B2-16, segunda fase; (c) B3-12, primeira fase; (d) B3-12, segunda fase. Os valores especificados correspondem ao comprimento do arco (L); quanto menor esse valor, mais forte é a relação entre os indivíduos. Entre parênteses estão os coeficientes de parentesco entre os indivíduos. +, relação mãe e filho; * não se sabe o valor de r pois as ninhadas não estavam individualizadas. Círculo = fêmea, retângulo = macho, losango = juvenil. Formas em cinza denotam indivíduos aparentados que estão ligados na árvore.

3.4.5 Proximidade espacial

A Árvore Geradora Mínima (AGM) construída com os dados obtidos através dos *scans* demonstrou a formação de um subgrupo das mães e seus filhotes no recinto B2-16 na primeira fase (Figura 3.6a). Essas fêmeas estavam ligadas diretamente na estrutura aos seus próprios filhotes, sendo a Neck e sua ninhada mais próximas da Belly, e a Gland e Hind e suas respectivas ninhadas, mais periféricas. As ligações dessas fêmeas entre si foram feitas pelos filhotes. Esse subgrupo de mães e filhotes, também representou as relações entre os indivíduos aparentados do grupo. O macho Teco foi o indivíduo mais periférico da estrutura, ligado diretamente à Fore. A Belly fez a ligação desses dois animais ao subgrupo das fêmeas e filhotes. As relações de proximidade entre os indivíduos foram bastante fortes, como indicado pelo valor de L (Tabela 3.12).

Retirando-se os infantes da análise, a Belly apareceu diretamente ligada à Neck e esta, às outras duas fêmeas (Gland e Hind – Figura 3.6b). O comprimento médio dessa árvore ($L = 0,3210$) praticamente dobrou em relação ao comprimento da árvore com os infantes ($L = 0,1652$), o que mostrou que a proximidade entre os indivíduos diminuiu. Mesmo sem os infantes, os indivíduos aparentados (as fêmeas Belly, Neck, Hind e Gland) permaneceram próximos na estrutura.

No B3-12, também na primeira fase, a Dodô apareceu como elemento central, ligando o subgrupo da Pêpa, Lelê e Pateta ao subgrupo da Pepê, Tico e Fifi (Figura 3.6c). Pateta apareceu ligado diretamente a sua mãe Lelê. Assim como no B2-16, o macho foi o elemento mais periférico da estrutura e também se observou maior proximidade entre os indivíduos aparentados (Dodô, Pêpa, Lelê e Pateta). O L encontrado indicou fortes relações de proximidade (Tabela 3.12). Com a retirada do infante Pateta da análise, o valor de L teve um aumento muito pequeno (de 0,23 para 0,27) e a estrutura praticamente não se alterou (Figura 3.6d). Comparando-se com o B2-16, os valores de L , tanto com Pateta quanto sem, ficaram intermediários entre os valores de L da AGM com infantes e sem infantes do B2-16.

Na segunda fase, no B2-16, a juvenil Pipoca foi o eixo de ligação da fêmea Belly com o restante do grupo (Figura 3.7a). As fêmeas Fore, Neck, Hind, e as juvenis Pedrita e Gigi estavam ligadas diretamente à Pipoca. Gigi e Pedrita fizeram a ligação da fêmea Gland e do macho Teco à Pipoca. Assim como na primeira fase, os juvenis continuaram próximos das mães e o macho foi o elemento mais periférico.

Novamente, pôde se perceber proximidade entre os indivíduos aparentados. Neste período, as relações enfraqueceram um pouco em relação ao primeiro período (Tabela 3.12). Quando os juvenis foram excluídos da análise (Figura 3.7b), o valor de L aumentou, mostrando que a proximidade entre os indivíduos diminuiu, assim como foi observado na primeira fase. A estrutura também se alterou um pouco: Teco apareceu ligado diretamente a Fore e esta, a Belly; e as fêmeas Gland, Neck e Hind ficaram próximas, repetindo o observado na primeira fase.

No recinto B3-12, na segunda fase, Lelê passou a ser o elemento mais central, mas continuou ligada diretamente ao seu juvenil Pateta e à fêmea Pêpa (Figura 3.7c). A fêmea Dodô que antes se ligava à Lelê através da Pêpa, agora estava diretamente ligada a ela. As fêmeas Fifi e Pepê, díade já observada na primeira fase, estavam ligadas à Lelê através da Pêpa. O macho Tico novamente foi o elemento mais periférico e se ligou ao grupo através do juvenil Pateta. Os indivíduos aparentados continuaram próximos na estrutura. O valor de L demonstra que a proximidade diminuiu em relação à primeira fase (Tabela 3.12). Assim como na primeira fase, com a retirada do Pateta da análise, o valor de L aumentou pouco e a estrutura também se alterou, com o Tico ligado diretamente a Fifi (Figura 3.7d). Comparando-se com o B2-16, os valores de L do B3-12 com ou sem o juvenil ficaram novamente intermediários aos valores daquele recinto.

Em todas as AGMs geradas para proximidade espacial, os filhotes estavam sempre próximos das mães, o que não foi regra para FM e IO com LS.

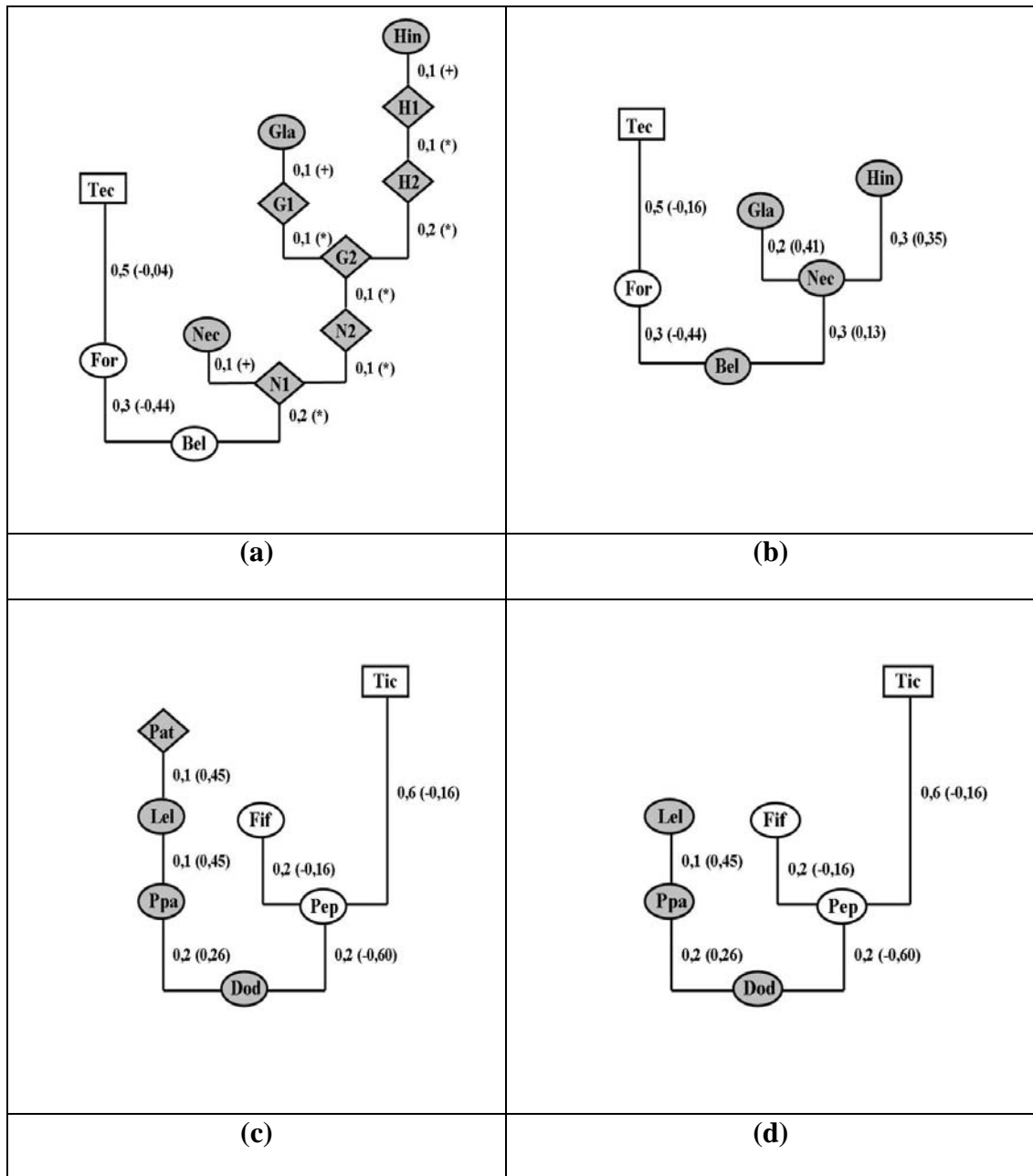


Figura 3.6: Árvores geradoras mínimas de proximidade espacial da primeira fase. (a) B2-16 com os infantes, (b) B2-16 sem os infantes, (c) B3-12 com infantes, (d) B3-12 sem infantes. Os valores especificados correspondem ao comprimento do arco (L); quanto menor esse valor, mais forte é a relação entre os indivíduos. Entre parênteses estão os coeficientes de parentesco entre os indivíduos. +, relação mãe e filho; * não se sabe o valor de r pois as ninhadas não estavam individualizadas. Círculo = fêmea, retângulo = macho, losango = juvenil. Formas em cinza denotam indivíduos aparentados que estão ligados na árvore.

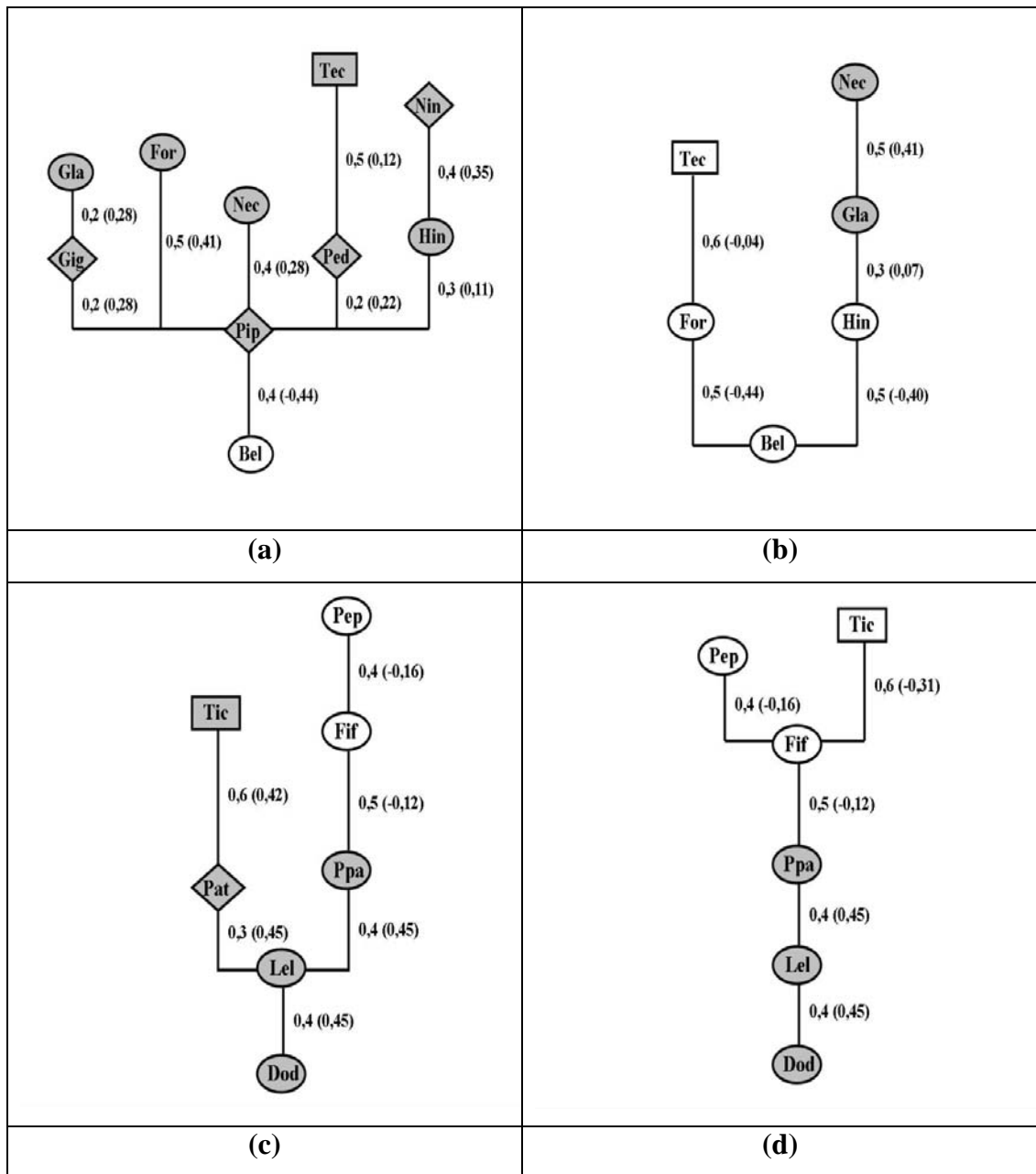


Figura 3.7: Árvores geradoras mínimas de proximidade espacial da segunda fase. (a) B2-16 com os infantes, (b) B2-16 sem os infantes, (c) B3-12 com infantes, (d) B3-12 sem infantes. Os valores especificados correspondem ao comprimento do arco (L); quanto menor esse valor, mais forte é a relação entre os indivíduos. Entre parênteses estão os coeficientes de parentesco entre os indivíduos. Círculo = fêmea, retângulo = macho, losango = juvenil. Formas em cinza denotam indivíduos aparentados que estão ligados na árvore.

Tabela 3.12: Comprimento médio dos arcos das Árvores Geradoras Mínimas para proximidade espacial.

Recinto	Fase	<i>L</i> médio
B2-16	Primeira com infantes	0,17
	Primeira sem infantes	0,32
	Segunda com juvenis	0,33
	Segunda sem juvenis	0,47
B3-12	Primeira com infante	0,23
	Primeira sem infante	0,27
	Segunda com juvenil	0,42
	Segunda sem juvenil	0,44

Além das análises através das AGMs, para medir a coesão entre os indivíduos, foram calculadas também as porcentagens de *scans* em que os animais se dividiram em um, dois, três, quatro ou cinco subgrupos (que foi o número máximo observado) e comparadas entre os dois recintos. Não houve diferença significativa entre B2-16 e B3-12 (χ^2 de Pearson (4, $N = 687$) = 2,594; $p = 0,628$). Os dois grupos foram bastante coesos, sendo a maioria dos registros de dois subgrupos (Tabela 3.13).

Tabela 3.13: Porcentagens de *scans* dos recintos B2-16 e B3-12 de acordo com o número de subgrupos formados.

Recinto	Número de subgrupos				
	1	2	3	4	5
B2-16	18,4	36,5	27,7	14,4	2,9
B3-12	19,2	38,0	27,2	13,1	2,5

3.4.6 Relações sociais e parentesco

Os valores da estatística τ_{KR} resultantes das correlações de matrizes entre os coeficientes de parentesco e as taxas de interações sociais (FM, IO, LS e IA) e os índices de Anderberg (proximidade espacial) estão apresentados na Tabela 3.14.

Para o grupo do B2-16, houve apenas uma tendência para correlação do parentesco com os índices de proximidade, quando foram analisados todos os indivíduos do grupo, o que pode indicar que os indivíduos mais aparentados foram os mais próximos na estrutura espacial. Porém, esse dado pode ser interpretado como subproduto da proximidade mãe-filhote, já que, quando foram analisados apenas os indivíduos adultos, não houve nenhuma correlação significativa ou tendência.

No caso do B3-12, houve correlação positiva e significativa com proximidade e negativa e significativa com IO e LS e também uma tendência para todos os comportamentos amigáveis. Os indivíduos com maior grau de parentesco apresentaram maior proximidade e frequência de interações amigáveis, em especial, IO e LS. Analisando-se exclusivamente os indivíduos adultos, houve tendência para correlação positiva com proximidade e negativa para todos os comportamentos amigáveis somados; e correlação negativa e significativa para IO e LS, concordando com o que foi observado com a presença do Pateta na análise. Também houve uma tendência para correlação positiva com FM, o que indicou que indivíduos menos aparentados friccionaram-se com maior frequência.

Tabela 3.14: Valor da estatística τ_{KR} para correlações entre o coeficiente de parentesco e as interações amostradas e índice de Anderberg (proximidade). * $p < 0,10$ (tendência); ** $p < 0,05$.

Recinto	Comportamento	Todos os indivíduos	Somente adultos
B2-16	FM	0,10	0,04
	IO e LS	0,08	0,08
	Amigáveis	0,07	0,08
	IA	0,00	-0,05
	Proximidade	0,16*	0,19
B3-12	FM	0,11	0,26*
	IO e LS	-0,36**	-0,43**
	Amigáveis	-0,25*	-0,28*
	IA	0,01	0,17
	Proximidade	0,40**	0,36*

3.4.7 Brincadeiras

No recinto B2-16, foram observados 31 eventos de brincadeiras registrados exclusivamente no início do desenvolvimento dos filhotes, antes do desmame (Figura 3.8). Já no caso do B3-12, registrou-se o juvenil brincando em apenas dois eventos, quando já estava com sete meses de idade.

Dentro dos 31 eventos de brincadeira entre os filhotes do recinto B2-16, foram amostradas algumas sub-categorias. A mais freqüente foi a brincadeira de disputa, com 12 eventos. Essas disputas foram desempenhadas somente entre filhotes irmãos (Tabela 3.15), mesmo com a disponibilidade de outros parceiros. Brincar de correr atrás uns dos outros foi a segunda sub-categoria mais amostrada, com 10 eventos. Dentro dessa sub-categoria, em dois eventos, somente os dois filhotes da ninhada N estavam brincando; em seis, somente os dois da ninhada H; em um, um da ninhada N estava à frente sendo seguido pelos dois da ninhada H; e em um outro evento, um filhote da ninhada N e os dois da ninhada G estavam correndo atrás da Gland. Em outra sub-categoria, os filhotes brincaram de pular e tentar pegar o focinho de um adulto com a boca. Em um evento, um filhote da ninhada N brincou dessa maneira com sua mãe Neck e em outro, com a Hind. O outro evento amostrado envolveu um filhote da ninhada G e sua mãe Gland. Outros cinco eventos foram de brincadeira solitária. Em um evento um dos filhotes da ninhada H brincou de correr sozinho e em outros três, de balançar a cabeça. Um filhote da ninhada N também brincou de balançar a cabeça em um evento.

Os dois eventos de brincadeiras do infante Pateta foram de brincadeira solitária, também de balançar a cabeça.

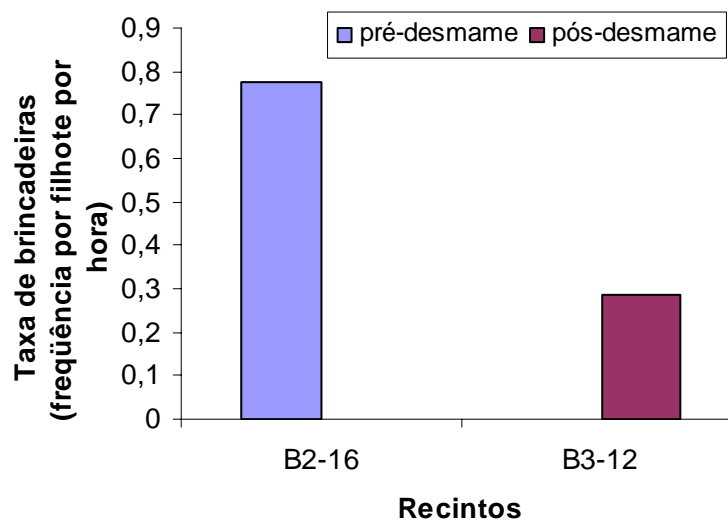


Figura 3.8: Taxa de brincadeiras amostradas (frequência por filhote por hora) nos períodos pré e pós-desmame nos dois recintos observados.

Tabela 3.15: Número de eventos de brincadeira de disputa entre os filhotes observados.

	Ninhada N	Ninhada G	Ninhada H
Ninhada N	6	0	0
Ninhada G	0	1	0
Ninhada H	0	0	5

3.4.8 Resumo dos resultados

- O grupo do B2 (submetido a uma dieta de 16% de proteína bruta, com a presença de pelo menos quatro filhotes e com maior número de indivíduos aparentados de vários graus) foi caracterizado por relações igualitárias entre os indivíduos, embora não pacíficas, pela maior taxa de interações agonísticas. Nesse grupo os indivíduos desempenharam os comportamentos amigáveis com maior frequência do que no B3-12. Os filhotes brincaram entre si, com os adultos ou sozinhos. A estrutura espacial foi caracterizada pela proximidade dos filhotes com as mães e pelo macho como elemento

mais periférico com alto grau de coesão promovida principalmente pelos filhotes.

- O grupo do B3-12 (submetido a uma dieta de 12% de proteína bruta, com a presença de apenas um filhote, e com indivíduos com graus de parentesco extremos, ou muito aparentados ou com nenhum parentesco) apresentou-se mais organizado hierarquicamente do que o do B2-16. Tanto as interações amigáveis quanto agonísticas foram menos freqüentes que no outro recinto. O único filhote do grupo praticamente não brincou. A estrutura espacial, assim como no B2-16, foi caracterizada pela proximidade do filhote com a mãe e pelo macho como elemento mais periférico. A coesão dos indivíduos foi mais fraca do que no B2-16 com a presença dos filhotes, porém maior quando os infantes foram retirados da análise, o que pode indicar outros fatores de promotores de coesão, além da presença do filhote no B3-12.
- Nos dois grupos, observou-se um aumento na freqüência das interações sociais entre os indivíduos, sejam elas amigáveis ou agonísticas, e uma diminuição da proximidade espacial de uma fase para a outra.
- Com relação aos filhotes, principalmente do B2-16, observou-se que o comportamento de fricção mútua não foi desempenhado na primeira fase, ocorrendo apenas na segunda e com maior freqüência entre eles do que com os adultos. Na primeira fase, os filhotes relacionaram-se entre si através da brincadeira, enquanto que os outros comportamentos eles desempenham exclusivamente com os adultos. Já na segunda fase, a brincadeira foi inexistente e eles começaram a interagir entre si nas outras categorias de interações. Além disso, a forte proximidade dos filhotes com as mães na estrutura espacial não foi observada nas estruturas baseadas nas interações de contato direto. Nem sempre as mães foram os parceiros mais freqüentes de seus filhotes.

3.5 DISCUSSÃO

3.5.1 Relações de dominância

Foi possível observar uma estrutura hierárquica no recinto B3-12, onde os animais estavam submetidos a uma dieta com menor teor protéico, mas não no B2-16, onde a dieta era mais rica. Esse resultado está de acordo com o que era esperado, segundo os dados da literatura. Quando os recursos alimentares são escassos e concentrados, ocorre um aumento do comportamento agonístico decorrente da competição entre os indivíduos por tais recursos (Cotê, 2000). Mas, como interações desse tipo são custosas, em termos energéticos e de risco de injúrias, os animais tendem a desenvolver uma hierarquia para minimizar o custo dessas interações e possibilitar maior eficiência na utilização desses recursos (Clutton-Brock et al., 1982 *apud* Veiberg et al., 2004; Gautheraux, 1981).

Os animais do B2-16 interagiram agonisticamente com maior frequência do que os animais do B3-12. Isso pode ter ocorrido porque, a partir do momento em que a hierarquia é estabelecida, as interações agonísticas diminuem, já que os animais têm seus postos estabelecidos e respeitados. No B2-16, como os indivíduos estavam melhor nutridos, as interações agonísticas não eram tão custosas e por isso, não foi necessário para esses animais desenvolver uma estrutura mais organizada. Assim, a frequência das interações agressivas continuou alta nesse grupo.

Porém, pode-se questionar o fato de que, mesmo na primeira fase, quando os indivíduos dos dois grupos começaram a ser submetidos à nova dieta, a frequência de interações agonísticas já era menor no B3-12 do que no B2-16. Isso faz pensar em que momento essa organização mais hierárquica do B3-12 foi estabelecida. No geral, a maior taxa de interações agonísticas é observada nos contextos de alimentação. Michi (1999) refere-se aos momentos de alimentação no cocho, do grupo das capivaras que ela observou, como sendo os mais tensos. Nogueira-Filho (1997) fornecia alimentação para o grupo de catetos de seu estudo em um único cocho, a fim de aumentar as interações agonísticas. No presente trabalho, como o cocho dos animais ficava dentro de um abrigo fechado, não foi possível registrar as interações agonísticas dos animais nos momentos de alimentação no cocho, para verificar se houve um aumento inicial da frequência das disputas entre os indivíduos do B3-12 e, depois do estabelecimento da estrutura, uma diminuição. Poder-se-ia pensar que o

estabelecimento da hierarquia teria sido feito com as interações no cocho e que, fora desses momentos, os animais se comportaram dentro dessa organização visando minimizar os custos das interações agonísticas em contextos em que os estímulos relacionados à competição não seriam tão importantes quanto o alimento.

Gallagher et al. (1984) analisando a dieta de catetos quanto aos nutrientes que eles encontrariam na alimentação geralmente consumida na natureza, nas diversas estações do ano, no sul do Texas, e comparando com a ração comercial recomendada para suínos, concluíram que os animais são seriamente afetados por diferenças sazonais na qualidade da dieta. A ração comercial era constituída de 16% de proteína bruta, enquanto que as dietas naturais eram constituídas de 3,2%, 4,5%, 10,6% e 8,8% no inverno, primavera, verão e outono respectivamente. Segundo os autores, as exigências nutricionais dos animais provavelmente não são encontradas na maioria das épocas do ano, o que comumente resulta em crescimento e performance reprodutiva reduzidos, com risco de mortalidade, principalmente de juvenis e fêmeas lactantes. Esses dados demonstram a importância da qualidade da dieta para os catetos e podem reforçar a idéia dos animais do B3-12 estabelecerem uma organização mais hierárquica, visando a diminuir os custos das interações numa situação mais adversa de qualidade nutricional.

Nogueira-Filho (1997) não encontrou uma organização hierárquica no grupo de catetos estudados por ele, embora tenha concentrado o fornecimento da ração uma única vez no dia em um único cocho visando aumentar a competição e, assim, as interações agonísticas entre os indivíduos. Usando a mesma metodologia de análise empregada no presente trabalho para os comportamentos agonísticos, ele observou um padrão parecido com o que foi encontrado para o B2-16, com cada indivíduo atingindo praticamente todos os indivíduos do grupo e com muitas relações circulares. A dieta fornecida por esse autor aos animais foi balanceada de maneira a atender às exigências nutricionais propostas por Gallagher et al. (1984), com 14% de proteína bruta (Nogueira-Filho & Lavorenti, 1995). No presente trabalho, a alimentação também foi fornecida uma vez ao dia e num único cocho nos dois grupos e nem por isso houve organização hierárquica no B2-16. Poder-se-ia pensar que a qualidade da dieta influencia mais a organização dos animais do que a concentração do alimento no tempo e espaço.

Bissonette (1976 *apud* Sowls, 1984) observou um grupo de animais selvagens numa área de deserto do Parque Nacional do Big Bend no Texas e encontrou uma hierarquia de dominância linear incluindo ambos os sexos e com machos em postos mais altos do que as fêmeas. O ambiente do deserto é bastante adverso, e como destacado por Gallagher et al (1984), nesses locais os animais encontram uma dieta com qualidade abaixo de sua exigência nutricional. Como o que foi observado no presente trabalho com relação a uma possível associação da restrição de proteína à organização hierárquica, pode ser que num ambiente bastante adverso como o deserto os animais se organizem ainda mais numa hierarquia linear, conforme relatado por Bissonette (1976 *apud* Sowls, 1984).

Os catetos ocupam uma ampla distribuição geográfica, sendo a maior das espécies de tayassuídeos, o que implica em uma grande variedade de habitats ocupados, com diferentes vegetações e variações climáticas. Para Sowls (1984), devido a esse fato, dever-se-ia esperar que a espécie tivesse uma extraordinária adaptação fisiológica para lidar com essas variações. Sowls observa que foram relatadas algumas adaptações desse tipo ao frio e calor extremos, mas nada que permita aos animais ocupar essa gama de habitats, por isso esse autor sugere adaptações comportamentais para isso. O autor descreve os estudos de períodos de atividade, que verificaram uma maior atividade diurna dos animais durante o inverno e noturna durante o verão. Além dos períodos de atividade, poder-se-ia pensar que a organização social também seria uma adaptação comportamental aos diferentes habitats ocupados. Izar (1994) sugere, por exemplo, que a variabilidade de tipos de hierarquias descritas para macacos-prego (*Cebus apella*) pode ser indício de que a estrutura social da espécie varia em função das condições ambientais a que os indivíduos estão submetidos e/ou composição do grupo. Para que essas idéias sejam confirmadas, novos estudos devem ser feitos, sejam experimentais ou de observação na natureza, em diferentes condições ambientais. Em termos experimentais, visando diminuir variáveis que podem acrescentar desvios, poder-se-ia manipular a dieta de um mesmo grupo em períodos diferentes e observar o modo como os animais se organizam. Na natureza, poder-se-ia observar um mesmo grupo em diferentes estações do ano e comparar a organização dos indivíduos entre elas.

Poder-se-ia esperar, também, que a maior organização do B3-12 fosse resultado da influência da composição do grupo em termos de parentesco dos

indivíduos. Pelo fato de termos, num mesmo grupo, indivíduos muito aparentados e outros com nenhuma relação de parentesco, poderia haver uma situação tensa, que forçasse os indivíduos a se organizarem-se. Porém, não se observou correlação das interações agonísticas com o parentesco, nem ficou evidenciado um padrão relacionado ao parentesco dos indivíduos na AOD, o que enfraquece um pouco essa idéia. O fato de não ter havido correlação entre as interações agonísticas e o parentesco nem no B2-16, nem no B3-12, pode dar indício de que as motivações para brigar são outras, que não as relações familiares. Além disso, Nogueira-Filho (1997) tinha em seu grupo animais de três procedências distintas e, de certo modo, com graus de parentesco diferenciados e não observou evidência de hierarquia.

Poder-se-ia esperar, também, um papel do maior número de filhotes no B2-16 na maior frequência da taxa de interações agonísticas, porém essa taxa foi maior mesmo quando foram analisados apenas os adultos. Além disso, na análise da AOD, percebeu-se que os filhotes foram mais subordinados ou neutros, ou seja, houve pouca participação direta dos filhotes no comportamento, mesmo na segunda fase, quando já estavam mais crescidos. Mas talvez eles tenham representado uma influência indireta, ou seja, sua presença pode ter sido promotora de interações agonísticas entre os adultos. Isso teria que ser melhor investigado, analisando-se, por exemplo, os motivos das interações, se por causa do filhote ou não. Pode ser que a mãe do infante o defenda dos indivíduos que se aproximem dele.

3.5.2 Interações afiliativas e proximidade espacial

Os relatos de que os bandos de catetos são unidades coordenadas e muito coesas na natureza (Byers & Bekoff, 1981) corroboram o que foi observado no presente trabalho. Nos dois grupos estudados, observou-se que o número de subgrupos formados pelos animais durante suas atividades ficou em sua maioria entre um e três, com predominância de dois subgrupos, que no geral eram um do macho e o outro das fêmeas e filhotes do grupo. A grande coesão dos indivíduos pôde ser notada pelo baixo valor de L , que nos dois grupos e nas duas fases ficou abaixo de 0,5, sendo mais próximo de zero do que de um, o que denota fortes relações de proximidade. Para exemplificar, Michi (1999) observou em um grupo cativo de capivaras utilizando a mesma metodologia aqui empregada, valores que

variaram de 0,5 a 0,7, ou seja mais próximos de um, indicando fraca proximidade entre os indivíduos.

O padrão de proximidade espacial foi semelhante nos dois recintos, com os infantes próximos das mães e os machos mais periféricos. O papel dos infantes como promotores de coesão ficou bastante evidenciado principalmente no B2-16, quando eles foram retirados da árvore e a coesão entre os indivíduos diminuiu. Poder-se-ia pensar que essa coesão não seria uma influência direta dos filhotes, mas sim um subproduto da coesão das relações mãe e filho. O grupo do B3-12 que só teve uma relação mãe e filho apresentou menor coesão que o B2-16. Porém, quando os filhotes foram retirados da análise, a situação se inverteu e o grupo do B3-12 passou a ser mais coeso do que do B2-16. O papel dos infantes pôde ser evidenciado na própria estrutura nas duas fases, as relações de proximidade entre os adultos foram praticamente idênticas sem os filhotes. Quando eles estavam na árvore, a estrutura foi diferente de uma fase para outra.

O papel dos infantes na coesão do grupo foi observado em primatas. No caso de macacos-prego (*Cebus apella*), Izar (1994) sugere que os infantes podem ficar próximos de um grande número de indivíduos e são importantes na coesão, porque são bem tolerados. Esse mecanismo de tolerância e interesse por infantes nos primatas pode estar associado ao aumento na defesa contra predadores já que os infantes são os membros mais indefesos. Talvez esse seja também o caso dos catetos: os infantes são bem tolerados pelos adultos e isso também pode estar associado à defesa. Segundo Byers e Bekoff (1981), a tolerância é tanta que às vezes os juvenis retiram comida da boca dos adultos ou os agredem e eles quase nunca respondem a esses atos. Com relação à defesa, esses mesmos autores observaram que, quando os indivíduos estão se retirando de algum lugar devido à presença humana, andando em fila, os infantes ficam na frente, logo atrás do primeiro ou segundo adulto da fila e para os autores esse fato pode evidenciar uma maneira organizada de defesa que favorece a proteção dos infantes.

O fato da coesão dos indivíduos adultos do B3-12 ter sido maior do que do B2-16 pode denotar a presença de outras variáveis promotoras de coesão que não só a presença dos filhotes. A forte correlação neste grupo entre proximidade e parentesco pode dar indícios de que esta variável pode também ter algum papel na coesão dos indivíduos. Outra idéia seria a de que numa situação de restrição de

recursos os indivíduos ficassem mais próximos. Segundo Byers e Bekoff (1981), quando alarmados (numa situação de estresse), os animais demonstraram forte tendência de se manterem próximos uns dos outros. Pode ser que na situação de restrição de proteína, os animais estejam em uma constante situação de estresse e que isso favoreça a proximidade entre eles.

O fato de a coesão ter diminuído de uma fase para a outra nos dois recintos pode ser devida ao crescimento dos filhotes. Pode ser que não seja tão necessário ficar próximo quando os filhotes estão mais crescidos, no sentido de protegê-los. É curioso que, ao passo que a proximidade entre os indivíduos diminuiu na segunda fase, as interações de contato direto aumentaram de um modo geral. Pode ser que as interações tenham aumentado porque os juvenis passaram a participar mais dos comportamentos ou mesmo os adultos interagiram mais, pois com o crescimento dos filhotes eles ficaram mais liberados para outras interações que não o cuidar. Talvez ainda, o crescimento dos filhotes comece a alterar a estrutura social, pois pode haver mais testes de relações para a promoção da inserção deles no grupo. Isso pode ser demonstrado de certa forma pela importância da juvenil Pipoca no grupo do B2-16, refletida nas análises de dominância e proximidade. Pipoca foi o único juvenil a atingir um adulto na AOD e um vértice importante na árvore de proximidade, já que a maioria do grupo estava ligada diretamente a ela.

Mas as mudanças observadas de uma fase para a outra nos dois grupos podem ter sido promovidas por outros fatores como ajustes dos indivíduos às novas situações resultantes do experimento, como por exemplo, a recém formação do grupo. Embora cada grupo tenha sido formado a partir de uma subdivisão de um grupo maior (o B2-16, a partir do grupo F e o B3-12, a partir do grupo E), o que pode ter representado uma mudança menos drástica do que se tivessem sido formados a partir de uma composição inédita de indivíduos, os animais ficaram expostos a um novo recinto e a redução no número de indivíduos e, conseqüentemente, de parceiros de interação. Além disso, foram submetidos a um novo teor de nutrição e também à presença dos observadores. Tudo isso pode ter representado uma situação de estresse para os indivíduos na primeira fase, e eles se comportaram de maneira mais alarmada, com maior proximidade e menos interação. Com a habituação às mudanças, a situação provocou um relaxamento maior dos grupos, não sendo tão necessária a proximidade e ocorrendo uma liberação para interação. Uma outra

questão que pode ser colocada é a diferença do padrão de atividade dos catetos de acordo com as estações do ano. No verão, os animais são mais ativos durante a noite sendo o dia mais dedicado ao descanso; no inverno a situação se inverte e eles ficam mais ativos durante o dia. Como a primeira fase foi no período da primavera-verão e a segunda fase no período do outono, na primeira houve menos registro de interação pela menor atividade dos animais durante o dia, que aumentou na segunda fase com a mudança de estação e, conseqüentemente, aumentou o número de registros. A proximidade pode ter sido diminuída de uma fase para outra porque quando os animais estão forragendo e se movimentando eles acabam naturalmente se espalhando mais no ambiente e ficando menos próximos (Byers & Bekoff, 1981).

Quando se analisou a proximidade espacial dos indivíduos através das AGMs, percebeu-se que os machos dos dois grupos foram os indivíduos mais periféricos, sendo as fêmeas e os filhotes mais coesos. Porém, analisando-se o comportamento de FM e IO com LS, observou-se que os machos apresentaram relações bastante fortes com algumas fêmeas e ocuparam posição central nas árvores desses comportamentos. Os infantes, nas árvores de proximidade, apareceram sempre ligados às suas mães, já nas árvores de FM e IO com LS, isso nem sempre aconteceu. Poder-se-ia esperar que os animais interagissem mais com aqueles que estão próximos em termos espaciais, mas esse tipo de relação parece não ter ocorrido, pois os indivíduos também interagiram com membros que estavam distantes deles na estrutura.

Embora não houve diferença significativa, a frequência de todas as interações foi maior no B2-16. Pode ser que não só as interações agressivas, mas também as afiliativas tenham um custo para os animais e por isso elas tenham ocorrido mais no grupo com dieta de maior valor protéico. A nutrição rica em proteína favoreceria a interação, não importando a sua natureza, se agonística ou afiliativa. De todo modo, o fato de as interações amigáveis no B3-12 terem ocorrido com menor frequência pode ser uma característica do padrão mais hierárquico do grupo. Os animais têm seus postos mais ou menos determinados e não precisam estar o tempo todo reafirmando suas relações através das interações. Já no caso do B2-16, como não existe uma hierarquia definida, os animais interagiram com maior frequência para testar suas relações. Outra idéia estaria relacionada à função de apaziguamento e reconciliação das interações afiliativas. Pode ser que as interações afiliativas fossem

mais freqüentes por resultado também da maior freqüência das interações agonísticas, sendo que os animais poderiam ter contatos amigáveis após uma briga como forma de reconciliação. Essa idéia pode ser corroborada pela tendência de correlação encontrada entre as interações afiliativas e as interações agonísticas e pela correlação significativa desta última com limpeza social no B2-16.

No B2-16 não houve correlação das interações afiliativas com o parentesco, o que pode ser resultado da própria característica do grupo que contém muitos indivíduos aparentados e não possibilita estabelecer a correlação. Já a característica do B3-12 de ter extremos de parentesco pode ter favorecido em termos estatísticos a identificação da correlação. O próprio fato de haver maior freqüência de interação no B2-16, mais distribuídas entre os indivíduos do que no B3-12 pode ser uma evidência indireta da importância do parentesco como promotor de interação.

Com relação ao comportamento de FM, os infantes não o desempenharam na primeira fase e, na segunda fase, no recinto B2-16, eles formaram um subgrupo desempenhando o comportamento exclusivamente entre si. Isso pode ser explicado por uma questão física: os juvenis não conseguem alcançar muito bem a glândula de um indivíduo adulto para friccionar. É perceptível o esforço que fazem para isso. Então, essa preferência para interagir entre si pode acontecer por ser mais cômodo friccionar um indivíduo de idade semelhante e que apresenta o mesmo tamanho. Porém, os infantes não procuraram interagir entre si na primeira fase, antes do desmame, e poderiam fazer isso já que apresentavam tamanhos semelhantes. No caso desse comportamento, pode ser que haja um momento certo no desenvolvimento para tenha início. Pode ser, por exemplo, que seja influenciado pela maturidade da glândula.

Segundo Hannon et al. (1991), filhotes menores de 10 dias que tiveram as atividades das células secretoras da glândula dorsal analisadas não apresentaram nenhuma atividade das mesmas, corroborando observações de que a glândula dos filhotes não produz fluídos até eles completarem 40 dias de idade (Hannon et al., 1991). Mas, Solws (1984) relata que fez uma remoção cirúrgica da glândula de duas fêmeas gêmeas de 33 dias de idade e após isso elas se friccionaram e friccionaram outros animais normalmente. Não houve evidência de que elas se comportassem de maneira diferente dos animais que possuíam glândula.

De acordo com Díaz (1978), no grupo de 14 animais cativos estudados por ele, os adultos apresentaram relações mais próximas entre eles para a FM do que com os juvenis. Além disso, um macho adulto do grupo pareceu ser o elo entre os adultos e os juvenis, sendo parceiro preferido destes últimos para FM. Talvez esse macho tenha desempenhado o mesmo papel que a Dodô no presente trabalho.

3.5.3 Brincadeiras

A pequena taxa de brincadeiras do filhote do B3-12 poderia ser interpretada de duas maneiras: uma relacionada à falta de outros filhotes da mesma idade para serem parceiros de brincadeira; e a outra relacionada à deficiência nutricional. Pode ser que a presença de outros filhotes da mesma idade no grupo funcione como uma fonte de estímulo para a brincadeira, mesmo para a brincadeira solitária. Brincadeiras com os adultos e entre adultos pode ocorrer em catetos (Byers e Bekoff, 1981; Byers, 1983). Porém, brincadeiras somente entre adultos não foram observadas neste estudo, e entre adultos e filhotes foram verificadas em número mínimo somente no recinto B2-16.

Com relação à questão nutricional, pode ser que o filhote não brinque para economizar energia, já que alguns estudos têm demonstrado que as taxas de brincadeira podem variar em função da disponibilidade de alimento (Barber, 1991; Martin & Caro, 1985) e que esse tipo de resposta ao “status” nutricional pode evidenciar que a brincadeira é uma atividade custosa (Sharpe et al., 2002).

Uma outra questão que deve ser colocada é o fato desse filhote ser macho. Não existem dados a respeito de diferença de sexo na brincadeira em catetos, porém, Biondo (2001), encontrou diferenças sexuais na maneira como os filhotes mamavam, sendo que os machos mamavam com maior frequência e menor duração e as fêmeas com menor frequência e maior duração. Pode ser que o sexo também seja uma variável importante na brincadeira nessa espécie, hipótese que ainda precisa ser investigada.

No caso do B2-16, observou-se que a maioria das brincadeiras foram sociais e principalmente entre os filhotes, não com os adultos, o que pode ser evidência da importância de haver disponibilidade de indivíduos da mesma idade para brincar. Pode ser principalmente pela falta de outros filhotes que o Pateta praticamente não tenha brincado.

Byers (1983) observou que a maior frequência de brincadeiras entre os filhotes ocorre no início de seu desenvolvimento, até 12 semanas de vida. No caso do B2-16, os filhotes brincaram exclusivamente no início de seu desenvolvimento. Já no B3-12, o filhote brincou em apenas dois eventos, após o desmame.

Talvez a maior ocorrência de brincadeira social entre os irmãos possa denotar a importância do parentesco para a vida futura dos infantes, já que a brincadeira pode ser uma maneira dos indivíduos se relacionarem e formarem suas futuras alianças e amizades.

CAPÍTULO IV

AMAMENTAÇÃO E ALO-AMAMENTAÇÃO

4.1 INTRODUÇÃO

4.1.1 A alo-amamentação e a questão de custos e benefícios

Sabe-se que a lactação é custosa em termos metabólicos e que pode aumentar significativamente as taxas de mortalidade das fêmeas de mamíferos. Clutton-Brock, Albon & Guinness (1989) verificaram em fêmeas de cervídeos, que os custos da gestação, relacionados à sobrevivência subsequente e ao sucesso reprodutivo são leves se comparados àqueles da lactação. Um recurso de tal valor como o leite deve, a rigor, ser regulado em termos de custos e benefícios, pela lógica evolucionária. A partir deste raciocínio, seria de se esperar que fêmeas distribuíssem o leite exclusivamente entre sua própria prole. Porém, verificou-se que o comportamento de alo-amamentação, em que uma fêmea amamenta os filhotes de outras fêmeas, foi descrito na maioria dos grandes grupos taxonômicos de mamíferos como Chiroptera, Primata (incluindo humanos, por exemplo, Tronick et al., 1987), Carnivora, Proboscidea, Cetacea, Pinnipedia, Artiodactyla, Perissodactyla e Rodentia (Packer et al., 1992). Isso suscita questões sobre os mecanismos psicológicos subjacentes à doação de um recurso tão importante como o leite para outros filhotes que não os seus próprios, bem como questões funcionais potenciais de tal comportamento.

Uma fêmea que amamenta um filhote alheio após desmamar ou perder o seu próprio poderia abster-se de uma reprodução subsequente. Em termos evolutivos, o custo seria alto já que essa fêmea estaria deixando de conceber uma prole sua para amamentar a de outra fêmea; estaria orientando investimento parental na criação de outros filhotes. Porém, tal custo poderia ser minimizado se o filhote que ela amamenta for filho de uma parente próxima. Neste caso, a fêmea poderia ter benefícios próprios em termos de aptidão abrangente (“inclusive fitness”), ou seja, através da seleção de parentes. Deve-se pressupor que isso ocorra em grupos aparentados onde os indivíduos sejam capazes de reconhecer seus parentes próximos ou em que as circunstâncias do modo de vida aumentem as chances dos indivíduos

aparentados também serem os que convivem com mais proximidade. Em casos que não envolvem parentesco, as fêmeas que amamentam cooperativamente poderiam estar sendo beneficiadas por uma reciprocidade a longo prazo, o que pode ocorrer em grupos onde haja mecanismos de reconhecimento individual, além de proximidade entre os indivíduos. Deve-se considerar que a quantidade de recurso doado deve ser a mesma para as duas fêmeas que estão cooperando, segundo o modelo corrente proposto por Axelrod & Hamilton (1981). Se uma fêmea amamenta cooperativamente em maior quantidade do que sua parceira, ela está produzindo uma quantidade de leite para a prole alheia, mas a sua própria prole está sendo prejudicada por não estar recebendo a mesma quantidade da fêmea alheia. Neste caso, a alo-amamentação reduziria a aptidão do indivíduo que fornece mais leite e, portanto, pode ser contra-selecionada (Roulin, 2002). Se isso ocorrer, pode ser que a reciprocidade seja estabilizada por outros fatores, como por exemplo, o parentesco. As fêmeas envolvidas nas díades de reciprocidade seriam então parentes próximas (Roulin, 2002).

Sendo assim, diversos autores consideraram, para algumas espécies, que a alo-amamentação é um comportamento altruísta que evoluiu através da seleção de parentesco ou da reciprocidade (por exemplo, Bertram, 1975 e Pusey & Packer, 1994, para leões; Hoogland, et al., 1989, para esquilos; Macdonald, 1981 e Nogueira, 1997, para capivaras; König, 1994 e Wilkinson & Baker, 1988 e, para camundongos; Ekvall, 1998, para cervídeos). Tanto na suposição de um mecanismo como de outro, há uma espécie de resolução do aparente paradoxo proposto pela alo-amamentação dentro da lógica evolucionária: identificam-se vantagens adaptativas de perpetuação genética, indireta, na seleção de parentes, a longo prazo, na reciprocidade.

Outros autores, para outras espécies, explicaram o comportamento como resultado de parasitismo por infantes ou cuidado materno mal direcionado (por exemplo, McCracken, 1984 e McCracken & Gustin, 1991, para morcegos; Reiter, Stinson & Le Boeuf, 1978, para elefantes marinhos; Boness, 1990, para focas; Murphey et al., 1995, para búfalos). Neste caso, não teria havido seleção do comportamento altruísta materno, mas de algum modo algumas circunstâncias permitiram o parasitismo, em detrimento de algum prejuízo da fêmea que amamenta.

As fêmeas de morcegos da espécie *Tadarida brasilienses*, por exemplo, deixam seus filhotes em cavernas contendo milhões de infantes e voltam para

amamentar duas vezes por dia. Quando chegam para amamentar seus próprios filhotes encontram muitos filhotes alheios agressivos para mamar e, embora elas rejeitem muitas dessas tentativas, acabam perdendo uma certa quantidade de leite para eles (McCracken, 1984). Com fêmeas de elefantes marinhos, acontece algo parecido. Elas também dão à luz em colônias cheias de filhotes que são ávidos por mamar. Frequentemente, sofrem os ataques de muitos filhotes alheios que tentam mamar sem serem percebidos e elas nem sempre conseguem detectar o “furto”, perdendo uma quantidade significativa de leite (Reiter, Stinson & Le Boeuf, 1978).

Nestes casos, pode-se pressupor que os filhotes sejam ávidos por mamar e capazes de identificar fêmeas que estão lactando. Essas fêmeas poderiam até apresentar certa resistência para amamentar esses filhotes, mas acabariam ocasionalmente sucumbindo com a insistência deles. Talvez seja mais custoso expulsar o filhote alheio do que amamentá-lo, pois se o filhote próprio estiver mamando junto, ele pode ter sua mamada atrapalhada. As fêmeas poderiam, ainda, estar amamentando filhotes furtivos sem perceber, de maneira acidental, o que é difícil explicar em termos funcionais. As fêmeas poderiam, por exemplo, dar à luz aos filhotes em ninhos solitários ao invés de comunais, para evitar tais furtos. Por que não o fazem? Talvez se o fizessem, estariam enfrentando outros problemas que podem ter sido chave para a pressão seletiva que levou ao desenvolvimento da nidificação comunal nessas espécies. Nesses casos, a alo-amamentação pode ser uma consequência inevitável da proximidade com os filhotes de outras fêmeas, sendo um produto da nidificação comunal (ver, por exemplo, Hayes, 2000). Mas, poder-se-ia pensar que a relação entre os mecanismos pode ser mais complexa. Se o parasitismo for generalizado entre os filhotes, pode ocorrer uma reciprocidade “secundária”, ou seja, o filhote da mãe parasitada hoje pode ser o parasita de amanhã, o que mostra a complexidade conceptual dos mecanismos explicativos que vêm sendo propostos para o fenômeno.

Além da seleção de parentesco, reciprocidade e cuidado materno mal direcionado, Roulin (2002) propõe mais duas hipóteses para explicar a alo-amamentação: a hipótese da evacuação de leite e a do desenvolvimento das habilidades maternas. A primeira advoga que as mães amamentam filhotes alheios para evacuar o leite excedente que sua prole não é capaz de consumir. As fêmeas podem estar reduzindo seu peso por algum motivo, evitando infecção das tetas,

reduzindo a pressão dolorida nos seios (Lee, 1987) ou ainda induzindo produção de leite. A segunda propõe que as fêmeas amamentam cooperativamente para desenvolver suas habilidades maternas. Neste caso, deve-se pressupor que o comportamento seja desempenhado por fêmeas inexperientes. Essa hipótese poderia ser particularmente relevante em espécies que fêmeas jovens e virgens lactam espontaneamente, já que nessas espécies tais fêmeas poderiam adquirir habilidades maternas sem ter de pagar os custos de produzir prole. Porém, embora a lactação espontânea ocorra (Creel et al., 1991), não é sabido se fêmeas virgens desenvolvem suas habilidades para prover cuidado parental por amamentar filhotes alheios (Roulin, 2002).

Em sua revisão sobre a alo-amamentação, Roulin (2002) enfatiza que as hipóteses para explicar o comportamento não são mutuamente exclusivas, embora usualmente os autores as considerem em separado, destacando que um único evento de alo-amamentação pode ser consistente com várias hipóteses. O autor sugere que experimentos ou, pelo menos, observações específicas são requeridos para discriminar entre as hipóteses que são válidas para cada espécie.

Voltando um pouco à relação custo/benefício do comportamento, uma fêmea que amamenta cooperativamente de maneira simultânea, enfrenta o problema de “perder” leite para filhotes alheios em detrimento dos seus próprios. Esse custo vai ser regulado pela quantidade de leite que a fêmea é capaz de produzir e isso pode ser um reflexo de sua condição nutricional. Uma fêmea bem alimentada poderia produzir uma grande quantidade de leite e, nesse caso, amamentar filhotes alheios não seria tão custoso. Um exemplo interessante a respeito da condição nutricional é dado em morcegos, onde as fêmeas bem alimentadas dão o excesso de leite para filhotes alheios para diminuir seu peso antes de uma viagem para forragear (Wilkinson, 1992). O excesso de leite parece ser um incômodo e doá-lo para filhotes alheios pode ser um benefício, conforme proposto pela hipótese de evacuação de leite.

Outra variável que pode regular a relação custo/benefício da alo-amamentação é o tamanho da ninhada genuína da fêmea. Packer et al., (1992) argumentaram que as fêmeas adaptadas para criar ninhadas de vários filhotes (espécies pluríparas) teriam custos menores com a alo-amamentação do que as fêmeas adaptadas para criar um único filhote (espécies uníparas) porque o leite dado para cada filhote pluríparo é apenas uma pequena porção do total. Uma fêmea

plurípara que concebeu poucos filhotes ou perdeu parte de sua ninhada num período de escassez de recursos pode ser capaz de produzir mais leite quando as condições melhorarem. Então, deve-se esperar que, dentro das espécies pluríparas, as fêmeas com ninhadas menores que a média apresentem maior frequência de alo-amamentação do que aquelas com ninhadas maiores. Pusey e Packer (1994) observaram isso em leões, onde a frequência de amamentação de filhotes alheios diminui significativamente com o aumento do tamanho da ninhada.

A idade dos filhotes é um outro fator a ser considerado. Dever-se-ia esperar que as fêmeas tentassem amamentar exclusivamente seus próprios filhotes quando eles precisassem de uma maior demanda de leite, isto é, quando seriam mais jovens. Mas isso, pode nem sempre ser possível, se as fêmeas não forem capazes de evitar que filhotes alheios maiores acabem mamando no lugar de seus próprios filhotes. Porém, observou-se no geral, que as fêmeas amamentam cooperativamente quando seus filhotes estão mais velhos e mais independentes (por exemplo, Hoogland et al., 1989, para esquilos; Pusey & Packer, 1994, para leões). Isso poderia não só estar relacionado à independência dos filhotes, mas também à queda na produção de leite. Landete-Castillejos et al. (2000) observaram em cervídeos uma relação inversa entre produção de leite e porcentagem de alo-amamentação, sendo que este comportamento foi mais frequente quando a produção de leite começou a diminuir, sugerindo que a alo-amamentação é uma resposta para compensar uma redução na quantidade de leite produzida.

4.1.2 Amamentação e alo-amamentação em catetos

O período de amamentação pode durar de 18 a 33 semanas de acordo com a variação individual e a condição nutricional das fêmeas (Babbitt & Packard, 1990a). Segundo Babbitt e Packard (1990a), ninhadas cujas mães estão submetidas a uma dieta de baixa quantidade de proteína desmamam mais tarde (em média com 27 semanas) do que ninhadas com mães em dieta de alto teor protéico (em média com 21 semanas). A rejeição dos filhotes pela mãe é infrequente até mesmo no período de desmame (Babbitt & Packard, 1990b; Byers, 1981). As fêmeas não apresentam papel ativo na hora de interromper a amamentação, sendo este período mais determinado pelos filhotes (Babbitt & Packard, 1990b).

Byers e Bekoff (1981) relataram a presença do comportamento de alo-amamentação (comportamento de amamentar proles alheias) em catetos na natureza, mas não realizaram um estudo sistemático sobre esse comportamento nesta espécie. Procurando elucidar melhor a alo-amamentação em catetos, Biondo (2001) conduziu um estudo com um grupo de 26 animais cativos, cujos objetivos principais foram verificar a frequência de tal comportamento e caracterizar seus eventos. Observou-se, neste estudo, que o comportamento de alo-amamentação foi muito pouco frequente (por volta de 3%), ao contrário do que se esperava para uma espécie que vive em grupos pequenos e que tem ninhadas de mais de um filhote. Foram analisadas três ninhadas dos 40 aos 80 dias de idade e uma ninhada de zero a dez dias. O filhote mais novo não procurou mamar em outras fêmeas, apenas os mais velhos o fizeram. A mãe do filhote mais novo foi a mais procurada pelos filhotes mais velhos. Além disso, houve registro de juvenis já desmamados tentando mamar em uma das fêmeas lactantes. Esses dados podem indicar um papel da idade dos filhotes no comportamento.

4.2 OBJETIVOS

Este estudo teve por objetivo descrever as mamadas dos filhotes observados de forma a identificar variáveis que ajudem a compreender a ocorrência da alo-amamentação em catetos. Além disso, como os filhotes foram acompanhados longitudinalmente desde o seu nascimento, buscou-se determinar os períodos da lactação em que a alo-amamentação ocorre e é mais frequente.

4.3 MATERIAL E MÉTODOS

Foram observados dois grupos de animais com seis adultos cada (um macho e uma fêmea): o do recinto B2-16 e do B3-12. No recinto B2-16 os animais foram observados por períodos em que havia dois, seis e quatro filhotes no grupo, devido aos nascimentos e mortes, conforme descrito no Capítulo I. No B3-12, por todo o período de observação houve apenas um filhote no grupo. Os dois grupos estavam

submetidos a uma dieta diferencial: a do B2-16 com 16% de proteína bruta e a do B3-12 com 12% (ver Capítulo III).

Como no primeiro período de observação os filhotes não estavam marcados, não sendo possível individualiza-los, eles serão aqui referidos como ninhadas. A ninhada N é filha da Neck; a ninhada G, filha da Gland; e a ninhada H, filha da Hind. Como no B3-12 só havia um filhote, ele foi identificado pelo nome, Pateta, que é filho da Lelê.

As observações foram feitas conforme descrito no Capítulo III e o método utilizado para o registro dos eventos de amamentação foi o de todas as ocorrências (Setz, 1991). Em cada evento foram registrados:

- A identidade da fêmea e do filhote que estava mamando ou tentando mamar;
- Se a solicitação do filhote para mamar foi aceita pela fêmea. Neste estudo, será considerado que a fêmea aceita a solicitação do filhote quando ela se mantiver parada e ele conseguir mamar com sucesso e que a fêmea rejeita a solicitação, quando ela andar e deixar o filhote para trás sem que ele consiga mamar, quando ela reagir agonisticamente a ele, ou quando ela ficar mexendo as patas traseiras para que ele desista de mamar;
- A finalização do evento de amamentação, se por interferência da fêmea ou se o filhote pára de mamar por si próprio.
- E, por último, a duração do evento em segundos.

Esses dados foram analisados com estatística descritiva, testes de qui-quadrado de uma amostra e tabelas de contingência de dupla entrada (substituída pelo teste de Fisher no caso de valores esperados inferiores a cinco) no pacote estatístico SPSS 13.0 (Statistical Package for Social Sciences). Foram feitas comparação dos índices de Anderberg (proximidade) entre fêmeas e filhotes com a frequência de alo-amamentação observada por meio de correlações de matrizes usando a estatística τ_{KR} desenvolvida por Hemelrijk (1990a e b) no programa MatrixTester v2.2.3b (Hemelrijk, 1990a). Os índices de parentesco entre as fêmeas foram correlacionados com a frequência com elas amamentaram filhotes umas das outras usando essa mesma estatística. Tanto os índices de Anderberg quanto os coeficientes de parentesco foram transformados para esta análise conforme descrito no Capítulo III.

4.4 RESULTADOS

4.4.1 Descrição geral da amamentação

Durante o período de amamentação (de outubro a março, quando houve o desmame), foram amostradas 325 tentativas de mamadas por parte dos filhotes observados. Destes eventos, 281 foram amostrados no recinto B2-16 em momentos com dois (11 eventos), seis (220 eventos) e quatro (50 eventos) filhotes em observação. No recinto B3-12, foram observadas 44 tentativas de um único filhote.

No grupo do B2-16, foram amostrados 261 (92,9%) tentativas de mamada na própria mãe (amamentação de própria prole, APP) e 20 (7,1%) tentativas de mamada em outras fêmeas (alo-amamentação, ALO). Essa diferença foi significativa ($\chi^2 (1) = 206,694$; $p < 0,001$), ou seja, os filhotes tentaram mamar mais em suas próprias mães. No grupo do B3-12, as 44 tentativas do único filhote observado foram exclusivamente em sua própria mãe.

Analisando-se exclusivamente a APP, no B2-16, em 144 eventos (55,6%), as tentativas dos filhotes para mamar foram aceitas pelas fêmeas, constituindo os eventos de amamentação efetiva; e em 115 (44,4%), as fêmeas rejeitaram as tentativas de mamadas. Não houve diferença significativa entre a aceitação e rejeição das fêmeas às tentativas dos filhotes ($\chi^2 (1) = 3,247$; $p = 0,072$). Na maior parte das vezes em que foram registradas rejeições, as fêmeas foram andando e deixando os filhotes para trás (94,8% das rejeições); em alguns casos as fêmeas mexeram as patas traseiras impedindo o acesso às tetas (3,4%) ou deitaram-se (0,9%), de forma a interromper a tentativa. Houve apenas um evento de rejeição agonística por parte das fêmeas (0,9%). Apesar da raridade de rejeições agonísticas, a frequência de rejeições mansas foi bastante alta.

A finalização dos eventos de amamentação se deu por interferência das fêmeas em 94,3% dos casos; em apenas 1,4% dos eventos, foram os filhotes que pararam de mamar; e em 4,3%, houve interferência de terceiros indivíduos ($\chi^2 (2) = 236,213$; $p < 0,001$).

Após a finalização das mamadas, os filhotes seguem atrás da fêmea em 61,2% dos casos, insistem em voltar a mamar em 26,2% e ficam no mesmo lugar fazendo outras atividades em 12,8% ($\chi^2 (2) = 73,786$; $p < 0,001$). No caso dos eventos em que são rejeitados, os filhotes seguem a fêmea em 59,4% dos eventos,

insistem em mamar em 38,6% e ficam no lugar fazendo outras atividades em 12% ($\chi^2 (2) = 18,386; p < 0,001$). Nos dois casos, os filhotes seguem as fêmeas na maioria das vezes, mas quando os filhotes são rejeitados sem conseguir mamar, ocorre um aumento significativo da insistência (χ^2 de Pearson (2, $N = 194$) = 11,946; $p = 0,003$).

A maioria dos eventos de amamentação efetiva foi breve, com duração inferior a um minuto (Figura 4.1). Houve certa frequência também de eventos que duraram entre dois e três minutos (categoria 3) e entre quatro e cinco minutos (categoria 5). Analisando-se os eventos de APP dentro da categoria de duração inferior a um minuto, observou-se uma concentração de eventos com duração menor que 20 segundos (Figura 4.2).

No caso das 44 tentativas de mamadas do filhote do B3-12, 18 (40,9%) foram aceitas e 26 (59,1%) rejeitadas pela mãe. No caso das rejeições, em 84,6% dos eventos a mãe andou e deixou o filhote para trás e em 15,4% dos eventos ela mexeu as patas impedindo o acesso do filhote às tetas. Não houve registro de rejeição agonística. Os eventos de amamentação efetiva foram finalizados em sua maioria pela mãe (94,4% *versus* 5,6% pelo filhote). Depois finalizado o evento, em 59,5% dos casos o filhote seguiu mãe, em 31,0% insistiu em voltar a mamar e em 9,5% ficou no lugar desempenhando outras atividades. Nos casos de rejeição, ele seguiu a mãe em 50,0% dos eventos, insistiu em mamar em 45,8% e desempenhou outras atividades em 4,2%. A duração foi breve na maioria dos eventos (Figura 4.3), menor que um minuto (categoria 1); houve certa concentração de eventos entre dois e três minutos (categoria 3) e entre quatro e cinco minutos (categoria 5).

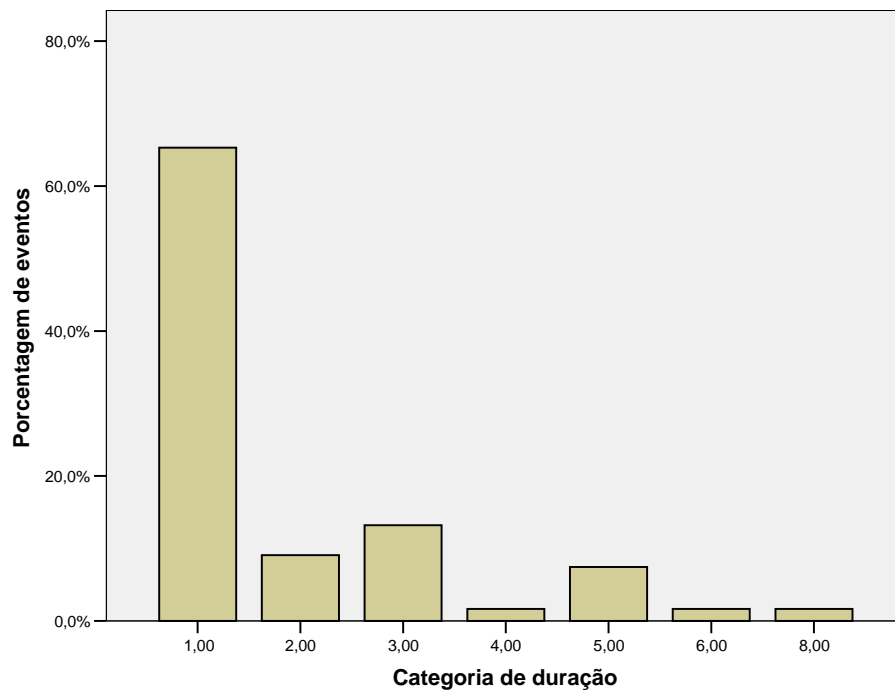


Figura 4.1: Frequência da duração das mamadas amostradas no grupo do B2-16 por categorias. 1, duração de 1 a 60 segundos; 2, de 61 a 120 segundos; 3, de 121 a 180 segundos; 4, de 181 a 240 segundos; 5, de 241 a 300 segundos; 6, de 301 a 360 segundos; 7, de 361 a 420 segundos; 8, de 421 a 480 segundos.

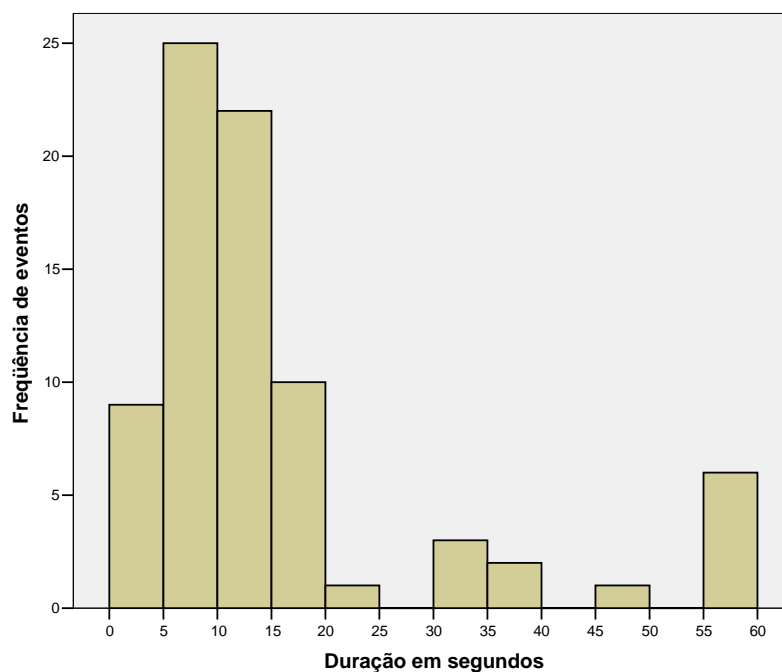


Figura 4.2: Duração em segundos dos eventos de APP registrados dentro da categoria 1 de duração (duração inferior a um minuto).

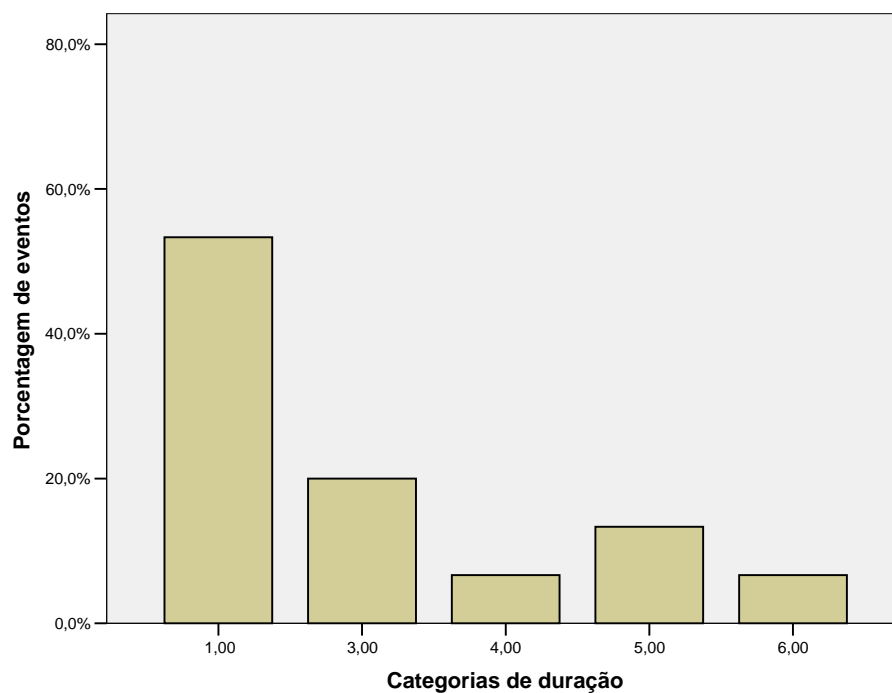


Figura 4.3: Frequência da duração das mamadas amostradas no grupo do B3-12 por categorias. 1, duração de 1 a 60 segundos; 2, de 61 a 120 segundos; 3, de 121 a 180 segundos; 4, de 181 a 240 segundos; 5, de 241 a 300 segundos; 6, de 301 a 360 segundos; 7, de 361 a 420 segundos; 8, de 421 a 480 segundos.

4.4.2 Alo-amamentação

Analisando-se os eventos de ALO amostrados no grupo do B2-16, os filhotes da ninhada N, filhos da Neck, tentaram mamar em todas as fêmeas observadas; os da ninhada G, filhos da Gland, também tentaram mamar nas outras fêmeas, com exceção da Belly; e os da ninhada H, filhos da Hind, tentaram mamar na Neck e na Fore (Tabela 4.1).

Observou-se que os filhotes procuraram mamar até em fêmeas que aparentemente não estavam lactando e que também não estavam prenhes, como a Fore e a Belly. Um dos filhotes da ninhada N tentou mamar na Gland, antes dela ter seu filhote (para descrição detalhada de cada evento de ALO, ver Anexo D). Fore foi a fêmea mais procurada pelos filhotes (em nove eventos), seguida da Hind (em cinco eventos). Os filhotes da ninhada N foram os que mais procuraram mamar em fêmeas

alheias (em onze eventos), depois os da ninhada G (em seis eventos) e por último, os da ninhada H (em três eventos).

Tabela 4.1: Tentativas de mamada dos filhotes nas fêmeas alheias. As ninhadas são constituídas por dois filhotes, então, o número de eventos relatados se refere às tentativas dos dois filhotes em conjunto.

Fêmeas	Filhotes			Total
	Ninhada N	Ninhada G	Ninhada H	
Neck	*	2	1	3
Gland	2	*	-	2
Hind	2	3	*	5
Fore	6	1	2	9
Belly	1	-	-	1
Total	11	6	3	20

Das 20 tentativas dos filhotes para mamar em fêmeas alheias, 11 (55,0%) foram aceitas pelas fêmeas e nove (45,0%), rejeitadas. Comparando-se com a APP, não houve diferença significativa com relação à aceitação dos filhotes para mamar entre os dois tipos de amamentação (χ^2 de Pearson (1, $N = 279$) = 0,003, $p = 0,959$). As rejeições, assim como na APP, foram mansas: em sete eventos as fêmeas andaram e deixaram os filhotes para trás e em dois eventos, mexeram as patas impedindo a mamada. Houve um evento, que foi considerado de amamentação efetiva, em que um filhote da ninhada H começou a mamar na Neck e ela reagiu agonisticamente investindo a cabeça nele, mas o filhote continuou mamando e a fêmea não reagiu mais (registro 14, Anexo D). Esse foi o único registro de reação agonística por parte da fêmea.

A Fore aceitou a solicitação dos filhotes na maioria dos eventos em que foi procurada: cinco das seis tentativas da ninhada N, e a tentativa da ninhada G. As duas tentativas da ninhada H para mamar nesta fêmea foram rejeitadas. A Belly, outra fêmea que aparentemente não estava lactando, rejeitou a única tentativa em que foi procurada (da ninhada N). A Hind, que foi a segunda fêmea mais procurada pelos filhotes, rejeitou as duas tentativas dos filhotes da ninhada N, e aceitou duas e

rejeitou uma, das três tentativas dos filhotes da ninhada G. A Neck, além do evento em que ela rejeitou o filhote da ninhada H e que ele continuou mamando, citado acima, ela aceitou uma e rejeitou outra, das duas tentativas de mamada dos filhotes da ninhada G.

Na ALO, seis eventos (54,5%) foram finalizados pelas fêmeas e em cinco eventos (45,5%) foram os filhotes que pararam de mamar. Os filhotes finalizaram quase metade dos eventos, o que difere da APP em que as fêmeas foram as principais responsáveis pela finalização, com pouca participação dos filhotes. Essa diferença entre os dois tipos de amamentação foi significativa: teste exato de Fisher = 20,933; $p < 0,001$.

Depois de finalizado o evento, na ALO, os filhotes seguiram as fêmeas em três eventos (27,3%), insistiram em mamar novamente em dois eventos (18,2%), desempenharam outras atividades em quatro eventos (36,4%) e foram para próximo da própria mãe em dois eventos (18,2%). Comparando-se com a APP, as principais diferenças estão na presença da categoria de ir atrás da própria mãe e da categoria desempenhar outras atividades ser a mais freqüente. Quando as tentativas dos filhotes para mamar foram rejeitadas pelas fêmeas alheias, eles seguiram as fêmeas em três eventos (33,3%), insistiram em mamar em dois eventos (22,2%), desempenharam outras atividades em dois eventos (22,2%) e foram para próximo das mães em dois eventos (22,2%).

Com relação à duração das mamadas, na ALO, dos 11 eventos aceitos pelas fêmeas, nove eventos duraram menos de um minuto (de cinco a 40 segundos) e dois, duraram quatro minutos (240 segundos). Esses dois últimos eventos, mais longos, foram da Fore com os filhotes da Ninhada N, quando eles tinham cinco dias de idade. Na APP, a categoria mais freqüente de duração também foi a inferior a um minuto.

Com relação ao período do desenvolvimento dos filhotes, observou-se que a ALO só foi observada nos dois primeiros meses de vida (Figura 4.4). No primeiro mês, 14,3% dos eventos registrados foram de ALO contra 85,7% de APP; no segundo mês, essa porcentagem caiu para 5,8% contra 94,2% de APP. A partir do terceiro mês não foi mais registrada.

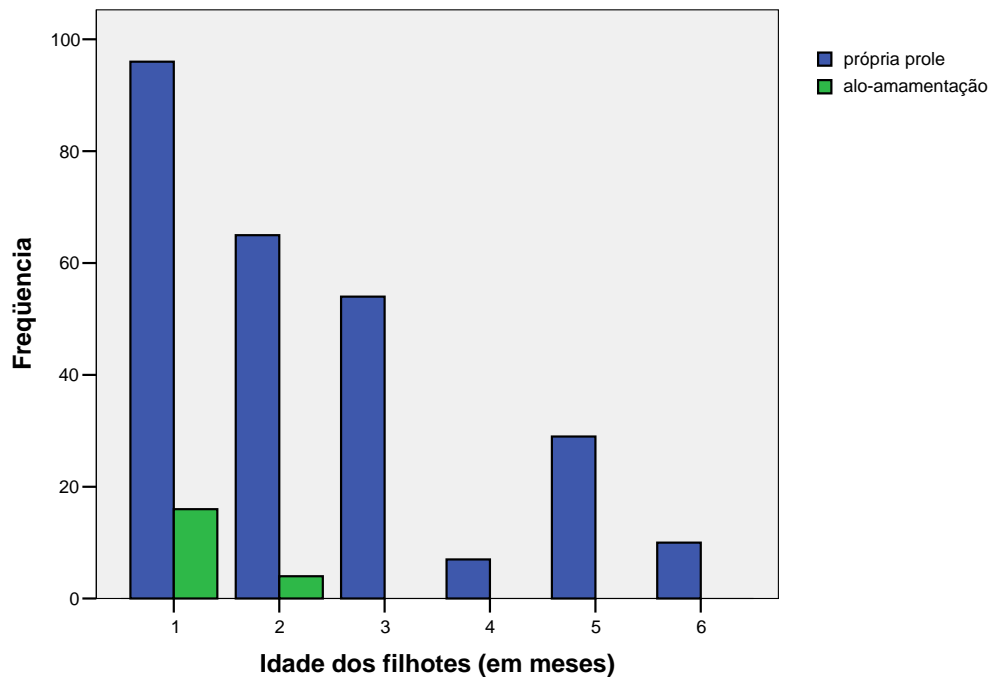


Figura 4.4: Frequência de tentativa de mamada dos filhotes na própria mãe (APP) e em fêmeas alheias (ALO) de acordo com sua idade em meses.

Foi feito um teste de correlação de matrizes usando a estatística τ_{KT} (Hemelrijk, 1990a e b) para comparar a frequência de tentativa de mamada dos filhotes nas fêmeas alheias e o índice de proximidade de Anderberg entre eles e estas fêmeas. Não houve uma correlação significativa entre a alo-amamentação e o índice de Anderberg. Os infantes procuraram mamar em qualquer fêmea e não necessariamente nas que estavam mais próximas deles na estrutura espacial. Mas, no momento em que houve a tentativa de mamada, o filhote estava tanto próximo da própria mãe e quanto da fêmea alheia na maioria dos eventos (ver Anexo D).

Com relação ao parentesco entre as fêmeas e a frequência com que elas amamentaram filhotes umas das outras, também não houve uma correlação significativa entre essas duas variáveis. Porém, todas as fêmeas observadas tem algum parentesco umas com as outras, sendo difícil estabelecer claramente essa relação entre parentesco e alo-amamentação.

4.5 DISCUSSÃO

4.5.1 Descrição geral da amamentação de própria prole

No B2-16, as fêmeas rejeitaram quase metade das tentativas dos filhotes para mamar o que constituiu uma frequência relativamente alta. Essas rejeições podem estar ligadas às motivações das fêmeas para desempenhar outras atividades. Observou-se que os filhotes, quando rejeitados, insistem em mamar novamente e muitas vezes conseguem. Então, talvez as fêmeas regulem sua disponibilidade para amamentar em decorrência da insistência do filhote (Biondo, 2001). Pode ser que exista um conflito para as fêmeas entre ficar e amamentar ou seguir e desempenhar outras atividades.

Segundo Babbitt & Packard (1990a), os padrões da amamentação parecem ser mais controlados pela prole do que pelas fêmeas e as rejeições não são frequentes nem mesmo no período de desmame. Porém, no referido estudo, as fêmeas foram retiradas do grupo pouco antes de parir, ou mesmo recém paridas, e transferidas com os filhotes para uma baía individual de 2 x 5m, ficando neste local durante todo período de amamentação. Neste caso, sem o grupo social e confinadas em um local pequeno, as fêmeas não devem ter muitas outras motivações a não ser cuidar do filhote. Já no caso do presente estudo, elas estavam constantemente interagindo com o grupo e seguindo a rotina normal do bando e, portanto, desempenhando outras atividades que podem muitas vezes fazer com que elas rejeitem momentaneamente as tentativas de mamada dos filhotes.

Esse mesmo raciocínio também pode ser aplicado à finalização dos eventos que, no geral, foram terminados pelas fêmeas. As fêmeas finalizam os eventos e vão desempenhar outras atividades e muitas vezes os filhotes as seguem e insistem em mamar. Novamente acontece o conflito entre continuar a desempenhar outras atividades ou ficar e amamentar o filhote. Para entender essa dinâmica do conflito entre as motivações da fêmea para realizar outras atividades e do filhote para mamar, precisar-se-ia analisar as seqüências comportamentais da amamentação, compostas pela tentativa do filhote, aceitação ou rejeição da fêmea, atividade do filhote e da fêmea após a finalização do evento; procurando-se calcular o sucesso direto dos filhotes nas tentativas e depois de insistência, e a frequência com que as fêmeas não atendem a insistência deles e desempenham outras atividades. A duração também

pode ser uma variável importante. Os filhotes podem estar mamando por períodos curtos, insistindo várias vezes, e então, conseguindo mamar por um período mais longo. Seria interessante também observar como esse padrão vai se modificando ao longo dos meses, conforme vai se aproximando o período de desmame. A maioria dos eventos de amamentação efetiva foram breves (duração inferior a um minuto). Mais uma vez, a questão da motivação pode ser colocada: os eventos podem ser breves ou longos em função da motivação da fêmea.

No B3-12, analisando-se os eventos de amamentação do único filhote, as rejeições foram um pouco mais freqüentes do que as aceitações por parte da fêmea (mãe). Além disso, tanto no caso das tentativas aceitas quanto no caso das rejeitadas, verificou-se uma grande porcentagem de insistência do filhote para mamar; mais ainda no caso das tentativas rejeitadas. Isso pode indicar um papel da nutrição mais pobre em proteína. A fêmea pode rejeitar mais as tentativas do filhote, por ser custoso para ela amamentar e ele insiste mais, pois ainda não está satisfeito. Porém, como foi observado apenas um filhote neste grupo, não se pode discernir entre as características individuais da díade mãe-filhote e o efeito da nutrição.

4.5.2 Alo-amamentação

Não houve registro de ALO no grupo do B3-12. Poder-se-ia pensar que isso se deve ao fato de que havia apenas um filhote no grupo e, portanto, apenas uma fêmea lactante. Porém, no B2-16 os filhotes tentaram mamar em fêmeas que não estavam, aparentemente, lactando. Além disso, dez dias antes do nascimento do Pateta, houve registro de nascimento de uma ninhada de gêmeos que sofreu infanticídio no mesmo dia. O Pateta poderia ter procurado mamar na fêmea (não identificada) que perdeu esses filhotes. De todo modo, pelo fato de ter apenas um filhote em observação no B3-12 e esse filhote não ter procurado mamar em outras fêmeas, não se pôde comparar os grupos e estabelecer uma possível influência da nutrição no comportamento.

Analisando-se exclusivamente o grupo do B2-16, em que ocorreu ALO, observou-se que os filhotes mamaram quase que exclusivamente nas próprias mães, sendo a ALO pouco freqüente. Isso também foi observado em um estudo anterior (Biondo, 2001). Não ocorreu uma amamentação indiscriminada, como observada em capivaras (*Hydrochaeris hydrochaeris*), por exemplo, em que não foi observada

diferença significativa na frequência com que os filhotes mamam nas próprias mães e nas fêmeas alheias (Nogueira, 1997).

Na ALO, os filhotes têm um papel importante nas finalizações dos eventos, em relação à APP. Enquanto que nesta última a maioria dos eventos foi finalizada pelas fêmeas (94,3% dos eventos), na ALO, os filhotes pararam de mamar em 45,5% dos eventos. Além disso, depois de finalizada a mamada, há um aumento da porcentagem da categoria desempenhar outras atividades na ALO e uma queda nas categorias seguir a fêmea e insistir em mamar, em relação à APP. Na ALO, aparece a categoria de ir atrás da própria mãe. No caso dos eventos rejeitados, as atividades dos filhotes após o evento seguem de certa forma as mesmas proporções observadas nos eventos em que eles tiveram sucesso para mamar; não houve um aumento significativo da insistência, como no caso da APP. Talvez esses dados sejam evidência de que os filhotes percebam que não estão mamando na própria mãe.

Observou-se que a Fore foi a fêmea mais procurada pelos filhotes e aceitou maioria das solicitações dos filhotes. Também foi a fêmea que amamentou com maior duração (ver Anexo D), principalmente os filhotes da ninhada N, que mamaram em dois eventos por quatro minutos. Essa fêmea não seria mãe pelas observações comportamentais e possivelmente não estaria lactando. Mas, é curioso o fato dela aceitar as solicitações dos filhotes e a duração dessas mamadas serem relativamente longas sem ela estar lactando. Existem evidências da ocorrência de lactação espontânea em alguns mamíferos selvagens (por exemplo, o mangusto, *Helogale parvula*, Creel et al., 1991). Pode ser que pela estimulação dos filhotes, a fêmea Fore estivesse lactando espontaneamente, mas isso não foi examinado no presente estudo e, então, não se pode afirmar que tenha acontecido.

A fêmea Belly, que também não tinha filhotes, foi procurada em apenas um evento e não aceitou a solicitação do filhote. Um dos filhotes da ninhada N tentou mamar na Gland quando ela ainda estava prenhe e ela o rejeitou. Tentativas dos filhotes de mamar em fêmeas prenhes já tinham sido registradas anteriormente (Biondo, 2001). Essas tentativas foram registradas em períodos próximos da parição. Poder-se-ia pensar que, neste período, as fêmeas sejam de alguma forma atrativas para os filhotes mais ávidos por mamar. Essa questão teria que ser melhor investigada.

A ALO só foi observada nos dois primeiros meses de vida dos filhotes. Esse resultado parece semelhante ao que ocorre na cobaia (*Cavia porcellus*), em que a ALO vai decrescendo conforme vai transcorrendo o desenvolvimento e é quase ausente a partir da quarta semana de vida (Takamatsu et al, 2003). Por outro lado, parecem contrariar o que foi observado por Hoogland et al (1989) em esquilos, em que a ALO só foi observada depois de os filhotes terem certa idade e estarem mais independentes.

No estudo anterior, em que as ninhadas não foram tão sincronizadas (foram observados filhotes de três ninhadas dos 40 aos 80 dias de idade e o filhote de uma ninhada de zero a dez dias), os filhotes mais velhos foram os que mais mamaram em outras fêmeas, sendo que o filhote mais novo não procurou mamar em nenhuma fêmea alheia (Biondo, 2001). Por outro lado, a mãe desse filhote foi a mais procurada pelos filhotes mais velhos. Ainda no referido estudo, foram observadas tentativas de mamada por parte de juvenis já desmamados. Pode ser que o período de ocorrência da alo-amamentação no desenvolvimento dos filhotes seja influenciada pela sincronização (ou não sincronização) do nascimento das ninhadas, algo que precisa ser melhor investigado.

Embora não houve correlação entre o parentesco das fêmeas e a frequência de alo-amamentação, não se pode descartar o papel dessa variável, pois todas as fêmeas adultas tinham algum grau de parentesco entre si.

A maioria dos autores analisa a alo-amamentação em termos de custos para as fêmeas (ver Roulin, 2002). Mas no caso do presente estudo, a frequência de alo-amamentação observada é muito pequena em relação à amamentação de própria prole. Além disso, os filhotes têm um papel importante na finalização dos eventos de ALO e, com exceção dos dois eventos em que a mãe amamentou os filhotes da ninhada N, a duração foi breve. Analisando-se essas evidências, não parece que esses eventos de ALO sejam custosos para as fêmeas. Também não parece que os filhotes tenham benefícios em termos nutricionais, pois o consumo de leite (se houver) deve ser pouco.

Deixando de lado essa questão de custo benefício em termos de consumo de leite, poder-se-ia pensar que a ALO seja uma interação afiliativa entre os filhotes e as fêmeas alheias. O comportamento pode ser uma estimulação confortável para ambos, constituindo uma interação positiva que pode ajudar na construção de vínculos dos

filhotes com as fêmeas do grupo. Essa hipótese ainda teria que ser testada. No geral, novas pesquisas devem ser feitas para que se possam identificar as variáveis que determinam a ALO e construir hipóteses que expliquem o comportamento em catetos.

CAPÍTULO V

CONCLUSÕES

- A amplificação heteróloga de microssatélites em catetos utilizando *primers* desenvolvidos para porco doméstico apresentou alta porcentagem de sucesso e a análise das seqüências demonstrou um alto grau de conservação desses marcadores entre as duas espécies. Além disso, a maioria dos locos foram polimórficos e apresentaram alta heterozigosidade. Assim, essa metodologia foi bastante adequada para acessar microssatélites em catetos e pode ser uma alternativa ao desenvolvimento de *primers* específicos para a espécie.

- A variabilidade encontrada possibilitou estimar o coeficiente de parentesco entre os indivíduos estudados, mas devido a limitações relacionadas ao pequeno número de locos analisados, não foi possível atribuir de maneira exata o grau de parentesco dos animais. Porém, analisando-se os valores dos coeficientes r , verificou-se que os animais do B2-16 eram aparentados em vários graus, enquanto que os do B3-12 formaram um grupo de indivíduos muito aparentados e outro de indivíduos sem parentesco nenhum.

- Com base nas interações agonísticas observou-se uma estrutura igualitária no B2-16, embora não pacífica, já que os animais desse grupo brigaram com maior freqüência do que o do B3-12, que se apresentou mais organizado hierarquicamente. Essas diferenças entre os dois grupos foram associadas a condição nutricional dos animais, sendo que a dieta mais pobre em proteína do B3-12 pode ter favorecido a maior organização deste grupo, de modo a minimizar os custos das interações agonísticas e melhorar a eficiência na utilização dos recursos.

- A estrutura espacial foi semelhante nos dois grupos, sendo as mães e os filhotes mais próximos na estrutura e o macho mais periférico. O alto grau de coesão espacial entre os indivíduos dos dois grupos está de acordo com os relatos da literatura de que os bandos de catetos são unidades coordenadas e bastante coesas na natureza. Os filhotes foram promotores de coesão o que pode ser resultado da tolerância dos adultos a eles e essa tolerância pode estar associada à defesa contra predadores, já que os infantes são os membros mais indefesos. Além disso, a correlação observada entre parentesco e proximidade espacial pode dar indícios de que esta variável também é importante para a coesão dos indivíduos.

- O aumento da freqüência das interações e a diminuição da proximidade espacial da primeira para a segunda fase nos dois grupos pode estar relacionada a diversos fatores como: o crescimento dos filhotes e a maior participação deles nas

interações e a menor necessidade dos adultos de protegê-los; ajustes dos indivíduos às novas situações resultantes do experimento, como por exemplo, a recém formação do grupo, a nova dieta e a presença dos observadores, o que pode ter representado uma situação de estresse na primeira fase e após a habituação às mudanças, um maior relaxamento na segunda; a variação do período de atividade dos animais que são menos ativos na primavera/verão (primeira fase) e mais ativos no outono inverno (segunda fase) durante o dia.

- A correlação do parentesco com as interações afiliativas no B3-12 e a maior frequência dessas interações no B2-16, em que os indivíduos são aparentados em vários graus, pode ser evidência indireta da importância desta variável como promotora de interações amigáveis.

- A observação de que os filhotes não desempenham o comportamento de FM na primeira fase e que, na segunda, eles o fizeram exclusivamente entre si no B2-16, pode estar relacionado a uma questão física, de dificuldade dos filhotes de alcançarem a glândula dos adultos. Ou, talvez, a uma questão de maturidade da glândula.

- O filhote do B3-12 não brincou, embora pudesse brincar sozinho ou com os adultos. Esse fato foi relacionado à condição nutricional do filhote, pois a brincadeira é uma atividade custosa em termos energéticos, e também à falta de outros filhotes da mesma idade para brincar, já que no B2-16 os filhotes brincaram mais entre si do que com os adultos e principalmente de brincadeira social.

- Na amamentação de própria prole, as rejeições das fêmeas às tentativas dos filhotes para mamar e seu papel na finalização dos eventos foram relacionados à possível ocorrência de um conflito motivacional das fêmeas para amamentar os filhotes ou desempenhar outras atividades em um ambiente rico em estímulos.

- A alo-amamentação foi pouco freqüente sendo mais uma iniciativa do filhote do que da fêmea. Além disso, essa pouca freqüência e duração breve dos eventos podem ser indícios de que o comportamento representa poucos custos para as fêmeas. A alo-amamentação pode ser uma interação afiliativa entre os filhotes e as fêmeas alheias que propicie a formação de vínculos entre eles. Essa hipótese ainda precisa ser melhor investigada.

ANEXOS

ANEXO A – Soluções usadas na extração de DNA

Bloodlysis 10X (para um litro de tampão)

NH₄Cl 1550 mM..... 82,91 g
KHCO₃ 100 mM..... 10,01 g
EDTA 10 mM pH 7,4..... 50 ml de EDTA 0.2 M pH 7,4

Nucleolysis 10X (para um litro de tampão)

TrisHCl 100mM pH 8,0..... 10 ml de TrisHCl 1M pH 8,0
NaCl 4 M.....23,38 g
EDTA 20 mM pH 8,2.....10 ml de EDTA 0,2 M pH 8,2

T.E. (para 100 ml de solução)

TrisHCl 10 mM pH 8,0..... 1ml de TrisHCl 1M pH 8,0
EDTA 1 mM pH 7,6..... 0,5 ml de EDTA 0,2 M pH 7,6

ANEXO B – Genótipos dos animais para os locos analisados.

Grupo	Amostra	Locos									
		CGA	TNFb	SW857	IGF 1	ACTG	SW444	S0226	SW1954	S0155	S0002
B2	Teco (M)			164/174	254/256	179/181	123/127	196/196	198/198	140/140	223/223
	Fore (F)	179/179	167/167	164/166	250/258	147/159	123/127	194/196	194/200		221/223
	Gland (F)			156/174	256/258	159/177	125/127	196/196	192/198	140/140	223/223
	Hind (F)	179/179	167/167	166/174	256/256	171/183	127/127	194/194	194/194	140/140	223/223
	Neck (F)	179/179	167/167	156/166	256/258	159/183	127/129	194/196	194/194	140/140	223/223
	Belly (F)			156/162	256/258	177/181	121/129	194/194	192/192	140/140	223/223
	Pedrita (F)	184/184	167/167	156/170	256/258	159/179	123/127	196/196	194/194	140/140	223/223
	Pipoca (F)			166/174	250/258	159/179	125/127	194/194	194/198	140/140	223/223
	Nininha (F)			164/166	248/256	159/183	123/127	196/196	194/200	140/140	223/223
	Gigi (F)	179/179	167/167	172/174	250/256	177/179	127/129	194/196	194/198		223/223
B3	Tico (M)			170/170	256/258	159/177	127/127	194/194	196/196	140/140	223/223
	Pepê (F)			162/164	250/256	169/177	125/125	194/198	194/200	140/140	221/223
	Fifi (F)	179/179	167/167	162/166	256/258	171/171	123/133	194/198	194/194		223/223
	Dodô (F)	179/179	167/167	150/170	258/258	181/183	123/133	194/194	194/194	140/140	223/223
	Lelê (F)			156/170	258/258	179/183	123/123	194/196	192/198	140/140	223/223
	Pepa (F)	179/179	167/167	150/156	258/258	177/179	123/133	194/194	198/198	140/140	223/223
	Pateta (M)	179/179	167/167	170/174	258/258	159/179	123/127	194/196	194/194		223/223
E	18 (M)	179/179	167/167	166/174	256/258	159/169	127/127	194/196	196/196	140/140	223/223
	19 (F)	179/179	167/167	164/174	250/250	177/179	123/127	196/196	200/200	140/140	221/223
	20 (F)	179/184	167/167	172/174	250/256	177/179	127/127	194/194	194/198		223/223
	21 (F)	179/179	167/167	164/174	256/258	159/181	127/129	196/196	196/196	140/140	223/223
F	1 (F)			166/170	248/248	177/181	121/123	196/196	192/200	140/140	221/223
	22 (M)	179/179		150/164	250/250	165/167	121/123	194/194	198/198		223/223
	23 (F)			156/170	256/258	159/181	123/125	196/196	194/194	140/140	223/223
	24 (F)	179/179	167/167	170/174	250/256	159/179	127/127	194/194	196/200	140/140	223/223
	25 (M)	179/179		170/174	258/258	159/179	123/129	196/196	196/196		223/223
	26 (M)	179/179	167/167	156/166	250/258	147/181	127/129	196/196	194/198	140/140	223/223
	27 (F)			162/162	256/256	147/159	127/127	194/196	198/198		221/223
	29 (M)			164/166	248/256	179/183	127/127	198/198	194/198	140/140	223/223
	A1 (M)	179/179		162/174	256/258	179/183	127/127	196/196	194/194	140/140	223/223
	A2 (F)	179/179	167/167	150/174	256/256	159/159	127/127	196/196	194/194		223/223
	A3 (M)	179/179	167/167	162/170	250/258	177/179	123/127	194/196	200/200	140/140	223/223
A4 (F)		167/167	162/164	250/250	159/179	123/127	196/196	200/200	140/140	221/223	
A5 (F)			162/166	250/256	159/171	127/127	194/194	196/200	140/140	221/221	

ANEXO C – Frequências alélicas dos locos utilizados para o cálculo do coeficiente de parentesco.

Loco	Alelo	Frequência
SW857	150	0,06
	156	0,06
	162	0,19
	164	0,22
	166	0,14
	170	0,14
	172	0,03
	174	0,16
IGF1	248	0,08
	250	0,31
	254	0,03
	256	0,42
	258	0,16
ACTG2	147	0,06
	159	0,28
	165	0,03
	167	0,03
	169	0,03
	171	0,08
	177	0,16
	179	0,16
	181	0,14
	183	0,03
SW444	121	0,08
	123	0,22
	125	0,08
	127	0,53
	129	0,06
	133	0,03

ANEXO D – Descrição detalhada de cada evento de alo-amamentação registrado.

Registro	Descrição	Outras informações
1 2 eventos 21/10/03	Filhotes da ninhada N brincando próximo a Fore deitada; Fore levanta e filhotes se aproximam dela e começam mamar; Fore com as patas traseiras arqueadas; filhotes mamando em pé pelas patas traseiras da fêmea; Fore deita e a mamada é finalizada; duração de 240 segundos; filhotes ficam próximo da fêmea deitada. Neck estava próxima da Fore e ninhada N; com 60 segundos de amamentação, Neck se aproxima da Fore e fica em posição de FM com ela, mas não fricciona; sai em seguida em direção ao comedouro; quando a Fore deita, a Neck se aproxima novamente e deita ao lado da Fore; os filhotes ficam próximos das duas.	Filhotes são filhos da Neck e estavam com cinco dias de idade; Fore é uma fêmea sem filhotes e que não estava prenhe; na data do registro, a ninhada N era a única ninhada no grupo.
2 1 evento 22/10/03	Filhotes da Ninhada N próximos à Neck, Hind e Belly; Gland se aproxima deles e um dos filhotes tenta mamar pelas patas traseiras da fêmea; Gland mexe as patas impedindo a mamada. Neck e Belly saem dali em direção ao comedouro e os filhotes os seguem.	Filhotes são filhos da Neck e estavam com seis dias de idade; Gland estava prenhe; nesta data, a ninhada N era a única ninhada do grupo.
3 1 evento 23/10/03	Filhotes da Ninhada N próximos à Neck e Belly; um dos filhotes se aproxima da Belly e tenta mamar pelas patas traseiras da fêmea; Belly anda e ele a segue. De repente todos os indivíduos do grupo correm na mesma direção e os dois filhotes seguem a Fore.	Filhotes são filhos da Neck e estavam com sete dias de idade; Belly não tinha filhotes nem estava prenhe; nesta data, a ninhada N era a única ninhada do grupo.
4 4 eventos 11/11/03	Filhotes da ninhada N próximos à Neck, Fore e Gland; um dos filhotes se aproxima da Fore e mama pelas patas traseiras da fêmea; filhote pára (duração da mamada de 10 segundos), corre se afastando da fêmea, em seguida volta e começa mamar novamente; Fore anda e interrompe a mamada (duração de 30 segundos); o filhote a segue e tenta mamar novamente; Fore continua andando; o filhote tenta novamente, Fore pára e ele mama; Fore anda, finalizando a mamada (duração de 40 segundos). Filhote segue a Fore. Fore e Neck ficam pastando juntas, com os dois filhotes da Ninhada N próximos a elas.	Filhotes são filhos da Neck e estavam com 25 dias de idade; Fore não tinha filhotes nem estava prenhe; nesta data, havia seis filhotes no grupo: além dos da ninhada N, os da ninhada G (filhos da Gland) e H (filhos da Hind).

5 2 eventos 11/11/03	Todas as fêmeas e todos os filhotes próximos; um filhote da ninhada H aproxima-se da Hind e tenta mamar pelas patas traseiras da fêmea; ao mesmo tempo, um filhote da ninhada N também tenta mamar na Hind, ao lado do filhote da ninhada dela; a fêmea mexe as patas traseiras impedindo que os filhotes mamem; o filhote dela fica parado próximo; o filhote da ninhada N tenta mamar novamente, a fêmea anda impedindo a mamada; o filhote da Ninhada N vai para próximo da Fore.	O filhote é filho da Neck e estava com 25 dias de idade; Hind tinha dois filhotes, a ninhada H, com um dia de idade; nesta data, havia seis filhotes no grupo.
6 1 evento 12/11/03	Fore, Hind, Neck e Gland e todos os filhotes próximos; um filhote da ninhada H passa embaixo da Fore e tenta mamar; a Fore anda impedindo a mamada; filhote vai para próximo da mãe Hind;	O filhote é filho da Hind e está com dois dias de idade; Fore não tem filhotes nem está prenhe; nesta data havia seis filhotes no grupo.
7 1 evento 12/11/03	Gland, Hind, filhotes da ninhada G e H deitados juntos; fêmeas levantam; um filhote da ninhada H se aproxima das patas traseiras da Hind e começa a mamar nela; ao mesmo tempo, um filhote da ninhada G também se aproxima da fêmea pelas patas traseiras e começa mamar junto com o filhote dela; após 10 segundos o filhote da ninhada G pára de mamar e vai para próximo da Gland; o outro filhote da ninhada H começa mamar na Hind, ao lado do irmão.	O filhote é filho da Gland e estava com 14 dias de idade; Hind tinha dois filhotes com dois dias de idade; nesta data, havia seis filhotes no grupo.
8 1 evento 12/11/03	Gland, Hind e os filhotes da ninhada G e H próximos; os filhotes da ninhada G se aproximam Gland e começam mamar, um deles pelas patas traseiras da fêmea e o outro na lateral, perpendicular à ela; Neck e os filhotes da ninhada N se aproximam deles; após 96 segundos de mamada dos filhotes da ninhada G, um dos filhotes da ninhada N começa mamar na Gland pelas patas traseiras da fêmea, ao lado de um dos filhotes dela; o filhote da ninhada N mama por 27 segundos, pára e vai para próximo da Neck; os filhotes da ninhada G continuam mamando por mais 34 segundos, até que a fêmea anda interrompendo a mamada.	O filhote é filho da Neck e estava com 26 dias de idade; Gland tinha dois filhotes com 14 dias de idade; nesta data, havia seis filhotes no grupo.
9 1 evento 12/11/03	Hind, os dois filhotes da ninhada H, os dois da ninhada G e um da ninhada N ficam próximos; um filhote da ninhada G se	O filhote é filho da Gland e estava com 14 dias de idade; a

	<p>aproxima da Hind pelas patas traseiras dela e tenta mamar; a fêmea anda impedindo a mamada; o filhote segue.</p> <p>Hind e os filhotes citados vão em direção ao comedouro onde estão as outras fêmeas e o outro filhote da ninhada N.</p>	<p>Hind tinha dois filhotes com dois dias de idade; nesta data, havia seis filhotes no grupo.</p>
<p>10 1 evento 12/11/03</p>	<p>Fore e Neck estão junto com os filhotes da ninhada G e N, próximo da entrada do comedouro; um filhote da ninhada G se aproxima da Fore pelas patas traseiras e começa mamar; após cinco segundos o filhote pára; Fore e filhote seguem Neck e os outros filhotes citados em direção ao bebedouro.</p>	<p>O filhote é filho da Gland e estava com 14 dias de idade; Fore não tinha filhotes nem estava prenhe; nesta data, havia seis filhotes no grupo.</p>
<p>11 1 evento 12/11/03</p>	<p>Neck está próximo do bebedouro com os filhotes da ninhada N e G; um filhote da ninhada G tenta mamar na Neck pelas patas traseiras da fêmea; ela anda impedindo a mamada; o filhote fica parado próximo da fêmea; logo em seguida, um filhote da ninhada N tenta mamar na Neck e ela anda impedindo a mamada.</p>	<p>O filhote é filho da Gland e estava com 14 dias de idade; Neck tinha dois filhotes com 26 dias; nesta data, havia seis filhotes no grupo.</p>
<p>12 1 evento 15/12/03</p>	<p>Todo o grupo está pastando próximo do comedouro; um filhote da ninhada H começa a mamar na Hind pela lateral, perpendicular a ela; ao mesmo tempo um filhote da ninhada G começa a mamar na fêmea pelas patas traseiras; após 13 segundos a fêmea anda finalizando a mamada; os filhotes ficam parados no mesmo lugar.</p>	<p>O filhote é filho da Gland e estava com 47 dias de idade; a Hind tinha dois filhotes com 35 dias de idade; nesta data, havia seis filhotes no grupo.</p>
<p>13 1 evento 16/12/03</p>	<p>Neck, Gland e os filhotes da ninhada N e G estão próximos; Neck e Gland fazem uma FM; um filhote da ninhada G passa entre a diade, se aproxima das patas traseiras da Gland e começa a mamar; após 10 segundos a fêmea anda finalizando a mamada; o filhote a segue; em seguida o mesmo filhote se aproxima da Neck pelas patas traseiras e começa mamar nela; após 12 segundos a fêmea anda finalizando a mamada; o filhote segue.</p> <p>Gland, Neck, Belly e os filhotes da ninhada G e N ficam pastando próximo ao bebedouro.</p>	<p>O filhote é filho da Gland e estava com 48 dias de idade; Neck tinha dois filhotes com 60 dias de idade; nesta data, havia seis filhotes no grupo.</p>
<p>14 1 evento 16/12/03</p>	<p>Hind, Neck, Gland e todos os filhotes andando juntos; um filhote da ninhada H aproxima-se da Hind pelas patas traseiras tentando mamar; fêmea anda impedindo a</p>	<p>O filhote é filho da Hind e estava com 36 dias de idade; a Neck tinha dois filhotes</p>

	<p>mamada; o filhote se aproxima da Neck brincando e passa embaixo dela; fica embaixo da fêmea e começa mamar; a fêmea investe a cabeça nele e ele não pára de mamar; após 5 segundos, o filhote pára, vai para próximo do irmão e os dois andam em direção à Fore.</p>	<p>com 60 dias de idade; nesta data, havia seis filhotes no recinto.</p>
<p>15 1 evento 16/12/03</p>	<p>Os filhotes da ninhada H seguem Fore em direção ao comedouro; um dos filhotes se aproxima da Fore pelas patas traseiras da fêmea e tenta mamar; a Fore continua andando e impede a mamada; o filhote a segue, junto com seu irmão.</p>	<p>O filhote é filho da Hind e estava com 36 dias de idade; A Fore não tinha filhotes nem estava prenhe; nesta data; havia seis filhotes no grupo.</p>

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALEXANDER, L. J.; ROHRER, G. A. & BEATTIE C. W. 1996. Cloning and characterization of 414 polymorphic porcine microsatellites. *Animal Genetics*, 27, 137-148.
- ALTMANN, J.; ALBERTS, S.; HAINES, S. A.; DUBACH, J.; MURUTHI, P.; COOTE, T.; GEFFEN, E.; CHESSMAN, D. J.; MUTUTUA, R. S. SAIYALEL, S. N.; WAYNE, R. K.; LACY, R. C.; BRUFORD, M. W. 1996. Behavior predicts genetic structure in a wild primate group. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)*, 93, 5797-5801.
- ANDERBERG, M. R. 1973. *Cluster analysis for applications*. New York: Academic Press.
- ARIAS, M. C. & INFANTE-MALACHIAS, M. E. 2001. RFLP: o emprego de enzimas de restrição para detecção de polimorfismos no DNA. In: *Biologia molecular e evolução* (Ed. by S. R. Matioli), pp. 143-152. Ribeirão Preto: Holos, Editora.
- AVISE, J. C. 1994. *Molecular markers, natural history and evolution*. New York: Chapman and Hall.
- AXELROD, R. & HAMILTON, W. D. 1981. The evolution of cooperation. *Science*, 211, 1390-1396.
- BABBITT, K. J. & PACKARD, J. M. 1990a. Suckling behavior of the collared peccary (*Tayassu tajacu*). *Ethology*, 86, 102-115.
- BABBITT, K. J. & PACKARD, J. M. 1990b. Parent-offspring conflict relative to phase of lactation. *Animal Behaviour*, 40, 765-773.
- BARBER, N. 1991. Play and energy regulation in mammals. *Quarterly Review of Biology*, 66, 129-147.

- BERTRAM, B. C. R. 1975. The social system of lions. *Scientific American*, 232, 54-65.
- BIGLER, W. J. 1974. Seasonal movements and activity patterns of the collared peccary. *Journal of Mammalogy*, 55, 851-855.
- BIONDO, C. 2001. *A amamentação cooperativa em catetos (Tayassu tajacu)*. Dissertação de mestrado, Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo.
- BLOUIN, M. S. 2003. DNA-based methods for pedigree reconstruction and kinship analysis in natural populations. *Trends in Ecology and Evolution*, 18, 503-511.
- BOESCH, C; KOHOU, G.; NÉNÉ, H. & VIGILANT, L. 2006. Male competition and paternity in wild chimpanzees of the Tai forest. *American Journal of Physical Anthropology*, 130, 103-115.
- BONESS, D. J. 1990. Fostering behavior in Hawaiian monk seals: is there a reproductive cost? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 27, 113-122.
- BOUTIN-GANACHE, I.; RAPOSO, M.; RAYMOND, M. & DESCHEPPER, C. F. 2001. M13-tailed primers improve the readability and usability of microsatellite analyses performed with two different allele-sizing methods. *Biotechniques*, 31, 24-27.
- BYERS, J. A. 1981. Peaceable peccaries. *Natural History*, 90, 60-66.
- BYERS, J. A. 1983. Social interactions of juvenile collared peccaries, *Tayassu tajacu* (Mammalia: Artiodactyla). *Journal of Zoology (London)*, 201, 83-96.
- BYERS, J. A. 1985. Olfaction-related behavior in collared peccaries. *Zeit Tierpsychology*, 70, 201-210.
- BYERS, J. A. & BEKOFF, M. 1981. Social, spacing, and cooperative behavior of the collared peccary, *Tayassu tajacu*. *Journal of Mammalogy*, 62, 767-785.
- CALLEN, D. F.; THOMPSON, A. D.; SHENG, Y.; PHILLIPS, H. A.; RICHARDS, R. I.; MULLEY, J. C. & SUTHERLAND, G. R. 1993. Incidence and origin of

- “null” alleles in the (AC)_n microsatellite markers. *American Journal of Human Genetics*, 52, 922-927.
- CHRISTOFIDES, N. 1975. *Graph Theory: an algorithmic approach*. New York: Academic Press.
- CLUTTON-BROCK, T. H.; ALBON, S. D. & GUINNESS, F. E. 1989. Fitness costs of gestation and lactation in wild mammals. *Nature*, 337, 260-262.
- CONSTABLE, J. L.; ASHLEY, M. V.; GOODALL, J & PUSEY, A. E. 2001. Noninvasive paternity assignment in Gombe chimpanzees. *Molecular Ecology*, 10, 1279-1300.
- CORN, J.L. & WARREN, R.J. 1985. Seasonal food habits of the collared peccary in southern Texas. *Journal of Mammalogy*, 66, 155 - 159.
- CÔTÉ, S. D. 2000. Determining social rank in ungulates: a comparison of aggressive interactions recorded at a bait site and under natural conditions. *Ethology*, 106, 945-955.
- CREEL, S. R.; MONTFORT, S. L.; WILDT, D. E. & WASER, P. M. 1991. Spontaneous lactations an adaptative result of pseudopregnancy. *Nature*, 351, 660-662.
- CROOK, J. H.; ELLIS, J. E. & GOSS-CUSTARD, J. D. 1976. Mammalian social systems: structure and function. *Animal Behaviour*, 24, 261-274.
- DE RUITER, J. R. & GEFFEN, E. 1998. Relatedness of matriline, dispersing males and social groups in long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *Proceedings of the Royal Society London, Series B*, 265, 79-87.
- DÍAZ, G. A. C. 1978. Social behavior of the collared peccary (*Tayassu tajacu*) in captivity. *CIEBA*, 22, 73-126.
- DOWLING, T. E.; MORITZ, C.; PALMER, J. D. & RIESENBERG, L. H. 1996. Nucleic acids III: analysis of fragments and restriction sites (Capítulo 8). In:

Molecular Systematics (Ed. by Hillis, D. M.; Moritz, C. & Mable, B). K. Sinauer Associates, Inc.: Sunderland, Massachusetts USA.

- EKVALL, K. 1998. Effects of social organization, age and aggressive behaviour on allosuckling in wild fallow deer. *Animal Behaviour*, *56*, 695-703.
- ELLEGREN, H.; CHOWDHARY, B. P.; FREDHOLM, M.; HOYHEIM, B.; JOHANSSON, M.; BRAUNER NIELSEN, P. B.; THOMSEN, P. D. & ANDERSSON, L. 1994. A physically anchored linkage map of pig chromosome 1 uncovers sex- and position-specific recombination rates. *Genomics*, *24*, 342-350.
- ELLEGREN, H.; PRIMMER, C. R. & SHELDON, B. C. 1995. Microsatellite evolution: directionality or bias in locus selection? *Nature Genetics*, *11*, 360-362.
- ELLEGREN, H.; MOORE, S.; ROBINSON, N.; BYRNE, K.; WARD, W. & SHELDON, B. C. 1997. Microsatellite evolution – a reciprocal study of repeat lengths at homologous loci in cattle and sheep. *Molecular Biology and Evolution*, *14*, 854-860.
- ENDERS, R.K. 1930. Notes on some mammals from Barro Colorado Island, Canal Zone. *Journal of Mammalogy*. *11*, 280 - 292.
- ENGEL, S. R.; LINN, R. A.; TAYLOR, J. F. & DAVIS, S. K. 1996. Conservation of microsatellite loci across species of artiodactyls: implications for populations studies. *Journal of Mammalogy*, *77*, 504-518.
- FLAGSTAD, O. OLSAKER, I. & ROED, K. H. 1999. The use heterologous primers for analyzing microsatellite variation in hartebeest *Alcelaphus buselaphus*. *Hereditas*, *130*, 337-340.
- FOURNIER, F. & FEST-BIANCHET, M. 1995. Social dominance in adult female mountain goats. *Animal Behaviour*, *49*, 1449-1459.
- FREDHOLM, M.; WINTERO, A.; CHRISTENSEN, K.; KRISTENSEN, B.; BRAUER, N. P.; DAVIES, W. & ARCHIBALD, A. 1993. Characterization of 24

- porcine (dA-dC)_n - (dT-dG)_n microsatellites: genotyping of unrelated animals from four breeds and linkage studies. *Mammalian Genome*, 4, 187-192.
- GABOR, T. M.; HELLGREN, E.C.; VAN DEN BUSSCHE, R. A. & SILVY, N. J. 1999. Demography, socialspatial behaviour and genetics of feral pigs (*Sus scrofa*) in semi-arid environment. *Journal of Zoology*, 247, 311-322.
- GALLAGHER, J. F.; VARNER, L. W. & GRANT, W. E. 1984. Nutrition of the collared peccary in South Texas. *Journal of Wildlife Management*, 48, 749-761.
- GAUR, A.; SINGH, A.; ARUNABALA, V.; UMAPATHY, G.; SHAILAJA, K. & SINGH, L. 2003. Development and characterization of 10 novel microsatellite markers from Chital deer (*Cervus axis*) and their cross-amplification in other related species. *Molecular Ecology Notes*, 3, 607-609.
- GAUTHERAUX JR., S. A. 1981. Behavioral dominance from an ecological perspective. *The Behavioral and Brain Sciences*, 4, 441.
- GEMMELL, N. J. 2003. Kins selection may influence fostering behaviour in Antarctic fur seals (*Arctocephalus gazella*). *Proceedings of the Royal Society London, Series B*, 270, 2033-2037.
- GERLOFF, U.; HARTUNG, B.; FRUTH, B.; HOFMANN, G. & TAUTZ, D. 1999. Intracommunity relationships, dispersal pattern and paternity success in a wild living community of bonobos (*Pan paniscus*) determined from DNA analysis of faecal samples. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 266, 1189-1195.
- GOLDSTEIN, D. B. & POLLOCK, D. D. 1997. Launching microsatellite: a review of mutation processes and methods of phylogenetic inference. *Journal of Heredity*, 88, 335-342.
- GONELA, A. 2003. *Aplicação de marcadores microssatélites de Sus scrofa domestica na caracterização genética de populações de Sus scrofa sp (porco-Monteiro) e Tayassu pecari (queixada)*. Tese de Doutorado, Faculdade de Medicina de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo.

- GONGORA, J.; CHEN, Y.; BERNAL, J. E.; NICHOLAS, F. W. & MORAN, C. 2002. Interspecific amplification of peccary microsatellite markers using porcine primers. *Animal Genetics*, 33, 312-314.
- GOODMAN, S. J.; BARTON, N. H.; SWANSON, G.; ABERNETHY, K. & PEMBERTON, J. M. 1999. Introgression through rare hybridization: a genetic study of a hybrid zone between red and sika deer (Genus *Cervus*) in Argyll, Scotland. *Genetics*, 152, 355-371.
- HAMILTON, W. D. 1964. The genetical evolution of social behaviour. *Journal of Theoretical Biology*, 7, 1-16, 17-52.
- HANNON, P. G.; DOWDELL, D. M.; LOCHMILLER, R. L. & GRANT, W. E. 1991. Dorsal-gland activity in peccaries at various physiological states. *Journal of Mammalogy*, 72, 825-827.
- HARDY, O. J. & VEKEMANS, X. 2002. SPAGeDi: a versatile computer program to analyze spatial genetic structure at the individual or population levels. *Molecular Ecology Notes*, 2, 618-620.
- HARTCOURT, A. H. & STEWART, K. J. 1981. Gorilla male relationships: can differences during immaturity lead to contrasting reproductive tactics in adulthood? *Animal Behaviour*, 29, 206-210.
- HASS, C. C. & JENNI, D. A. 1991. Structure and ontogeny of dominance relationships among bighorn rams. *Canadian Journal of Zoology*, 69, 471-476.
- HAYES, L. D. 2000. To nest communally or not to nest communally: a review of rodent communal nesting and nursing. *Animal Behaviour*, 59, 677-688.
- HELLGREN, E. C.; SYNATZSKE, D. R.; OLDENBURG, P. W. & GUTHERY, F. S. 1995. Demography of collared peccary population in South Texas. *Journal of Wildlife Management*, 59, 153-163.
- HEMELRIJK, C. K. 1990a. A matrix partial correlation test used in investigations of reciprocity and other social interaction patterns at a group level. *Journal of Theoretical Biology*, 143, 405-420.

- HEMELRIJK, C. K. 1990b. Models of, and tests for, reciprocity, unidirectional and other social interaction patterns at a group level. *Animal Behavior*, 39, 1013-1029.
- HILLIS, D. M.; MABLE, B. K.; LARSON, A.; DAVIS, S. K. & ZIMMER, E. A. 1996. Nucleic acids IV: sequencing and cloning (capítulo 9). In: *Molecular Systematics* (Ed. by Hillis, D. M.; Moritz, C. & Mable, B. K.). Sinauer Associates, Inc.: Sunderland, Massachusetts USA.
- HINDE, R. A. 1983. *Primate social relationships*. London: Blackwell Scientific Publications.
- HINDE, R. A. & DATTA, S. 1981. Dominance: an intervening variable. *The Behavioral and Brain Sciences*, 4, 442.
- HOLMES, W. G. 1995. The ontogeny of littermate preferences in juvenile golden-mantled ground squirrels: effects of rearing and relatedness. *Animal Behaviour*, 50, 309-322.
- HOOGLAND J. L.; TAMARIN, R. H. & LEVY, C. K. 1989. Communal nursing in prairie dogs. *Behavior Ecology and Sociobiology*, 24, 91-95.
- HUGUES, C. 1998. Integrating molecular techniques with field methods in studies of social behavior: a revolution results. *Ecology*, 79, 383-399.
- IZAR, P. 1994. *Análise da estrutura social de um grupo de macacos-prego (Cebus apella) em condições de semi-cativeiro*. Dissertação de Mestrado, Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo.
- IZAR, P.; JAPYASSÚ, H. F. & ALBERTS, C. C. 2005. Métodos da Teoria dos Grafos para Análise Quantitativa do Comportamento. In: *Etologia: Uma Perspectiva Histórica e Tendências Contemporâneas*. (Ed. by Garcia, A.; Tokumaru, R. S.; Borloti, E. B.). pp. 249-258. Vitória: Multiplicidade.
- IZAR, P.; FERREIRA, R. G. & SATO, T. 2006. Describing the organization of dominance relationships by dominance directed tree method. *American Journal of Primatology*, 68, 189-207.

- JASON, C. H. 1985. Aggressive competition and individual food consumption in wild brown capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 18, 125-138.
- JUDAS, J. & HENRY, O. 1999. Seasonal variation of home range of collared peccary in tropical rain forests of French Guiana. *Journal of Wildlife Management*, 63, 546-555.
- KERTH, G.; MAYER, F. & KÖNIG, B. 2000. Mitochondrial DNA (mtDNA) reveals that female Bechstein's bats live in closed societies. *Molecular Ecology*, 9, 793-800.
- KEUROGHLIAN, A.; EATON, D. P. & LONGLAND, W. S. 2004. Area use by white-lipped and collared peccaries (*Tayassu pecari* and *Tayassu tajacu*) in a tropical forest fragment. *Biological Conservation*, 120, 411-425.
- KILTIE, R. A. & TERBORGH, J. 1983. Observations on the behavior of rainforest peccaries in Peru: why white-lipped peccaries form herds. *Zeit Tierpsychology*, 62, 241-255.
- KÖNIG, B. 1994. Fitness effects of communal rearing in house mice: the role of relatedness versus familiarity. *Animal Behaviour*, 48, 1449-1457.
- LANDETE-CASTILLEJOS, T.; GARCÍA, A.; GARDE, J. & GALLEGO, L. 2000. Milk intake and production curves and allosuckling in captive Iberian red deer, *Cervus elaphus hispanicus*. *Animal Behaviour*, 60, 679-687.
- LAUNHARDT, K.; EPPLEN, C.; EPPLEN, J. T. & WINKLER, P. 1998. Amplification of microstellites adapted from human systems in faecal DNA of wild Hanuman langurs (*Presbytis entellus*). *Electrophoresis*, 19, 1356-1361.
- LEE, P. C. 1987. Allomothering among African elephants. *Animal Behaviour*, 35, 278-291.
- LOWDEN, S.; FINLAYSON, H. A.; MACDONALD, A. A.; DOWNING, A. C.; GOODMAN, S. J.; LEUS, K.; KASPE, L.; WAHYUNI, E. & ARCHIBALD, A.

- L. 2002. Application of *Sus scrofa* microsatellite markers to wild suiformes. *Conservation Genetics*, 3, 347-350.
- LYNCH, M & RITLAND, K. 1999. Estimation of pairwise relatedness with molecular markers. *Genetics*, 152, 1753-1766.
- MACDONALD, D. B. & POTT, W. K. 1994. Cooperative display and relatedness among males in a lek-mating bird. *Science*, 266, 1030-1032.
- MACDONALD, D. W. 1981. Dwindling resources and the social behaviour of capybaras, (*Hydrochoeris hydrochaeris*) (Mammalia). *Journal of Zoology*, 194, 371-391.
- MARTIN, P. & CARO, T. M. 1985. On the functions of play and its role in behavioral development. *Advances in the Study of Behaviour*, 15, 59-103.
- MATIOLI, S. R. & PASSOS-BUENO, M. R. S. 2001. Métodos baseados em PCR para análise de polimorfismos de ácidos nucléicos. In: *Biologia molecular e evolução* (Ed. by S. R. Matioli), pp. 153-161. Ribeirão Preto: Holos, Editora.
- MAYER, J. J. & BRANDT, P. N. 1982. Identity, distribution, and natural history of the peccaries, Tayassuidae. In: *Mammalian biology in South America* (Ed. by M. A. Maies & H. H. Genoway), pp.433-455. Linesville: Pymatuning Laboratory of Ecology, University of Pittsburgh.
- MCCRACKEN, G. F. 1984. Communal nursing in Mexican free-tailed bat maternity colonies. *Science*, 223, 1090-1091.
- MCCRACKEN, G. F. & GUSTIN, M. K. 1991. Nursing behavior in Mexican free-tailed bat maternity colonies. *Ethology*, 89, 305-321.
- MICHI, K. M. P. 1999. *Estrutura social da capivara (Hydrochaeris hydrochaeris, Rodentia: caviomorpha) revelada pelas relações espaciais*. Dissertação de Mestrado, Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo.
- MOLLER, L. M.; BEHEREGARAY, L. B.; HARCOURT, R. G. & KRUTZEN, M. 2001. Alliance membership and kinship in wild male bottlenose dolphins

- (*Tursiops aduncus*) of southeastern Australia. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, 268, 1941-1947.
- MORIN, P. A.; WALLIS, J.; MOORE, J. J. & WOODRUFF, D. S. 1994a. Paternity exclusion in a community of wild chimpanzees using hypervariable simple sequence repeats. *Molecular Ecology*, 3, 469-478.
- MORIN, P. A.; MOORE, J. J.; CHAKRABORTY, R.; LI, J.; GOODALL, J. & WOODRUFF, D. S. 1994b. Kin selection, social structure, gene flow and the evolution of chimpanzees. *Science*, 265, 1193-1201.
- MURPHEY, R. M.; PENEDO, M. C. T.; PARANHOS DA COSTA, M. J. R.; SILVA, R. G.; SOUZA, R. C. 1993. Microsatellite DNA analysis in testing relationships between kinship and communal nursing in water-buffalo (*Bubalus bubalis*) *Behavior Genetics*, 23, 559-559.
- MURPHEY, R. M.; PARANHOS DA COSTA, M. J. R.; SILVA, R. G.; SOUZA, R. C. 1995. Allonursing in river buffalo (*Bubalus bubalis*): Nepotism, incompetence, or thievery? *Animal Behaviour*, 49, 1611-1616.
- NEAL, B. J. 1959. A contribution on the life history of the collared peccary in Arizona. *American Midland Naturalist*, 61, 177-190.
- NOGUEIRA, S. S. da C. 1997. *Manejo reprodutivo da capivara (Hydrochaeris hydrochaeris L. 1766) sob sistema intensivo de criação*. Tese de Doutorado, Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo.
- NOGUEIRA-FILHO, S. L. G. 1990. *Estudos da digestibilidade de nutrientes em caitetus (Tayassu tajacu (L.) Wetzel, 1977) adultos submetidos a dietas com níveis crescentes de alimentos volumosos*. Dissertação de Mestrado, Escola Superior de Agricultura 'Luiz de Queiroz', Universidade de São Paulo, Piracicaba, SP.
- NOGUEIRA-FILHO, S. L. G. 1997. *A organização social de queixadas (Tayassu pecari Link 1814) e caititus (Tayassu tajacu Wetzel 1977) em cativeiro*. Tese de Doutorado, Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo.

- NOGUEIRA-FILHO, S. L. G. & LAVORENTI, A. 1995. Manejo de caititu e queixada em cativeiro. *Ciência Hoje*, 19, 3-7.
- OLDENBURG, P.W.; ETTESTAD, P. J.; GRANT, W. E. & DAVIS, E. D. 1985. Size, overlap, and temporal shifts of the collared peccary herd territories in South Texas. *Journal of Mammalogy*, 66, 378-380.
- PACKARD, J. M.; BABBITT, K. J.; FRANCKEK, K. M. & PIERCE, P. M. 1991. Sexual competition in captive collared peccaries (*Tayassu tajacu*). *Applied Animal Behaviour Science*, 29, 319-326.
- PACKER, C.; LEWIS, S. & PUSEY, A. 1992. A comparative analysis of non-offspring nursing. *Animal Behaviour*, 43, 265-281.
- PARKER, P. G.; SNOW, A. A.; SCHUG, M. D.; BOOTON, G.C. & FUERST, P. A. 1998. What molecules can tell us about populations: choosing and using a molecular marker. *Ecology*, 79, 361-382.
- POOLE, T. B. 1985. *Social behaviour in mammals*. Blackie, Glasgow.
- PRIM, R. C. 1957. Shortest connection networks and some generalizations. *Bell Systems Technical Journal*, 36, 1389-1401.
- PUSEY, A. E. & PACKER, C. 1994. Non-offspring nursing in social carnivores: minimizing the costs. *Behavioral Ecology*, 5, 362-374.
- QUELLER, D. C. & GOODNIGHT, K. F. 1989. Estimating relatedness using genetic markers. *Evolution*, 43, 258-275.
- QUELLER, D. C.; STRASSMANN, J. E. & HUGHES, C. R. 1993. Microsatellites and kinship. *Trends in Ecology & Evolution*, 8, 285-288.
- RADESPIEL, U.; LUTERMANN, H.; SCHMELTING, B; BRUFORD, M.W. & ZIMMERMANN, E. 2003. Patterns and dynamics of sex-biased dispersal in nocturnal primate, the grey mouse lemur, *Microcebus murinus*. *Animal Behaviour*, 65, 709-719.

- RALLS, K.; PILGRIM, K. L.; WHITE, P. J.; PAXINOS, E. E.; SCHWARTZ, M. K. & FLEISCHER, R. C. 2001. Kinship, social relationships, and den sharing in kit foxes. *Journal of Mammalogy*, 82, 858-866.
- RAYMOND, M. & ROUSSET, F. 1995. Population genetics software for exact tests and ecumenicism. *Journal of Heredity*, 86, 248-249.
- REITER, J.; STINSON, N. L. & LE BOEUF, B. J. 1978. Northern elephant seal development: the transition from weaning to nutritional independence. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 3, 337-367.
- ROBIC, A.; DALENS, M.; WOLOSZYN, N.; MILAN, D.; RIQUET, J. & GELLIN, J. 1994. Isolation of 28 new porcine microsatellites revealing polymorphism. *Mammalian Genome*, 5, 580-583
- ROBINSON, J. G. & EISENBERG, J. F. 1985. Group size and foraging habits of the collared peccary (*Tayassu tajacu*). *Journal of Mammalogy*, 66, 153-155.
- ROHRER, G.A; ALEXANDER, L. J.; KEELE, J.W.; SMITH, T. P. & BEATTIE, C. W. 1994. A microsatellite linkage map of the porcine genome. *Genetics*, 136, 231-245.
- ROHRER, G.A; ALEXANDER, L. J.; HU, Z.; SMITH, T. P.; KEELE, J.W. & BEATTIE, C. W. 1996. A comprehensive map of the porcine genome. *Genome Research*, 6, 371-391.
- ROULIN, A. 2002. Why do lactating females nurse alien offspring? A review of hypotheses and empirical evidence. *Animal Behaviour*, 63, 201-208.
- ROWELL, T. E. 1974. The concept of social dominance. *Behavioral Biology*, 11, 31-154.
- SCHWEINSBURG, R. E. 1971. Home range, movements and herd integrity of the collared peccary. *Journal of Wildlife Management*, 35, 455-460.

- SHARPE, L. L.; CLUTTON-BROCK, T. H.; BROTHERTON, P. N. M.; CAMERON, E. Z. & CHERRY, M. I. 2002. Experimental provisioning increases play in free-ranging meerkats. *Animal Behaviour*, 64, 113-121.
- SETZ, E. F. Z. 1991. Métodos de quantificação de comportamento de primatas em estudos de campo. In: *A primatologia no Brasil-3* (Ed. by A. B. Rylands & A. T. Bernardes), pp.411-435. Brasília: Sociedade de Brasileira de Primatologia.
- SLATE, J.; COLTMAN, D. W.; GOODMAN, S. J.; MACLEAN, I. PEMBERTON, J. M. & WILLIAMS, J. L. 1998. Bovine microsatellite loci are highly conserved in red deer (*Cervus elaphus*), sika deer (*Cervus nippon*) and Soay sheep (*Ovis aries*). *Animal Genetics*, 29, 307-315.
- SMITH, N. S. & SOWLS, L. K. 1975. Fetal development of the collared peccary. *Journal of Mammalogy*, 56, 619-625.
- SOLÉ-CAVA, A. M. 2001. Biodiversidade molecular e genética da conservação. In: *Biologia molecular e evolução* (Ed. by S. R. Matioli), pp. 172-192. Ribeirão Preto: Holos, Editora.
- SOWLS, L. K. 1984. *The peccaries*. Tucson, Arizona: The University of Arizona Press.
- STALLINGS, R. L.; FORD, A. F.; NELSON, D.; TORNEY, D. C.; HILDEBRAND, C. E. & MOYZIS, R. K. 1991. Evolution and distribution of (GT)_n repetitive sequences in mammalian genomes. *Genomics*, 10, 807-815.
- SUN, H. S. & KIRKPATRICK, B. W. 1996. Exploiting dinucleotide microsatellites conserved among mammalian species. *Mammalian Genome*, 7, 128-132.
- SUNOBE, T. & MUNEHARA, H. 2003. Mating system and kin relationship between adults and Young in the Shell-brooding cichlid fish *Neolamprologus meeli* in Lake Tanganyika. *Journal of Ethology*, 21, 87-92.
- TABER, A. B.; DONCASTER, C. P.; NERIS, N. N. & COLMAN, F. H. 1994. Ranging behavior and activity patterns of two sympatric peccaries, *Catagonus wagneri* and *Tayassu tajacu*, in Paraguayan Chaco. *Mammalia*, 58, 61-71.

- TAKAMATSU, A.T.; TOKUMARU, R. S. & ADES, C. 2003. Allosuckling in guinea pigs (*Cavia porcellus*). *Revista de Etologia, Suplemento*, Contributions to the XXVIII International Ethological Conference, 5, 203-203.
- TRONICK, E. Z.; MORELLI, G. A. & WINN, S. 1987. Multiple caretaking of Efe (pygmy) infants. *American Anthropologist*, 89, 96-106.
- VALSECHI, E.; HALE, P.; CORKERON, P. & AMOS, W. 2002. Social structure in migrating humpback whales (*Megaptera novaeangliae*). *Molecular Ecology*, 11, 507-518.
- VAN KREVELD, D. 1970. A selective review of dominance-subordination relations in animal. *Genetics Psychology Monographs*, 81, 143-173.
- VAN OOSTERHOUT, C.; HUTCHINSON, W. F.; WILLS, D. P. M. & SHIPLEY, P. 2004. Micro-Checker: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. *Molecular Ecology Notes*, 4, 535-538.
- VEIBERG, V.; LOE, L. E.; MYSTERUD, A.; LANGVATN, R. & STENSETH, N. C. 2004. Social rank, feeding and winter weight loss in red deer: any evidence of interference competition? *Oecologia*, 138, 135-142.
- WALTERS, J. R. 1981. Inferring kinship from behaviour: maternity determinations in yellow babbons. *Animal Behaviour*, 29, 126-136.
- WANG, J. 2002. An estimator for pairwise relatedness using molecular markers. *Genetics*, 160, 1203-1215.
- WIDDIG, A.; NÜMBERG, P.; KRAWCZAK, M.; STREICH, W. J. & BERCOVITCH, F. B. 2001. Paternal relatedness and age proximity regulate social relationships among adult female rhesus macaques. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98 (24), 13.769-13.773.
- WILBER, J. P.; HANNON, P. G. & GRANT, W. E. 1991. Effects of seasonally varying diet quality on collared peccary population dynamics – a simulation study. *Ecological Modelling*, 53, 109-129.

- WILKINSON, G. S. 1992. Communal nursing in the evening bat, *Nycticeius humeralis*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 31, 225-235.
- WILKINSON, G. S. & BAKER, A. E. M. 1988. Communal nesting among genetically similar house mice. *Ethology*, 77, 103-114.
- WRANGHAM, R. W. 1983. Social relationships in comparative perspective. In, R. A. Hinde, Primate social relationships, pp. 325 – 334....

GLOSSÁRIO

Alelos. Formas alternativas de um gene para um determinado *loco*.

Eletroforese. Migração de substâncias eletricamente carregada movidas pela ação de um campo elétrico.

Em tandem. Conjunto de unidades alinhadas, uma atrás da outra.

Genoma. O conjunto de genes de um organismo.

Heterozigossidade. Proporção de *heterozigotos* esperada em uma amostra populacional estimada a partir das frequências gênicas observadas na amostra.

Heterozigoto. Que possui um *loco* com dois alelos diferentes.

Homozigoto. Que possui um *loco* com dois alelos iguais.

Loco. Posição de um gene no cromossomo.

Microssatélite. Sequência de DNA que consiste em repetições de sequências muito curtas (2 a 10 *nucleotídeos*).

Nucleotídeos. Molécula composta por uma base nitrogenada, um açúcar e um grupo fosfato.

Oligonucleotídeo. Polímero de nucleotídeos de cadeia curta.

Polimorfismo. Propriedade de um *loco* em uma população onde há dois ou mais alelos segregando, cujas frequências são superiores a 1 ou 5%.

Primer (I). Oligonucleotídeo que inicia uma reação de polimerização a partir de sua hibridação com a cadeia molde à qual é complementar.

Fonte: Matioli, S. R. (ed.) 2001. *Biologia Molecular e Evolução*. Ribeirão Preto: Holos Editora.