UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

RODRIGO FERNANDO MORO-RIOS

COMPORTAMENTO SOCIAL DO MICO-LEÃO DE CARA-PRETA, *Leontopithecus caissara* Lorini & Persson 1990, NO PARQUE NACIONAL DO SUPERAGÜI, GUARAQUEÇABA, PARANÁ, BRASIL

CURITIBA

2009

Livros Grátis

http://www.livrosgratis.com.br

Milhares de livros grátis para download.

RODRIGO FERNANDO MORO-RIOS

COMPORTAMENTO SOCIAL DO MICO-LEÃO DE CARA-PRETA, *Leontopithecus caissara* Lorini & Persson 1990, NO PARQUE NACIONAL DO SUPERAGÜI, GUARAQUEÇABA, PARANÁ, BRASIL

Dissertação apresentada Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas – Zoologia, Setor de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Paraná, como requisito parcial à obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas área de concentração Zoologia. Orientador: Nome do Orientador

Orientador: Prof. Dr. Fernando de Camargo Passos

CURITIBA

2009

“Earth is a laboratory wherein Nature has laid before us the results of countless experiments. She speaks to us; now let us listen.”

Edward O. Wilson

Dedicada à minha namorada e amiga Luana C. Munster e ao grande amigo e inestimável parceiro de campo José E. Silva-Pereira

Agradecimentos

Ao CNPq pela bolsa cedida.

Ao Lion Tamarin Brazilian Fund pelo apoio financeiro.

Ao Instituto Chico Mendes pelo apoio logístico.

Ao meu orientador Fernando C. Passos.

Aos professores do Programa de Pós-Graduação em Zoologia UFPR, em especial aos professores Emygdio L. A. Monteiro-Filho e Walter A. P. Boeger, cuja influência sobre minha forma de pensar zoologia foi notável.

Aos grandes parceiros de campo e amigos José E. Silva-Pereira, Fernando Barriento e Gabriela Ludwig.

Ao meu amigo mais crítico Lucas M. Aguiar, cujo incentivo e as sugestões ajudaram na construção desse trabalho.

À toda equipe do Laboratório de Biodiversidade Conservação e Ecologia de Animais Silvestres: João, Diego, Kauê, Polly, Nathália, Cibelle, Mellek, Josias e Alcides pelo apoio e interesse.

À toda a equipe do Parque Nacional do Superagüi em especial aos chefes do Parque, Selma Ribeiro e Marcelo Bresolin, pela autorização para trabalhar na Unidade de Conservação e aos funcionários do Parque: Gerusa, Marga, Herundino, Roberto, Jacó e Marcelo.

Aos moradores de Superagüi, em especial Carlos, Carlinhos, Dona Rosa, Laurentino, "Caçula", "Nico" e João Bento pelas conversas enriquecedoras e pela sua receptividade.

Aos meus colegas de mestrado, profissão e lazer em especial Alexandre Kassuga, Jonas Leite, Carolina Loch e Letícia Zagonel.

À família, pai, mãe, Gustavo e Camila, pelo apoio incondicional.

À minha namorada Luana C. Munster por todo carinho e por tudo que fez por mim e pelo meu trabalho.

Aos micos-leões da cara-preta Cotoco, Canelada, Adulto Adulto, Peá e Pepe pela paciência e por todos os momentos de aprendizado e deslumbramento que me proporcionaram.

Sumário

Agradecimentos.....VI

Lista de Figuras.....IX

Lista de Tabelas.....XII

Resumo.....1

Abstract.....3

1 Prefácio.....5

2 Os Micos-Leões.....9

3 Área de Estudo.....12

4 Materiais e Métodos

4.1 *Captura e Habituação*.....14

4.2 *Coleta de dados*.....16

5 Referências Bibliográficas.....17

Capítulo 1: Conflito, agonismo em um grupo de primatas cooperativos.

1 Introdução.....24

2 Métodos

2.1 Coleta dos Dados.....27

2.2 Análise dos Dados.....28

3 Resultados

3.1 *Perfil individual das interações agonísticas e dominância*.....30

3.2 *Contexto das interações agonísticas*.....34

3.3 *Relações de agonismo e o período reprodutivo*.....36

3.4 *Marcações de cheiro*.....37

3.5 *Relacionamentos espaciais*.....38

3.6 *Relações entre agonismo, marcação e proximidade*.....45

4 Discussão.....47

5 Referências Bibliográficas.....53

Capítulo 2: Interações de catação e as relações de troca, reciprocidade e tolerância em um primata cooperativo.

1 Introdução.....59

2 Métodos

2.1 Coleta dos Dados.....62

2.2 Análise dos Dados.....63

3 Resultados

3.1 *Características individuais e reciprocidade*.....64

3.2 *Relacionamentos de catação*.....66

3.3 *Relacionamentos de catação e período reprodutivo*.....67

3.4 *Catação, agonismo, cuidado da prole e proximidade*.....70

4 Discussão.....75

5 Referências Bibliográficas.....79

Conclusão.....83

Lista de Figuras

Figura 1. Distribuição histórica (área mais clara) e atual (área mais escura) das espécies do gênero *Leontopithecus*.....12

Figura 2. Imagem de satélite mostrando a área de estudo. A área rosada é a região urbana do município de Guaraqueçaba e o ponto rosa indica a localização da área de vida do grupo estudado.....14

Figura 3. Macho adulto do grupo de estudo utilizando o rádio-transmissor.....15

Capítulo 1: Conflito, agonismo e relacionamentos espaciais em um grupo de micos-leões-de-cara-preta.

Figura 1. Número de interações agonísticas em cada classe entre MAI e FA, MAI e MAII e entre FA e os juvenis.....30

Figura 2. Sociograma indicando as relações de agonismo entre os indivíduos de um grupo de *L. caissara*.....31

Figura 3. Número de interações agonísticas do tipo investida observadas e esperadas.....31

Figura 4. Número de interações agonísticas do tipo luta observadas e esperadas.....32

Figura 5. Número de interações agonísticas do tipo perseguição observadas e esperadas.....32

Figura 6. Número de interações agonísticas efetuadas e recebidas por cada um dos indivíduos de um grupo de *L. caissara*.....33

Figura 7. Contexto no qual foram realizadas as interações agoníticas em um grupo de *L. caissara*.....34

Figura 8. Freqüência observada e esperada do contexto das interações agonísticas de MAI sobre FA, MAI sobre MAII e FA sobre os juvenis.....35

Figura 9. Taxa de agonismo (Eventos/Horas de observação) de MAI sobre o MAII e de FA sobre os juvenis ao longo dos períodos reprodutivos.....37

Figura 10. Taxa de realização (Evento/Horas de observação) de marcações em um grupo de *L. caissara* de acordo com o período reprodutivo.....38

Figura 11. Taxa de proximidade (Registros/Horas em observação) entre FA e MAI, FA e MAII e FA e juvenis de acordo com o período reprodutivo.....41

Figura 12. Taxa de proximidade (Registros/Horas em observação) entre MAI e a FA, entre MAI e MAII e entre MAI e os juvenis de acordo com o período reprodutivo.....43

Figura 13. Taxa de proximidade (Registros/Horas em observação) entre MAII e a FA, entre MAII e o MAI e entre o MAII e os juvenis de acordo com o período reprodutivo.....44

Figura 14. Correlação entre a taxa de proximidade (registros em proximidade/hora) de FA com MAI e o número de registros de agonismo de MAI sobre FA.....45

Figura 15. Correlação entre a taxa de proximidade de FA com MAII e o número de interações agonísticas de MAI sobre o MAII.....46

Figura 16. Correlação entre o número de marcações efetuadas por FA e o número de interações agonísticas de MAI sobre o MAII.....46

Figura 17. Correlação entre o número de marcações efetuadas por FA e a distância média entre MAII e FA.....47

Capítulo 2: Interações de catação e as relações de troca, reciprocidade e tolerância em um primata cooperativo.

Figura 1. Número total de interações de catação nas quais cada indivíduo de um grupo de *L. caissara* do grupo esteve envolvido.....64

Figura 2. Número de catações em que cada indivíduo de um grupo de *L. caissara* atuou como executor (barras claras) ou como receptor (barras escuras) da interação.....65

Figura 3. Número de catações iniciadas e número de interações recíprocas em que cada indivíduo adulto de um grupo de *L. caissara* esteve envolvido.....66

Figura 4. Sociograma indicando as relações de catação entre os indivíduos de um grupo de *L. caissara*.....67

Figura 5. Taxa média de catação entre as díades em um grupo de *L. caissara* de acordo com o período reprodutivo.....68

Figura 6. Correlação negativa entre o número de catações e o número de interações agonísticas a cada período reprodutivo.....71

Figura 7. Correlação positiva entre o número de interações de catação e o número de interações de transferência de alimentos ao longo dos períodos reprodutivos.....72

Figura 8. Correlação entre o número total de catações entre as díades e o número de registros em proximidade dos indivíduos que as compunham.....72

Figura 9. Correlação entre o número de catações entre os adultos e o número de registros em proximidade dos mesmos a cada período reprodutivo.....73

Figura 10. Correlação entre o número de catações entre os adultos e a distância média entre os mesmos a cada período reprodutivo.....74

Figura 11. Correlação entre taxa de catações (eventos/horas de observação) efetuadas pelo MAII e a distância média deste para outros indivíduos a cada período reprodutivo.....74

Lista de Tabelas

Capítulo 1: Conflito, agonismo e relacionamentos espaciais em um grupo de micos-leões-de-cara-preta.

Tabela I. Distância média (em metros) entre os indivíduos de um grupo de *L. caissara* quando em proximidade.....40

Tabela II. Registros em proximidade entre os indivíduos de um grupo de *L. caissara*.....40

Capítulo 2: Interações de catação e as relações de troca, reciprocidade e tolerância em um primata cooperativo.

Tabela I. Taxas de catações efetuadas por FA de acordo com o período reprodutivo.....69

Tabela II. Taxas de catações efetuadas por MAI de acordo com o período reprodutivo.....70

Tabela III. Taxas de catações efetuadas por MAII de acordo com o período reprodutivo.....70

Resumo

Mesmo sendo a cooperação a base das sociedades dos calitriquídeos, relacionamentos de conflito podem surgir devido à competição e à distintos interesses individuais. O objetivo desse trabalho foi revelar a estrutura social e o sistema de acasalamento de um grupo de *Leontopithecus caissara*, testando a existência de estratégias comportamentais utilizadas pelos indivíduos em seus relacionamentos sociais. Um grupo de *L. caissara* (uma fêmea adulta, dois machos adultos e dois juvenis) foi acompanhado (257 horas) no Parque Nacional do Superagüi, com coleta de dados pelos métodos "todas as ocorrências" e "varredura instantânea". O período de observação foi subdividido em quatro períodos relacionados ao estágio reprodutivo da fêmea (Pré-Estro, Estro, Início e Meio de Gravidez). Foram observadas cópulas no Estro e no Meio de Gravidez. De acordo com a observação destas e do cuidado da prole, o sistema de acasalamento era monogâmico e cooperativo. Em geral, episódios agonísticos foram de baixa intensidade, a exceção daqueles entre a fêmea e os juvenis. A maioria do agonismo ocorreu durante o forrageio por frutos, porém o macho dominante agrediu a fêmea mais freqüentemente nos encontros intergrupais. O macho dominante foi quem atuou como agressor na maioria das ocasiões, agredindo principalmente o macho subordinado e a fêmea. Houve variação na freqüência de agonismo de acordo com a estação reprodutiva. O macho dominante agrediu o subordinado mais frequentemente no Estro e a fêmea agrediu os juvenis principalmente durante o Meio de Gravidez. A maioria das marcações de cheiro foi executada pelo macho dominante nos períodos que precediam períodos de receptividade da fêmea. Relações de proximidade entre os indivíduos do grupo variaram de acordo com sua identidade e com a estação reprodutiva. O macho dominante e a fêmea foram os mais próximos um do outro e sua proximidade aumentou durante o Estro, enquanto a proximidade destes com o macho subordinado diminuiu. A maioria das relações de catação do grupo ocorreram entre a fêmea e os machos. As catações envolvendo a fêmea tiveram caráter recíproco enquanto as catações entre os machos foram principalmente do subordinado para o dominante. Catações ocorreram mais frequentemente nos períodos que precediam os estros da fêmea. Foi observada uma correlação negativa entre catações e agonismo e uma correlação positiva entre catações e transferências de alimento. Houve uma correlação negativa entre as catações e a distância média do macho subordinado para os outros indivíduos. As relações de conflito foram concentradas entre os machos, entre o macho dominante e a fêmea e entre a fêmea e os juvenis. As duas primeiras podem ser relacionadas à monopolização do acesso à fêmea pelo macho dominante e a ultima à

competição entre a fêmea e seus filhotes em um período de grande demanda energética. As marcações podem estar relacionadas à competição entre os machos e a sincronização da atividade sexual do casal reprodutor. As catações podem levar à manutenção da presença dos machos que auxiliarão no cuidado da prole. O macho subordinado possivelmente se utiliza das catações para garantir a tolerância por parte do dominante.
Palavras-Chave: Callitrichidae, Comportamento Animal, Conflito, Afiliação, Catação, Cooperação.

Abstract

Even with cooperation being the basis of calitrichid societies, conflicts can arise due to competition for resourses and different individual interests. The objective of this work was to elucidate the social structure and the mating system of a group of *Leontopithecus caissara*, and then to test the existence of behavioral strategies used by the individuals in their social relationships. A group of *L. caissara* (an adult female, two adult males and two juveniles) was followed (257 observation hours) in the Superagüi National Park. Data collection was done with the methods of *all occurrences sampling* and *scan sampling*. The study period was divided into four smaller periods related to the female's reproductive state (Pre-Estrous, Estrous, Early and Middle Pregnancy). Copulations were observed during the Estrous and on the Middle Pregnancy. According to those observations and to the rearing of youngs, the mating system was monogamous and cooperative. In general, agonistic episodes were of low intensity, except those between the female and juveniles. The majority of the agonism occurred during fruit foraging, however, the dominant male aggressed the female during the intergroup encounters. The dominant male was the individual which acted as the aggressor in most of the occurrences, attacking mainly the subordinate male and the female. There was variation in the agonism frequency according to the reproductive period. The dominant male attacked the subordinate male more frequently during Estrous and the female attacked the juveniles mainly during the Middle Pregnancy. Most of the scent marks were done by the dominant male in the periods that preceded the female receptivity periods. Proximity relationships among individuals varied according to their identity and to the female reproductive status. Dominant male and female were nearest to each other and their proximity increased during the estrous period, while the proximity of them both with the subordinate male decreased in the same period. The grooming relationships were concentrated between the female and the adult males. Grooming involving the female had a reciprocal character whereas the majority of the grooming between the males was directed from the subordinate to the dominant. Grooming occurred more frequently in the periods which preceded the female estrous periods. A negative correlation between grooming and agonism was observed and a positive correlation between grooming and food sharing occurred. There was a negative correlation between grooming and the distance from the subordinate male to the other group individuals. The conflict relationships were most common between the males, between the dominant male and the female and between the female and the juveniles. Male-male conflict can be related to mate guarding by the dominant

male and the later to the competition between the female and her own offsprings in a period of greater energetic expenditure. Scent marking can be related to the non aggressive competition between males and to the synchronization of the sexual activities between the breeding pair. The grooming relationships can led to the maintenance of the presence of adult males whose will help in the care of the offspring. Possibly the subordinate male uses grooming to assure tolerance by the adult male.
Key-Words: Callitrichidae, Animal Behavior, Conflict, Affiliation, Grooming, Cooperation.

1 Prefácio

Os micos-leões são os animais de maiores dimensões corporais dentre os Callitrichidae, pesando até 700 g. Os grupos são pequenos (3 a 11 indivíduos) e de estrutura familiar (Kleiman *et al.* 1988). Apesar de em geral haverem mais de dois indivíduos com maturidade reprodutiva dentro do grupo, a reprodução normalmente é restrita a um casal sendo o restante dos indivíduos do grupo, tanto adultos quanto imaturos, parte de sua prole (Kleiman et al. 1988, Baker *et al.* 2002). Os filhotes mais velhos e o pai são responsáveis por uma grande parte dos cuidados despendidos aos filhotes mais novos. Tal sistema reprodutivo é conhecido como monogâmico e cooperativo (Snyder 1974, Kleiman 1977).

Embora atualmente os menores primatas neotropicais sejam pertencentes à família Callitrichidae, o estudo de sua história evolutiva aponta para a existência de um ancestral comum maior do que as espécies atuais (revisado em Goldizen, 1990). A espécie que provavelmente deu origem a todas as espécies recentes de calítriquideos teria uma massa corporal em torno de 1 kg, adotaria uma estratégia reprodutiva monogâmica, com nascimento de apenas um filhote a cada gestação. A diminuição nas dimensões corporais pode ser considerada um dos padrões emergentes dentro da família Callitrichidae. A minimização da massa corporal teria tornado os animais aptos a incorporar um maior percentual de artrópodos em sua dieta (Clutton-Brock & Harvey 1977). Porém, animais menores teoricamente estariam mais susceptíveis a uma maior pressão seletiva exercida pela predação (Terborgh 1985). Tal predição é suportada por um crescente número de trabalhos indicando a existência de vários táxons que predam espécies de sagüis e micos, dentre eles cobras, aves de rapina e mamíferos carnívoros (Terborgh 1985, Heymann 1987 a, 1987 b, Emmons 1988).

Ante a evidência de uma acrescida mortalidade de indivíduos por predação, é plausível a proposição de que o nascimento de um maior número de filhotes a cada gestação seria de grande valor adaptativo para os calitriquídeos (Goldizen 1990). Além disso, variações sazonais no ambiente tornariam vantajoso o nascimento do maior número possível de filhotes dentro de um curto espaço de tempo no qual a oferta de recursos é mais favorável (Rylands 1996). Dessa forma teria sido fixada uma característica que faz dos Callitrichidae singulares dentre os primatas: o nascimento regular de gêmeos a cada gestação (Goldizen 1990). À exceção de *Callimico* Miranda-Ribeiro, 1912, todos os gêneros da família apresentam a referida característica, o que ocasiona uma alta razão entre o peso da mãe e o peso da prole, estimada entre 0,14 e 0,26 (Garber & Leigh 1997, Goldizen 1987). Uma maior razão entre o peso da mãe e o dos filhotes se correlaciona positivamente com os gastos

energéticos inerentes à realização de cuidados parentais, havendo a proposição de que caso a referida razão seja igual ou superior a 0,2 é improvável que os filhotes consigam se desenvolver recebendo cuidados apenas da mãe. Dessa forma acredita-se que a evolução de um sistema de cuidado cooperativo da prole tenha ocorrido juntamente a do nascimento de gêmeos (Goldizen 1990).

A reprodução dos calítriquideos em vida livre é bastante sazonal enquanto animais de cativeiro são observados reproduzindo ao longo do ano todo. Portanto, é plausível pensar que em decorrência da variação na disponibilidade de recursos de alto retorno energético no ambiente os nascimentos se apresentem concentrados em um período favorável do ano (Rylands 1996). Tanto na natureza quanto em cativeiro as espécies da família exibem picos de atividade sexual poucos dias após o parto (Kleiman et al. 1988). Dessa forma, é comum as fêmeas estarem grávidas durante o cuidado da prole. O aumento do número de indivíduos nascidos a cada estação reprodutiva é claramente vantajoso por aumentar também a chance de que ao menos um filhote daquela estação reprodutiva atinja a idade adulta (Rylands 1996). Porém, os cuidados com a prole se tornam ainda mais extenuantes, fato que se reflete na perda de peso e em alterações comportamentais dos animais que os despendem, como redução no período de forrageio e incremento nos períodos de descanso (Dietz *et al*. 1994, Miller *et al*. 2006). Além do mais, se a criação de gêmeos já se apresentava como uma tarefa extremamente custosa para a fêmea, a realização da mesma durante a gravidez torna a cooperação por parte dos outros indivíduos do grupo ainda mais imprescindível.

A importância da cooperação nas sociedades de calitriquídeos se reflete diretamente na taxa de sobrevivência dos infantes, sendo que grupos com um maior número de ajudantes, ou um maior número total de indivíduos, têm maior chance de que os filhotes sobrevivam até a idade adulta (Goldizen *et al.* 1996, Savage *et al.* 1996, Garber 1997, Heymann & Soini 1999, Snowdon & Cronin 2007). Além disso, há evidências demográficas que apontam para a impossibilidade de um casal solitário ter sucesso na criação de filhotes gêmeos (Terborgh & Goldizen 1985, Savage *et al.* 1996, Goldizen *et al.* 1996). Tal fato abre a porta para o surgimento de estratégias reprodutivas alternativas, como a poliandria cooperativa, na qual machos não aparentados tem a chance de copular, sem definição nítida de hierarquias, e o cuidado da prole é compartilhado por todos (Goldizen 1989, Goldizen *et al.* 1996). Ao ser possível observar grupos monogâmicos, poliândricos, poliginândricos e, menos comumente, poligínicos, os Callitrichidae passaram a ser considerados os primatas de maior flexibilidade quanto a estrutura social e reprodutiva dos grupos (Goldizen *et al.* 1996)

Existem primordialmente três grandes linhas de cooperação: o carregamento dos filhotes, o fornecimento de alimentos e o aumento de proximidade e vigilância (Tardif *et al.* 2008). No gênero *Leontopithecus* Lesson 1840 embora o carregamento da prole seja executado primordialmente pela fêmea nas primeiras semanas de vida dos filhotes, o percentual de carregamento dos mesmos por parte do pai e dos outros indivíduos do grupo aumenta gradativamente após esse período (Kleiman *et al.* 1988, Santos *et al.* 1997). A cooperação é de dimensão tal que em vários gêneros de calitriquídeos os ajudantes e o pai despendem significativamente mais tempo no carregamento da prole do que a mãe (Savage *et al*. 1996; Santos *et al.* 1997, Bales *et al*. 2000).

A transferência de alimentos sólidos para os filhotes se inicia logo nas primeiras semanas de vida, decaindo apenas em torno da quadragésima semana, quando os índices de rejeição aos pedidos de comida por parte dos filhotes atingem seus valores máximos (Brown & Mack 1978, Rapaport & Ruiz-Miranda 2006). São transferidos aos filhotes principalmente artrópodos sendo também comum a transferência de outros itens como frutos de grandes dimensões. A despeito do fato de que transferir alimentos pode garantir que as necessidades nutricionais básicas dos filhotes sejam atendidas, as transferências aparentemente desempenham um papel fundamental também no aprendizado de quais itens alimentares devem ou não ser ingeridos (Rapaport 2006). Além da idade do filhote, as quantidades de alimentos compartilhadas foram demonstradas como dependentes da qualidade da área de vida dos grupos, em termos de abundância de recursos alimentares (Rapaport & Ruiz-Miranda 2006), o que demonstra o ato de compartilhar alimentos como uma atividade potencialmente custosa aos animais (Huck *et al.* 2004).

Alguns fatores podem ser considerados determinantes nos padrões de cooperação e dentre estes estão o número de ajudantes e a idade dos mesmos. Estudos demográficos com o gênero *Saguinus* Hoffmannsegg, 1807, no qual a poliandria cooperativa é bastante comum, apontaram para uma correlação positiva entre o número de ajudantes e o número de filhotes que se desenvolvem com sucesso em cada grupo (Goldizen & Terborgh 1985, Savage *et al.* 1996). Tal fato por si só demonstra o impacto direto do número de ajudantes na manutenção das populações desses animais, porém a presença de ajudantes pode ter um impacto ainda mais profundo na demografia quando se leva em conta a possibilidade da influência indireta de sua presença na sobrevivência dos pais (Bales *et al.* 2000). Há descrições na literatura de que um número maior de ajudantes leva a uma diminuição no tempo investido pelo pai, mas não pela mãe, em cuidados parentais (Santos *et al.* 1997, Bales *et al.* 2000).

A idade dos ajudantes é o outro fator determinante na configuração do perfil da cooperação em um determinado grupo de calitriquídeos. Constam na literatura casos nos quais a idade dos ajudantes é positivamente correlacionada com o tempo dedicado ao carregamento da prole, sendo que indivíduos juvenis raramente transportam os infantes (Bardi *et al*. 2001). Além disso, observações em casais inexperientes de *Saguinus* demonstraram haver nesses casais uma menor taxa de sucesso de criação da prole até a idade adulta, além de serem registrados para esses casais um maior número de quedas dos filhotes (Savage *et al*. 1996). Assim, embora a realização de cuidados sobre a prole alheia seja reconhecidamente custosa, ela possibilita aos ajudantes adquirir experiência suficiente para que seus próprios filhotes tenham maiores possibilidades de sobrevivência no futuro (Savage *et al.* 1996).

Permanecer em seu grupo natal mesmo sem possibilidade de se reproduzir após atingir a maturidade sexual pode ser bastante vantajoso para um indivíduo de diferentes maneiras. Aparentemente as possibilidades reprodutivas fora do grupo são escassas e o comportamento dos casais reprodutores é bastante agressivo para com indivíduos de fora do grupo, dificultando bastante a ocorrência de eventos de imigração (Terborgh & Goldizen 1985, French & Inglett 1989, Baker & Dietz 1996). Além disso a decisão de emigrar pode representar um grande aumento no risco de predação (Goldizen *et al.* 1996, Savage *et al*. 1996). Dessa forma, se torna vantajoso permanecer e ajudar por assim existir a possibilidade de avaliar a disponibilidade de posições reprodutivas nos grupos vizinhos, herdar uma posição reprodutiva e adquirir habilidades de forrageio e cuidado dos infantes (Baker *et al.* 1993, Dietz & Baker 1993, Savage *et al.* 1996, Baker *et al.* 2002).

Além das vantagens diretas a sobrevivência dos indivíduos, a estratégia de permanecer no grupo como indivíduo subordinado e ajudar a criar irmãos ou sobrinhos pode ser uma estratégia evolutivamente estável pelo fato de que ao ajudar o desenvolvimento de indivíduos proximamente relacionados existem ganhos genéticos indiretos através da seleção de parentesco (Garber 1997, Dietz 2004). Outro mecanismo evolutivo que também pode ter sido importante no sucesso da estratégia de ajudante é o altruísmo recíproco. Quando um ajudante atinge a posição de reprodutor o mesmo pode ser ajudado por seus irmãos mais novos, os quais ajudou a criar. Emigrações por duplas de irmãos ou tios e sobrinhos foram ocasionalmente observadas em *L. rosalia* (Linnaeus 1766) (Baker *et al.* 1993, Baker & Dietz 1996) fato qual traz alguma corroboração para a existência de relações de altruísmo recíproco na sociedade desses animais.

Apesar de serem explícitos os benefícios da presença de ajudantes em idade adulta para o casal reprodutor, há também evidências que apontam para custos inerentes à presença desses animais. As fêmeas de *L. rosalia* tendem a ser mais agressivas em relação às suas filhas quando essas se aproximam dos três anos de idade (Baker *et al.* 1993). Nesses casos a competição pelo parceiro reprodutivo pode ser intensa, havendo necessidade de suprimir comportamentalmente a atividade reprodutiva da filha. Suprimir a reprodução da filha pode ser tão custoso a ponto da dispersão da filha mais velha ser mais vantajoso para a fêmea dominante do que sua permanência (Baker *et al.* 1993). Já entre os machos, foram reportados comportamentos de guarda da fêmea nos períodos de estro, nos quais o macho mantém uma grande relação de proximidade com a fêmea e não permite a aproximação de outros machos (Goldizen 1989, Baker & Dietz 1993). Para *L. rosalia* variações do peso do macho foram encontradas não apenas durante o cuidado dos infantes como também durante os períodos de reprodução, denotando que os custos de competição pela fêmea no período estral podem ser bastante significativos (Dietz *et al.* 1994).

A grande maioria dos estudos abordando o sistema social dos calitriquídeos foi desenvolvida sobre os gêneros *Saguinus* e *Callithrix* sendo *Leontopithecus rosalia* a única espécie do gênero *Leontopithecu*s com um número considerável de estudos comportamentais.

O objetivo geral desse trabalho é verificar qual é a estrutura social e o sistema de acasalamento de um grupo de micos-leões de cara-preta em vida livre. Com base nisso, espera-se testar quais são as estratégias comportamentais utilizadas pelos indivíduos em suas relações de conflito, afiliação e por fim cooperação. Avaliar os relacionamentos sociais entre os indivíduos de grupos de calitriquídeos é essencial para que se entendam os processos demográficos que regem a composição das populações das espécies da referida família. Dessa forma, espera-se que esse estudo sirva de subsídio para o desenvolvimento de hipóteses mais aprofundadas com relação a sociabilidade de *L. caissara* e como impacto imediato esperasse a disseminação de dados de importância comparativa e específica no âmbito do planejamento conservacionista da espécie.

2 Os Micos-Leões

A família Callitrichidae é constituída por sete gêneros de primatas (*Callimico*, *Callibella*, *Mico*, *Callitrhix*, *Saguinus* e *Leontopithecus*) que ocupam paisagens florestais disponíveis em vários biomas da região Neotropical. A visão mais atual da história evolutiva da família aponta para uma topologia na qual os gêneros *Saguinus* e *Leontopithecus* teriam

sido os primeiros a se diferenciar do estoque ancestral dos calitriquídeos. Embora provavelmente *Saguinus* e *Leontopithecus* se relacionem mais proximamente entre si do que aos outros gêneros, que conjuntamente compõe um agrupamento de calitriquídeos mais derivados, ainda se debate se existiria um clado formado pelos gêneros mais basais supracitados ou se *Saguinus* representaria o grupo irmão do restante dos Callitrichidae (Seuánez *et al*. 2008).

O gênero *Leontopithecus* é constituído por quatro espécies (*Leontopithecus rosalia, L. chrysopygus, L. chrysomelas* e *L. caissara*) vernaculamente conhecidas como micos-leões. Os micos-leões são primatas de pequeno porte (<700 g) cuja diversificação está ligada aos períodos de expansão e retração das áreas maduras de Mata-Atlântica durante o período quaternário e conseqüente isolamento das populações ancestrais e início de processos vicariantes (Perez-Sweeney *et al.* 2008). Nesse cenário *L. chrysomelas* teria sido a primeira espécie a se diversificar a partir de uma forma ancestral, sendo um táxon irmão do agrupamento formado pelas outras três espécies, logo se seguiu a diversificação de *L. caissara* e por fim diferenciaram-se *L. rosalia* e *L. chrysopygus*, que são proximamente relacionadas e juntas constituem um agrupamento irmão ao *L. caissara* (Perez-Sweeney *et al.* 2008). Atualmente, as espécies do gênero ocupam porções litorâneas da Mata-Atlântica brasileira, à exceção de *L. chrysopygus* cuja distribuição se estende em direção ao interior do continente, sendo que a suas áreas de ocorrência histórica sofreram uma redução drástica devido à intensa colonização humana ocorrida no litoral brasileiro (Rylands *et al.* 2002a) (Fig. 1).

Os micos-leões são bastante ativos na busca por alimentos durante todo o dia (Kleiman *et al.* 1988, Ferrari & Lopes-Ferrari 1989). São animais onívoros, que utilizam principalmente frutos e artrópodos como itens alimentares (Rylands 1993). No entanto, itens como exudatos, fungos, néctar e pequenos vertebrados podem ser consumidos ocasionalmente de forma oportunista (Prado & Valadares-Pádua 2004). O forrageio por presas se dá através da manipulação de diferentes substratos como ocos, bromélias e cascas de árvores, sendo assim considerados animais especializados na procura de presas em microhabitats específicos (Rylands 1996; Passos & Keuroghlian 1999). Essa especialização pode incorrer em um uso do espaço diferenciado, bastante influenciado pela distribuição dos sítios de forrageio (Rylands 1996; Dietz *et al.* 1997, Raboy & Dietz 2004). Outro fator que também pode ser preponderante na determinação da área de vida de um grupo de micos é a

disponibilidade de sítios de dormida, em geral ocos em árvores vivas (Rylands 1996; Hankerson *et al.* 2007).

As áreas de vida registradas para o gênero *Leontopithecus* são bastante extensas em relação ao tamanho dos animais, variando entre cerca de 40 ha (*L. rosalia*) e mais de 300ha (*L. caissara* e *L. chrysopygus*) (Kierulff *et al.* 2002). Possivelmente o tamanho da área ocupada é decorrente da disponibilidade dos recursos citados acima e de flutuações sazonais em sua disponibilidade no ambiente (Rylands 1996). Há também a possibilidade de que as áreas de vida sejam grandes de forma a permitir que os filhotes se estabeleçam em porções da mesma após terem dispersado (Dietz & Baker 1993), no entanto não há ainda observações que corroborem essa hipótese.

Tendo em vista as grandes necessidades espaciais dos micos-leões e o fato do bioma que habitam apresentar um grande adensamento populacional humano, com conseqüente degradação das paisagens naturais, não é surpreendente a presença das quatro espécies em listas de fauna ameaçada de extinção tanto em âmbito regional quanto nacional e mundial (Margarido & Braga, 2004, Chiarello 2005, Mittermeier *et al.* 2006). Esforços em pesquisas sobre a biologia das espécies em campo são fundamentais na orientação de medidas conservacionistas, podendo levar a implementação de ações efetivas na manutenção e na recomposição de populações silvestres de micos-leões. Pode-se tomar como exemplo o caso do *L. rosalia* que chegou a ter a população reduzida a 200 indivíduos nos anos 80 e que atualmente conta com mais de 2000 animais, incluindo vários grupos reintroduzidos que se reproduzem com sucesso (Ryland *et al.* 2002b).

O mico-leão da cara-preta *L. caissara* foi descrito apenas em 1990 e já em 2006 foi listado como uma das 25 espécies de primatas mais ameaçadas do mundo devido principalmente à sua distribuição restrita à uma pequena área (300 km²) compreendida entre o norte do litoral do Paraná e o extremo sul do litoral de São Paulo (Lorini & Persson 1994, Mittermeier *et al.* 2006). A distribuição restrita, o pequeno tamanho populacional estimado e a falta de conhecimentos básicos disponíveis sobre a espécie são fatores que a tornam bastante vulneráveis à extinção. Já foram realizados para a espécie estudos envolvendo alguns aspectos de sua ecologia básica, tais como uso do espaço, padrão de atividades e dieta (Prado 1999, Prado & Valadares-Pádua 2004, Nascimento 2008), porém ainda não há na literatura estudos enfocando o comportamento da espécie. Assim, esse trabalho tem como um de seus objetivos apresentar os primeiros dados sobre o comportamento de *Leontopithecus*

caissara em vida livre, focando os relacionamentos sociais entre os indivíduos de um grupo monogâmico com uma constituição típica para o gênero.

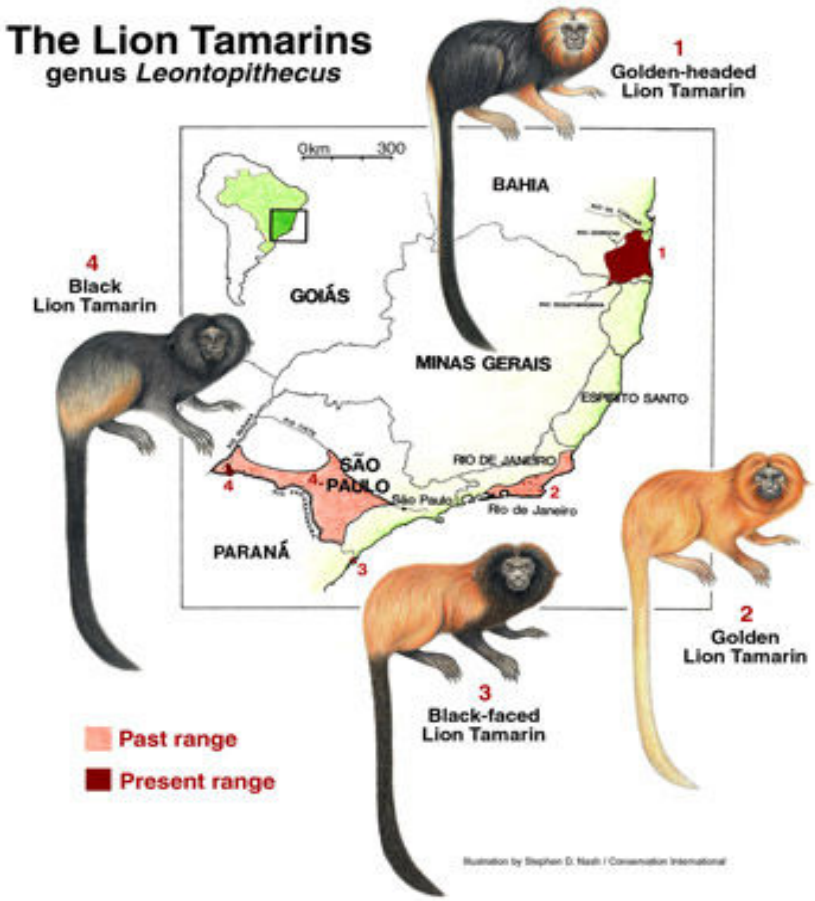


Figura 1. Distribuição histórica (área mais clara) e a atual após a ação antrópica (área mais escura) das espécies do gênero *Leontopithecus*. Extraído de Rylands & Kleiman (2002).

3 Área de Estudo

A área de estudo localiza-se no Parque Nacional do Superagüi, que é considerado parte de um dos cinco ecossistemas costeiros mais notáveis do mundo e está localizado no município de Guaraqueçaba, abrangendo a porção mais setentrional do litoral do estado do Paraná, na divisa com o estado de São Paulo ($25^0$18'24'', $48^0$19'44'') (Fig. 2). O PARNA do Superagüi é constituído pelas ilhas de Superagüi, Peças, Pinheiro e Pinheirinho, além de uma porção continental representada pela região do Vale do Rio dos Patos, abrangendo uma área total de 33.930 ha, sendo considerado dessa forma um dos maiores remanescentes intactos de Floresta Atlântica (Jaster 1995).

O clima da região se enquadra na categoria Cfa da classificação de Köppen, ou seja, subtropical úmido mesotérmico, com verão quente. O mês mais frio apresenta temperatura

média inferior a 18ºC, o mais quente apresenta temperatura média superior a 22ºC (IPARDES 2001).

A ilha do Superagüi, na qual o estudo foi conduzido, é uma ilha artificial, formada após a abertura do canal do Varadouro no ano de 1953. A ilha artificial resultante da abertura do canal tem uma área de 14.511 ha, representando quase metade da extensão do parque, onde além do mico-leão de cara-preta ocorrem sintópicamente *Cebus nigritus* e *Aloautta guariba clamitans*. A ocupação humana na ilha atualmente se resume a pequenas comunidades caissaras, dentre as quais a comunidade da Barra do Superagüi é a maior. Na Barra do Superagüi se situa a sede do PARNA do Superagüi, onde se alojam as equipes de pesquisa e portanto, o estudo se desenvolveu nas adjacências da referida comunidade.

Na ilha do Superagüi existem solos de duas origens: holocênica e quaternária (Jaster 1995). Os solos de origem holocênica são cobertos primordialmente por Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas e por Floresta Ombrófila Densa Submontana com dossel contínuo de até 15m. Já os solos de origem quaternária são representados pelos cordões arenosos litorâneos.

O grupo estudado habita uma região compreendida sobre os referidos cordões os quais são cobertos por: Formação pioneira com influência marinha – herbáceo-arbustiva, formação pioneira com influência marinha arbustivo-arbórea, formação pioneira com influência marinha arbórea, formação pioneira com influência fluviomarinha alta, formação pioneira com influência flúvio-lacustre herbáceo-arbustiva, formação pioneira com influência flúvio-lacustre arbórea (Schmidlin *et al.* 2005). Em uma descrição fisionômica geral da área de estudo pode se dizer que há uma intercalação entre áreas de formação pioneira com influência marinha arbórea estratificada com um dossel de aproximadamente 15m sobre os cordões, com notável presença das palmeiras jerivá *Syagrus romanzoffiana*, e formação pioneira com influência flúvio-lacustre herbáceo-arbustiva (lagoas e brejos de taboa *Typha domingensis*) e árboreas (caxetais com dossel de 10m) entre os cordões. Ao se aproximar da faixa litorânea os animais chegam a ocupar áreas com dossel de aproximadamente 3m pertencentes à formação pioneira com influência marinha arbustivo-arbórea.

A área de vida do grupo estudado se encontra próxima à vila da Barra do Superagüi, que é o maior povoamento humano da região abrangida pelo parque. Na área houve criação de búfalos até cerca de uma década atrás, logo a paisagem se encontra em estado de recuperação coexistindo fisionomias florestais de estágios sucessionais mais primários até porções de mata mais bem estruturada, com estratificação arbórea bem delimitada. Ainda há

o corte ocasional de árvores com até 6 m de altura e a caça não parece ser comum. Uma potencial ameaça aos micos-leões da região é sua aproximação da vila, onde por vezes são alimentados com banana e se acostumam a realizar descidas ao solo, as quais já ocasionaram a morte de um indivíduo devido ao ataque de cães domésticos. Porém, a área de vida do grupo estudado se encontra mais distante da vila sendo que tais ameaças não se aplicam ao mesmo.

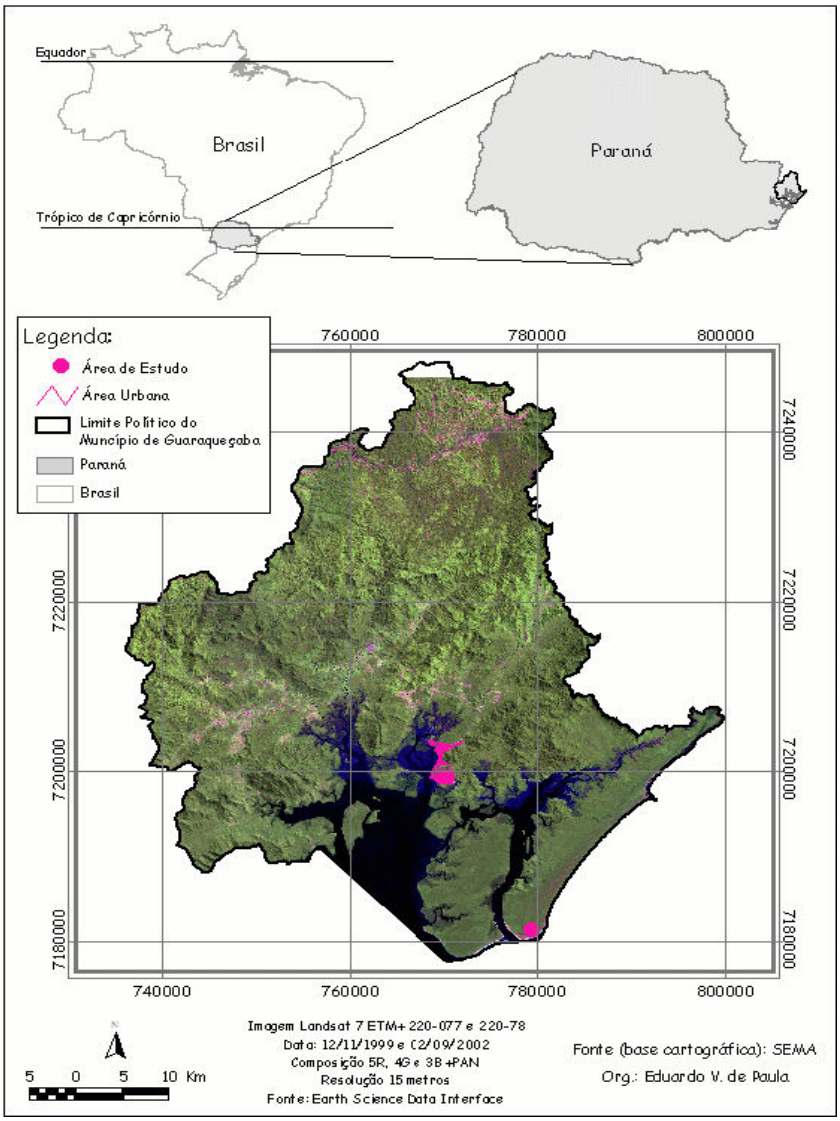


Figura 2. Imagem de satélite mostrando a área de estudo. A área rosada é a região urbana do município de Guaraqueçaba e o ponto rosa indica a localização da área de vida do grupo estudado.

4. Materiais e Métodos

4.1 Captura e Habituação:

Para a realização desse estudo um grupo *de L. caissara* com cinco indivíduos (2 machos adultos, 1 fêmea adulta e 2 juvenis) começou a ser acompanhado a partir de dezembro de 2007. Essa data marcou o início do processo de habituação dos animais, havendo um pouco de atraso em relação ao período previsto anteriormente devido à demora na liberação da licença para que fossem realizados trabalhos com a espécie. Já a partir de dezembro iniciaram-se também as tentativas de captura para a fixação de um rádio-transmissor (Wild Life Materials Inc. Illinois USA) em um dos membros do grupo para que sua rápida localização fosse possibilitada (Fig 3.).

Figura 3. Macho adulto do grupo de estudo utilizando o rádio-transmissor.

A captura foi realizada em março de 2008. Para que fosse realizada a captura os animais foram acompanhados até adentrarem em um oco conhecido no qual havia sido feita uma abertura a uma distância de 40 cm do local onde os animais repousavam a noite. Após a entrada dos animais a tarde, a equipe voltou a noite (aproximadamente as 21:30h) para o local, tapou as entradas do oco com panos e retirou a rolha de madeira que fechava a entrada feita ao lado do local onde os animais se acomodavam. Um animal foi retirado do oco e contido fisicamente para que fosse colocado ou trocado o rádio transmissor em seu pescoço.

Os procedimentos de captura e colocação do equipamento duraram cerca de 5 minutos e após sua realização o animal era devolvido ao oco. A abertura ao lado do local de dormida foi fechada novamente com a rolha de madeira e as aberturas originais do oco foram abertas em um intervalo de uma hora após a realização da captura, evitando que os animais saíssem do oco a noite.

O processo de habituação dos animais durou 40 horas e se desenvolveu entre dezembro de 2007 e abril de 2008, quando as vocalizações de alerta ante a presença dos observadores cessavam já no momento seguinte à primeira visualização do grupo.

O reconhecimento dos animais do grupo estudado e sua denominação ocorreram de acordo com o padrão de coloração ou de forma de suas caudas. O sexo dos animais foi determinado com base em observações por meio de binóculos 8-20x50. Dessa forma têm-se:

- MA I: Macho adulto dominante. Animal apresentava pelagem pálida e apenas 2/3 da cauda.
- FA: Fêmea adulta. Animal apresentava base da cauda envolvida por anéis mais claros.
- MA II: Macho adulto. Cauda completamente negra, sem marcas mais claras evidentes.
- J1: Indivíduo juvenil de sexo não determinado. Cauda negra com a ponta amarelada.
- J2: Indivíduo juvenil de sexo não determinado. Cauda negra com apenas alguns fios amarelos na ponta.

Os juvenis foram observados nas costas da mãe e dos dois machos na primeira ocasião em que foram observados em dezembro. No mês de janeiro foi um outro juvenil, carregado apenas pela mãe indicando que havia nascido a pouco tempo. Esse juvenil não foi observado no mês de fevereiro. O padrão de carregamento e o nascimento de um juvenil em janeiro permitem estimar que os juvenis sobreviventes nasceram entre outubro e novembro de 2007, portanto estimou-se que esses animais tinham uma idade entre 5 e 6 meses durante o início das coletas de dados em abril de 2008.

4.2 Coleta de dados:

A coleta dos dados apresentados nesse trabalho se desenvolveu no período entre abril e setembro de 2008. Foram realizados a cada mês pelo menos 4 dias completos de observação, ou seja, da saída do oco para o início das atividades pela manhã até a entrada no oco e encerramento das atividades pela tarde. Em dias parciais de observação também foi

realizada a coleta de dados sendo que a cada mês os animais foram observados durante 50 horas, a exceção de abril, quando houve apenas 39 horas de observação.

Com base nas observações comportamentais os períodos de observação foram relacionados *"a posteriori"* aos diferentes contextos reprodutivos a seguir:

- Pré-Estro: Nos meses de abril e maio os filhotes ainda recebiam cuidado e não foram observados comportamentos reprodutivos no grupo.
- Estro: No mês de junho foram observadas as cópulas e portanto assumiu-se que nesse mês ocorreu o período estral da fêmea adulta.
- Início de gestação: Os meses de julho e agosto foram considerados como sendo os meses iniciais da gestação. Tal proposição é reforçada por observações de alterações físicas da fêmea que podem ser relacionadas a prenhes, no caso o notável aumento de seu volume abdominal.
- Meio de gestação: Tendo como base a observação de filhotes nascidos em novembro de 2008, acredita-se que o mês de outubro representou a metade final da gravidez, na qual ocorreu um falso estro da fêmea.

5 Referências Bibliográficas

Altmann, J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. **Behaviour 40**: 227-267.

Bales, K., J. M. Dietz, A.J. Baker, K. Miller and S. Tardif. 2000. Effects of allocare givers on fitness of infants and parents in callitrichid primates. Folia Primatologica 71: 27-38.

Baker, A. J., Dietz, J. M. & Kleiman, D. G.1993. Behavioral evidence for monopolization of paternity in multi-male groups of golden lion tamarins. **Animal Behavior 46**: 1091-1103.

Baker, A.J & Dietz, J.M. 1996. Immigration in wild groups of golden lion tamarins (Leontopithecus rosalia). **American Journal of Primatology 38**: 47-56.

Baker, A.J.; Bales, K. & Dietz, J.M. 2002. Mating systems and group dynamics in lion tamarins. In: Kleiman, D. G. & Rylands, A. B (Eds.). **Lion Tamarins, Biology and Conservation.** Washington: Smithsonian Institution Press.

Bardi, M., A. J. Petto & D. E. Lee-Parritz. 2001. Parental failure in captive cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*). **American Journal of Primatology 54** (3): 159-169.

Brown, K. and Mack, D.S. 1978. Food Sharing Among Captive *Leontopithecus rosalia*. **Folia Primatologica 29**: 268-290.

Chiarello, A. G. 2005 . Mamíferos. *In:* Angelo B. Machado; Cássio S. Martins & Gláucia M. Drummond. (Eds.). **Lista da Fauna Brasileira Ameaçada de Extinção.** 1 ed. Belo Horizonte, MG: Fundação Biodiversitas. p. 25-41.

Clutton-Brock, T.H. & P.H. Harvey. 1977. Primate ecology and social organization. **Journal of Zoology 183**: 1-39.

Dietz, J.M. 2004. Kinship structure and reproductive skew in cooperative breeding primates. *In*: **Kinship and Behavior in Primates.** B. Chapais & C. Berman (eds). Oxford U. Press, New York.

Dietz, J. M. & A.J. Baker. 1993. Polygyny and female reproductive success in golden lion tamarins (*Leontopithecus rosalia*). **Animal Behavior 46**: 1067-1078.

Dietz, J. M., A. J. Baker & D. Miglioretti. 1994. Seasonal variation in reproduction, juvenile growth and adult body mass in golden lion tamarins. **American Journal of Primatology 34** (2): 115-132.

Dietz, J. M.; Peres, C. A. & Pinder, L. 1997. Foraging ecology and use of space in wild Golden Lion Tamarins (Leontopithecus rosalia). **American Journal of Primatology 41**: 289-305.

Emmons, L.H. 1988. A field study of ocelots (*Felis pardalis*) in Peru. **Revue d' Ecologie.** (**Terre Vie) 43**: 133–157.

Ferarri, S F. & Lopes Ferrari, M.A. 1989. A re-evaluation of the social organization of the Callitrichidae, with reference to the ecological differences between genera. **Folia Primatologica 52**:132-147

French, J. A. & B.J. Inglett. 1989. Female-female aggression and male indifference in response to unfamiliar intruders in lion tamarins. **Animal Behaviour 37**: 487-497.

Garber, P.A. 1997. One for all and breeding for one: Cooperation and competition as a tamarin reproductive strategy. **Evolutionary Antrhopology 5** (6): 187-199.

Garber, P A & S. R. Leigh. 1997 Ontogenetic variation in small-bodied New World primates: Implications for patterns of reproduction and infant care. **Folia Primatologica 68**(1): 1-22.

Goldizen, A.W. 1987. Facultative polyandry and the role of infant-carrying in wild saddle back tamarins (*Saguittus fuscicollis*). **Behavioral Ecology and Sociobiology 20 :** 99 -109.

Goldizen, A.W. 1989. Social relationships in a cooperatively polyandrous group of tamarins (*Saguinus fuscicollis*). **Behavioral Ecology and Sociobiology 24**: 79-89.

Goldizen, A. W. 1990. A comparative perspective on the evolution of tamarin and marmoset social systems. **International Journal of Primatology 11** (1): 63-83.

Goldizen, A.W., J. Mendelson, M. van Vlaardingen & J. Terborgh. 1996. Saddle-back tamarin (*Saguinus fuscicollis*) reproductive strategies: Evidence from a thirteen-year study of a marked population. **American Journal of Primatology 38** (1): 57 – 83.

Hankerson, S.J., S.P. Franklin & J.M. Dietz. 2007. Tree and forest characteristics influence sleeping site choice by golden lion tamarins. **American Journal of Primatology 69** (9): 976 – 988.

Heymann, E.W.A. 1987a. A field observation of predation on a moustached tamarin (*Saguinus mystax*) by an anaconda (*Eunectes murinus*). **International Journal Of Primatology 8**:193-195.

Heymann, E.W.A. 1987b. Field observation of predation on a monstached tamarin. (*Saguinus mystax*) by the crested eagle (*Morphnus guianensis*). **Folia Primatologica 63**:75 - 77.

Heymann EW & P. Soini. 1999. Offspring number in pygmy marmosets, *Cebuella pygmaea*, in relation to group size and the number of adult males. **Behavioral Ecology and Sociobiology 46** (6): 400-4.

Huck, M., P. Löttker & E.W. Heymann. 2004. The many faces of helping: possible costs and benefits of infant carrying and food transfer in wild moustached tamarins (*Saguinus mystax*). **Behaviour 141** (7): 915-934.

Jaster, C. B. 1995. **Análise estrutural de algumas comunidades florestais no litoral do estado do Paraná.** MSc. Forest trop. Universidade George August de Göttingen, Alemanha.

Kleiman, D.G. 1977. Monogamy in mammals. **Quarterly Review of Biology** 52: 39–69.

Kleiman, D.G.; R.J. Hoage & K.M. Green. 1988. The lion tamarins, genus Leontopithecus, p.299-347. In: R.A. Mittermeier; A.B. Rylands; A.F. Coimbra-Filho & G.A.B. Fonseca (Eds.). **Ecology and behavior of Neotropical Primates**. 610p.

Kierulff, M. C. M., B.E. Raboy, P.P. Oliveira, K. Miller, F.C. Passos & F. Prado. 2002. Behavioral Ecology of Lion Tamarins. *In*: Kleiman, D. G. & Rylands, A. B (Eds). **Lion Tamarins, Biology and Conservation**. Washington: Smithsonian Institution Press.

Lorini, M. L. & Persson, V. G. 1994. Status and field research on *Leontopithecus caissara*: the Black-faced lion tamarin Project. **Neotropical Primates 2 (1)** : 52-55.

Margarido, T.C.C. & F.C. Braga. 2004. Mamíferos, p. 27-142. In: Mikich, S.B. & R.S. Bérnils (Eds.). **Livro vermelho da fauna ameaçada no Estado do Paraná**. 763p.

Miller, K., K.L. Bales., J. Ramos & J.M. Dietz. 2006. Energy intake, energy expenditure, and reproductive costs of female wild golden lion tamarins (*Leontopithecus rosalia).* **American Journal of Primatology 68**: 1037-1053.

Mittermeier, R.A., C. Valladares-Padua, A.B. Rylands; A.A. Eudey, T.M. Butynski, J.U. Ganzhorn, R. Kormos, J.M. Aguiar & S. Alker. 2006. Primates in Peril: The worlds 25 most endangered primates, 2004-2006. **Primate conservation 20**: 1-28.

Nascimento, A. T. A. 2008. **Uso do espaço e seleção de hábitat pelo Mico-Leão-da-Cara-Preta (*Leontopithecus caissara*).** Tese de mestrado, Universidade de São Paulo, Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Piracicaba.

Passos, F. C. & A. Keuroghlian. 1999. Foraging behavior and microhabitats used by black lion tamarins, Leontopithecus chrysopygus (Mikan, 1823) (Primates, Callitrichidae). **Revista Brasileira de Zoologia 16**(Supl. 2):219-222.

Perez-Sweeney, B.M., C. Valladares-Padua, C. S. Martins, J. C. Morales & D. J. Melnick. 2008. Examination of the Taxonomy and Diversification of *Leontopithecus* using the Mitochondrial Control Region**. International Journal of Primatology 29** (1): 245-263.

Prado, F. 1999. **Ecologia e comportamento do mico-leão de cara-preta (*Leontopithecus caissara*)**. Tese de mestrado, Universidade de São Paulo, Botucatu.

Prado, F. & C. Valladares-Padua. 2004. Ecologia alimentar de um grupo de mico-leão-da-cara-preta, *Leontopithecus caissara* (Primates: Callitrichidae), no Parque Nacional de Superagüi, Guaraqueçaba-PR, Brasil. In: Mendes, S.L. & Chiarello, A.G. **A Primatologia no Brasil**, 8: 145-154.

Raboy, B.E. & J.M. Dietz. 2004. Diet, foraging and use of space in wild Golden-Headed Lion Tamarins. **American Journal of Primatology. 63**: 1-15.

Rapaport, L.G. & C.R. Ruiz-Miranda. 2006. Ontogeny of provisioning in two populations of wild golden lion tamarins, *Leontopithecus rosalia.* **Behavioral Ecology and Sociobiology.**

Rapaport, L.G. 2006. Provisioning in wild golden lion tamarins: benefits to omnivorous young. **Behavioral Ecology** 17(2):212-221.

Rylands, A.B. 1993. The ecology of the lion tamarins, Leontopithecus: Some intrageneric differences and comparisons with other callitrichids. In: A.B. Rylands (ed.), **Marmosets and tamarins: Systematics, behaviour and ecology**. Pp. 296-313. Oxford University Press.

Rylands, A. B. 1996. Habitat and the evolution of social and reproductive behavior in Callitrichidae. **American Journal of Primatology 38**: 5-18.

Rylands, A. B., M.C.M. Kierulff, L.P. Pinto. 2002a. Distribution and status of lion tamarins. Pp. 42-70. In: D. G. Kleiman & A. B. Rylands (Eds.). **Lion Tamarins Biology and Conservation.** Smithsonian Institution Press.

Rylands, A.B., J.J.C. Mallinson, D.G. Kleiman, A.F. Coimbra-Filho, R.A. Mittermeier., I. de Gusmão Câmara, C.B. Valladares-Padua & M.I. Bampi. 2002b. A history of lion tamarin research and conservation. In: Kleiman, D.G., Rylands, A.B. (Eds.). **Lion tamarins: biology and conservation**. Washington DC: Smithsonian Institution Press. p 3-41.

Santos, C. V., J.A. French & E. Otta. 1997. Infant carrying behavior in callitrichid primates: *Callithrix* and *Leontopithecus*. **International Journal of Primatology 18**: 889-908.

Schmidlin, L.A.J, A. Accioly, P. Accioly, & F.F. Kirchner. 2005. Mapeamento e caracterização da vegetação da llha do Superagüi utilizando técnicas de geoprocessamento. **Revista Floresta 35** (2): 303-315.

Seuánez, H.N., A. Di Fiore, M. A. M. Moreira, C. A. S. Almeida & F. C. Canávez. Genética e evolução dos micos-leões. *In*: Kleiman, D. G. & Rylands, A. B (Eds). **Micos Leões: Biologia e Conservação**. Brasília: Ministério do Meio Ambiente.

Snowdon, C.T. & K.A. Cronin. 2007. Cooperative breeders do cooperate. **Behavioural Processes 76**: 138-141.

Snyder, P A. 1974. Behavior of *Leontopithecus rosalia*, golden lion marmoset and related species: a review. **Journal of Human Evolution 3**: l09-l22.

Tardif, S.D., C.V. Santos, A.J. Baker, L. Van Elsacker, A.T.C. Feistner, D.G. Kleiman, C. R. Ruiz-Miranda, A. C. A. Moura, F. C. Passos, E. C. Price, L. G. Rapaport & K. De Vleeschouver. 2008, Cuidado dos filhotes em micos-leões. *In*: Kleiman, D. G. & Rylands, A. B (Eds). **Micos Leões: Biologia e Conservação**. Brasília: Ministério do Meio Ambiente.

Terborgh, J. 1985. Five new world primates: a study in comparative ecology. Princeton University Press, Princeton.

Terborgh, J. & A.W. Goldizen. 1985. On the mating system of the cooperatively breeding saddle-backed tamarin (*Saguinus fuscicollis*). **Behavioral Ecology Sociobiology 16**: 293-299.

Capítulo 1. Conflito e agonismo em um grupo de primatas cooperativos.

1 Introdução

O nascimento de gêmeos a cada gestação é uma característica que faz dos Callitrichidae únicos dentre os primatas e que teve grandes implicações no desenvolvimento do sistema social desses animais (Goldizen 1990). Os grandes custos energéticos decorrentes do cuidado aos gêmeos levaram a uma necessidade por indivíduos que auxiliassem a fêmea durante o período de dependência dos filhotes (Goldizen 1990, Garber & Leigh 1997, Garber 1997, Dietz 2004). Tanto o pai dos filhotes quanto os indivíduos não reprodutores podem atuar no cuidado da prole e o número de ajudantes por grupo já foi registrado como sendo relacionado ao número de filhotes sobreviventes. A sobrevivência dos gêmeos, portanto, parece ser dependente da presença de ajudantes no grupo (Terborgh & Goldizen 1985, Goldizen 1987a, Savage *et al.* 1996, Snowdon & Cronin 2007).

O sistema de reprodução cooperativa resumido acima teve fortes implicações no desenvolvimento da sociedade dos Callitrichidae ao longo da história evolutiva da família, definindo sistemas de acasalamento, organização e estruturação social (Goldizen 1990, Rylands 1996). Como conseqüência, as interações agonísticas entre os indivíduos de um grupo são pouco freqüentes, enquanto as interações afiliativas são numerosas (Goldizen 1989, Heymann 1990, 1996, Garber 1997, Decainini & Macedo 2008). Porém, relações de conflito podem surgir devido à competição direta por recursos escassos (alimento, parceiro reprodutivo e ajudantes) e à existência de interesses distintos entre animais com diferentes condições reprodutivas (Kleiman 1979, Baker *et al.* 1993, Dietz & Baker 1993, Heymann 1996, Garber 1997, Dietz 2004)

Os grupos de calitriquídeos são compostos por indivíduos de diferentes classes sexo-etárias e distintas condições hierárquicas (machos e fêmeas reprodutores, ajudantes não-reprodutores, subadultos e juvenis) de maneira que os custos e benefícios inerentes às ações de cada indivíduo são diferenciados de acordo com a classe a qual pertencem (Dietz 2004). Sendo assim, existem diferentes mecanismos dos quais indivíduos dispõem para maximizar seu sucesso reprodutivo, gerando interesses distintos e por fim diferentes estratégias comportamentais.

Sendo o sucesso reprodutivo das fêmeas intimamente arraigado na manutenção de indivíduos com potencial para ajudar no cuidado da prole, as mesmas se beneficiam dos sistemas de acasalamento monogâmicos e poliândricos (Dunbar 1995, Dietz 2004). Assim, as fêmeas se utilizam dos relacionamentos afiliativos e de sua receptividade sexual para garantir a presença de machos no grupo durante os períodos em que necessitam de ajuda nos cuidados

com a prole (Terborgh & Goldizen 1985, Stribley *et al.* 1987, Price 1992, Lazaro-Perea *et al.* 2004, Lötker *et al*. 2007).

Embora os ajudantes possam a princípio não apresentar atividade sexual, sua presença pode implicar em interações competitivas com os reprodutores do mesmo sexo, pois existe a possibilidade de ocorrerem acasalamentos oportunísticos (mesmo que endogâmicos) e reversão na condição hierárquica do grupo (Baker *et al.* 1993, Dietz & Baker 1993, Goldizen *et al.* 1996). Já para o macho adulto reprodutor, garantir a paternidade dos filhotes tem grande valor adaptativo, uma vez que fornecer cuidados à prole é energeticamente dispendioso. Assim, a poliândria seria uma alternativa vantajosa para esses animais em contextos específicos como a formação recente de novos grupos (Dunbar 1995, Dietz 2004, Schaffner & French 1997). No caso do gênero *Leontopithecus*, uma alternativa à poliândria para os grupos recém formados ocorre quando duplas de indivíduos proximamente aparentados (pais e filhos, irmãos ou tios e sobrinhos) migram unidas (Baker *et al*. 2008). Nesse caso comumente se estabelece uma relação de hierarquia entre os machos, com um deles se estabelecendo como reprodutor e o outro atuando como ajudante não reprodutor, se mantendo nessa condição até que haja uma oportunidade para sua própria reprodução (Baker *et al.* 1993).

Ante a competição pelo acesso às fêmeas e seus conflitos com as mesmas, os machos desenvolvem algumas estratégias comportamentais de maneira a otimizar seu sucesso reprodutivo. As relações de agressividade direta são um dos meios pelo qual indivíduos reprodutores suprimem as atividades sexuais de indivíduos subordinados. Embora episódios de agonismo sejam incomuns (Goldizen 1989, Heymann 1990, 1996, Decainini & Macedo 2008), sua freqüência pode ser acentuada durante disputas pelo acesso aos parceiros reprodutivos, podendo ter conseqüências drásticas como a evitação de certos indivíduos (Kleiman 1979, Huck *et al.* 2004).

Há, porém, dúvidas se somente este tipo de interação garantiria a monopolização da fêmea por parte do macho reprodutor, visto que interações agonísticas ocorrem em baixas freqüências (Huck *et al.* 2004). Dessa forma, machos reprodutores necessitariam de outras estratégias para garantir o acesso exclusivo às fêmeas em estro (Huck *et al.* 2004). Duas estratégias que podem ter um papel proeminente neste caso são - a proteção de parceiros e a inibição hormonal dos indivíduos subordinados. A proteção de parceiros é caracterizada por um grande aumento na proximidade entre o macho reprodutor e a fêmea durante os períodos

próximos ao estro (Goldizen 1989, Baker *et al.* 1993). A proteção da fêmea pelos machos reprodutores também pode ocorrer durante conflitos intergrupais, nos quais o macho impede de maneira agressiva a aproximação da fêmea de seu grupo com os integrantes do outro grupo (Heymann, 1996).

A comunicação olfativa e a inibição hormonal são dois fatores que não podem ser deixados de levar em conta quando se discutem as relações competitivas em calitriquídeos. Bales *et al.* (2006) demonstraram que os machos subordinados de *Leontopithecus rosalia* secretam menores quantidades de testosterona e uma maior quantidade de cortisol, denotando a supressão da atividade reprodutiva nos mesmos. Ainda para *L. rosalia*, foi observada uma possível relação entre os comportamentos de marcação e a afirmação de posições hierárquicas, com inibição hormonal dos machos subordinados (Miller *et al.* 2003), sendo que observações semelhantes foram feitas para o gênero *Saguinus* (Huck *et al.* 2004). Além disso, marcações podem transmitir um grande número de informações sobre a receptividade sexual dos indivíduos, o que pode ser importante na sincronização da atividade sexual de machos e fêmeas e na definição das relações competitivas (Washabaug & Snowdon 1998).

Além da competição por parceiros reprodutivos e ajudantes e dos conflitos intersexuais, ainda existe um tipo de competição que está no âmago dos grupos sociais, a competição por recursos alimentares. Períodos como o estro, a gravidez e a lactação das fêmeas podem ser bastante custosos para certos indivíduos dos grupos de calitriquídeos, tendo inclusive implicações sobre os seus comportamentos (Miller *et al.* 2006). Em grupos multi-machos, a monopolização do acesso à fêmea pode ocasionar uma grande perda de massa corporal ao macho reprodutor, tal qual ocorre para as fêmeas durante a gravidez (Dietz *et al.* 1994). Logo, os conflitos decorrentes da competição por recursos alimentares poderiam ser acentuados nos referidos períodos devido a uma maior demanda energética individual.

O objetivo desse capítulo é descrever as relações de agonismo e espaçamento inter-individual em um grupo de micos-leões-de-cara-preta, *L. caissara*, de maneira a verificar a existência de diferentes padrões comportamentais de acordo com a classe sexo-hierárquica e a estação reprodutiva, testando assim a existência de distintos interesses individuais e de competição. Pressupõe-se que se existisse a competição intra-sexual pelo acesso a um parceiro reprodutivo, a maioria dos episódios de agonismo intra-sexual ocorreriam durante os períodos de estro, durante os quais também haveria uma maior proximidade entre os indivíduos do casal reprodutor. Já o agonismo executado pela fêmea teria um padrão de

ocorrência relacionado aos períodos de maior demanda energética, como a gravidez. Os episódios de agonismo intrasexual e intersexual poderiam ser relacionados à diferentes contextos devido ao fato de que os primeiros seriam conflitos competitivos enquanto os últimos seriam decorrentes de conflitos de interesse entre os sexos. Devido ao fato das marcações estarem possivelmente ligadas a inibição de indivíduos subordinados, a maioria das marcações seriam executadas pelo indivíduo dominante em períodos de maior competição pelo acesso à fêmea.

2 Métodos

2.1 Coleta dos dados

Os dados utilizados nesse capítulo foram coletados durante 257 hs de observação direta de um grupo habituado de micos-leões-de-cara-preta no período entre abril e outubro de 2008. O grupo de estudo era constituído por uma fêmea adulta (FA), dois machos adultos (MAI e MAII) e dois juvenis (JI e JII). Embora o grupo possuísse dois machos adultos, sua estrutura reprodutiva foi considerada monogâmica uma vez que apenas um dos machos (MAI) teve acesso a fêmea durante a amostragem do período de estro.

O período de coleta foi dividido de acordo com o provável estágio reprodutivo da fêmea definido pela observação de comportamentos sexuais (montas, cópulas e inspeções genitais), gravidez aparente e à observação da presença dos filhotes no final de novembro. Assim foram realizadas observações durante o período de pré-estro (abril e maio, 88 horas de observação), estro (junho, 40 horas) e durante a gravidez, a qual foi dividida em início de gravidez (julho e agosto, 85 horas) e meio de gravidez (outubro, 44 horas). Ressalta-se que no período denominado meio de gravidez foram observadas cópulas e outros comportamentos sexuais aos quais a fêmea foi receptiva, caracterizando um período de estro em meio à gravidez.

Na coleta de dados foi utilizado o método de todas as ocorrências (*all occurences sampling*, Altmann 1974. Sendo assim, foram registradas todas as interações de agonismo e marcações observadas durante o período amostral. As interações de agonismo foram classificadas como investida, perseguição ou luta. As investidas diferiram das perseguições em sua intensidade. Enquanto na primeira ocorria apenas a aproximação brusca do agressor (geralmente vocalizando e exibindo os dentes), na segunda o agressor investia na perseguição do outro animal, correndo atrás do mesmo por alguma distância. As interações de luta envolviam o contato entre dois animais, como empurrões e tapas.

A cada comportamento agonístico foi anotado, além do animal efetuador e do receptor da interação, qual era a atividade que precedeu a interação. A cada interação agonística observada foram anotados a identidade do executor e do receptor da interação e a atividade que precedia a interação (forrageio por frutos, forrageio por artrópodos, deslocamento, inatividade, interação afiliativa, confronto intergrupal). Embora o método de todas as ocorrências (Altman 1974) possa ser tendencioso, a presença de três observadores permitiu que a maioria dos animais estivesse sendo visualizada na maioria do tempo, o que minimizou esse problema. Paralelamente a aplicação do método de todas as ocorrências foram realizadas varreduras instantâneas (ver abaixo) cujo número de registros obtidos para cada indivíduo adulto não apresentou diferenças significativas (χ^2=4,024; g.l=2; p<5,991), embora o número de registros para os juvenis tenha sido menor devido ao fato de que nem sempre era possível sua identificação.

O espaçamento entre os indivíduos do grupo foi estudado através da metodologia de varredura instantânea (Altman 1974) com períodos amostrais de 5 minutos e intervalos de 10 minutos entre as observações. A cada varredura foram anotados o indivíduo mais próximo do focal e sua distância foi estimada de acordo com as seguintes categorias:

- Contato: Distância entre os animais igual a zero.
- Comprimento do braço: Animais próximos de maneira que se o braço de um deles fosse esticado conseguiria tocar o outro. Nesse caso foi considerada uma distância de 0,2 m.
- Comprimento do corpo: Distância entre os animais equivalentes ao comprimento de um corpo esticado de mico-leão. Nesse caso foi considerada uma distância de 0,7 m.
- Intermediária: Distância entre os animais equivalentes ao comprimento de dois corpos esticados de mico-leão. Nesse caso foi considerada uma distância de 1,5 m.
- Distante: Distância entre os animais igual ou maior que 2 m. Nesse caso a distância estimada entre os animais foi estimada em valores redondos (2 m, 3 m, 4 m, 5 m...).

2.2 Análise dos dados

Para testar se os indivíduos do grupo atuavam como agressores com uma freqüência diferenciada foi utilizado o teste G. O mesmo teste foi utilizado para verificar se haviam

diferenças entre os indivíduos quanto ao número de eventos nos quais estes atuaram como executores ou receptores de interações agonísticas. Em todos os casos acima a hipótese nula foi de que os indivíduos não apresentariam diferenças na realização de comportamentos agonísticos ou na proporção entre eventos que atuaram como agressores ou receptores. Dessa forma, os valores esperados foram calculados com base na distribuição igualitária dos registros da interação.

Foi realizado o teste G para verificar se a natureza das interações agonísticas entre cada díade apresentava uma freqüência esperada caso as interações agonísticas fossem realizadas na mesma proporção por todos os indivíduos do grupo.

O teste G foi utilizado para verificar se haviam diferenças significativas nas freqüências de agonismo e de proximidade entre cada díade ao longo os períodos reprodutivos. Nesse caso, por haverem diferenças no número de horas de observação entre os períodos, foi calculada a taxa de agonismo para cada período (número de registros/número de horas com coleta de dados). Dessa forma, calculou-se o número de interações esperadas na comparação entre dois períodos multiplicando média aritmética das taxas de agonismo de cada período pelo número de horas de observação dos mesmos.

Para se verificar se o contexto no qual as interações agonísticas entre cada díade ocorria dentro de uma proporção esperada referente as proporções do contexto do total de interações agonísticas observadas, foi utilizado novamente o teste G.

Para testar se haviam variações nas taxas de agonismo e na distância média entre cada indivíduo de acordo com o período reprodutivo, foi utilizado o teste U de Mann-Whitney e para testar se haviam variações na taxa de agonismo geral entre as estações reprodutivas foi utilizado o teste Kruskal-Wallis. Foram realizados testes de correlação de Spearman para verificar se havia uma relação entre as taxas de agonismo e a proximidade entre os indivíduos adultos.

Para definir as relações de dominância entre os machos adultos foi utilizado o *index of combined attacks* (*Catt*) calculado pela fórmula: (vitórias)/(derrotas+vitórias) (Barlow & Ballin 1976). Tal índice é sugerido como apropriado para grupos com menos de cinco indivíduos adultos (Bayly *et al.* 2006).

Para a realização dos testes estatísticos foram utilizados o programa XLStat. Todos os testes foram bicaudais e foram executados adotando um nível de significância de 0,05.

3 Resultados

3.1 Perfil individual das interações agonísticas e dominância:

Foram observadas ao todo 78 interações agonísticas sendo que a taxa de realização do referido comportamento foi de 0,3 interações/hora (3 interações/ dia de observação). A grande maioria das interações foi do tipo investida (n=57), mas também foram observadas perseguições (n=11) e lutas (n=10) (Fig.1).

As díades nas quais as interações agonísticas foram mais freqüentes foram MAI sobre o MAII, MAI sobre FA e FA sobre juvenis (Fig. 2). Observou-se que a natureza das interações agonísticas entre MAI e MAII e entre MAI e FA não diferiram do esperado (χ^2=3,874; g.l=2; p<0.05 e χ^2=4,2180; g.l=2; p<0.05, respectivamente), com proporções de investidas, lutas e perseguições semelhantes às encontradas para o grupo todo. Já o agonismo da FA sobre os juvenis foi diferenciado com um número maior de interações de luta e perseguição com relação ao esperado (χ^2=29,5361; g.l=2; p<0.05) (Figs. 3,4,5).

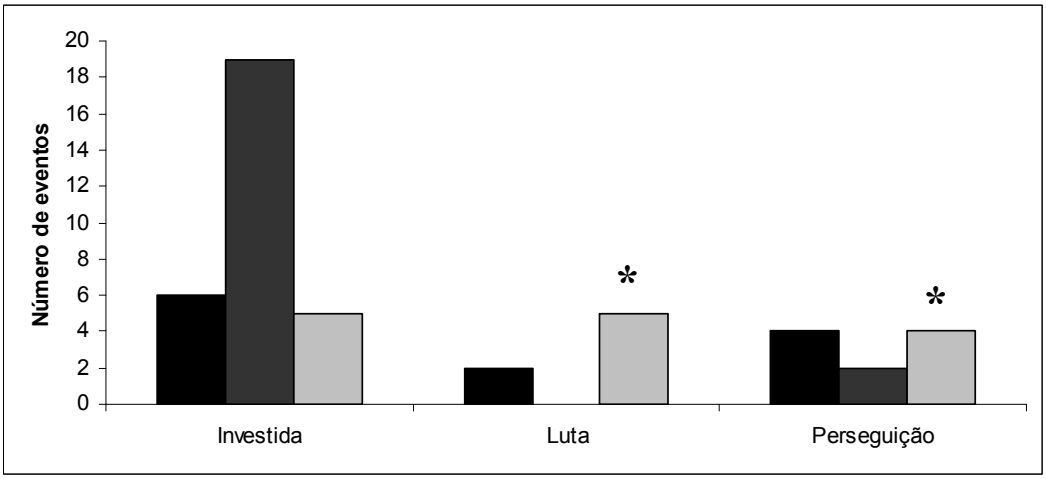


Figura 1. Número de interações agonísticas em cada classe entre MAI e FA (barra negra), MAI e MAII (barra cinza escuro) e entre FA e os juvenis (barra cinza claro) (n=78). Os asteriscos indicam os valores que diferem significativamente do esperado.

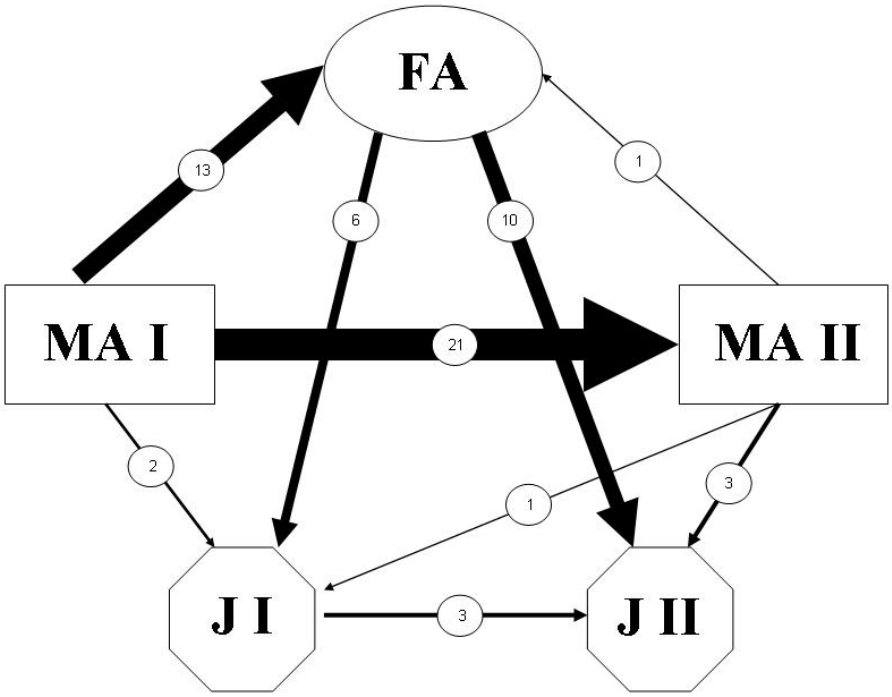


Figura 2. Sociograma indicando as relações de agonismo entre os indivíduos de um grupo de *L. caissara*. São indicadas apenas as interações nas quais foi possível verificar a identidade dos indivíduos envolvidos. A direção das setas vai do executor para o receptor da interação enquanto a espessura das mesmas é proporcional ao número de interações registradas.

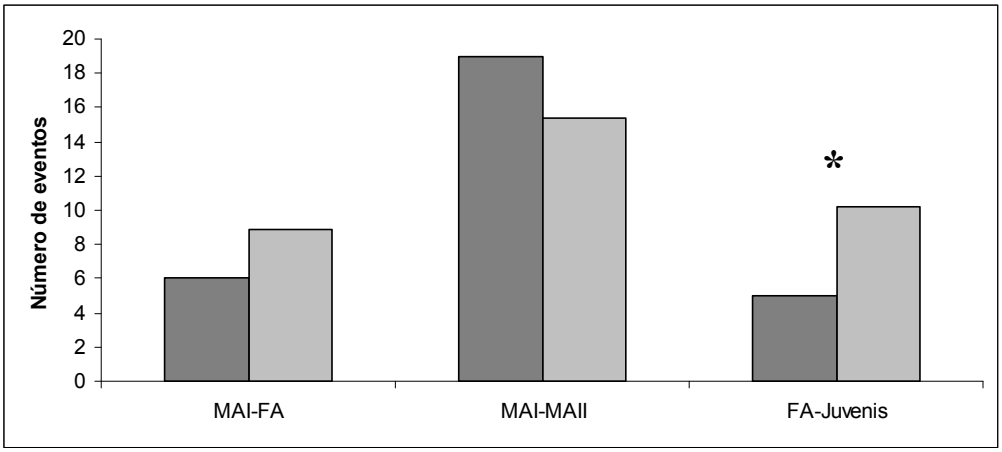


Figura 3. Número de interações agonísticas do tipo investida observadas (cinza escuro) e esperadas (cinza claro) (n=57). Os asteriscos indicam os valores que diferem significativamente do esperado.

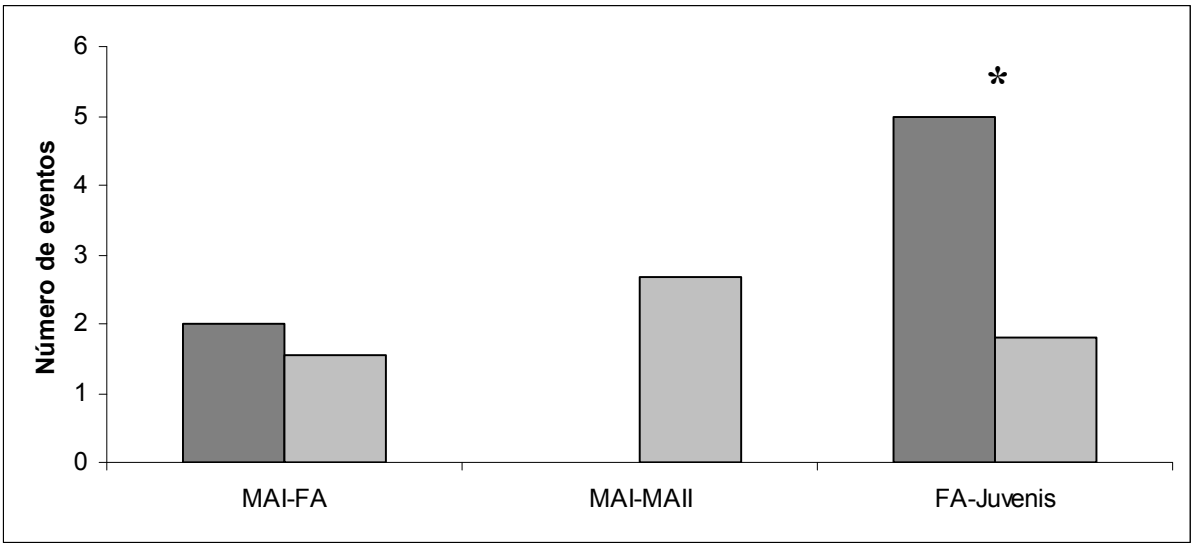


Figura 4. Número de interações agonísticas do tipo luta observadas (cinza escuro) e esperadas (cinza claro) (n= 10). Os asteriscos indicam os valores que diferem significativamente do esperado.

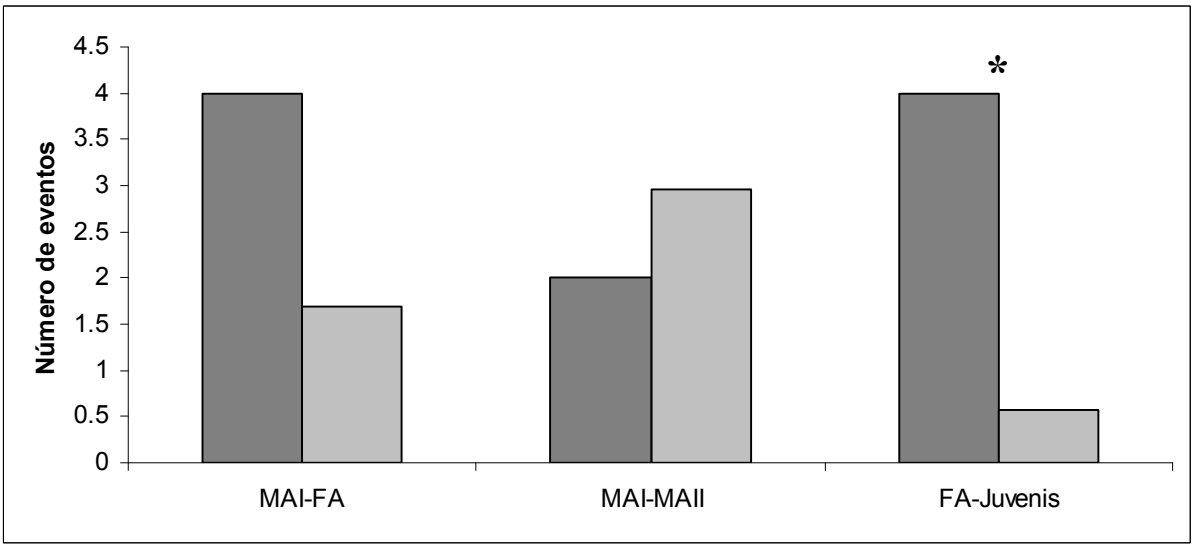


Figura 5. Número de interações agonísticas do tipo perseguição observadas (cinza escuro) e esperadas (cinza claro) (n=11). Os asteriscos indicam os valores que diferem significativamente do esperado.

A grande maioria dos comportamentos agoníticos foram efetuados pelos indivíduos adultos (n=75). Dentre os adultos, o MAI atuou como agressor em uma freqüência acima do esperado (G=38,1589; g.l=1; p>3,841) enquanto FA efetuou interações agonísticas conforme o esperado (G=0; g.l=1; p<3,841) e o MAII abaixo do esperado (G=16,8968; g.l=1; p>3,841).

O MAI foi também o único indivíduo adulto a atuar apenas como agressor e nunca como vítima de agressão. Já a FA efetuou (n=23) e foi alvo de agonismo (n=14) com freqüências que não diferiram estatisticamente (G=2,2113; g.l=1; p<3,841) (Fig.6). O MAII foi alvo de interações agonísticas em um maior número de ocasiões (n=22) em relação ao número de episódios nos quais efetuou a interação (n=8), sendo que tal diferença foi significativa (G=6,7939; g.l=1; p>3,841).

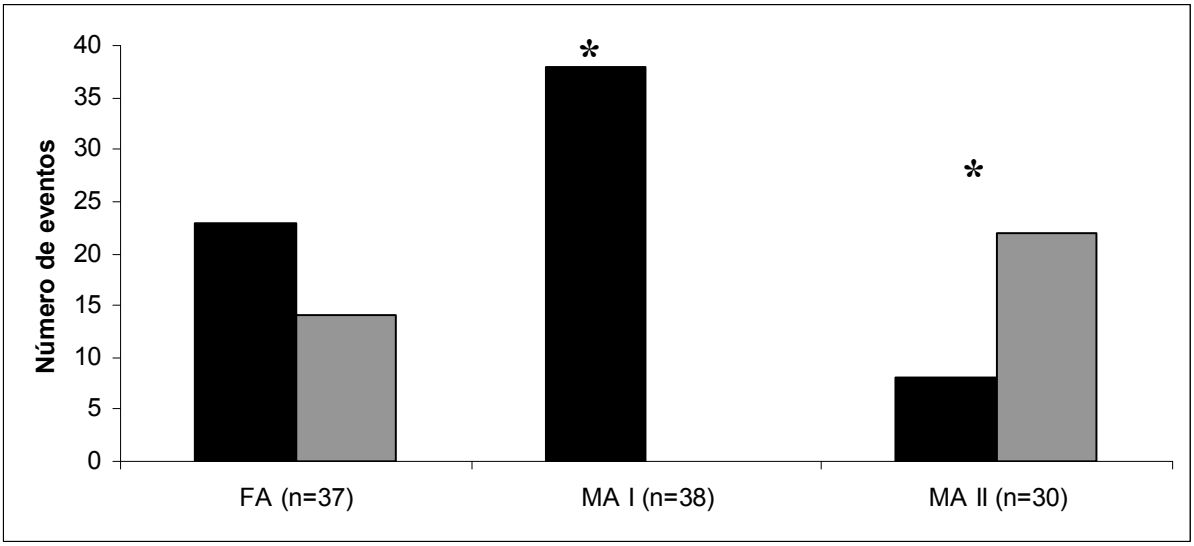


Figura 6. Número de interações agonísticas efetuadas (barra escura) e recebidas (barra clara) por cada um dos indivíduos de um grupo de *L.caissara.* Os asteriscos indicam diferenças significativas entre o número de interações efetuadas e recebidas.

Na maioria das vezes nas quais o MAI atuou como agressor ele o fez sobre o MAII (n=21), sendo que tal interação ocorreu em uma freqüência acima do esperado (G=22, 2219; g.l=1; p>3,841) (Fig.2). O MAI executou comportamentos agonísticos também sobre a FA (n=13) e sobre os juvenis (n=4), com a primeira sendo considerada alvo das interações dentro de uma freqüência esperada (G=0,6685; g.l=1; p<3,841) e os últimos com uma freqüência abaixo do esperado (G=9,2235; g.l=1; p>3,841). O MAII e a FA tiveram os juvenis como principal alvo das interações agonísticas que efetuaram (n=7 e n=24, respectivamente).

O MAI apresentou uma dominância bem definida sobre o MAII (*CAtt*=1) e além disso foi também o animal que efetuou todas as cópulas (n=6), montas (n=3) e inspeções genitais (n=1).

3.2 Contexto das interações agonísticas:

A maioria das interações agonísticas ocorreram enquanto os animais estavam se alimentando de frutos da palmeira *Syagrus romanzoffiana* (n=32) (Fig.7). Houve também um número expressivo de interações agonísticas durante o forrageio por outros frutos (n=19) e por artrópodos (n=15). O restante dos registros ocorreu durante encontros intergrupais (n=8), deslocamentos (n=1), inatividade (n=1) e forrageio por fungos (n=1).

O número de registros de agonismo foi significativamente maior durante o forrageio por frutos de *S. romanzoffiana* quando em relação ao forrageio por artrópodos (G=6,2905; g.l=1; p>3,841) e a diferença foi quase significativa com relação aos outros frutos (G=3,3505; g.l=1; p<3,841). Não houve diferença no número de interações antagônicas durante o forrageio por outros frutos que não *S. romanzoffiana* e o forrageio por artrópodos (G=0,4716; g.l=1; p<3,841).

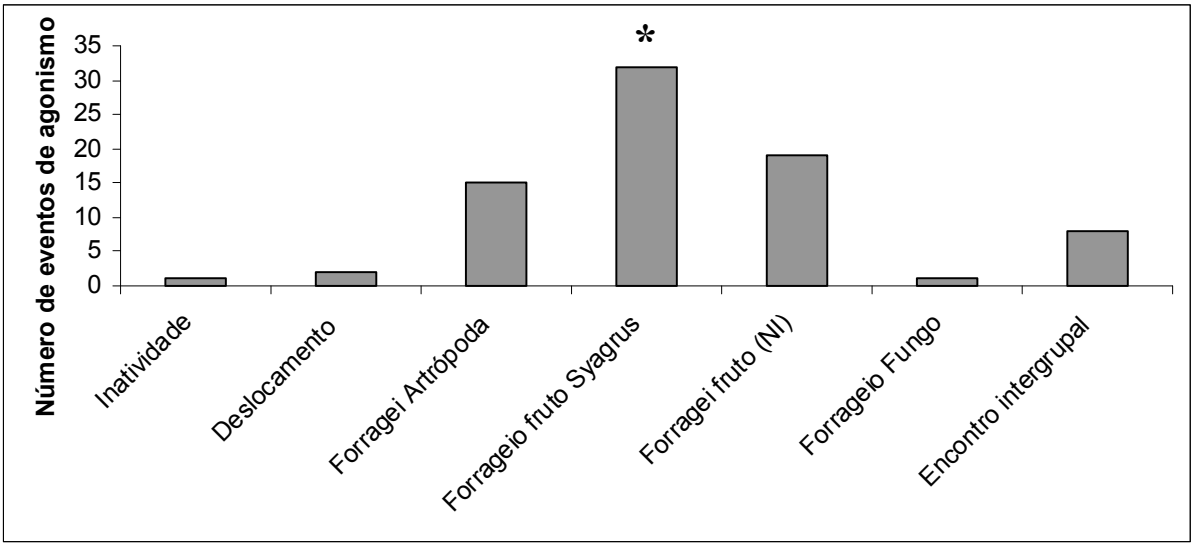


Figura 7. Contexto no qual foram realizadas as interações agoníticas em um grupo de *L. caissara.*

Enfocando apenas o agonismo efetuado pelo MAI sobre FA, observou-se que a maioria das interações foram relacionadas aos confrontos inter-grupais (n=7) e ao forrageio por frutos (incluindo *S. romanzoffiana*) (n=5) estando tais valores acima do que seria esperado de acordo com o que foi encontrado levando em conta todo o grupo (G=24,6902; g.l=1; p>3,841 e G=4,4468; g.l=1; p>3,841) (Fig.9). Levando em conta apenas o agonismo do MAI sobre o MAII, a grande maioria dos episódios ocorreu durante o forrageio por frutos (n=14) e por artrópodos (n=4), não diferindo significativamente do esperado (G=0,7088; g.l=1; p<3,841 e G=0,7806; g.l=1; p<3,841) (Fig.8).

Os registros que envolveram a FA agindo de maneira agonística com relação a outros indivíduos foram primordialmente relacionados ao forrageio por frutos (n=21). O número de eventos de agonismo realizados por FA durante o forrageio por frutos esteve acima do esperado (G=12,4845; g.l=1; p<3,841), enquanto que para todas as outras atividades não houveram diferenças significativas (Fig.8).

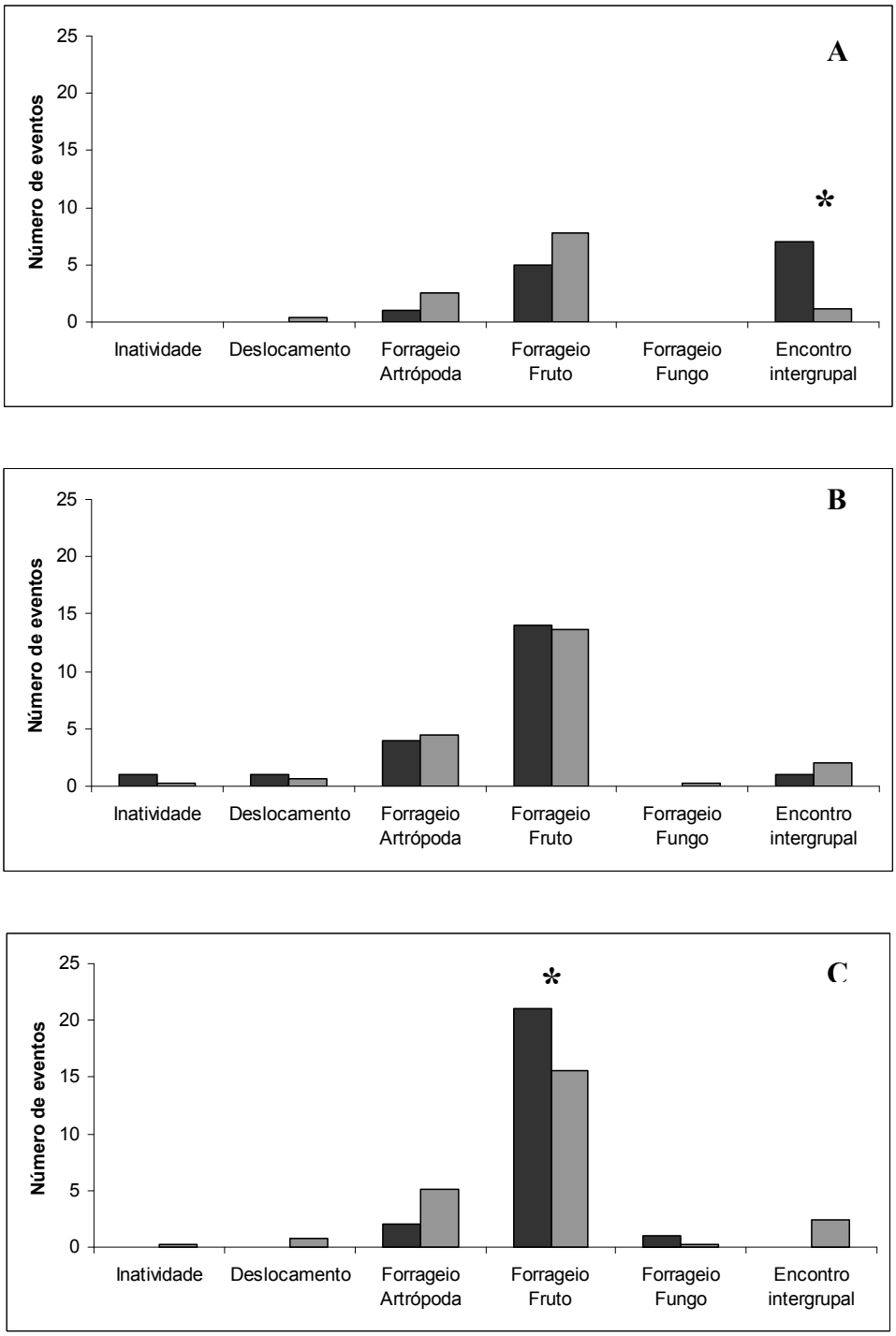
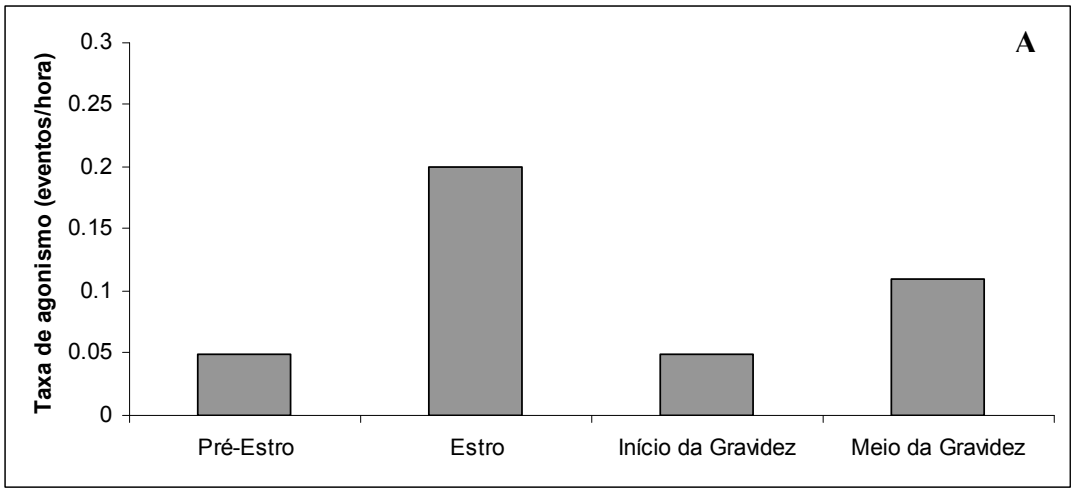


Figura 8. Freqüência observada (barra escura) e esperada (barra clara) do contexto das interações agonísticas de MAI sobre FA (A), MAI sobre MAII (B) e FA sobre os juvenis(C). Os asteriscos indicam os valores que diferem significativamente do esperado.

3.3 Relações de agonismo e o período reprodutivo:

Não houveram diferenças significativas na taxa média de realização (eventos/horas de observação) de comportamentos agonísticos do grupo todo entre os períodos reprodutivos (H=3,733; g.l.=3; p=0,292). Porém, levando em conta o número de episódios de agonismo efetuados pelos maiores executores da interação, observou-se que o MAI agrediu MAII com maior freqüência durante o Estro do que durante o Pré-Estro (G=6,0713; g.l=1; p>3,841) e o Início de Gravidez (G=6,1683; g.l=1; p>3,841) (Fig.9). Não houveram diferenças significativas no número de interações agonísticas do MAI com relação à FA ao longo dos períodos reprodutivos.

Já a FA não efetuou interações agonísticas sobre os juvenis durante o Pré-Estro, o período com o maior número de horas de observação. Além de superar o Pré-Estro em número de interações antagônicas, o Meio de Gravidez teve um número maior de interações agressivas efetuadas pela FA sobre os juvenis com relação aos períodos de Estro (G=10,8459; g.l=1; p>3,841) e Início de Gravidez (G=5,0392; g.l=1; p>3,841) (Fig.9). Vale notar embora não tenha havido uma diferença significativa entre Início de Gravidez e Estro (G=3,2481; g.l=1; p<3,841), no primeiro as interações agonísticas realizadas pela FA foram mais freqüentes que no segundo.



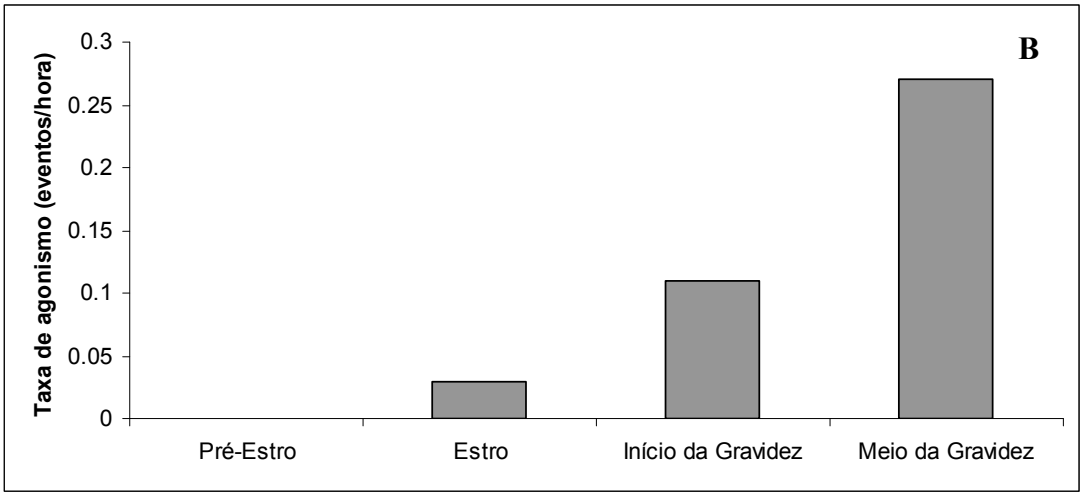


Figura 9. Taxa de agonismo (Eventos/Horas de observação) de MAI sobre o MAII (A) e de FA sobre os juvenis (B) ao longo dos períodos reprodutivos. Os asteriscos indicam os valores que diferem significativamente do esperado.

3.4 Marcações de cheiro:

Foram observadas ao todo 78 marcações de cheiro. Todas as marcações foram efetuadas pelos indivíduos adultos do grupo sendo que a grande maioria foi realizada pelo MAI (n=60) e a ele seguiram-se a FA (n=10) e o MAII (n=8). A diferença no número de marcações efetuadas por cada indivíduo do grupo foi significativa (G=62,3810; g.l=1; p>3,841) e apenas o número de marcações efetuadas por MAI foi considerado como estando acima do esperado.

Houve uma variação significativa no número de ocorrências do comportamento em questão de acordo com o período reprodutivo (Fig. 10). No Pré-Estro houve significativamente mais registros do que durante o Estro (G=5,9668; g.l=1; p>3,841) e o Meio de Gravidez (G=12,3403; g.l=1; p>3,841). Durante o Início de Gravidez o número de ocorrências de marcações também foi superior em relação ao Estro (G=8,1267; g.l=1; p>3,841) e ao Meio de Gravidez (G=7,4185; g.l=1; p>3,841), mas não ao Pré-Estro (G=0,4864; g.l=1; p<3,841).

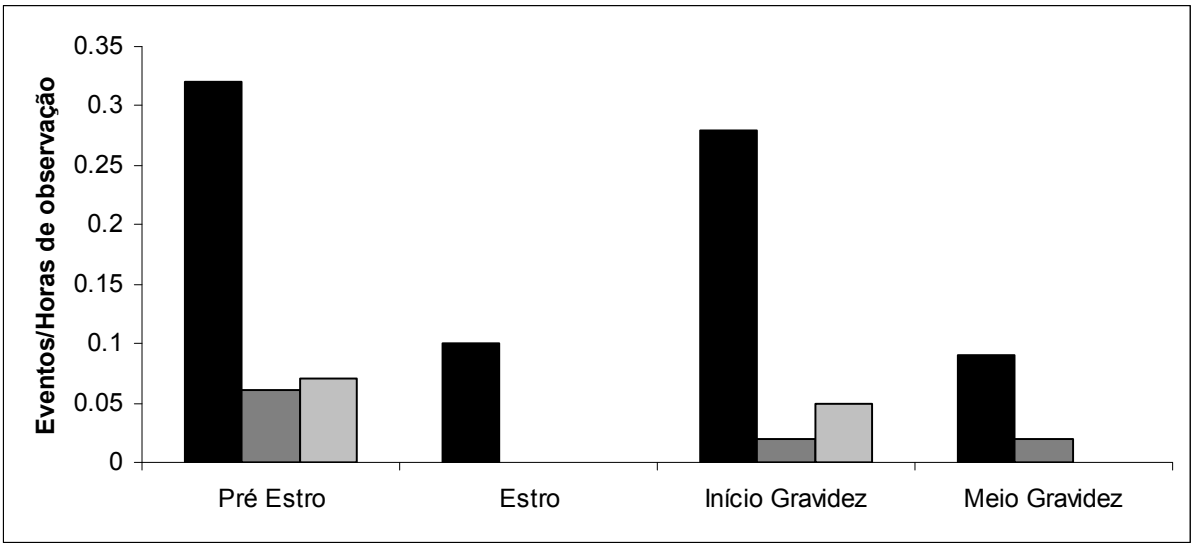


Figura 10. Taxa de realização (Evento/Horas de observação) de marcações em um grupo de *L. caissara* de acordo com o período reprodutivo. A barra negra representa o MAI, a barra cinza escuro o MAII e a barra cinza claro representa a FA.

Resultados semelhantes foram encontrados quando foram analisadas apenas as marcações realizadas pelo MAI (Pré-Estro x Estro = G=6,1747; g.l=1; p>3,841; Pré-Estro x Meio de Gravidez = G=8,0248; g.l=1; p>3,841; Início de Gravidez x Estro = G=5,6697; g.l=1; p>3,841), a não ser pelo fato de que a diferença entre Início e Meio de Gravidez não foi significativa (G=2,4180; g.l=1; p<3,841).

3.5 Relacionamentos espaciais:

Levando em conta todos os indivíduos do grupo, a distância média para o indivíduo mais próximo teve diferenças significativas entre o Estro e o Início de Gravidez (U=37133,5; Z=2,259; p=0,024) e entre o Estro e o Meio de Gravidez (U=13788,5; Z=-3,852; p=0,000), sendo que a distância média durante o Estro (2,011m) foi menor do que a distância média nos outros períodos supracitados (2,263 e 2,351m, respectivamente).

No geral, a distância média de FA para o indivíduo mais próximo não variou significativamente de acordo com a identidade desse indivíduo (Tab. I). A FA teve um número significativamente maior de registros em proximidade com o MAI com relação aos juvenis (G=15,5140; g.l=1; p>3,841) (Tab. II). A FA esteve próxima ao MAI em um maior

número de ocasiões do que ao MAII, porém tal diferença não foi significativa, embora tenha obtido valores muito próximos do que seria considerado significativo (G=3,8053; g.l=1; p>3,841). Não houve uma diferença significativa entre número de registros da FA em proximidade com o MAII e o número de registros em proximidade com os juvenis (G=2,702980; g.l=1; p<3,841).

Analisando as relações espaciais da FA de acordo com o período reprodutivo, notou-se que a mesma apresenta uma menor distância média em relação ao MAI durante o Estro quando em comparação com o Início de Gravidez (U=96,5; Z=-2,164; p=0,03) e o Meio de Gravidez (U=24; Z=-2,958; p=0,003). A distância média da FA para o MAI durante o Estro foi menor do que durante o Pré-Estro, porém tal diferença não atingiu significância estatística (U=176,5; Z=1,848; p=0,065). Quando foram levados em conta o número de registros em proximidade de FA com MAI, houve um número significativamente menor de registros durante o Estro com relação ao Início de Gravidez (G=8,9088; g.l=1; p>3,841) e ao Meio de Gravidez (G=4,072654; g.l=1; p>3,841), sendo a diferença entre o Estro e o Pré-Estro relativamente próxima a valores significativos (G=3,471196; g.l=1; p<3,841) (Fig.11).

Analisando as relações espaciais da FA de acordo com o período reprodutivo, notou-se que a mesma apresenta uma menor distância média em relação ao MAI durante o Estro quando em comparação com o Início de Gravidez (U=96,5; Z=-2,164; p=0,03; α <0,05) e o Meio de Gravidez (U=24; Z=-2,958; p=0,003; α <0,05). A distância média da FA para o MAI durante o Estro foi menor do que durante o Pré-Estro, porém tal diferença não atingiu significância estatística (U=176,5; Z=1,848; p=0,065; α <0,05). Porém, quando foram levados em conta o número de registros em proximidade de FA com MAI, houve um número significativamente menor de registros durante o Estro com relação ao Início de Gravidez (G=8,9088; g.l=1; p>3,841) e ao Meio de Gravidez (G=4,0726; g.l=1; p>3,841), sendo a diferença entre o Estro e o Pré-Estro relativamente próxima a valores significativos (G=3,4711; g.l=1; p<3,841) (Fig.11).

Tabela I. Distância média (em metros) entre os indivíduos de um grupo de *L. caissara* quando em proximidade.

Indivíduo/Distância média quando em proximidade (m).	FA	MAI	MAII	Juvenis
FA	-	2,11	2,05	1,59
MAI	2,42	-	3,58	2,57
MAII	2,88	3,99	-	1,48
Juvenis	1,38	1,38	1,49	-

Tabela II. Registros em proximidade entre os indivíduos de um grupo de *L. caissara.*

Indivíduo/Número de registros em proximidade.	FA	MAI	MAII	Juvenis
FA	-	88	64	98
MAI	116	-	52	125
MAII	65	38	-	168
Juvenis	60	59	102	

A distância média da FA para o MAII não variou significativamente de acordo com o período reprodutivo. Porém, o número de registros nos quais o indivíduo mais próximo a ela foi o MAII foi significativamente maior durante o Pré-Estro e o Início da Gravidez com relação ao Estro (G=4,4659; g.l=1; p>3,841 e G=5,8696; g.l=1; p>3,841, respectivamente) (Fig.11). A distância média da FA para os juvenis também não variou conforme o período reprodutivo, mas houve diferenças no número de registros em proximidade entre o Pré-Estro

e o Estro (G=9,5926; g.l=1; p>3,841) e o Início de Gravidez (G=60,1848; g.l=1; p>3,841), sendo que no Pré-Estro o número de registros esteve abaixo do esperado. Houve também uma diferença no número de registros em proximidade entre o Meio de Gravidez e o Estro (G=18,1640; g.l=1; p>3,841) e o Início de Gravidez (G=14,9461; g.l=1; p>3,841) (Fig.11), com o Meio de Gravidez tendo um número de registros abaixo do esperado em comparação com os referidos períodos.

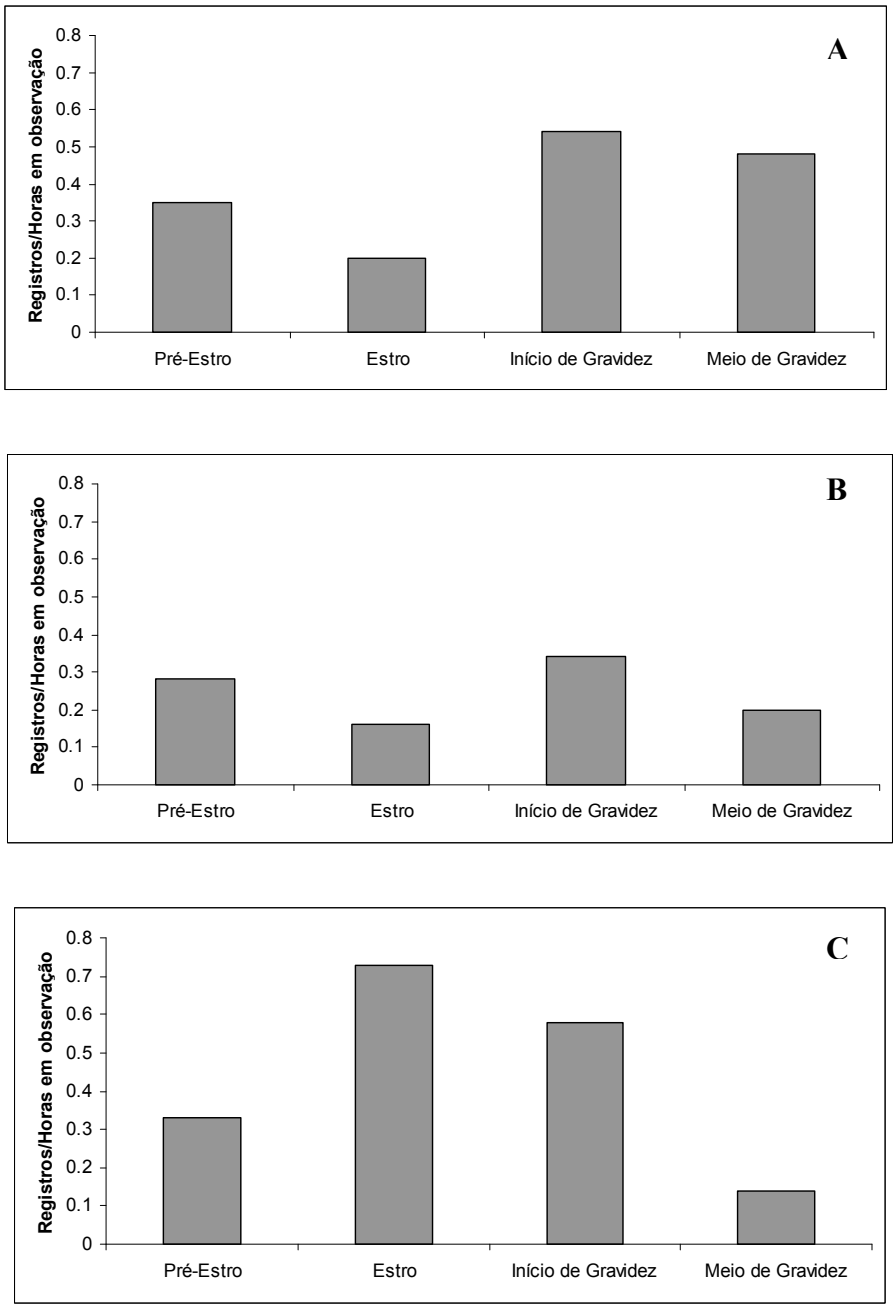


Figura 11. Taxa de proximidade (Registros/Horas em observação) entre FA e MAI (A), FA e MAII (B) e FA e juvenis (C) de acordo com o período reprodutivo.

O MAI esteve a uma menor distância média da FA e dos juvenis em relação ao MAII, sendo que tais diferenças foram significativas (U=2114; Z=-3,119; p=0,002 e U=4107; Z=2,709; p=0,005, respectivamente) (Tab.I). O número de registros do MAI em proximidade com FA foi significativamente maior do que com o MAII (G=25,0078; g.l=1; p>3,841) e com os juvenis (G=23,15074; g.l=1; p>3,841) (Tab.II).

A distância média do MAI em relação à FA não teve variações significativas entre os períodos reprodutivos, mas o número de registros em proximidade com ela foi maior durante o Estro e o Início de Gravidez com relação ao Pré-Estro (G=3,8785; g.l=1; p>3,841 e G=8,9778; g.l=1; p>3,841, respectivamente) (Fig.12).

A distância média do MAI para o MAII e para os juvenis também não variou entre os períodos reprodutivos, mas o número de registros em proximidade com o MAII foi significativamente maior durante o Pré-Estro do que durante o Estro (G=4,3656; g.l=1; p>3,841) e o Meio de Gravidez (G=7,4959; g.l=1; p>3,841) (Fig.12). Os registros de proximidade entre o MAI e os juvenis foram significativamente mais freqüentes no Estro do que no Pré-Estro (G=6,9249; g.l=1; p>3,841) e no Meio de Gravidez (G=7,8533; g.l=1; p>3,841) (Fig.12). Durante o Início de Gravidez a proximidade do MAI com os juvenis foi mais freqüente do que durante o Pré-Estro (G=7,5592; g.l=1; p>3,841) e do que durante o Meio de Gravidez (G=6,4330; g.l=1; p>3,841).

O MAII apresentou uma distância média significativamente maior em relação ao MAI (3,99m) do que em relação aos juvenis (1,48m) (U=4580,5; Z=4,252; p=0,0001). A distância média do MAII para o MAI foi maior do que a distância para a FA (2,88m), porém a diferença não foi estatisticamente significativa (U=1235; Z=-0,792; p=0,428). Quanto ao número de registros em proximidade, o MAII esteve mais próximo à FA e aos juvenis em um número de ocasiões significativamente maior do que ao MAI (G=125,327; g.l=1; p>3,841 e G=22,5543; g.l=1; p>3,841, respectivamente).

Houve uma grande diferença na distância média de MAII para a FA entre o Pré-Estro (1,82m) e o Estro (4,59m) (U=78; Z=-2,493; p=0,013). Não foram observadas variações significativas no número de registros em proximidade entre MAII e a FA ao longo dos períodos reprodutivos (Fig.13). A distância média do MAII para o MAI não variou conforme

o período reprodutivo, porém o MAI foi o animal mais próximo ao MAII com maior freqüência no Pré-Estro e no Estro do que no Início de Gravidez (G=5,7215; g.l=1; p>3,841 e G=4,4839; g.l=1; p>3,841, respectivamente) (Fig.13). A distância média do MAII para os juvenis também não variou de acordo com o período reprodutivo, mas houveram diferenças no número de registros em proximidade com o Pré-Estro e o Estro apresentando mais registros do que o Meio de Gravidez (G=3,8560; g.l=1; p>3,841 e G=4,1198; g.l=1; p>3,841, respectivamente) (Fig.13).

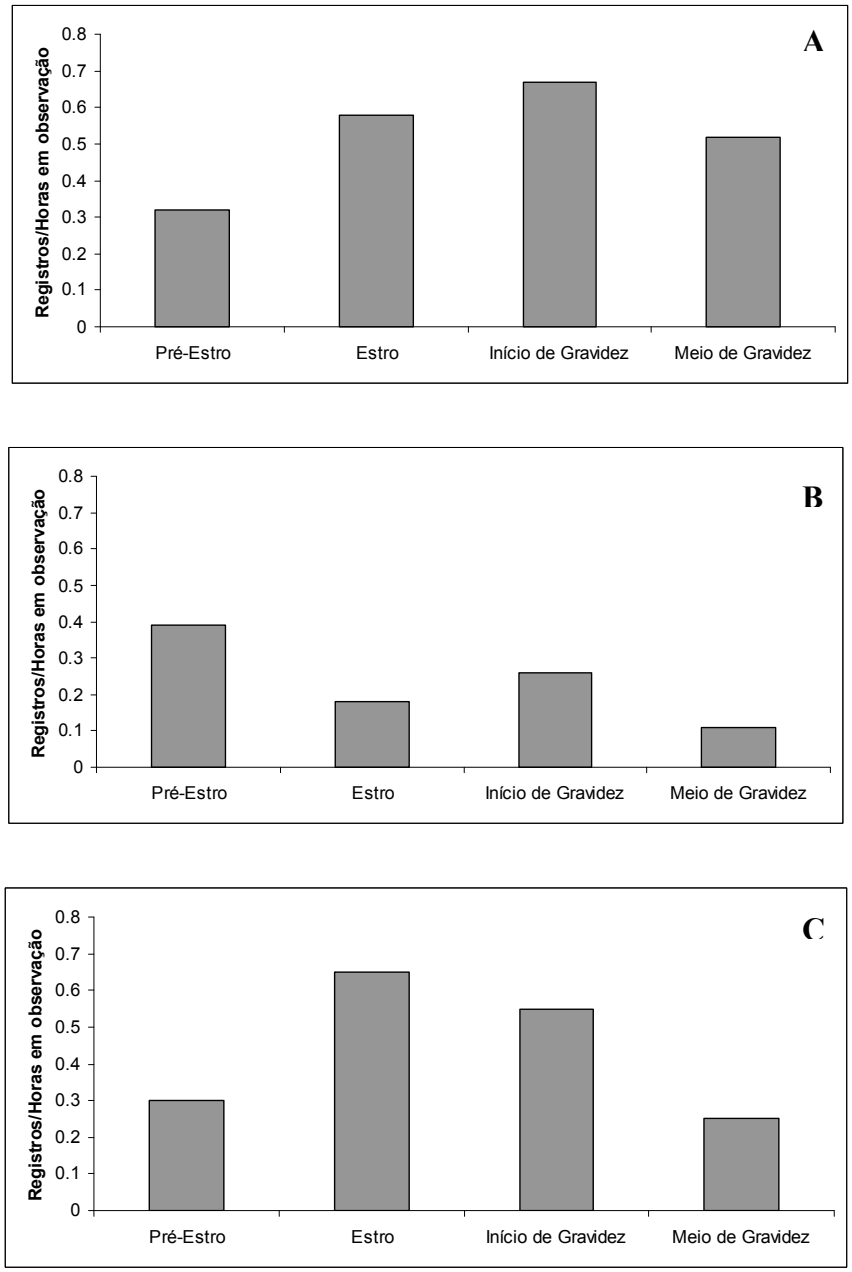


Figura 12. Taxa de proximidade (Registros/Horas em observação) entre MAI e a FA (A), entre MAI e MAII (B) e entre MAI e os juvenis (C) de acordo com o período reprodutivo.

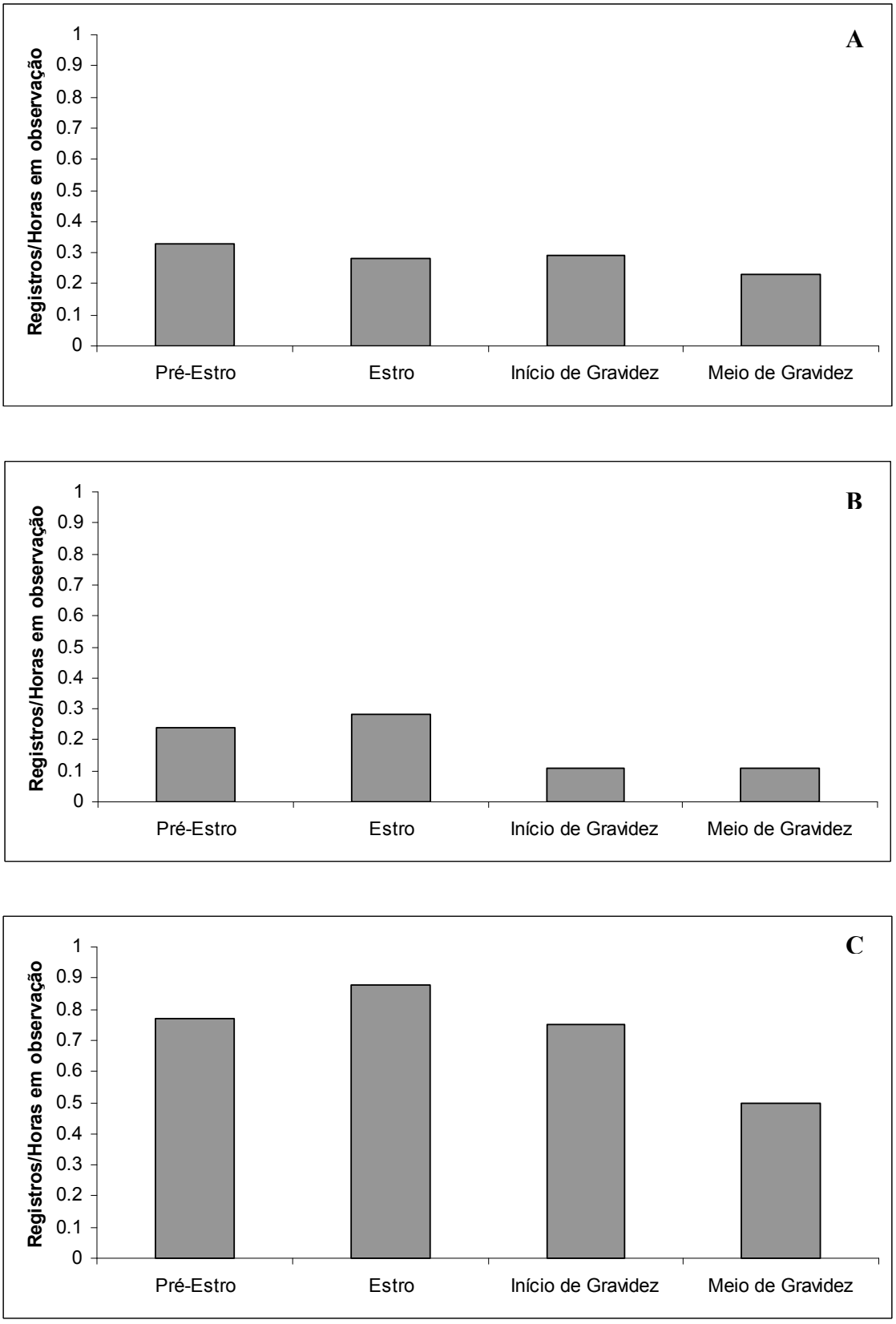


Figura 13. Taxa de proximidade (Registros/Horas em observação) entre MAII e a FA (A), entre MAII e o MAI e entre o MAII e os juvenis de acordo com o período reprodutivo.

3.6 Relações entre agonismo, marcação e proximidade:

Não houve nenhuma correlação significativa entre as relações de agonismo e os eventos de marcação, freqüência em proximidade ou distância média. Porém, existe a possibilidade de que os dados não atingiram significância estatística dado o tamanho amostral.

Assim, mesmo sem que tenha havido significância estatística algumas correlações merecem atenção. Enquanto houve uma correlação positiva entre a taxa de proximidade (registros em proximidade/hora) de FA com MAI e o número de registros de agonismo de MAI sobre FA (r=0,725; p>0,886; g.l.=5) (Fig.14), houve uma correlação equivalentemente negativa entre a taxa de proximidade de FA com MAII e o número de interações agonísticas de MAI sobre o MAII (r=-0,771; p>0,886; g.l.=5) (Fig.15).

Houve também uma correlação negativa entre o número de marcações efetuadas por FA e o número de interações agonísticas entre MAI e MAII (r=0,820; p>0,886; g.l.=5) (Fig.16) e entre o número de marcações efetuadas por FA e a distância média entre esta e o MAII (r=-0,759; p>0,886; g.l.=5) (Fig.17). A correlação entre as marcações efetuadas pelo MAI e o número de episódios agonísticos entre ele e o MAII também foi negativa, porém não foi sequer expressiva (r=-0,580; p>0,886; g.l.=5).

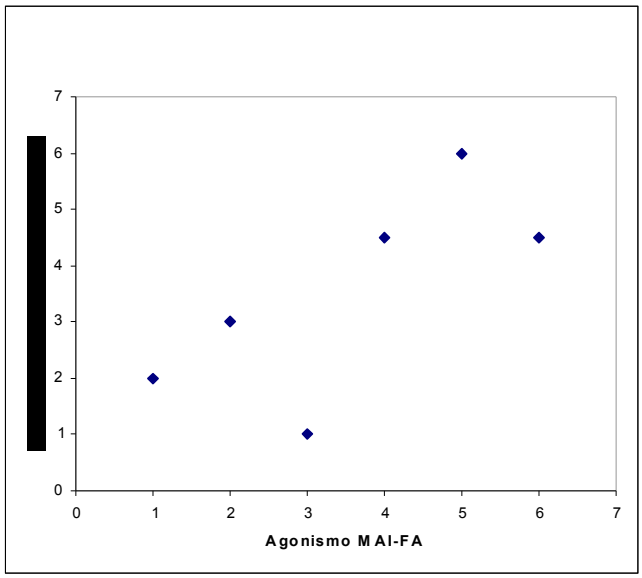


Figura 14. Correlação entre a taxa de proximidade (registros em proximidade/hora) de FA com MAI e o número de registros de agonismo de MAI sobre FA.

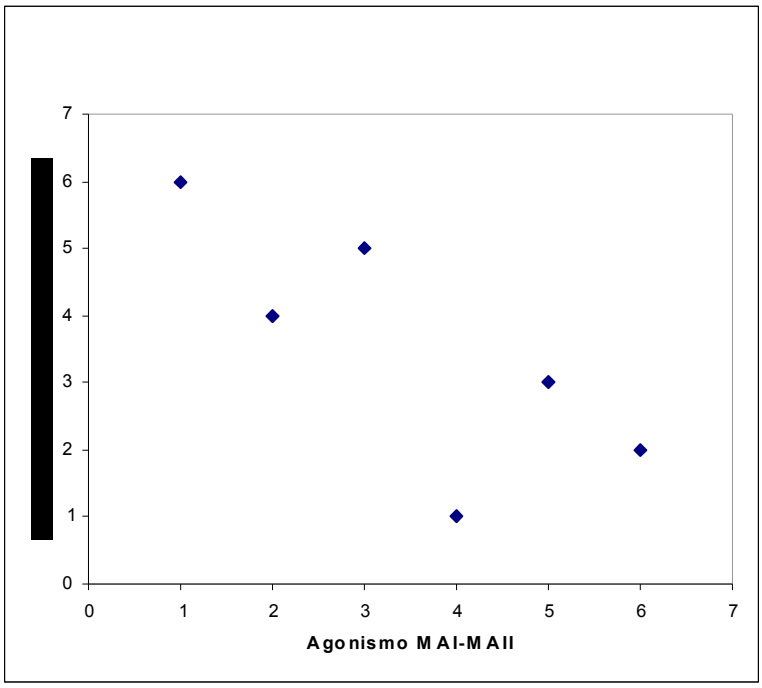


Figura 15. Correlação entre a taxa de proximidade de FA com MAII e o número de interações agonísticas de MAI sobre o MAII.

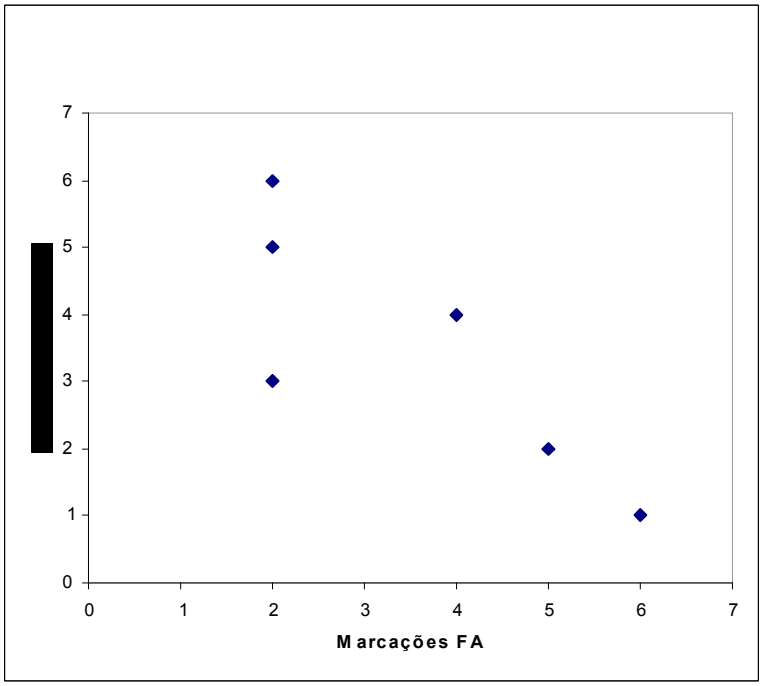


Figura 16. Correlação entre o número de marcações efetuadas por FA e o número de interações agonísticas de MAI sobre o MAII.

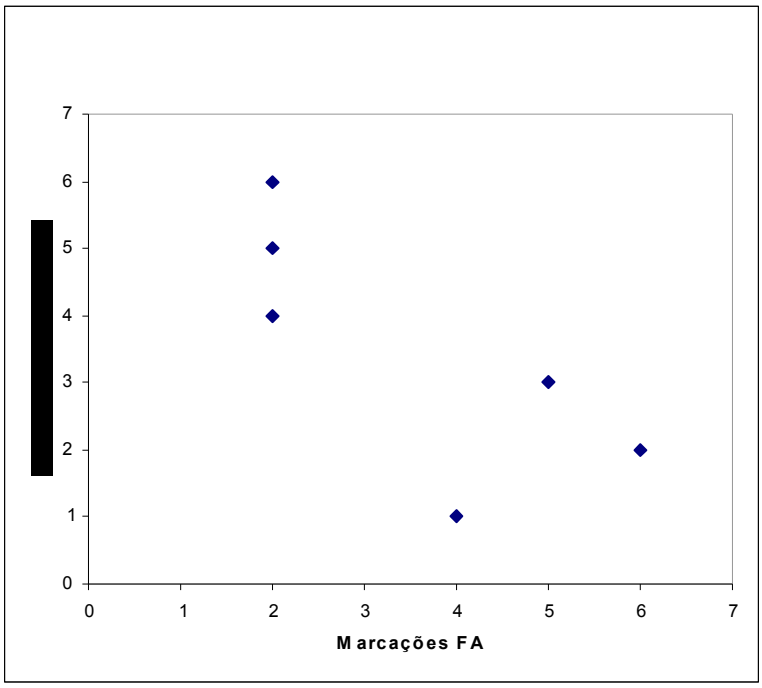


Figura 17. Correlação entre o número de marcações efetuadas por FA e a distância média entre MAII e FA.

4 Discussão

Em suma pode-se dizer que houve três classes de conflito entre os membros de um grupo de *L. caissara*, relacionados a: 1-Competição intra-sexual por parceiros reprodutivos; 2-Defesa da fêmea por parte do macho; 3-Competição entre a fêmea e os juvenis por recursos alimentares em períodos de estresse energético da primeira. No primeiro caso é interessante notar que há um balanço entre conflito e cooperação que possivelmente delineia as decisões do macho reprodutor quanto à suas ações competitivas.

Tal qual em outros estudos efetuados com a família Callitrichidae, a taxa de realização de comportamentos agonísticos foi relativamente baixa e a maioria desses foi de baixa intensidade (investidas), o que pode estar relacionado à importância das relações cooperativas no sucesso reprodutivo individual (revisado em Garber 1997). Porém, as interações agonísticas entre os indivíduos do grupo estudado podem indicar a existência de conflitos de interesse e de relações competitivas dentro de um grupo de micos-leões-de-cara-preta. A maioria do agonismo observado no grupo de estudo ocorreu entre os machos adultos,

entre o macho adulto dominante e a fêmea adulta e entre a fêmea adulta e os juvenis, sendo que houve um padrão diferenciado na ocorrência de cada uma dessas categorias.

As relações entre os machos adultos de grupos de calitriquídeos são comumente caracterizadas como cooperativas e igualitárias, com baixos índices de agonismo entre os indivíduos (Goldizen 1989, Garber 1997, Lazaro-Perea *et al.* 2000, Decainini & Macedo 2008). Porém, no presente estudo a relação entre os machos foi caracterizada por agonismo unidirecional e uma clara relação de hierarquia de dominância. Tal diferença pode ser relacionada à existência de duas estratégias reprodutivas a serem adotadas pelos machos: a poliândrica e a monogâmica. Enquanto em um grupo poliândrico todos os machos têm acesso à fêmea, compartilhando assim as oportunidades reprodutivas e o cuidado a prole (Terborgh & Goldizen 1985), em um grupo monogâmico um único macho tem acesso à fêmea e o cuidado da prole pode ser compartilhado com indivíduos não reprodutores (Kleiman 1977).

A criação dos filhotes é bastante custosa e a sua sobrevivência está relacionada ao número que indivíduos adultos envolvidos em seu cuidado. Assim, a formação de grupos poliândricos é um dos meios de se atingir o sucesso reprodutivo em grupos recém formados (Goldizen & Terborgh 1989). No entanto, pressões demográficas obrigam alguns indivíduos a permanecer em seu grupo natal e ajudar no cuidado com a prole mesmo que não existam oportunidades para sua própria reprodução (Goldizen & Terborgh 1989, Baker *et al.* 1993). Em um grupo com ajudantes não reprodutores um macho poderia ter algum sucesso ao se reproduzir sem compartilhar o acesso à fêmea e seria vantajoso para ele garantir a paternidade, uma vez que dessa forma não correria o risco de arcar com os custos do cuidado da prole alheia (Dunbar 1995).

Embora a evitação de relacionamentos endogâmicos possa diminuir a competição entre os machos (Garber 1997), a reprodução com indivíduos aparentados pode ser uma alternativa quando um animal adulto demora muito tempo para conseguir dispersar (Goldizen *et al.* 1996, French *et al.* 2003). Dessa forma, mesmo em grupos formados por um casal e sua prole, o macho reprodutor deveria apresentar mecanismos comportamentais que garantissem a monopolização da fêmea. Além da possibilidade do macho não reprodutor do grupo de *L. caissara* aqui estudado ser filho do casal reprodutor, evidências apontadas a partir de estudos demográficos com o congênere *L. rosalia* sugerem que em grupos com dois machos adultos comumente a dupla é constituída por irmãos ou tios e sobrinhos que migraram juntos (Baker *et al.* 1993, Baker & Dietz 2008). Nestes casos geralmente se estabelecia uma relação de

hierarquia entre os machos com um deles assumindo o papel de reprodutor e o outro atuando como ajudante não reprodutor, um panorama semelhante ao observado no presente trabalho.

O grupo estudado nesse trabalho apresentou uma estrutura reprodutiva monogâmica, onde o macho subordinado participou do cuidado da prole e recebeu agonismo do macho dominante. Boa parte das interações antagônicas entre os machos foi fruto da competição por recursos alimentares agregados, como *S. romanzoffiana*, o que é justificado pelo fato desses animais apresentarem um investimento considerável nos cuidados com a prole, não competindo apenas pelo acesso à fêmea mas também pelo acesso aos referidos recursos. Porém, há evidências de que as relações antagônicas entre os machos adultos podem ter servido como uma estratégia de monopolização da fêmea. A primeira dessas evidências é o fato de que os períodos nos quais houve um número proporcionalmente maior de interações agonísticas entre os machos foram os mesmos períodos nos quais foram observadas cópulas e outros comportamentos sexuais. Além disso, durante o período de estro a distância média entre a FA e o MAII foi expressivamente maior do que durante o período anterior e houve uma correlação negativa entre o agonismo de MAI sobre o MAII e a distância desse para FA. Por fim, a FA exibiu uma proximidade maior com o MAI ao longo de todos os períodos e com uma maior freqüência de registros da FA próxima ao MAI e do MAII próximo ao MAI durante o estro.

A defesa da fêmea durante os períodos nos quais esta está sexualmente receptiva já foi reportada em alguns trabalhos, porém, nesses casos o macho reprodutor seguia a fêmea ininterruptamente durante um certo período (Goldizen 1989, Baker *et al.* 1993, Huck *et al.* 2004). Os dados aqui apresentados não demonstram a defesa de um parceiro reprodutivo por esses mesmos meios, mas sim uma manutenção de proximidade contínua com a fêmea por parte do macho dominante e repressão do macho subordinado por meio de interações agonísticas. Heymann (1996) encontrou um padrão de agonismo semelhante para *Saguinus mystax*, com mais de 50% das interações agonísticas intrasexuais ocorrendo durante períodos de estro, e considerou tal padrão como parte de uma estratégia de defesa de parceiro reprodutivo. Assim, pode-se dizer que no presente estudo observou-se um dos tipos de defesa de parceiros reprodutivos. Estudos com *L. rosalia* demonstraram que os machos da espécie apresentam uma grande perda de massa corpórea durante os períodos de receptividade sexual da fêmea e que tal fato estaria relacionado aos custos com a competição sexual entre os machos, fato qual corrobora os resultados do presente trabalho (Dietz *et al.* 1994).

Além do agonismo em relação ao macho subordinado, o macho dominante teve a fêmea adulta como o animal mais próximo a si mesmo e aumentou a freqüência em proximidade durante o estro e o período subseqüente. Além disso, o agonismo do macho adulto em relação à fêmea foi bastante ligado aos eventos de encontros intergrupais. Nos encontros intergrupais ocorridos durante o Estro, Início de Gravidez e Meio de Gravidez, o macho adulto dominante se posicionava entre o seu grupo e grupo vizinho, alternando interações agressivas sobre animais do outro grupo com agonismo sobre a fêmea de seu grupo, mantendo-a longe da área do conflito e previnindo que esta se aproxime do macho subordinado durante o conflito (Obs. pess). A agressividade de machos em relação às fêmeas pode ser utilizada para previnir que as últimas entrem em contato com os machos de outros grupos (Heymann 1996). Atrair outros machos para seu grupo, de maneira que esses ajudassem nos cuidados com a prole poderia ser vantajoso para as fêmeas (Dunbar 1995, Lazaro-Perea *et al.* 2000) e, além disso, cópulas extra-grupo podem vir a ocorrer (Digby 1999, Lazaro-Perea *et al.* 2000). Dessa forma, o agonismo do macho sobre a fêmea pode ser uma estratégia importante por parte do primeiro para garantir que ajudara no cuidado de seus próprios filhotes. A correlação positiva entre proximidade e agonismo entre macho dominante e fêmea reforça a idéia de que o macho restringe as oportunidades de acasalamento extra-par da fêmea através de uma relação de proximidade e agonismo.

Mesmo as interações agonísticas sendo uma das estratégias utilizadas para monopolização do acesso às fêmeas, o sucesso reprodutivo dos calitriquídeos machos também é determinado pela participação de ajudantes e, portanto o agonismo deve ser brando e infreqüente de maneira a não repelir a presença dos mesmos (Dunbar 1995, Garber 1997). Nesse caso, as interações agressivas talvez não fossem suficientes para garantir a monopolização das fêmeas, havendo a necessidade de utilização de outros mecanismos competitivos como a inibição hormonal (Huck *et al.* 2004).

Marcações de cheiro se apresentam como um mecanismo versátil de comunicação intra e intersexual em Callitrichidae transmitindo, entre outras informações, pistas sobre estado reprodutivo e posição hierárquica (Heymann 1998, Washabaugh & Snowdon 1998, Lazaro-Perea *et al.* 1999, Heymann 2000, Miller *et al.* 2003). Embora ainda exista muito a se conhecer a respeito do verdadeiro papel das marcações nas sociedades desses primatas cooperativos do neotrópico, é quase certo de que elas desempenham um papel relacionado à seleção sexual (Heymann 1998, Washabaugh & Snowdon 1998).

No grupo de *L. caissara* estudado a grande maioria das marcações foi efetuada pelo macho dominante. Resultados semelhantes foram encontrados para *L. rosalia* e foram interpretados como um mecanismo de afirmação de posição hierárquica entre os machos (Miller *et al.* 2003). Além de afirmar sua posição hierárquica superior, machos dominantes poderiam utilizar de marcações como um meio para induzir a supressão hormonal em seus subordinados (Huck *et al.* 2004). Bales *et al.* (2006) reportaram menores níveis de liberação de hormônios andrógenos pelos machos subordinados em relação aos machos dominantes em grupos de *L. rosalia*, demonstrando o papel do controle fisiológico na competição entre os machos. Logo, as marcações poderiam ser um meio de competição intra-sexual não agressivo e de utilização irrestrita por não apresentar um risco tão grande de causar a imigração do macho subordinado que atuaria futuramente como ajudante. Nossos resultados sugerem então que o macho dominante se utilizou de interações agressivas com maior freqüência apenas nos períodos de estro e de uma estratégia competitiva indireta mais tolerante e menos custosa (marcações) nos períodos nos quais a receptividade da fêmea era reduzida.

É importante ressaltar também o papel das marcações na comunicação inter-sexual. As marcações que as fêmeas realizam são consideradas importantes para a transmissão de informações acerca de seu estado reprodutivo (Washabaug & Snowdon 1998, Heymann 2000). É possível que por saber com certa precisão quando a fêmea entrará em estro, o macho reprodutor seja mais tolerante em relação ao macho subordinado. O fato de que no grupo estudado houve uma correlação negativa entre marcações executadas pela fêmea e agonismo entre os machos e uma correlação positiva entre marcações da fêmea e proximidade desta com o macho subordinado dão suporte à essa proposição. Além disso, as marcações efetuadas pelas fêmeas podem ser responsáveis pela sincronização da atividade sexual do casal reprodutor (Garber *et al.* 1996), o que pode explicar o fato da fêmea do grupo de estudo realizar marcações apenas nos períodos que precederam o estro.

Além do conflito intra-sexual entre animais de diferentes classes hierárquicas e do conflito inter-sexual decorrente de uma estratégia de monopolização de parceiros reprodutivos, existe ainda o conflito entre pais e filhotes, ou conflito parental. Em grupos cativos de *Leontopithecus* o conflito parental pode ser bastante intenso ocasionando ferimentos graves e até a morte de indivíduos juvenis (Kleiman 1979). Kleiman (1979) aponta as fêmeas de *L. rosalia* como indivíduos mais agressivos, principalmente durante o período de falso estro no meio da gravidez. Nosso estudo com *L. caissara* também

demonstrou a fêmea como um indivíduo bastante agressivo durante o falso estro no meio da gravidez, sendo que as interações agonísticas efetuadas por ela foram mais intensas. Embora o falso estro no meio da gravidez possa ter sido a motivação dos conflitos observados, a competição por recursos agregados, como frutos, pode ser desencadeador de relacionamentos agressivos (Heymann 1996). Aqui observou-se que grande parte das interações agonísticas do grupo ocorreram durante o forrageio nos cachos de frutos de *Syagrus romanzoffiana*, os quais tem cerca de um metro de comprimento e meio metro de largura. Mesmo o forrageio por frutos tendo sido o maior motivo dos confrontos observados, os episódios antagônicos executados pela fêmea no referido contexto ocorreram em uma freqüência acima do esperado. Além disso, os juvenis foram de longe os maiores alvos de agonismo por parte da fêmea durante o meio da gravidez, quando ainda solicitavam transferências de alimento (Obs. pessoal). Ao arcar com os custos da gestação dos gêmeos as fêmeas de *L. rosalia* sofrem perda de peso e apresentam alterações comportamentais, como aumentos nos períodos de descanso (Dietz *et al.* 1994, Miller *et al.* 2006). Assim, parece plausível que o conflito observado entre a fêmea do grupo estudado e seus filhotes juvenis durante o último terço da gravidez seja produto do maior efeito da competição por recursos agregados sobre um indivíduo que sofre restrições energéticas, no caso a fêmea grávida. A eficácia da estratégia da fêmea se reflete em uma menor proximidade com os juvenis durante o período de maior estresse energético.

O compartilhamento de alimentos com os juvenis de grupos de *Leontopithecus* comumente segue um padrão de redução gradativa após o quinto mês do desenvolvimento desses animais (Tardif *et al*., 2008), padrão qual é semelhante ao observado neste estudo (Obs. pessoal). Existem duas causas últimas que podem ser empregadas para explicar a existência deste padrão: o ciclo de retroalimentação-informativa (information-feedback loop) e o conflito parental (Rapaport & Ruiz-Miranda 2006). O ciclo de retroalimentação-informativa pode ser evocado para explicar satisfatoriamente a diminuição gradativa das taxas de compartilhamento de alimentos (Rapaport & Ruiz-Miranda 2006). Porém, os dados aqui apresentados que demonstram um agonismo intenso por parte da fêmea como reação às solicitações de seus filhotes apontam para a possibilidade de que a retroalimentação-informativa e o conflito parental podem ter atuado conjuntamente na evolução do padrão temporal das relações de compartilhamento de alimento. Tal proposição necessitara de futuras investigações mais detalhadas para que possa ser discutida com mais clareza.

Por fim, pode-se concluir que sendo a tolerância para com os futuros ajudantes um importante determinante no sucesso reprodutivo do macho (Dunbar 1995, Garber 1997), o agonismo com relação à fêmea é uma das maneiras que ele tem para garantir a monopolização do acesso à mesma. Ao agredir um macho subordinado o macho dominante aumenta a possibilidade de migração deste (Veherecamp 1983). Já migrações de fêmeas reprodutoras já estabelecidas em grupos de calitriquideos é bastante improvável (Goldizen & Terborgh 1989; Baker & Dietz 1993; Goldizen *et al.* 1996).

Calitriquídeos são os primatas não humanos mais diversificados quanto aos seus sistemas sociais e por conta disso apresentam um comportamento bastante complexo (Dietz 2004, Goldizen 1987b). Embora haja a proposição de que as relações competitivas sejam destacadas entre as fêmeas de Callitrichidae, com os relacionamentos entre os machos sendo mais igualitários (revisado em Garber 1997), o presente trabalho mostra que conflito e competição podem ser componentes importantes nas decisões de cada indivíduo. A ocorrência de interações conflituosas dependerá do contexto social (período reprodutivo, sistema de acasalamento, presença de filhotes, número de indivíduos de cada sexo e parentesco) e de padrões demográficos da população.

5 Referências Bibliográficas

Altmann, J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. **Behaviour 40**: 227-267.

Baker, A. J., Dietz, J. M. & Kleiman, D. G.1993. Behavioral evidence for monopolization of paternity in multi-male groups of golden lion tamarins. **Animal Behavior 46**: 1091-1103.

Baker, A. J., Bales, K. & Dietz, J. M. 2008. Sistemas de acasalamento e dinâmicas de grupo em micos-leões. *In*: Kleiman, D. G. & Rylands, A. B (Eds). **Micos Leões: Biologia e Conservação**. Brasília: Ministério do Meio Ambiente.

Bales, K.L., J. A. French, J. McWilliams, R. A. Lake & J. M. Dietz. 2006. Effects of social status, age, and season on androgen and cortisol levels in wild male golden lion tamarins (*Leontopithecus rosalia*). **Hormones and Behavior 49** (1): 88-95

Barlow, G.W. & P.J. Ballin. 1976. Predicting and assessing dominance from size and coloration in the polychromatic Midas cichlid. **Animal Behaviour 24**: 793-813.

Bayly, K. L., C. S. Evans & A. Taylor. 2006. Measuring social structure: A comparison of eight dominance indices. **Behavioral Processes 73** (1): 1-12.

Decanini, D.P. & R.H. Macedo. 2008. Sociality in *Callithrix penicillata*: II. Individual strategies during intergroup encounters. **International Journal of Primatology 29** (3): 627-639.

Dietz, J.M. 2004. Kinship structure and reproductive skew in cooperative breeding primates. *In*: **Kinship and Behavior in Primates.** B. Chapais & C. Berman (eds). Oxford U. Press, New York.

Dietz, J. M. & A.J. Baker. 1993. Polygyny and female reproductive success in golden lion tamarins (*Leontopithecus rosalia*). **Animal Behaviour 46**: 1067-1078.

Dietz, J. M., A. J. Baker & D. Miglioretti. 1994. Seasonal variation in reproduction, juvenile growth and adult body mass in golden lion tamarins. **American Journal of Primatology 34** (2): 115-132.

Digby, L.J. 1999. Sexual behavior and extragroup copulations in a wild population of common marmosets (*Callithrix jacchus*). **Folia Primatologica 70**:136-145.

Dunbar, R.I.M. 1995. The mating system of callitrichid primates: I. Conditions for the coevolution of pair bonding and twinning. **Animal Behaviour 50** (4): 1057-1070.

French, J.A., K.L. Bales, A.J. Baker & J.M. Dietz. 2003. Endocrine Monitoring of Wild Dominant and Subordinate Female *Leontopithecus rosalia*. **International Journal of Primatology 24** (6): 1281-1300.

Garber, P.A. 1997. One for all and breeding for one: Cooperation and competition as a tamarin reproductive strategy. **Evolutionary Antrhopology 5** (6): 187-199.

Garber, P A & Leigh, S R. 1997 Ontogenetic variation in small-bodied New World primates: Implications for patterns of reproduction and infant care. **Folia Primatologica 68**(1): 1-22.

Garber, P.A., L. Moya, J.D. Pruetz & C. Ique. 1996. Social and seasonal influences on reproductive biology in male moustached tamarins (*Saguinus mystax*). **American Journal of Primatology 38** (1): 29 – 46.

Goldizen, A.W. 1987a. Facultative polyandry and the role of infant-carrying in wild saddle back tamarins (*Saguittus fuscicollis*). **Behavioral Ecology and Sociobiology 20 :** 99 - 109.]

Goldizen, A.W. 1987b.Tamarins and marmosets: Communal care of offspring. *In*: Smuts, B.B. Cheney, D.L., Seyfarth, R.M., Wrangham, R.W. & Struhsaker, T.T. (Eds). **Primate Societies**. University of Chicago Press, Chicago.

Goldizen, A.W. 1989. Social relationships in a cooperatively polyandrous group of tamarins (*Saguinus fuscicollis*). **Behavioral Ecology and Sociobiology 24**: 79-89.

Goldizen, A. W. 1990. A comparative perspective on the evolution of tamarin and marmoset social systems. **International Journal of Primatology 11** (1): 63-83.

Goldizen, A. W. & T. Terborgh. 1989. Demography and Dispersal Patterns of a Tamarin Population: Possible Causes of Delayed Breeding. **American Naturalist 134**: 208.

Goldizen, A.W., J. Mendelson, M. van Vlaardingen & J. Terborgh. 1996. Saddle-back tamarin (*Saguinus fuscicollis*) reproductive strategies: Evidence from a thirteen-year study of a marked population. **American Journal of Primatology 38** (1): 57 – 83.

Heymann, E.W. A. 1990. Social behaviour and infant carrying in a group of moustached tamarins,*Saguinus mystax* (primates: Platyrrhini: Callitrichidae), on Padre Isla, Peruvian Amazonia . **Primates 31** (2): 133-196.

Heymann, E. W. A. 1996. Social behavior of wild moustached tamarins, *Saguinus mystax*, at the Estacion Biologica Quebrada Blanco, Peruvian Amazonia). **American Journal of Primatology 38** (1): 101-113.

Heymann, E. W. A. 1998. Sex differences in olfactory communication in a primate, the moustached tamarin, *Saguinus mystax* (Callitrichinae). Behavioral Ecology and Sociobiology **43** (1): 37-45.

Heymann, E. W. A. 2000. Spatial patterns of scent marking in wild moustached tamarins, *Saguinus mystax*: no evidence for a territorial function**.** Animal Behaviour 60 (6): 723-730.

Huck, M., P. Löttker & E.W. Heymann. 2004. Proximate mechanisms of reproductive monopolization in male moustached tamarins (*Saguinus mystax*). **American Journal of Primatology 64** (1): 39-56.

Kleiman, D.G. 1977. Monogamy in mammals. **Quarterly Review of Biology** 52: 39–69.

Kleiman, D.G. 1979. Parent-offspring conflict and sibling competition in a monogamous primate. **American Naturalist 114**: 753-760

Lazaro-Perea, C., C. T. Snowdon & M. de Fátima Arruda. 1999. Scent-marking behavior in wild groups of common marmosets (*Callithrix jacchus*). **Behavioral Ecology and Sociobiology 46** (5): 313-324.

Lazaro-Perea, C., C. S. S. Castro, R. Harrison, A. Araújo, M. F. Arruda & C. T. Snowdon. 2000. Behavioral and demographic changes following the loss of the breeding female in cooperatively breeding marmosets. **Behavioral Ecology and Sociobiology 48** (2): 137-146.

Lazaro-Perea, C., M. F. Arruda & C. T. Snowdon. 2004. Grooming as a reward? Social function of grooming between females in cooperatively breeding marmosets. **Animal Behaviour 67** (4): 627-636.

Löttker P., M. Huck, D.P. Zinner & E.W. Heymann. 2007. Grooming relationships between breeding females and adult group members in cooperatively breeding moustached tamarins (*Saguinus mystax*). **American Journal of Primatology 69** (10): 1159-1172.

Miller, K.E., K.. Laszlo & J.M. Dietz. 2003. The role of scent marking in the social communication of wild golden lion tamarins, *Leontopithecus rosalia*. **Animal Behaviour 65** (4): 795-803.

Miller, K., K.L. Bales., J. Ramos & J.M. Dietz. 2006. Energy intake, energy expenditure, and reproductive costs of female wild golden lion tamarins (*Leontopithecus rosalia).* **American Journal of Primatology 68**: 1037-1053.

Price, E.C. 1992. The benefits of Helpers : effects of group and litter size on infant care in tamarins (*Saguinus oedipus*). **American Journal of Primatology 26** (3): 179-190.

Rylands, A. B. 1996. Habitat and the evolution of social and reproductive behavior in Callitrichidae. **American Journal of Primatology 38**: 5-18.

Savage A, L.H. Giraldo, L.H. Soto & C.T. Snowdon. 1996. Demography, group composition and dispersal in wild cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus*) groups. **American Journal of Primatology 38**:85–100.

Schaffner, C.M. & J.A. French. 1997. Group size and aggression: 'recruitment incentives' in a cooperatively breeding primate. **Animal Behaviour 54** (1): 171-180.

Snowdon, C.T. & K.A. Cronin. 2007. Cooperative breeders do cooperate. **Behavioral Processes 76**: 138-141.

Stribley JA, J.A. French JA & B.J. Inglett. 1987. Mating patterns in the golden lion tamarin (*Leontopithecus rosalia*): continuous receptivity and concealed estrus. **Folia Primatologica 49** (3-4):137-50.

Tardif, S.D., C.V. Santos, A.J. Baker, L. Van Elsacker, A.T.C. Feistner, D.G. Kleiman, C. R. Ruiz-Miranda, A. C. A. Moura, F. C. Passos, E. C. Price, L. G. Rapaport & K. De Vleeschouver. 2008,

Cuidado dos filhotes em micos-leões. *In*: Kleiman, D. G. & Rylands, A. B (Eds). **Micos Leões: Biologia e Conservação**. Brasília: Ministério do Meio Ambiente.

Terborgh, J. & A.W.Goldizen. 1985. On the mating system of the cooperatively breeding saddle-backed tamarin (*Saguinus fuscicollis*). **Behavioral Ecology Sociobiology 16**: 293-299.

Vehrencamp, S. L. 1983. A model for the evolution of despotic versus egalitarian societies. **Animal Behaviour 31:** 667–682.

Washabaugh, K. & C.T. Snowdon. 1998. Chemical communication of reproductive status in female cotton-top tamarins (*Saguinus o. oedipus*). **American Journal of Primatology, 45**: 337–349.

Capítulo 2: Interações de catação e as relações de troca, reciprocidade e tolerância em um primata cooperativo.

1 Introdução

Ao estarem envolvidos como presas na corrida armamentista evolutiva, a interação de predação exerceu uma poderosa pressão seletiva sobre os primatas, atuando dessa forma no delineamento de seus padrões comportamentais (Treves 1999). O comportamento gregário surge então como um padrão emergente para os primatas (Vaugham *et al.* 2000), levando a uma maior capacidade de vigilância, uma diminuição das chances individuais de ser capturado e a uma otimização das reações contra predadores, além de impor sobre esses efeitos de confusão (Krebs & Davis 1993). Dessa forma, a vida em grupo pode aumentar substancialmente as chances de um determinado indivíduo atingir o sucesso reprodutivo. A despeito das vantagens que surgem com a formação de grupos, esse evento pode levar ao aumento da competição por recursos escassos (ex. alimentos e parceiros reprodutivos), o que conduz a formação de relacionamentos despóticos (Veherecamp 1983).

Sociedades despóticas são caracterizadas pelo fato de que o acesso a recursos limitados é tendenciado de forma a favorecer alguns indivíduos (dominantes) em detrimento de outros (subordinados). Em outras palavras, há a formação de hierarquias de dominância nas quais há disparidade na obtenção de recursos pelos indivíduos das diferentes classes hierárquicas, ocasionando um sucesso reprodutivo diferenciado para dominantes e subordinados dentro de um determinado período (Veherecamp 1983). Dessa maneira, seria plausível a existência de pressões seletivas favorecendo animais dominantes mais fortes e com maior capacidade de monopolizar recursos através da manipulação dos subordinados (ex. expulsão de sítios de forrageio). Simultaneamente a seleção atuaria sobre os subordinados tornando vantajoso o ato de deixar os grupos onde fossem excessivamente manipulados pelos dominantes quando existissem outras opções disponíveis. O panorama de competição existente em sociedades despóticas leva os grupos a uma existência conflituosa quanto aos interesses dos indivíduos que os compõe. Nesse caso, interações afiliativas atuam na diminuição das tensões existentes nos relacionamentos intragrupais de maneira a viabilizar a manutenção dos grupos ao longo do tempo (Sussman *et al.* 2005).

As catações são as interações afiliativas mais comuns entre os primatas (Dunbar 1991) e até mesmo sua função mais básica, a retirada de ectoparasitas da pelagem, pode por si só ser um fator importante na determinação do sucesso reprodutivo de cada animal (Hutchins & Barash 1976). Além disso, eventos de catação surtem em efeitos fisiológicos benéficos aos receptores, como a sensação de relaxamento (Witting *et al. no prelo*).

Ao proporcionarem um grande benefício para os receptores a baixo custo para os executores, as catações figuram como uma moeda de troca comum em mercados biológicos (Nöe & Hammerstein 1995). Assim, catações podem ser trocadas por tolerância, apaziguamento, alianças, proximidade, sexo e até mesmo por ajuda nos cuidados com a prole.

Primatas da família Callitrichidae são pequenos e bastante vulneráveis à predação (Terborgh 1985). Possivelmente a predação tenha exercido tamanha pressão seletiva sobre os calitriquídeos, que tornou o nascimento de gêmeos a cada gestação uma grande vantagem (Goldizen 1990). Porém, tal vantagem é acompanhada por um vertiginoso aumento nos custos relacionados ao cuidado da prole (carregamento, amamentação, catações, vigilância) (Goldizen 1990). A impossibilidade da fêmea arcar sozinha com os referidos custos leva à necessidade da divisão do cuidado parental com o pai e com outros indivíduos do grupo, o que constitui um sistema de reprodução cooperativa.

Acredita-se que devido aos referidos custos com a criação de gêmeos, o par reprodutivo seria incapaz de garantir a sobrevivência de sua prole sem a ajuda de outros indivíduos (Goldizen 1987). Tal proposição é apoiada por estudos demográficos que apontam para uma relação entre a taxa de sobrevivência dos filhotes e o número de ajudantes (Terborgh & Goldizen 1985, Goldizen & Terborgh 1989, Goldizen *et al*. 1996, Savage *et al*. 1996) e o tamanho dos grupos (Heymann & Soini 1999).

Então, pode-se dizer seguramente que o sucesso reprodutivo das fêmeas de calitriquídeos está intimamente relacionado à manutenção de indivíduos capazes de contribuir no cuidado com a prole no grupo. Com a existência dessa relação, espera-se que alguns comportamentos das fêmeas sejam executados de maneira a proporcionar benefícios aos ajudantes, incentivando-os a permanecer no grupo e ajudar nos cuidados com a prole. Nesse sentido, a receptividade sexual e outras interações afiliativas, como as catações, seriam os meios pelos quais as fêmeas de Callitrichidae reforçaram as ligações com o seu parceiro reprodutivo e com outros indivíduos que possam vir a contribuir nos cuidados com a prole (Kleiman 1977, Kleiman & Mack 1977, Stribley *et al.* 1987, Ruiz 1990, Garber 1997, Lazaro-Perea *et al*. 2004, Löttker et al. 2007).

Os machos de Callitrichidae podem adotar uma estratégia poliândrica cooperativa onde as chances de se reproduzir são divididas entre os indivíduos do grupo de maneira a incentivar a permanência e até mesmo a entrada de indivíduos que venham a repartir os cuidados com a prole (Terborgh & Goldizen 1985, Decainini & Macedo 2008). Porém em grupos estabelecidos onde os filhotes mais velhos podem atuar como ajudantes é esperada a

monopolização do acesso a fêmea por apenas um macho (Terborgh & Goldizen 1985, Goldizen & Terborgh 1989). Em um contexto de poliandria cooperativa são observadas relações igualitárias, com conseqüente baixos níveis de agonismo e simetria nas relações de catação entre os machos (Goldizen 1989). Já em um contexto de monopolização e dominância, relações agonísticas sustentariam as posições hierárquicas (Baker *et al.* 1993) e as relações de catação possivelmente seriam alocadas de uma forma diferenciada de acordo com os interesses distintos dos indivíduos de diferentes classes sexuais e hierárquicas.

Devido aos custos que machos subordinados enfrentariam vagando em busca de oportunidades reprodutivas, permanecer no grupo por um tempo maior e esperar o surgimento de oportunidades dentro do próprio grupo ou na vizinhança pode ser uma boa alternativa (Baker *et al.* 1993). Além de tais custos, em grande parte dos grupos de micos-leões os indivíduos não reprodutores apresentam estreitos relacionamentos de parentesco, portanto ajudar no cuidado na prole pode proporcionar valor adaptativo por meio da seleção de parentesco (Baker *et al*. 2008). Porém, ser subordinado implica em ocasionalmente ter que lidar com a agressividade de um indivíduo dominante que, ao ter indivíduos do mesmo sexo como potenciais competidores pode forçar a saída dos mesmos. Nesse caso, espera-se que os indivíduos subordinados hajam de maneira a reduzir a agressividade dos dominantes para consigo, pagando tributos como o cuidado dos filhotes (Sanchez *et al*. 2002), transferindo alimentos (Rapaport 2006) e possivelmente catando os dominantes, garantindo assim sua permanência no grupo.

O objetivo desse capítulo foi delinear as relações de catação em um grupo de *Leontopithecus caissara*, no qual existe uma clara relação de dominância entre os machos, de forma a elucidar qual o papel desse comportamento nas estratégias de cada classe sexo-etária e hierárquica. Pressupõe-se que as catações seriam importantes na manutenção da ligação entre os indivíduos e dessa forma a fêmea teria um papel preponderante nas interações de catação. Além disso, a relação entre as catações executadas pela fêmea e os cuidados despendidos pelos indivíduos com a prole foi estudada de maneira a testar a possibilidade das catações atuarem como moeda de troca pelos referidos cuidados.

O outro pressuposto a ser testado nesse capítulo é o de que o macho subordinado utilizaria as catações como um mecanismo de diminuição das tensões para com o macho dominante, de forma a pagar pela sua permanência no grupo. Nesse caso, seria esperada uma forte correlação negativa entre a freqüência de catação e os comportamentos agonísticos e que a maioria das catações entre os machos ocorresse no sentido subordinado → dominante.

2 Métodos

2.1 Coleta dos dados

Os dados utilizados nesse capítulo foram coletados durante 257 h de observação direta de um grupo habituado de micos-leões-de-cara-preta no período entre abril e outubro de 2008. O grupo de estudo era constituído por uma fêmea adulta (FA), dois machos adultos (MAI e MAII) e dois juvenis (JI e JII). Embora o grupo possuísse dois machos adultos, sua estrutura reprodutiva foi considerada monogâmica uma vez que apenas um dos machos (MAI) teve acesso a fêmea durante a amostragem do período de estro. Além disso, foi constatada a existência de relações de dominância entre os machos, sendo o macho reprodutor (MAI) dominante sobre o outro (MAII) (ver Capítulo I).

O período de coleta foi dividido de acordo com o provável estágio reprodutivo da fêmea definido pela observação de comportamentos sexuais (montas, cópulas e inspeções genitais), gravidez aparente e à observação da presença dos filhotes no final de novembro. Assim foram realizadas observações durante o período de pré-estro (abril e maio, 88 horas de observação), estro (junho, 40 horas) e durante a gravidez, a qual foi dividida em início de gravidez (julho e agosto, 85 horas) e meio de gravidez (outubro, 44 horas).

Foram registradas todas as interações de catação, de compartilhamento de alimentos e de agonismo (luta, investida e perseguição) observadas durante o período amostral. Eventos nos quais um indivíduo para de executar a catação e imediatamente passa a receber catação do animal que estava recebendo a interação logo antes foram considerados recíprocos. Embora o método de todas as ocorrências (Altman 1974) possa ser tendencioso, a presença de três observadores permitiu que a maioria dos animais estivesse sendo visualizada na maioria do tempo. Paralelamente a aplicação do método de todas as ocorrências foram realizadas varreduras instantâneas (ver abaixo) cujo número de registros obtidos para cada indivíduo adulto não apresentou diferenças significativas (χ^2=4,024; g.l=2; p<5,991), embora o número de registros para os juvenis tenha sido menor devido ao fato de que nem sempre era possível sua identificação.

O espaçamento entre os indivíduos do grupo foi estudado através da metodologia de varredura instantânea (Altman 1974) com períodos amostrais de 5 minutos e intervalos de 10 minutos entre as observações. A cada varredura foram anotados o indivíduo mais próximo do focal e sua distância foi estimada de acordo com as seguintes categorias:

- Contato: Distância entre os animais igual a zero.

- Comprimento do braço: Animais próximos de maneira que se o braço de um deles fosse esticado conseguiria tocar o outro. Essa distância é correspondente a cerca de 0,2m.
- Comprimento do corpo: Distância entre os animais equivalentes ao comprimento de um corpo esticado de mico-leão. Essa distância é correspondente a cerca de 0,7m.
- Intermediária: Distância entre os animais equivalentes ao comprimento de dois corpos esticados de mico-leão. Essa distância é correspondente a cerca de 1,5m.
- Distante: Distância entre os animais igual ou maior que 2m. Nesse caso a distância estimada entre os animais foi estimada em valores redondos (2m, 3m, 4m, 5m...).

2.2 Análise dos dados

Para testar o se os indivíduos do grupo se envolviam em interações de catação e se iniciavam interações de catação com uma freqüência diferenciada foi utilizado o teste qui-quadrado. Para comparar individualmente o número total de interações e o número de interações iniciadas foi utilizado o teste G. O mesmo teste foi utilizado para verificar se haviam diferenças entre os indivíduos quanto ao número de eventos recíprocos nos quais estiveram envolvidos e entre o número de catações observadas entre cada díade. Em todos os casos acima, a hipótese nula foi de que os indivíduos não apresentariam diferenças na realização do comportamento de catação e, dessa forma, os valores esperados foram calculados com base na distribuição igualitária dos registros da interação.

O teste G foi utilizado para verificar se haviam diferenças significativas nas freqüências de catação de cada díade entre os períodos reprodutivos. Nesse caso, por haverem diferenças no número de horas de observação entre os períodos, foi calculada a taxa de catação para cada período (número de registros/número de horas de observação). Dessa forma, calculou-se o número de interações esperadas na comparação entre dois períodos multiplicando média aritmética das taxas de catação de cada período pelo número de horas de observação dos mesmos.

Para testar se haviam variações nas taxas de catação de acordo com o período reprodutivo, foi utilizado o teste U de Mann-Whitney. O teste Kurskal-Wallis foi utilizado

para se determinar se a taxa de catação de cada indivíduo foi variável de acordo com o período reprodutivo.

Testes de correlação de Spearmann foram utilizados para verificar se existiam relações entre o número de catações e o número de registros em proximidade e a distância média entre os indivíduos. O mesmo teste de correlação foi utilizado também para avaliar a relação entre as freqüências de catação, agonismo e transferências de alimento ao longo dos períodos.

Para a realização dos testes estatísticos foram utilizados os programas BioEstat 5.0 e XLStat. Foi adotado um nivel de significância de 0,05 para todos os testes realizados.

3 Resultados

3.1 Características individuais e reciprocidade

Foram registrados no total 257 eventos de catação. Houve uma diferença bastante significativa na participação individual (χ^2=353,037; g.l=5; p<0.05) sendo que a FA esteve envolvida na maioria dos eventos (n=228), sendo seguida pelo MAII (n=149), pelo MAI (n=124) e pelos juvenis (n=89) (Fig.1). A comparação entre as díades dos animais adultos revelou que a fêmea esteve significativamente envolvida em um maior número de eventos do que o MAI (G=31,1907; g.l=1; p>3,841) e ao MAII (G=22,7017; g.l=1; p>3,841). Porém, não foi encontrada uma diferença significativa no número de eventos em que o MAI e o MAII estiveram envolvidos (G=2,2926; g.l=1; p< 3,841).

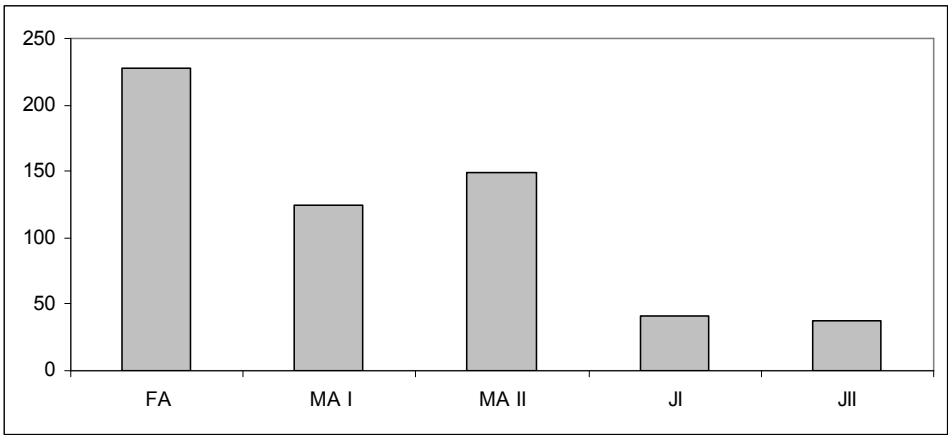


Figura 1. Número total de interações de catação nas quais cada indivíduo de um grupo de *L. caissara* do grupo esteve envolvido.

Os indivíduos adultos do grupo apresentaram diferenças significativas quanto ao número de interações de catação que iniciaram (χ^2=32,356; g.l=2; p<0.05). A FA foi o animal que iniciou o maior número de interações (n=100) e foi seguida pelo MAII (n=68) e pelo MAI (n=34). A FA iniciou interações de catação em um freqüência acima da esperada (G=79,202; g.l.=1; p>3,841) enquanto o MAI iniciou interações em uma freqüência abaixo do esperado (G=46,4304; g.l.=1; p>3,841). A FA iniciou um número significativamente maior de interações do que o MAI (G=33,9689; g.l.=1; p>3,841) e que o MAII (G= 82,1104; g.l.=1; p>3,841). O número de interações iniciadas pelo MAII foi significativamente maior do que o número de interações iniciadas pelo MAI (G=44,1117; g.l.=1; p>3,841).

O número de catações executadas e recebidas não foi significativamente diferente para todos os indivíduos a exceção de MAI (G=15,4893; g.l.=1; p>3,841) e JII (G=8,1119; g.l.=1; p>3,841), que receberam um número de catações acima do esperado (Fig.2).

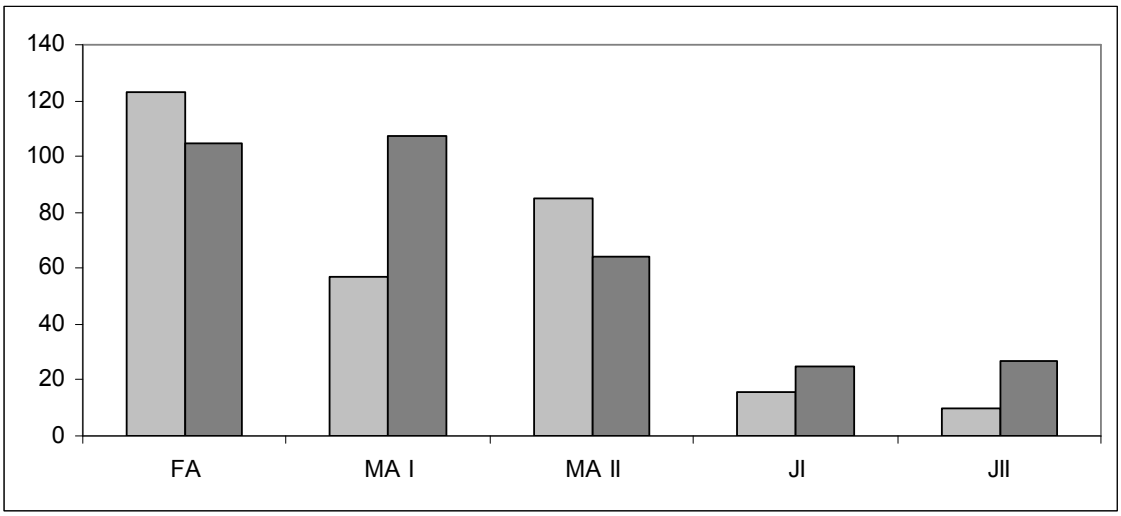


Figura 2. Número de catações em que cada indivíduo de um grupo de *L. caissara* atuou como executor (barras claras) ou como receptor (barras escuras) da interação.

O percentual de interações iniciadas por FA que se tornaram recíprocas foi de 51%. Esse valor foi significativamente maior do que o percentual de interações recíprocas do MAI (32,35%; G=4,1886, g.l=1; p>3,841) e do MAII (17,65%; G=16,8877; g.l=1; p>3,841) (Fig.3). O percentual das interações de catação iniciadas por MAI que se tornaram recíprocas foi significativamente maior do que o percentual de interações recíprocas de MAII (G=4,3863; g.l=1; p>3,841). A proporção de interações recíprocas entre FA e MAI e entre FA e MAII não diferiram (G=0,0335; g.l=1; p<3,841), enquanto o MAI só teve interações

recíprocas com FA e o MAII teve interações recíprocas com FA em uma proporção significativamente maior do que com o MAI (G=8,2649; g.l=1; p>3,841).

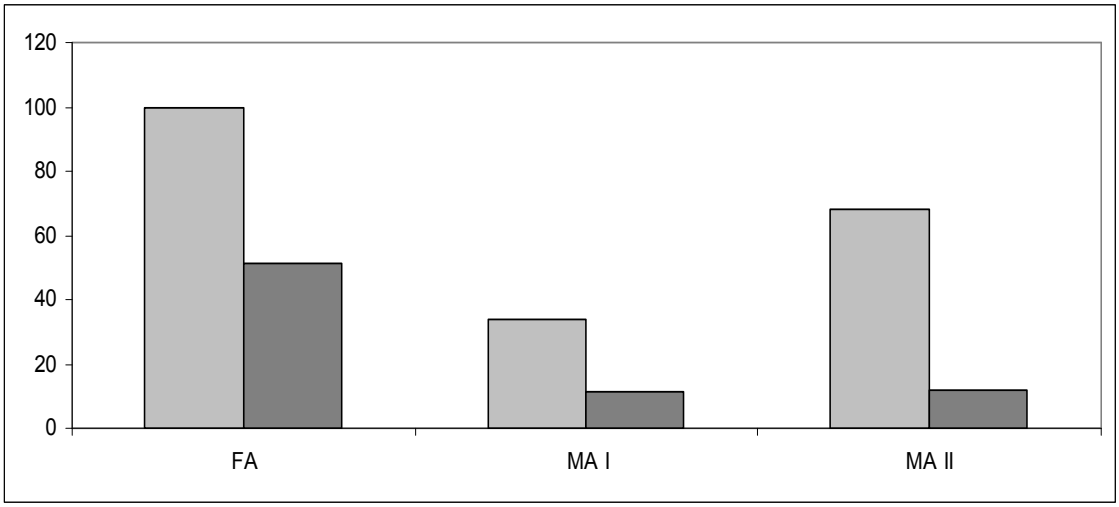


Figura 3. Número de catações iniciadas (barras claras) e número de interações recíprocas (barras escuras) em que cada indivíduo adulto de um grupo de *L. caissara* esteve envolvido.

3.2 Relacionamentos de catação

Os animais do grupo de estudo se relacionaram entre si de maneira diferenciada (Fig.4). A FA executou mais catações sobre o MAI (n=51;G=8,2659; g.l=1; p>3,841) e sobre o MAII (n=46; G=5,629; g.l=1; p>3,841) do que sobre os juvenis (n=26). Porém não houve uma diferença significativa na quantidade de catações despendidas por FA para cada um dos machos do grupo e nem entre o número de catações efetuadas por FA sobre o MAI e o MAII e o número de catações que ela recebeu dos mesmos. Não houve uma diferença significativa entre o número de catações que FA recebeu de MAI (n=47) e de MAII (n=49; G=0,2579; g.l=1; p< 3,841).

O MAI executou mais catações sobre FA (n=47) do que sobre o MAII (n=4; G=42,6590; g.l=1; p>3,841) e sobre os juvenis (n=6; G=36,0377; g.l=1; p>3,841). O MAI recebeu significativamente mais catações efetuadas por FA (n=51; G=25,9855; g.l=1; p>3,841).

Assim como o MAI, o MAII que efetuou catações sobre FA (n=49) com uma freqüência significativamente maior do que sobre o MAI (n=12; G=24,0735; g.l=1; p>3,841) e do que sobre os juvenis (n=24; G=8,7374; g.l=1; p>3,841). O MAII efetuou significativamente mais catações sobre o MAI (n=12) do que recebeu (n=4; G=4,1860; g.l=1;

p>3,841). O MAII recebeu significativamente mais catações de FA do que dos outros indivíduos do grupo (n=46; G=47,5761; g.l=1; p>3,841).

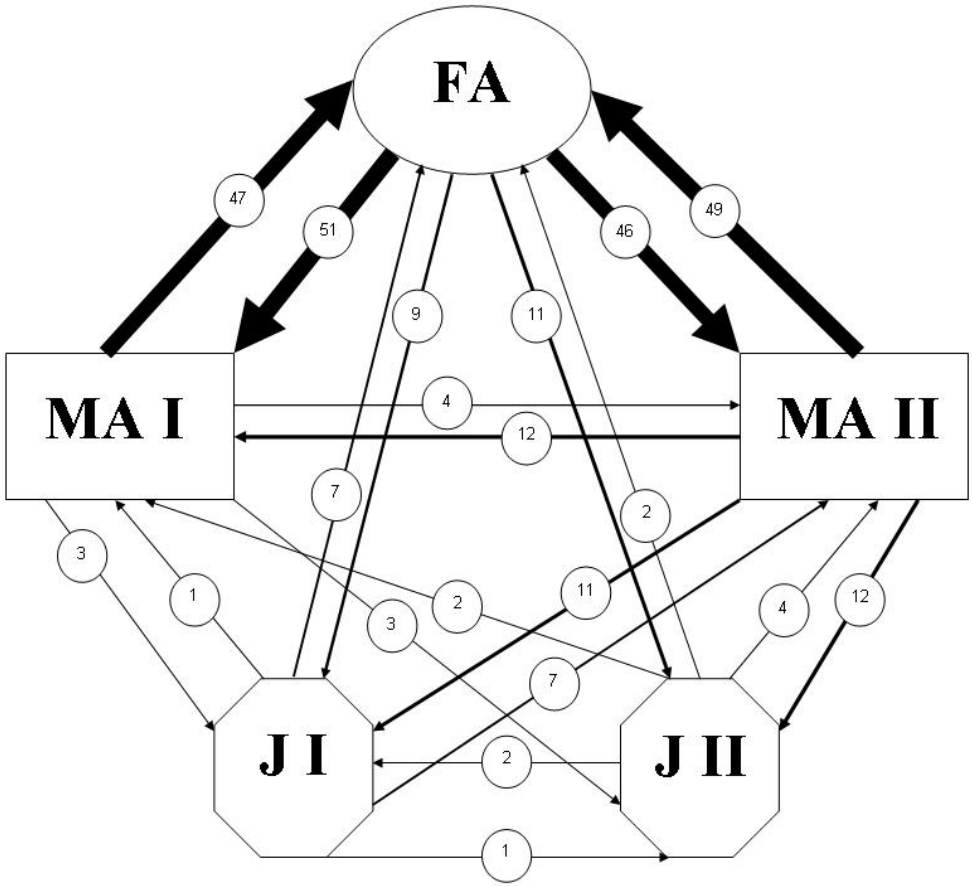


Figura 4. Sociograma indicando as relações de catação entre os indivíduos de um grupo de *L. caissara*. A direção das setas vai do executor para o receptor da interação enquanto a espessura das mesmas é proporcional ao número de interações registradas.

Os juvenis executaram um número de catações muito menor do que o número de catações executadas pelos adultos. O animal que efetuou mais catações sobre os juvenis foi a FA (n=26), sendo que esse número foi significativamente maior do que o número de catações que o MAI efetuou sobre os juvenis (n=6; G=23,5399; g.l=1; p>3,841), mas não que do que o número de catações despendidas pelo MAII aos juvenis (n=24; G=0,0800; g.l=1; p< 3,841). O MAII também executou significativamente mais catações sobre os juvenis do que o MAI (G=11,5647; g.l=1; p>3,841).

3.3 Relacionamentos de catação e período reprodutivo

Houve diferença no número de catações entre as díades de acordo com os períodos reprodutivos. Levando em conta todas as díades, as catações foram mais freqüentes entre os

animais do grupo no período pré-estro (n=176) do que nos períodos de estro (n=28; U=858; z=2,028, p=0,021), início de gravidez (n=77; U=1667; z=2,640; p=0,015) e meio de gravidez (n=14; U=957; z=3,191; p=0,001) (Fig.5).

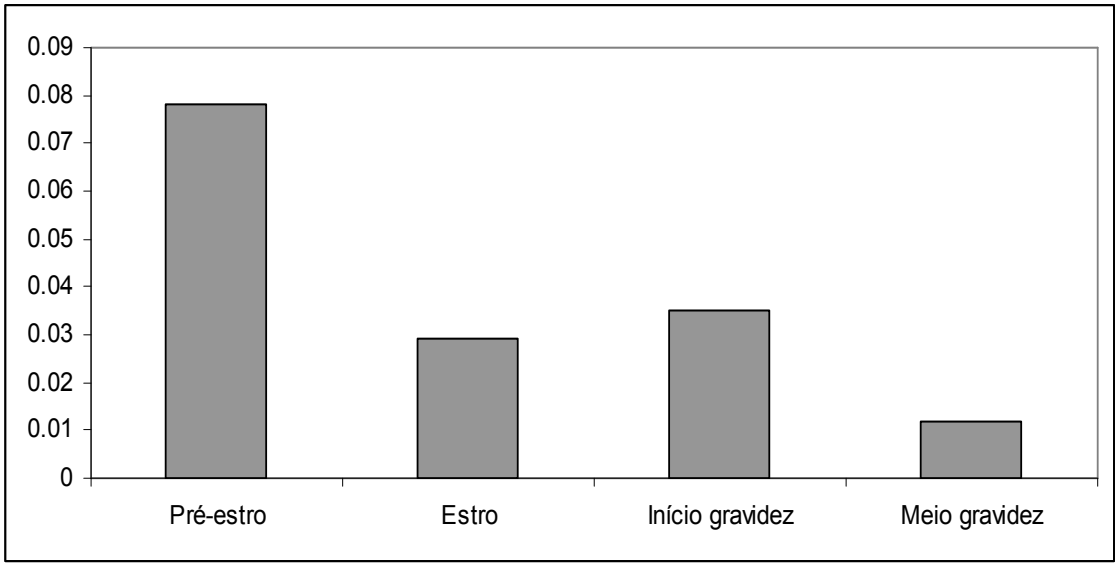


Figura 5. Taxa média de catação (Eventos/Horas de observação) entre as díades em um grupo de *L. caissara* de acordo com o período reprodutivo.

O número de catações entre as díades no período de estro não diferiu significativamente do número de catações realizadas no início da gravidez (U=652; z=0,280; p=0,390) e no meio da gravidez (U=395,5; z=1,242; p=0,107). Porém, o número de catações realizadas no início da gravidez foi significativamente maior do que o número de catações ocorridas no meio da gravidez (U=813,5; z=1,656; p=0,049).

Analisando individualmente, observou-se que a taxa de catações realizadas por FA durante o pré-estro foi significativamente maior do que a taxa de catações realizadas pela mesma durante o estro (H=3,971; p=0,046), durante o início da gravidez (H=3,971; p=0,046) e durante o meio da gravidez (H=4,091; p=0,043) (Tab. I). Não houveram diferenças significativas nas taxas de catação realizadas por FA entre o período de estro e os outros períodos, nem entre o início e o meio da gravidez.

Levando em conta apenas as catações realizadas por FA sobre o MAI, observou-se que um número significativamente maior de interações ocorreu durante o pré-estro do que durante o estro (G=21,3074; g.l=1; p>3,841), o início de gravidez (G=5,4460; g.l=1; p>3,841) e o meio de gravidez (G=35,7365; g.l=1; p>3,841). Ainda levando em conta apenas o número de catações sobre o MAI, verificou-se que a quantidade de interações observadas

durante o início de gravidez foram superior às observadas durante o estro (G=4,2536; g.l=1; p>3,841) e às observadas durante o meio da gravidez (G=14,0763; g.l=1; p>3,841). Os períodos de estro e o meio da gravidez foram os únicos entre os quais não houve diferenças significativas no número de catações efetuadas pela FA sobre o MAI (G=2,1451; g.l=1; p<3,841)

Tabela I. Taxas de catações efetuadas por FA de acordo com o período reprodutivo.

	Pré-estro	Estro	Início de gravidez	Meio de gravidez
FA-MAI	0.350 (n=31)	0.1 (n=4)	0.18 (n=15)	0.02 (n=1)
FA-MAII	0.350 (n=31)	0.08 (n=3)	0.12 (n=10)	0.05 (n=2)
FA-J	0.240 (n=21)	0.05 (n=2)	0.02 (n=2)	0.02 (n=1)

Quanto às catações realizadas por FA sobre o MAII, também foram observadas em maior número durante o pré-estro em relação ao estro (G=24,2947; g.l=1; p>3,841), ao início da gravidez (G=11,2559; g.l=1; p>3,841) e ao meio da gravidez. (G=29,1711; g.l=1; p>3,841). O número de catações de FA sobre o MAII foi significativamente maior durante o início da gravidez em relação ao período de estro (G=16,4975; g.l=1; p>3,841). Não houveram diferenças significativas entre o período de estro e o meio da gravidez (G=0,5721; g.l=1; p<3,841) e entre o início e o meio da gravidez quanto ao número de catações efetuadas por FA sobre o MAII (G=2,6252; g.l=1; p<3,841).

O MAI não apresentou variações significativas na taxa de catações que efetuou de acordo com o período reprodutivo (H=2,596; p=0,458; α =0,05) (Tab.II). Porém, analisando apenas seu relacionamento com os outros indivíduos adultos do grupo houve algumas diferenças significativas entre os períodos. A freqüência com que MAI efetuou catações sobre a FA foi significativamente maior durante o pré-estro do que durante o estro (G=6,7346; g.l=1; p>3,841), início de gravidez (G=5,5790; g.l=1; p>3,841) e meio de gravidez (G=18,5698; g.l=1; p>3,841). O número de catações que MAI executou sobre a FA foi também maior durante o início da gravidez do que no meio da gravidez (G=4,5145; g.l=1;

p>3,841). Todos os eventos de catação nos quais o MAI atuou como executor e o MAII e os juvenis como receptores ocorreram no período de pré-estro.

Tabela II. Taxas de catações efetuadas por MAI de acordo com o período reprodutivo.

	Pré-estro	Estro	Início de gravidez	Meio de gravidez
MAI- FA	0.28 (n=25)	0.18 (n=7)	0.14 (n=12)	0.07 (n=3)
MAI- MAII	0.05 (n=4)	0	0	0
MAI-J	0.07 (n=6)	0	0	0

O MAII também não apresentou variações significativas na taxa de catações que efetuou de acordo com o período reprodutivo (H=4,004; p=0,261) (Tab.III). Analisando apenas as catações que esse animal efetuou sobre FA, observou-se que houve um número maior de interações no pré-estro em relação ao estro (G=17,3803; g.l=1; p>3,841) e ao meio da gravidez (G=15,5017; g.l=1; p>3,841), mas não em relação ao início da gravidez (G=1,3033; g.l=1; p<3,841). Durante o início de gravidez o MAII efetuou mais catações sobre FA do que durante o estro (G=7,1107; g.l=1; p>3,841) e o meio de gravidez (G=6,0193; g.l=1; p>3,841). O número de catações não diferiu significativamente ente o estro e o meio de gravidez (G=0,2133; g.l=1; p<3,841).

Tabela III. Taxas de catações efetuadas por MAII de acordo com o período reprodutivo.

	Pré-estro	Estro	Início de gravidez	Meio de gravidez
MAII-FA	0.3	0.08	0.19	0.09
MAII-MAI	0.08	0.03	0.05	0
MAII-J	0.17	0.1	0.05	0

Quanto às catações que MAII efetuou sobre o MAI só houveram diferenças entre o pré-estro e o meio de gravidez (G=9,6243; g.l=1; p>3,841) e entre o início e o meio de gravidez (G=5,0602; g.l=1; p>3,841).

3.4 Catação, agonismo, cuidado da prole e proximidade

O número de interações de catação observadas para o grupo todo em cada período reprodutivo apresentou uma correlação fortemente negativa com relação ao número de interações agonísticas observadas nos mesmos períodos (r=-0,886; g.l.=5; p=0,019) (Fig. 6). A maioria das interações agonísticas observadas foram executadas pelo MAI sobre a FA e sobre o MAII (ver Capítulo 1). Embora o número de catações do grupo todo não tenha apresentado uma correlação significativa com o número de interações de transferência de alimento (r=0,714; g.l.=5; p=0,187), a correlação é significativa quando se levam em conta apenas as catações efetuadas por FA (r=0,812; g.l.=5; p=0,031) (Fig. 7).

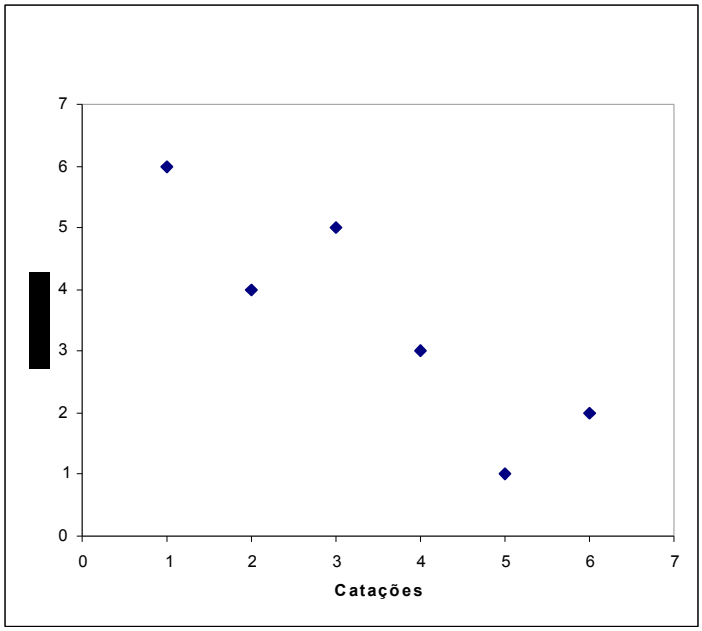


Figura 6. Correlação negativa entre o número de catações e o número de interações agonísticas a cada período reprodutivo.

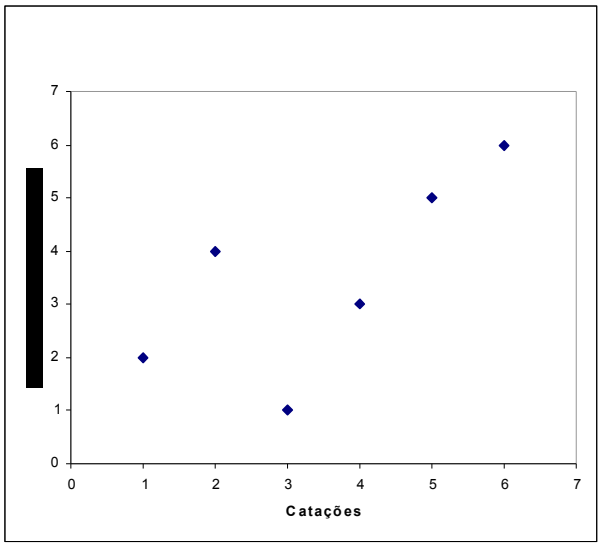


Figura 7. Correlação positiva entre o número de interações de catação e o número de interações de transferência de alimentos ao longo dos períodos reprodutivos.

Quanto à relação entre a freqüência das interações de catação e a proximidade entre os indivíduos, observou-se uma correlação positiva entre o número de interações de catação entre as diferentes díades e o número de registros em proximidade dos indivíduos que as compunham (r=0,508; g.l.=22; p<0,0001) (Fig.8). Porém não houve correlação entre o número de interações entre as díades e distância média dos indivíduos quando em proximidade (r=0,342; g.l.= 5; p=0,110).

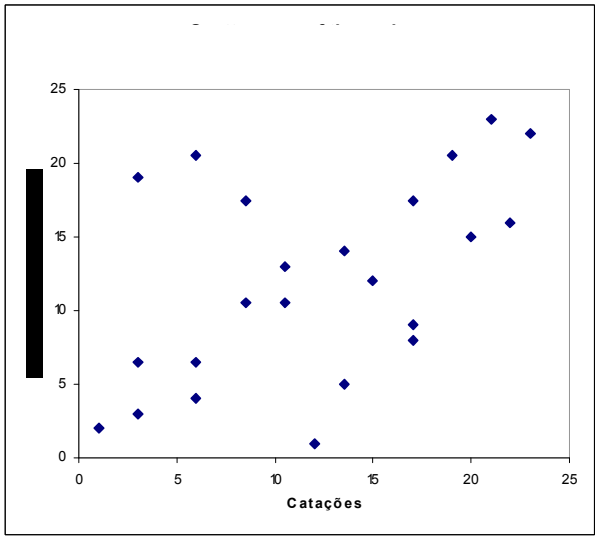


Figura 8. Correlação entre o número total de catações entre as díades e o número de registros em proximidade dos indivíduos que as compunham.

Analisando as interações de catação e a proximidade entre os indivíduos adultos ao longo dos períodos reprodutivos, observou-se que nos períodos nos quais as interações de catação foram mais freqüentes houve um maior número de registros de proximidade entre as díades (r=0,719; g.l.=22; p<0,0001) (Fig.9). Nos períodos nos quais as interações de catação entre os adultos foram mais freqüentes, observou-se que a distância média entre os mesmos quando em proximidade foi menor, tendo havido uma correlação negativa significante entre essas variáveis (r=-0,559; g.l.= 22; p=0,005) (Fig.10).

Porém, analisando separadamente os indivíduos do grupo, notou-se que a correlação negativa entre taxas de catação efetuadas e a proximidade média com os outros indivíduos é significativa apenas para o MAII (r=-0,731; g.l.= 7; p=0,04) (Fig.11). Para o MAI tal correlação não foi significativa (r=-0,659; g.l.= 7; p=0,076) mas foi maior do que a correlação encontrada para FA (r=-0,347; g.l.= 7; p=0,399).

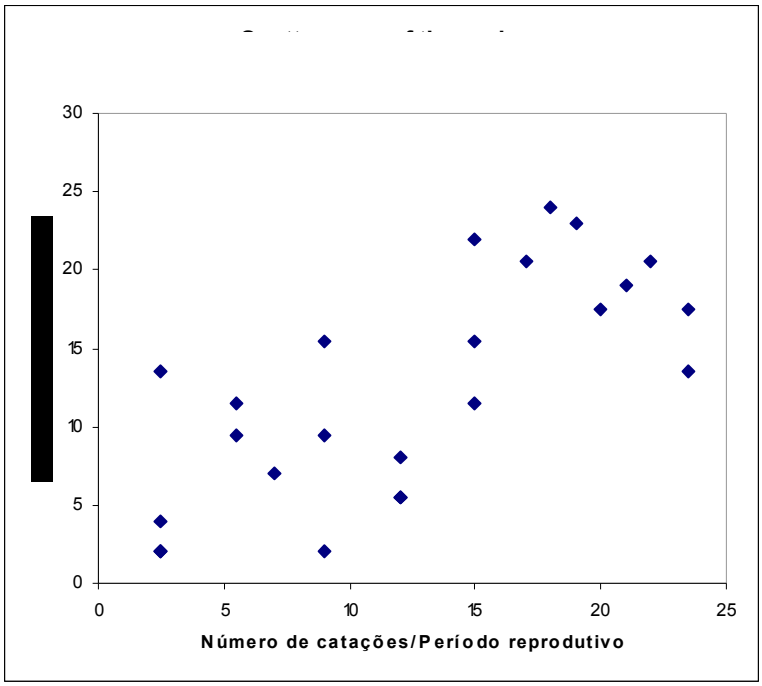


Figura 9. Correlação entre o número de catações entre os adultos e o número de registros em proximidade dos mesmos a cada período reprodutivo.

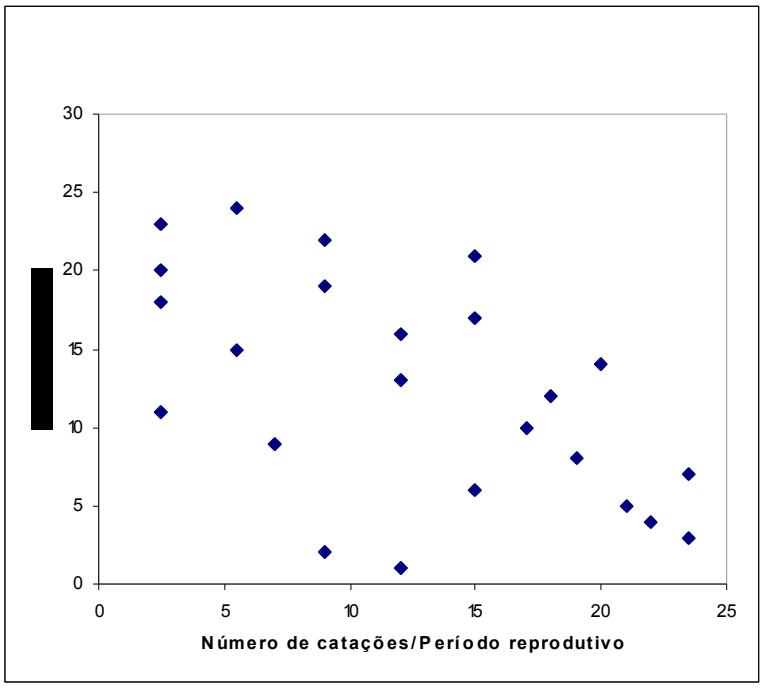


Figura 10. Correlação entre o número de catações entre os adultos e a distância média entre os mesmos a cada período reprodutivo.

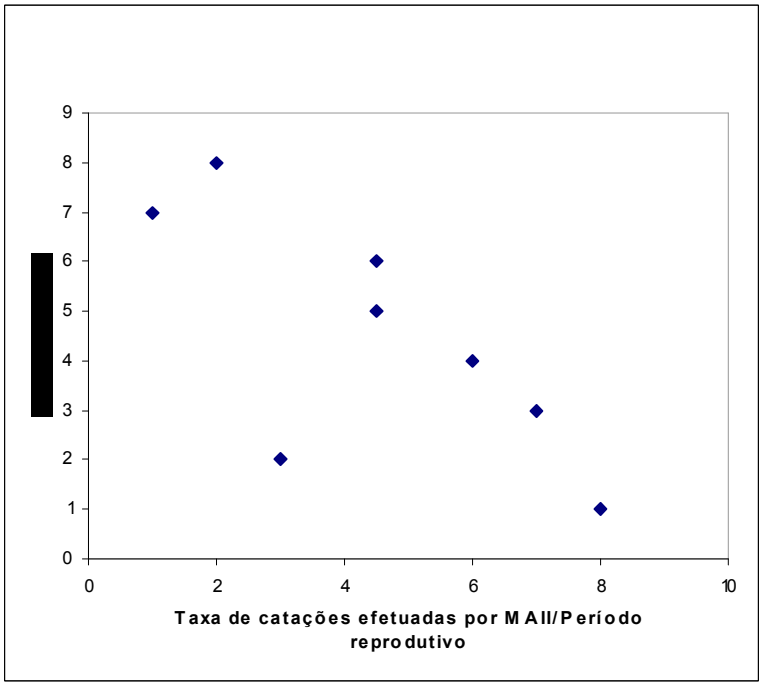


Figura 11. Correlação entre taxa de catações (eventos/horas de observação) efetuadas pelo MAII e a distância média deste para outros indivíduos a cada período reprodutivo.

4 Discussão

Embora as interações de catação tenham um valor intrínseco em sua funcionalidade (Hutchins & Barash 1976), relações assimétricas denotam a importância desse comportamento na estruturação social dos grupos de calitriquídeos (Heymann 1996).

O cuidado parental extremamente custoso exigido para que o desenvolvimento dos filhotes tenha sucesso exige o envolvimento de outros indivíduos além da fêmea (Terborgh & Goldizen 1985, Goldizen *et al.* 1996, Garber 1997). Além do cuidado alomaternal ser crucial no desenvolvimento dos filhotes de calitriquídeos, a ajuda por outros indivíduos do grupo pode também estar relacionado ao melhoramento das condições físicas da fêmea e tornando possível que a mesma engravide logo após o nascimento dos filhotes (Rylands 1996). Dessa forma, o sucesso reprodutivo das fêmeas está intimamente relacionado à sua habilidade na manutenção de um número mínimo de ajudantes no grupo (Dunbar 1995, Garber 1997, Dietz 2004). As catações podem nesse caso representar uma moeda de troca pelos cuidados com a prole (Lazaro-Perea *et al.* 2004, Lottker *et al.* 2007).

No presente estudo a fêmea adulta foi o indivíduo que apresentou um maior envolvimento nas relações de catação e direcionou a grande maioria das catações que executou para os machos adultos. Além disso, ambos os machos receberam catações da fêmea em proporções similares e as catações foram executadas principalmente durante o pré-estro, período no qual as transferências de alimento, a mensuração do cuidado parental utilizada nesse trabalho, também foram mais numerosas. Sendo as transferências de alimento vitais para a sobrevivência e para o desenvolvimento dos infantes e custosas para os adultos (Kleiman *et al*. 1988, Garber 1997, Rapaport, 2006) a correlação entre transferências de alimento e catações é uma evidência a favor da hipótese de que as catações poderiam atuar como moeda de troca por cuidados com a prole. No entanto, uma parte substancial do cuidado da prole é o carregamento dos infantes. Sendo assim, estudos futuros incluindo observações sobre o carregamento dos filhotes são necessários para esclarecer se de fato existem relações de troca entre catações e cuidado dos indivíduos imaturos.

Embora exista a possibilidade de que as catações tenham sido utilizadas pela fêmea como moeda de troca por cuidados com a prole, interações de catação iniciadas pela fêmea foram recíprocas com uma freqüência superior às catações iniciadas pelos machos. Um grande percentual de interações recíprocas pode estar indicando que as catações que um indivíduo efetua estejam sendo trocadas apenas pelas interações que o indivíduo recebe. Tal hipótese é bastante plausível uma vez que as catações têm grande importância na

higienização dos animais (Hutchins & Barash 1976). Mesmo assim, os relacionamentos de catação são apontados como chave para a manutenção de ligações sociais de longo prazo dentro dos grupos de primatas neotropicais (O'Brien 1993, Heymann 1996, DiBitetti 1997), tendo um papel especial no estabelecimento dos grupos recém formados de *Leontopithecus* (Ruiz 1990). Dessa forma, pode-se dizer que as interações de catação atuam como agentes que levam a coesividade dos grupos a longo prazo (Lehmann *et al.* 2007). Vale lembrar que no grupo estudado as catações foram relacionadas com maiores índices de proximidade entre os indivíduos adultos. Tais fatos dão suporte a idéia de que a fêmea se utilizaria de suas relações de catação como parte de sua estratégia para a manutenção da proximidade e de relações sociais duradouras com indivíduos que venham a contribuir no cuidado com a prole (Garber 1997). Uma vez que a poliginia seria interessante aos machos mas não as fêmeas, é esperado que essas busquem estratégias para a manutenção da proximidade do macho, de forma a tornar a poliginia custosa e impraticável (Dunbar 1995). Esse estudo provém dados que demonstram as interações de catação como uma dessas estratégias, o que confere a esse comportamento uma grande importância sobre o sucesso reprodutivo das fêmeas de calitriquídeos.

É interessante notar que os períodos nos quais as catações executadas por FA sobre os machos foi mais infreqüente foram os mesmos períodos nos quais foram observadas cópulas e outros comportamentos sexuais (estro e meio de gravidez). Interações sexuais são apontadas como importantes no estabelecimento de pares recém formados de *L. rosalia* (Kleiman 1977) e para manutenção da proximidade dos machos por parte das fêmeas de *Saguinus oedipus* (Price 1992). Além disso, o padrão de receptividade das fêmeas de *L. rosalia* e os picos de atividade sexual em meio a gravidez foram relacionados a uma estratégia da fêmea para o estreitamento de suas relações afiliativas com o macho, de forma a influenciar sua permanência no grupo após o nascimento dos filhotes (Kleiman & Mack 1977, Stribley *et al.* 1987). A possibilidade de todos os machos em grupos de *Saguinus* e *Callitrhix* terem acesso à fêmea durante os períodos de estro é tida como um dos fatores que possibilitam a formação de grupos poliândricos onde todos os machos se envolvem nos cuidados com a prole (Terborgh & Goldizen 1985, Goldizen 1989, Goldizen 1990, Lazaro-Perea *et al.* 2000, Decanini & Macedo 2008). Dessa forma, é possível que as catações que a fêmea efetua sobre os machos não sejam tão freqüentes durante os períodos de receptividade sexual pelo fato de que ao estar receptiva a fêmea já estaria garantindo a proximidade dos machos para o próximo período. Isso responde também a ausência de correlação entre

catações efetuadas pela fêmea e distância média, pois através da alternância entre investimentos em catação e atratividade sexual ela conseguiu manter a distância para os machos sem variações expressivas entre os períodos reprodutivos (ver Capítulo 1).

Diferentemente do padrão observado no presente trabalho, em grupos poliândricos de *Saguinus* e *Callithrix* os machos são reportados como sendo os indivíduos que realizam o maior número de catações e que o macho mais ativo nesse tipo de interação é o que tem maior acesso à fêmea (Goldizen 1989, Heymann 1990, 1996, Decanini & Macedo 2008). Em um outro estudo com o gênero *Saguinus*, foram observados dois grupos com apenas um macho ativamente reprodutor e em ambos os grupos as fêmeas estiveram envolvidas nas interações de catação em uma freqüência acima da média (Lottker *et al.* 2007). Logo, existe a possibilidade de que a diferenciação hierárquica entre os machos do grupo estudado, a qual leva a limitação do acesso à fêmea pelo indivíduo subordinado, acarrete em uma variação significativa nas estratégias empregadas pelas fêmeas na manutenção de ajudantes no grupo. A diferença entre os padrões de catação entre grupos poliândricos e monogâmicos pode também estar relacionada aos diferentes interesses de machos e fêmeas conforme a estrutura reprodutiva dos grupos. Mesmo sendo possível dentro dos grupos poliândricos que todos os animais tenham acesso à fêmea em períodos reprodutivos, há possibilidade de competição entre eles, embora essa não se expresse na forma de agonismo explícito (Decainini & Macedo 2008). Logo, a manutenção da proximidade em grupos poliândricos é também de interesse dos machos de forma a garantir o acesso preferencial à fêmea e as catações poderiam ser funcionais com o referido propósito (Goldizen 1989, Huck *et al.* 2004).

Existe a possibilidade de que a receptividade sexual e o investimento em interações de catação sejam duas estratégias importantes para a fêmea incrementar seu sucesso reprodutivo através da manutenção de ajudantes. Embora as fêmeas de calitriquídeos possam se utilizar de ambas estratégias simultaneamente, é plausível pensar que a estrutura reprodutiva dos grupos e o padrão de receptividade sexual teriam influência direta na freqüência com que as catações fossem efetuadas pelas fêmeas sobre os machos do grupo.

Nos calitriquídeos as oportunidades reprodutivas são escassas e a entrada de indivíduo em grupos já estabelecidos é muito difícil. Além disso, a migração pode ser muito perigosa devido ao aumento nas chances de predação sobre indivíduos solitários (Goldizen & Terborgh 1989, Goldizen *et al.* 1996, Savage *et al.* 1996a). Dessa maneira, ao permanecer no grupo como ajudante até que surja uma vaga como indivíduo reprodutor no próprio grupo ou na vizinhança pode ser baste vantajoso para indivíduos adultos mais novos, além de tal opção

poder proporcionar ganhos reprodutivos indiretos (Goldizen & Terborgh 1989, Dietz & Baker 1993, Baker *et al.* 2008). Permanecer e ajudar pode proporcionar a um indivíduo não reprodutor vantagens inerentes ao ganho de experiência no cuidado de infantes, o que pode ser crucial para o sucesso na criação de sua própria prole no futuro (Savage *et al.* 1996a, Savage *et al.* 1996b, Bardi *et al*. 2001)

Apesar de ser do interesse da fêmea a permanência de machos que ajudem no cuidado da prole no grupo, para os machos reprodutores a presença desses animais pode incorrer em alguns custos como a possibilidade de perda da posição de reprodutor e a competição (Dietz 2004). Dessa forma, é de se esperar que a natureza das relações de catação das fêmeas para com os machos seja diferente das relações entre os machos. Enquanto o maior interesse das fêmeas é a manutenção de ajudantes, o do macho reprodutor é garantir que os filhotes para os quais vai despender cuidados sejam seus e o do ajudante é se manter no grupo até que oportunidades reprodutivas estejam disponíveis. Seguindo esse panorama é de se esperar que o ajudante se utilize de interações afiliativas como forma de pagamento por sua permanência no grupo (Löttker *et al.* 2007).

Esse trabalho aponta duas evidências que dão suporte às predições acima. A primeira é que a maneira na qual os machos adultos do grupo se envolveram em interações de catação apresentou algumas diferenças notáveis com relação ao perfil observado nas interações da fêmea. O macho dominante (MAI) foi o único indivíduo do grupo a receber mais catações do que efetuou devido ao fato de que esse animal recebeu catações do MAII muito mais vezes do que executou. Notou-se também que o macho subordinado foi o indivíduo que teve uma menor proporção das interações de catação que iniciou se tornando recíprocas. Ou seja, enquanto as relações de catação com a fêmea foram caracterizadas por um alto nível de reciprocidade, as relações de catação entre os machos foram efetuadas do nível mais baixo para o mais alto da hierarquia.

Outra das evidências que apontam para a utilização de interações de catação como parte da estratégia do macho subordinado para aumentar a tolerância do dominante para consigo, é a correlação negativa existente entre catações e agonismo. Tal relação também foi observada com relação aos episódios de agonismo que envolveram a fêmea. Estudos com babuínos demonstram que relacionamentos de catação são diretamente relacionados a uma diminuição de hormônios associados ao estresse gerado em períodos de instabilidade social (Witting *et al. no prelo*). Tais fatos apontam para a possibilidade de que as interações de catação no alívio das tensões existentes dentro do grupo de *L. caissara* estudado. Porém, é

válido ressaltar que o número de interações de catação observadas entre os machos do grupo foi pequeno, sendo que testes mais conclusivos acerca da função das catações para a redução da tensão intrasexual em grupos de *L. caissara* requerem uma amostragem maior.

Recentemente têm-se discutido a possibilidade de que relacionamentos baseados em cooperação e afiliação sejam parte das bases que permitiram o desenvolvimento das sociedades de primatas em sua história evolutiva (Sussman *et al.* 2005). O presente trabalho traz evidências de que as interações afiliativas podem ter de fato um papel crucial na estruturação de uma sociedade de primatas cooperativos, onde a catação figura como uma interação freqüente de grande plasticidade de utilização como moeda em um mercado biológico complexo.

5 Referências Bibliográficas

Altmann, J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. **Behaviour 40**: 227-267.

Baker, A. J., Dietz, J. M. & Kleiman, D. G.1993. Behavioral evidence for monopolization of paternity in multi-male groups of golden lion tamarins. **Animal Behaviour 46**: 1091-1103.

Baker, A. J., Bales, K. & Dietz, J. M. 2008. Sistemas de acasalamento e dinâmicas de grupo em micos-leões. *In*: Kleiman, D. G. & Rylands, A. B (Eds). **Micos Leões: Biologia e Conservação**. Brasília: Ministério do Meio Ambiente.

Bardi, M., A. J. Petto & D. E. Lee-Parritz. 2001. Parental failure in captive cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*). **American Journal of Primatology 54** (3): 159-169.

DiBitetti, M.D. 1997. Evidence for an important social role of allogrooming in a platyrrhine primate. **Animal Behaviour 54** (1):199-211.

Decanini, D.P. & R.H. Macedo. 2008. Sociality in *Callithrix penicillata*: II. Individual strategies during intergroup encounters. **International Journal of Primatology 29** (3): 627-639.

Dietz, J.M. 2004. Kinship structure and reproductive skew in cooperative breeding primates. *In*: **Kinship and Behavior in Primates.** B. Chapais & C. Berman (eds). Oxford U. Press, New York.

Dietz, J. M. & A.J. Baker. 1993. Polygyny and female reproductive success in golden lion tamarins (*Leontopithecus rosalia*). **Animal Behaviour 46**: 1067-1078.

Dunbar, R.I.M. 1991. Functional significance of social grooming in primates. **Folia Primatologica 57** (3): 121-131.

Dunbar, R.I.M. 1995. The mating system of callitrichid primates: I. Conditions for the coevolution of pair bonding and twinning. **Animal Behaviour 50** (4): 1057-1070.

Garber, P.A. 1997. One for all and breeding for one: Cooperation and competition as a tamarin reproductive strategy. **Evolutionary Anthropology 5** (6): 187-199.

Goldizen, A.W. 1987. Facultative polyandry and the role of infant-carrying in wild saddle back tamarins (*Saguittus fuscicollis*). **Behavioral Ecology and Sociobiology 20 :** 99 -109.

Goldizen, A.W. 1989. Social relationships in a cooperatively polyandrous group of tamarins (*Saguinus fuscicollis*). **Behavioral Ecology and Sociobiology 24**: 79-89.

Goldizen, A. W. 1990. A comparative perspective on the evolution of tamarin and marmoset social systems. **International Journal of Primatology 11** (1): 63-83.

Goldizen, A. W. & T. Terborgh. 1989. Demography and dispersal patterns of a tamarin population: Possible causes of delayed breeding. **American Naturalist 134**: 208.

Goldizen, A.W., J. Mendelson, M. van Vlaardingen & J. Terborgh. 1996. Saddle-back tamarin (*Saguinus fuscicollis*) reproductive strategies: Evidence from a thirteen-year study of a marked population. **American Journal of Primatology 38** (1): 57 – 83.

Heymann, E.W. A. 1990. Social behaviour and infant carrying in a group of moustached tamarins,*Saguinus mystax* (primates: Platyrrhini: Callitrichidae), on Padre Isla, Peruvian Amazonia . **Primates 31** (2): 133-196.

Heymann, E. W. A. 1996. Social behavior of wild moustached tamarins, *Saguinus mystax*, at the Estacion Biologica Quebrada Blanco, Peruvian Amazonia). **American Journal of Primatology 38** (1): 101-113.

Heymann EW & P. Soini. 1999. Offspring number in pygmy marmosets, *Cebuella pygmaea*, in relation to group size and the number of adult males. **Behavioral Ecology and Sociobiology 46** (6): 400-4.

Huck, M., P. Löttker & E.W. Heymann. 2004. Proximate mechanisms of reproductive monopolization in male moustached tamarins (*Saguinus mystax*). **American Journal of Primatology 64** (1): 39-56.

Hutchins, M. & D. P. Barash. 1976. Grooming in primates: Implications for its utilitarian function. **Primates 17** (2): 145-150.

Kleiman, D.G. 1977. Monogamy in mammals. **Quarterly Review of Biology** 52: 39–69.

Kleiman, D.G. & D.S. Mack. 1977. A peak in sexual activity during mid-pregnancy in the golden lion tamarin, *Leontopithecus rosalia* (Primates: Callitrichidae). **Journal of Mammalogy 58**:657–660.

Kleiman, D.G.; R.J. Hoage & K.M. Green. 1988. The lion tamarins, genus *Leontopithecus*, p.299-347. In: R.A. Mittermeier; A.B. Rylands; A.F. Coimbra-Filho & G.A.B. Fonseca (Eds.). **Ecology and behavior of Neotropical Primates**. 610p.

Krebs, J.R. & N.B. Davies. 1996. **Introdução à ecologia comportamental**. São Paulo, Atheneu Editora.

Lazaro-Perea, C., C. S. S. Castro, R. Harrison, A. Araújo, M. F. Arruda & C. T. Snowdon. 2000. Behavioral and demographic changes following the loss of the breeding female in cooperatively breeding marmosets. **Behavioral Ecology and Sociobiology 48** (2): 137-146.

Lazaro-Perea, C., M. F. Arruda & C. T. Snowdon. 2004. Grooming as a reward? Social function of grooming between females in cooperatively breeding marmosets. **Animal Behaviour 67** (4): 627-636.

Lehmann, J., A.H. Korstjens & R.I.M. Dunbar. 2007. Group size, grooming and social cohesion in primates. Animal Behaviour 74: 1617-1629.

Löttker P., M. Huck, D.P. Zinner & E.W. Heymann. 2007. Grooming relationships between breeding females and adult group members in cooperatively breeding moustached tamarins (*Saguinus mystax*). **American Journal of Primatology 69** (10): 1159-1172.

Noe R. & P. Hammerstein. 1995. Biological Markets. **Trends in Ecology and Evolution 10** (8): 336-339.

O'Brien, T.G. 1993. Allogrooming behaviour among adult female wedge-capped capuchin monkeys. **Animal Behaviour 96** (3): 499-510.

Rapaport, L.G. 2006. Provisioning in wild golden lion tamarins: benefits to omnivorous young. **Behavioral Ecology** 17(2):212-221.

Ruiz, J C. 1990. Comparison of affliative behaviors between old and recently established pairs of golden lion tamarin, *Leontopithecus rosalia*. **Primates 31**(2): 197-204.

Rylands, A. B. 1996. Habitat and the evolution of social and reproductive behavior in Callitrichidae. **American Journal of Primatology 38**: 5-18.

Sánchez S., F. Peláez & C. Gil-Bürmann . 2002. Why do cotton-top tamarin female helpers carry infants? A preliminary study. **American Journal of Primatology 57**:43–49.

Savage A, L.H. Giraldo, L.H. Soto & C.T. Snowdon. 1996a. Demography, group composition and dispersal in wild cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus*) groups. **American Journal of Primatology 38**:85–100.

Savage, A., C.T. Snowdon, H. Giraldo & H. Soto. 1996b. Parental care patterns and vigilance in wild cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*). *In:* M. Norconk, A. Rosenberger & P. A. Garber (Eds) **Adaptive Radiations of Neotropical Primates**. New York: Plenum.

Stribley JA, J.A. French JA & B.J. Inglett. 1987. Mating patterns in the golden lion tamarin (*Leontopithecus rosalia*): continuous receptivity and concealed estrus. **Folia Primatologica 49** (3-4):137-50.

Sussman, R.W., P.A. Garber & J.M. Cheverud. 2005. Importance of cooperation and affiliation in the evolution of primate sociality. **American Journal of Physical Anthropology 128** (1): 84-97.

Terborgh, J. 1985. **Five new world primates: a study in comparative ecology.** Princeton University Press, Princeton.

Terborgh, J. & Goldizen, A. W. 1985. On the mating system of the cooperatively breeding saddle-backed tamarin (*Saguinus fuscicollis*). **Behavioral Ecology Sociobiology 16**: 293-299.

Treves, A. 1999. Has predation shaped the social systems of arboreal primates? **International Journal of Primatology**, Chicago, **20** (1): 35-67.

Vaugham, T.A., J.M.Ryan & N.J. Czaplewski. 2000. **Mammalogy**. Horcourt College Publishers.

Vehrencamp, S. L. 1983. A model for the evolution of despotic versus egalitarian societies. **Animal Behaviour 31:** 667–682.

Wittig, R.M., C. Crockford, J. Lehmann, P. L. Whitten, R. M. Seyfarth & D. L. Cheney. *no prelo*. Focused grooming networks and stress alleviation in wild female baboons. **Hormones & Behavior**.

Conclusão

O sistema social dos calitriquídeos é bastante complexo e se desenvolveu sobre o plano de fundo da cooperação. Nesta sociedade, os grupos podem desenvolver diferentes sistemas de acasalamento, dentre os quais os mais comuns são a monogamia e a poliândria cooperativa, cada qual com características diferenciadas quanto à diferenciação hierárquica dos indivíduos que os compõem.

O presente estudo analisou as relações de agonismo e afiliação em um grupo monogâmico cooperativo de micos-leões-de-cara-preta no qual existiam um casal reprodutor e um macho adulto não reprodutor que atuou como ajudante nos cuidados com a prole. Cooperação e competição foram fatores de maior importância no delineamento das estratégias de sociabilidade individuais. Além disso, ficou evidente a influência do estágio reprodutivo da fêmea sobre os relacionamentos entre os indivíduos. Tanto as relações de agonismo quanto as de afiliação foram efetuadas de maneira diferenciada pelos indivíduos adultos do grupo estudado, o que reflete claramente a existência de interesses individuais distintos.

Relacionamentos conflituosos entre os machos, entre o casal reprodutor e entre a fêmea grávida e sua prole recorrentemente envolveram interações agressivas. Duas linhas de conflito se relacionam aos relacionamentos agonísticos observados: a manutenção do monopólio sobre a fêmea por parte do macho reprodutor (relacionado ao confronto entre os machos e entre o casal reprodutor) e a competição por recursos agregados (envolvendo principalmente a fêmea durante sua gravidez e os juvenis). Mesmo assim, comportamentos agonísticos apresentaram uma freqüência baixa.

A importância da cooperação pareceu ser de dimensão tal que sua influência se fez notar mesmo sobre as relações competitivas entre os machos. A possibilidade de que haja uma comunicação apurada entre o casal reprodutor quanto às suas atividades reprodutivas abre as portas para a restrição das interações antagônicas durante determinados períodos, nos quais o macho reprodutor pode lançar mão de outras estratégias competitivas mais indiretas. Assim, pode-se dizer que as decisões do macho reprodutor em um âmbito competitivo foram resultado de um balanço entre conflito e tolerância de maneira a atingir tanto benefícios imediatos quanto benefícios futuros.

Assim como as relações de conflito, relacionamentos afiliativos demonstraram ser determinados de acordo com os interesses de cada indivíduo. Sem dúvida as fêmeas de grupos de calitriquídeos são as maiores interessadas na manutenção de indivíduos que

ajudem no cuidado com a prole, pois seu sucesso reprodutivo está intimamente ligado à presença desses animais. De acordo com esta proposição, os dados apresentados apontaram para a fêmea como o núcleo de afiliação do grupo, fato qual se relaciona à manutenção de relacionamentos de longo prazo e às trocas em uma sociedade onde as moedas mais comuns são afiliação e cooperação.

Já para o macho subordinado, cujos ganhos em termos reprodutivos são mais plausíveis a médio e a longo prazo, relações de afiliação podem ter desempenhado algum papel no que tange a sua própria manutenção no grupo, podendo avaliar as possibilidades reprodutivas com maior segurança até que estas estejam ao seu alcance. É interessante notar que ambos os machos se voltam para relacionamentos de tolerância devido à existência de interesses de longo prazo, no caso do dominante a ajuda e no caso do subordinado a permanência no grupo. Porém, devido às diferenças hierárquicas, os comportamentos realizados de maneira a atingir um determinado fim diferem de maneira clara pois enquanto o dominante adota a redução de agonismo direto o subordinado adota um aumento na afiliação.

Em suma, pode-se concluir que alguns dos fatores envolvidos na tomada de decisões de cada indivíduo são seu sexo e sua condição reprodutiva, seus ganhos a curto prazo, seus ganhos a longo prazo e os custos decorrentes da competição. De maneira a otimizar seu sucesso reprodutivo os indivíduos se envolvem em conflitos e competição mas também desenvolvem relacionamentos de tolerância e afiliação, delineando uma estratégia social que notavelmente é permeada pela cooperação em todos os seus aspectos.

Livros Grátis

(http://www.livrosgratis.com.br)

Milhares de Livros para Download:

Baixar livros de Administração
Baixar livros de Agronomia
Baixar livros de Arquitetura
Baixar livros de Artes
Baixar livros de Astronomia
Baixar livros de Biologia Geral
Baixar livros de Ciência da Computação
Baixar livros de Ciência da Informação
Baixar livros de Ciência Política
Baixar livros de Ciências da Saúde
Baixar livros de Comunicação
Baixar livros do Conselho Nacional de Educação - CNE
Baixar livros de Defesa civil
Baixar livros de Direito
Baixar livros de Direitos humanos
Baixar livros de Economia
Baixar livros de Economia Doméstica
Baixar livros de Educação
Baixar livros de Educação - Trânsito
Baixar livros de Educação Física
Baixar livros de Engenharia Aeroespacial
Baixar livros de Farmácia
Baixar livros de Filosofia
Baixar livros de Física
Baixar livros de Geociências
Baixar livros de Geografia
Baixar livros de História
Baixar livros de Línguas

Baixar livros de Literatura
Baixar livros de Literatura de Cordel
Baixar livros de Literatura Infantil
Baixar livros de Matemática
Baixar livros de Medicina
Baixar livros de Medicina Veterinária
Baixar livros de Meio Ambiente
Baixar livros de Meteorologia
Baixar Monografias e TCC
Baixar livros Multidisciplinar
Baixar livros de Música
Baixar livros de Psicologia
Baixar livros de Química
Baixar livros de Saúde Coletiva
Baixar livros de Serviço Social
Baixar livros de Sociologia
Baixar livros de Teologia
Baixar livros de Trabalho
Baixar livros de Turismo