
**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA, EVOLUÇÃO E
BIODIVERSIDADE**

**ORGANIZAÇÃO E ESTRUTURA SOCIAL DO MICO-LEÃO-PRETO
(*LEONTOPITHECUS CHRYSOPYGUS*) EM UMA MATA RIPÁRIA**

BRENO DE LIMA SOUZA

**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA, EVOLUÇÃO E
BIODIVERSIDADE**

**ORGANIZAÇÃO E ESTRUTURA SOCIAL DO MICO-LEÃO-PRETO
(*LEONTOPITHECUS CHRYSOPYGUS*) EM UMA MATA RIPÁRIA**

BRENO DE LIMA SOUZA

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências do Câmpus de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ecologia, Evolução e Biodiversidade.

Orientadora: Profa. Dra. Laurence Marianne Vincianne Culot

Coorientadora: Dra. María Fernanda De la Fuente Castellón

S729o

Souza, Breno De Lima

Organização e estrutura social do mico-leão-preto (*Leontopithecus chrysopygus*) em uma mata ripária / Breno De Lima Souza. -- Rio Claro, 2024

46 f. : tabs., fotos, mapas

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista (UNESP), Instituto de Biociências, Rio Claro

Orientadora: Laurence Marianne Vincianne Culot

Coorientadora: María Fernanda De la Fuente Castellón

1. Comportamento animal. 2. Mico-leão-preto. 3. Sistema social. I.
Título.

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO DA DISSERTAÇÃO: ORGANIZAÇÃO SOCIAL E ESTRUTURA SOCIAL DO MICO-LEÃO-PRETO
(*LEONTOPITHECUS CHRYSOPYGUS*) EM UMA MATA RIPÁRIA


AUTOR: BRENO DE LIMA SOUZA

ORIENTADORA: LAURENCE MARIANNE VINCIANNE CULOT


COORIENTADORA: MARÍA FERNANDA DE LA FUENTE CASTELLÓN

Aprovado como parte das exigências para obtenção do Título de Mestre em Ecologia, Evolução e Biodiversidade, área: Biodiversidade pela Comissão Examinadora:


Profa. Dra. LAURENCE MARIANNE VINCIANNE CULOT (Participação Virtual)
Departamento de Biodiversidade / Unesp - IB Rio Claro

Documento assinado digitalmente
 **LAURENCE MARIANNE VINCIANNE CULOT**
Data: 21/10/2024 09:04:21-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Profa. Dra. PATRÍCIA IZAR (Participação Virtual)
Departamento de Psicologia Experimental / Universidade de São Paulo

Documento assinado digitalmente
 **PATRICIA IZAR MAURO**
Data: 18/10/2024 18:32:05-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Profa. Dra. ANNE SOPHIE DE ALMEIDA E SILVA (Participação Virtual)
Pós-Doutoranda do Departamento de Biodiversidade / Unesp - IB Rio Claro

Documento assinado digitalmente
 **ANNE SOPHIE DE ALMEIDA E SILVA**
Data: 16/10/2024 08:28:30-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Rio Claro, 15 de outubro de 2024

Título alterado para: "Organização e estrutura social do mico-leão-preto (*Leontopithecus chrysopygus*) em uma mata ripária"

AGRADECIMENTOS

Agradeço a quem veio antes de mim, meus ancestrais, pela força que me possibilitou estar onde estou e a enxergar que uma árvore sem raízes não se sustenta;

A Laurence Culot, pela orientação e oportunidade de executar esse projeto, quem me possibilitou conhecer um pedacinho do mundo da primatologia, além de todo o apoio e paciência ao longo desse mestrado;

A Fernanda De la Fuente, pela coorientação e aprendizado durante a realização desse projeto;

Mariana Breziski pela parceria e confiança desde o momento de nossa chegada a Rio Claro;

Ao Rodrigo Amaral, um membro fundamental para o desenvolvimento desse projeto. Quem me trouxe aprendizados durante o campo, as capturas e procedimentos veterinários;

A Laura Romano e ao Vinícius Salomão, sou grato por todo o apoio desde o início até o fim da coleta de dados desse projeto. Nos forneceram um espaço na Fazenda Garibaldi e sempre estiveram de prontidão para quaisquer necessidades, sempre nos apoiando durante todos os procedimentos veterinários e em campo;

Ao Felipe Bufalo por todo o aprendizado em Guareí, foi quem me ensinou a dar os primeiros passos para localizar, acompanhar e observar os micos-leões-pretos, e a me manter firme mesmo quando os perdemos de vista (risos). Me mostrou na prática os reais desafios de estudar o comportamento dessa espécie na natureza;

A Laura Castro, o seu suporte na busca pelos grupos e especialmente nos primeiros dias de coleta de dados foi imprescindível! Sou grato pelos momentos que compartilhamos juntos;

Ao Victor Cavelagna, assim como durante o meu TCC, a sua ajuda também foi imprescindível para a execução desse projeto! Grato mais uma vez por poder contar com o seu apoio!

A Catarina Ferraz, quem esteve comigo em grande parte da coleta de dados desse trabalho. Sou extremamente grato por todo o suporte em campo!

A Olga Szczodry, por todo o suporte e colaboração em campo! Sou grato também por todos os momentos que compartilhamos juntos!

Sou extremamente grato também pelo auxílio prestado para a realização desse projeto a Alice Freiria, Aline Zambretti, Beatriz Alencar, Carole, Fabiana Oliveira, Francisco Lara, Kemilly Shaiany, Laís Oliveira, Larissa Pasquini, Leila Novakowski, Lucas Zordan e Monique Nogueira;

Ao Élcio e colaboradores por possibilitar o trabalho de campo na Fazenda Rondinha!

A Patrícia Freitas, a Nathalia Javarotti e ao LabBMC (UFSCar, São Carlos) pelas análises genéticas;

A Iris Souza, Fernanda Paiva, Ana Paula Rodrigues, Stefanie Rodrigues, Camila Menezes e a todos que de alguma forma participaram dessa etapa da minha vida!

Ao processo nº 2022/05449-5, Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) e ao processo nº 2021/06668-0, Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP).

RESUMO

Os calitriquídeos possuem um sistema social cooperativo, onde vários indivíduos cuidam dos filhotes (*helpers*) e apresentam elevada taxa de comportamentos afiliativos e baixa taxa de agonismo. Contudo, não existem estudos sobre as interações sociais do mico-leão-preto (*Leontopithecus chrysopygus*), uma espécie de calitriquídeo endêmica do estado de São Paulo (Brasil) e em perigo de extinção. Objetivamos determinar a organização social (tamanho e composição) e a estrutura social (hierarquia social, padrões de interações agonísticas e afiliativas) de dois grupos de mico-leão-preto (Rondinha e Estação) em uma mata ripária, no município de Buri. Acompanhamos os grupos de dormitório a dormitório (5:30 a 18:30) de março a julho e de setembro a novembro de 2023 (total de 45 dias). Registramos o número, sexo e categoria de idade dos indivíduos de cada grupo, previamente marcados individualmente, e a frequência de interações afiliativas (catação, transporte e provisão dos filhotes) e agonísticas (perseguição, ataque e luta), sendo anotados o doador e o receptor da interação. Determinamos a hierarquia social através do *Normalized David's Score* e aplicamos análises de redes para os dados de catação. Testamos o efeito da hierarquia e do sexo dos indivíduos na frequência de catação recebida e doada (*in-strength* e *out-strength*) e na frequência de transporte e provisão dos filhotes utilizando modelos lineares generalizados mistos. O tamanho do grupo Estação variou de sete a nove indivíduos e do grupo Rondinha de cinco a nove indivíduos, havendo a reprodução de duas fêmeas, nos dois grupos, em um mesmo período. Nossos resultados demonstraram que, nesses grupos, os machos adultos são dominantes sobre fêmeas. Além disso, a hierarquia social e o sexo dos indivíduos não influenciaram na métrica de *in-strength*, mas sim em *out-strength*, contrariando nossas expectativas ao indicar que fêmeas subordinadas doam mais catação. Ademais, as fêmeas subordinadas foram responsáveis pela frequência significativamente maior de provisão dos filhotes e os machos dominantes de transporte. Esses resultados sugerem que as fêmeas subordinadas usam a catação de forma estratégica para reforçar laços sociais, permanecer no grupo e se reproduzir. Já os machos dominantes podem usar o transporte dos filhotes para garantir o aumento de *fitness* individual ou de seus parentes. A maior proporção de tempo usado para o transporte dos filhotes diminui conseqüentemente o tempo dedicado ao forrageio, o que leva possivelmente à redução do acesso a alimento, resultando no menor provisionamento aos filhotes quando comparado às fêmeas. Tais resultados revelam aspectos do sistema social do mico-leão-preto em uma mata antropizada, sugerindo o uso da catação como “moeda de troca” pelas fêmeas subordinadas para obter tolerância social e garantir a sobrevivência de seus filhotes em grupos poligínicos.

Palavras-chave: *Leontopithecus chrysopygus*, sistema social, redes sociais, catação, cuidado da prole.

ABSTRACT

The callitrichids present a cooperative social system, in which several individuals take care of infants (acting as helpers) and present a higher rate of affiliative behavior and a low rate of agonism. Nevertheless, there are no studies about the social interactions of black lion tamarin (*Leontopithecus chrysopygus*), an endangered and endemic callitrichid species in the State of São Paulo (Brazil). We aimed to determine the social organization (size and composition) and the social structure (social hierarchy, patterns of agonistic and affiliative interactions) of two black lion tamarin groups (Rondinha and Estação) in a riparian forest, in the municipality of Buri. We followed the groups from sleeping site to sleeping site (05:30 am to 18:30), from March to July and September to November 2023 (total of 45 days). We registered the number, sex, and age category of individuals from each group, previously individually marked, and the frequency of affiliative interactions (grooming, carrying, and provisioning infant) and agonistic interactions (chasing, attacking, and fighting) donated and received. We determined the social hierarchy through Normalized David's Score and applied network analysis to grooming data. We tested the effect of hierarchy and sex of individuals on the grooming network metrics (*in-strength* and *out-strength*) and the frequency of carrying and provisioning infants using Generalized Linear Mixed Models. The Estação group ranged in size from seven to nine individuals, while the Rondinha group varied from five to nine individuals, with two females breeding simultaneously. Our results demonstrated that, in these groups, adult males are dominant over females. Moreover, the social hierarchy and the sex of individuals did not influence the in-strength metric. However, they did influence the out-strength metric, contradicting our expectations by indicating that subordinate females give more grooming. Moreover, the subordinate females were responsible for the significantly higher frequency of infant provisioning, and the dominant males were responsible for the higher frequency of infant transport. These results suggest that subordinate females use grooming as a strategy to reinforce social bonds, remain in the group, and breed. The dominant males may use infant carrying to improve their fitness or that of its relatives. The higher proportion of time they dedicate to infant carrying consequently decrease the time dedicated to foraging, possibly leading to a reduction to food access, resulting in lower infant provisioning than females. Such results unveil the social system aspects of the black lion tamarin in an anthropized forest, highlighting the grooming behavior as an “exchange currency” used by subordinate females to obtain social tolerance and guarantee the survival of their infants in polygynous groups.

Keywords: *Leontopithecus chrysopygus*, social system, social networks, grooming, infant care.

SUMÁRIO

1.	Introdução.....	7
2.	Material & Métodos.....	10
2.1.	Espécie estudada.....	10
2.2.	Área de estudo	11
2.3.	Coleta de dados.....	12
2.3.1.	Captura e caracterização da organização social do mico-leão-preto	12
2.3.2.	Caracterização da estrutura social do mico-leão-preto.....	12
2.4.	Análise de dados	14
2.4.1.	Hierarquia social.....	14
2.5.	Influência da hierarquia social e sexo nos padrões de interações afiliativas.....	14
3.	Resultados.....	15
3.1.	Organização social dos grupos de micos-leões-pretos	15
3.2.	Hierarquia social dos grupos de micos-leões-pretos	17
3.3.	A hierarquia social e sexo dos indivíduos influenciam nos padrões de interações afiliativas	22
4.	Discussão	28
5.	Conclusão	34
	Referências bibliográficas.....	35
	Apêndice.....	43

1. Introdução

O sistema social dos calitriquídeos é geralmente caracterizado pela reprodução cooperativa (SUSSMAN; GARBER, 1986), na qual os indivíduos não reprodutores atuam no cuidado dos filhotes de uma ou mais fêmeas reprodutoras (CLUTTON-BROCK, 2009; DUNBAR, 1995; GOLDIZEN, 1990). Comumente os grupos são compostos por múltiplos indivíduos adultos de ambos os sexos, alguns não aparentados e outros aparentados, com acasalamento poliginândrico, mas um sistema reprodutivo funcionalmente poliândrico (SUSSMAN; GARBER, 1986). No entanto, as espécies dessa família estão sujeitas a variações no seu sistema social dependendo do contexto em que os indivíduos estão inseridos, sendo moldadas por fatores ecológicos como a disponibilidade de recursos e potenciais ameaças (VAN SCHAIK; VAN HOOFF, 1983). Além disso, as explicações da evolução e manutenção dos sistemas sociais dessa família foram avaliadas em poucas espécies de vida livre, limitando o entendimento das variações existentes e dos custos e benefícios envolvidos (ERB; PORTER, 2017).

Entre os calitriquídeos com o sistema social pouco entendido está a espécie alvo deste estudo, *Leontopithecus chrysopygus*, nomeada popularmente como mico-leão-preto (MLP). Essa espécie é endêmica do Estado de São Paulo, está em perigo de extinção (REZENDE; SOBRAL-SOUZA; CULOT, 2020) e foi redescoberta na década de 1970, quando se pensava estar extinta (COIMBRA-FILHO; MITTERMEIER, 1973). Muitas das informações a respeito da sua organização e estrutura social são inferidas a partir de escassos estudos realizados em cativeiro (FEISTNER; PRICE, 2000; SANTOS; FRENCH; OTTA, 1997) ou de espécies relativamente mais bem estudadas, como *Leontopithecus rosalia* (TARDIF *et al.*, 2002) e *Callithrix jacchus* (SCHIEL; SOUTO, 2016).

A família Callitrichidae abrange oito gêneros de primatas neotropicais: *Callithrix*, *Callibella*, *Callimico*, *Cebuella*, *Leontopithecus*, *Leontocebus*, *Mico* e *Saguinus* (RYLANDS; MITTERMEIER, 2009; RYLANDS *et al.*, 2016). As espécies desta família vivem em grupos familiares, os quais são coesos e variam de 02 a 20 indivíduos (DIGBY; FERRARI; SALTZMAN, 2011; FERRARI; LOPES FERRARI, 1989; SUSSMAN; GARBER 1986). Os custos e benefícios dessa forma de vida determinam o tamanho e conseqüentemente afetam as relações sociais entre os membros nesses grupos (KAPLIN; WILLIAM, 2013). Dentre os custos está o aumento da intensidade da competição por espaço, alimento e parceiros sexuais (CLUTTON-BROCK, 2009; CLUTTON-BROCK; JANSON, 2012). Por outro lado, os indivíduos podem se beneficiar de forma coletiva através da vigilância e defesa contra predadores, da defesa de recursos monopolizáveis, da cooperação durante forrageio e no cuidado dos filhotes (ALEXANDER, 1974; FICHTEL; PYRITZ; KAPPELER, 2011; GRAY; WEBSTER, 2023).

O status social dos indivíduos do grupo pode determinar a prioridade de acesso a recursos como o espaço, alimento, parceiros sexuais e o quão eles estão engajados em atividades sociais (DIGBY, 1995a; MUSTOE, 2023). Entretanto, comportamentos agonísticos intragrupo são mencionados como raros em espécies do gênero *Saguinus*, *Callithrix* e em *L. rosalia*, e ocorrem comumente em sítios de alimentação, onde as fêmeas reprodutoras apresentam acesso prioritário (BAKER; DIETZ; KLEIMAN, 1993; BOX;

YAMAMOTO; LOPES, 1999; GARBER, 1997; GOLDIZEN, 1989; DIGBY, 1995a; ROMANO; MARTINS; RUIZ-MIRANDA, 2019; DE LA FUENTE *et al.*, 2019). Ademais, em *Callithrix* spp. e *Saguinus* spp., a hierarquia é descrita como tendo uma fêmea reprodutora dominante sobre os demais indivíduos (DE LA FUENTE *et al.*, 2019; GARBER, 1997) e a hierarquia de dominância entre indivíduos não reprodutores é baseada na idade, sendo os mais velhos dominantes sobre os mais jovens (DIGBY, 1995a).

Quando comportamentos agressivos não estão envolvidos nas relações de dominância, uma fêmea é capaz de reforçar a sua posição de reprodutora dominante dentro do grupo através de sinais químicos, da prevenção de endogamia ou da mitigação da competição intrasexual durante encontros intergrupo, suprimindo a reprodução das demais fêmeas do grupo (MUSTOE, 2023). Conforme o estudo de *C. jacchus* realizado por Abbott, Hodges e George (1988), a ocorrência desse mecanismo é indicada pela irregular ou não ovulação das fêmeas subordinadas quando comparadas à dominante, em consequência da redução da secreção hipotalâmica do hormônio liberador de gonadotrofina (GnRH) e consequentemente dos reduzidos níveis de hormônio luteinizante (LH), responsáveis por regular a função ovariana.

Eventualmente, a fêmea dominante pode apresentar tolerância em relação à reprodução das subordinadas, levando à formação de grupos poligínicos, nos quais múltiplas fêmeas se reproduzem (GARCIA *et al.*, 2021; SMITH *et al.*, 2001; TIRADO HERRERA; KNOGGE; HEYMANN, 2000). Dentre os fatores influenciando esse sistema de acasalamento, está a elevada densidade demográfica, abundância de recursos, oportunidades limitadas de dispersão e/ou presença de machos geneticamente não relacionados à filha da fêmea dominante (DIETZ; BAKER, 1993; DIGBY, 1995b; RYLANDS, 1996). Este último fator sugere maior tolerância da fêmea dominante a fêmeas com maior grau de parentesco (filhas ou irmãs), conforme observado em *S. mystax* (CULOT *et al.*, 2011), *C. jacchus* (SALTZMAN *et al.*, 2004) e *Leontopithecus* spp. (DE VLEESCHOUWER; VAN ELSACKER; LEUS, 2001; DIETZ; BAKER, 1993). Apesar da possibilidade de fêmeas subordinadas se reproduzirem, elas apresentam menor sucesso reprodutivo, como evidenciado por Dietz e Baker (1993) em *L. rosalia*.

A dominância entre fêmeas em algumas espécies de *Callithrix* é mais notável quando comparada a dos machos (MUSTOE, 2023). A taxa de interações agonísticas intragrupo entre eles é relativamente baixa e raramente envolve lutas (BAKER; ABBOTT; SALTZMAN, 1999; DECANINI; MACEDO, 2008; LAZARO-PEREA *et al.*, 2000). No caso de *L. rosalia* essas interações estão presentes no contexto do acesso a fêmeas reprodutoras (BAKER; DIETZ; KLEIMAN, 1993; BAKER; BALES; DIETZ, 2002). Similarmente, em *S. mystax* o macho dominante é responsável pela maior frequência de marcações olfativas e comportamentos sexuais como monta, cópula e cortejo, assim como doa mais catação à fêmea dominante reprodutora como uma forma de manter ou reforçar laços com ela (LÖTTKER *et al.*, 2007; HEYMANN, 1996). Indivíduos machos tendem a ser mais afiliativos, cooperativos e assim como as

fêmeas, apresentam maior tolerância social a aqueles com maior grau de parentesco (BAKER; ABBOTT; SALTZMAN, 1999; BURKART, 2015; HARRISON; TARDIF, 1988).

Os machos adultos são descritos como os ajudantes mais envolvidos no cuidado aloparental dos filhotes, sendo de suma importância no transporte e provisão de alimento desses indivíduos (BURKART, 2015; FINKENWIRTH; BURKART, 2018). Segundo a hipótese *pay-to-stay*, a presença desses ajudantes é custosa para os reprodutores dominantes e tais cuidados aloparentais dos filhotes são então usados estrategicamente pelos indivíduos subordinados para permanecerem no grupo, porém previsões acerca dessa hipótese nunca foram testadas e evidências existentes são anedóticas (ERB; PORTER, 2017; HUCK; LÖTTKER; HEYMANN, 2004). Tal estratégia somada à outras interações afiliativas, a elevada tolerância social entre machos do grupo, a inibição de testosterona em machos subordinados não relacionados e outras formas de comportamentos competitivos não agressivos podem contribuir para a manutenção da coesão social, formação de alianças, obtenção de recursos e consequentemente para o sucesso da reprodução cooperativa (BALES *et al.*, 2006; FINKENWIRTH; BURKART, 2018; GARBER, 1997; MUSTOE, 2023; SUSSMAN; GARBER; CHEVERUD, 2005).

Na família Callitrichidae, observa-se que os estudos existentes estão concentrados em determinadas espécies. Assim, o presente estudo objetivou determinar a estrutura e organização social do MLP. A organização social aqui referida se trata do tamanho, composição e do grau de coesão espaço-temporal do grupo (KAPPELER, 2019). Já a estrutura social é definida de acordo com o tipo, qualidade e os padrões das interações entre os indivíduos que compõem o grupo (DUNBAR, 1988; KAPPELER, 2019; KAPPELER; VAN SCHAIK, 2002).

Para investigar a estrutura social do MLP, foram testadas previsões da hipótese de que a hierarquia social e o sexo dos indivíduos influenciam nos padrões de interações afiliativas. Assim, foi previsto que: (i) o macho de maior nível hierárquico doa mais frequentemente catação à fêmea de maior nível hierárquico, porque essa é uma estratégia usada pelo macho para fortalecer o vínculo com a fêmea e assegurar acesso sexual a ela (HEYMANN, 1996); (ii) os machos subordinados realizam mais frequentemente o transporte e provisão dos filhotes quando comparados ao macho dominante e a fêmea dominante para se beneficiar de maior tolerância social possibilitando a sua permanência dentro do grupo (estratégia *pay-to-stay*; HUCK; LÖTTKER; HEYMANN, 2004).

2. Material & Métodos

2.1. Espécie estudada

O MLP é descrito como uma espécie monogâmica (PASSOS *et al.*, 2018), sem dimorfismo sexual (VALLADARES-PADUA, 1993) e seu peso varia de 565 a 685 gramas (CALDANO, 2014). Esse pequeno primata está restrito às florestas de Mata Atlântica do sul da Serra de Paranapiacaba, na região do Pontal do Paranapanema e nas matas do Médio e Alto do Rio Paranapanema (LIMA *et al.*, 2003; CULOT *et al.*, 2015), havendo registros da presença de grupos variando de 2 a 8 indivíduos, sendo mais de um membro adulto, do mesmo sexo e aparentados (CALDANO, 2014), bem como de grupos compostos por 11 ou 13 indivíduos e potencialmente poligínicos (GARCIA *et al.*, 2021).

Baseando-se em *L. rosalia* (KIERULFF *et al.*, 2012), os grupos de MLP são mencionados na literatura como tendo um único par reprodutor dominante não-relacionados e com reprodução sazonal, sendo identificados três picos de nascimentos: outubro e novembro com concepções entre junho e julho; setembro e outubro com concepções entre maio e junho; e fevereiro, em consequência da presença do estro pós-parto em outubro (DIETZ; BAKER; MIGLIORETTI, 1994). De maneira geral, a fêmea gera dois filhotes gêmeos dizigóticos (RUTHERFORD; TARDIF, 2008).



Figura 1. Micos-leões-pretos (*Leontopithecus chrysopygus*) do grupo Estação no município de Buri, São Paulo, Brasil. Foto: Breno Souza.

2.2. Área de estudo

Foram acompanhados dois grupos de MLP nomeados “Estação” e “Rondinha”, em uma mata ripária (23°47'17.4"S, 48°35'27.9"W) ao longo do Rio Apiaí-guaçu, localizada no município de Buri, São Paulo, Brasil (Figura 2).

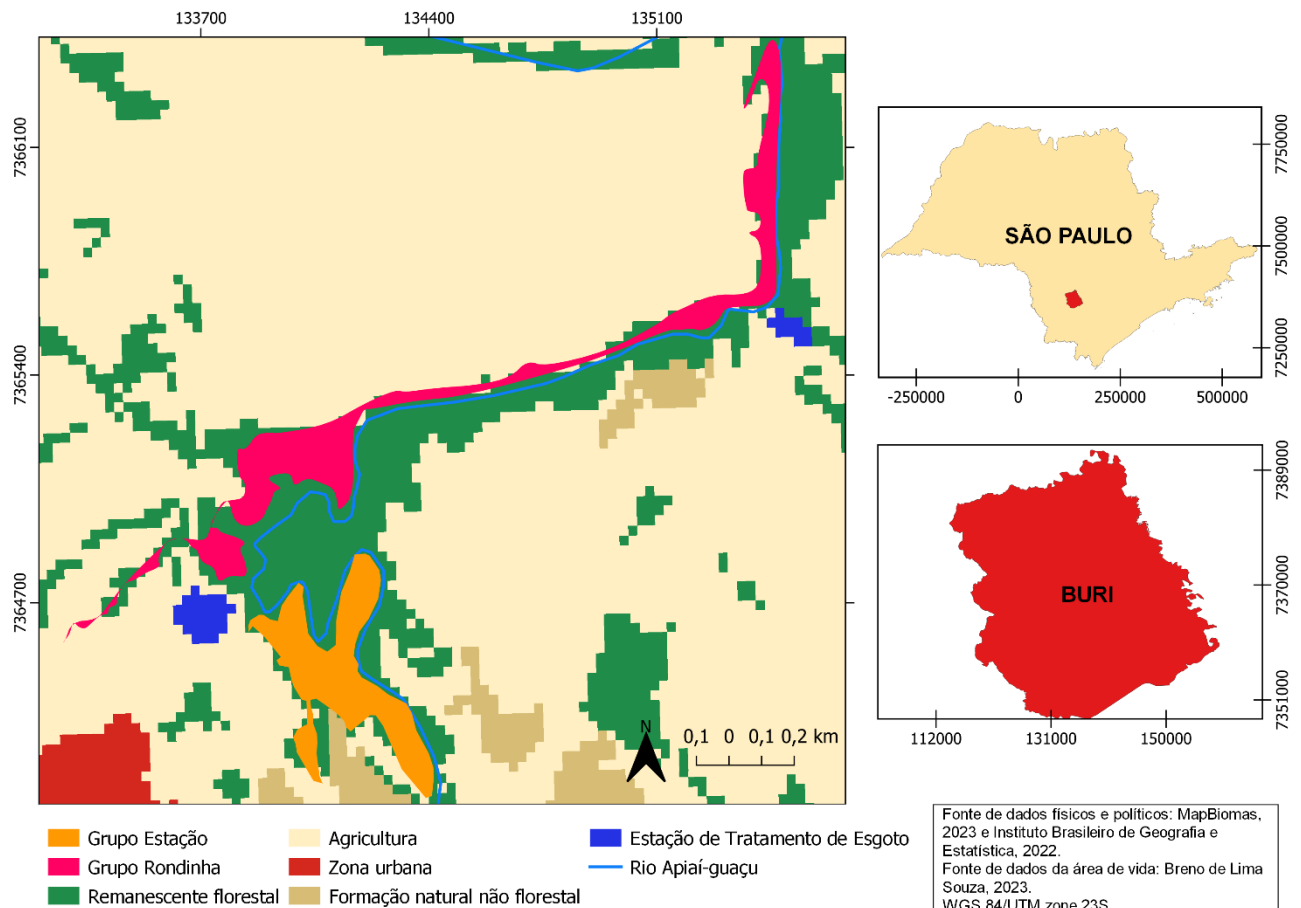


Figura 2. Mapa da área estudada demonstrando a área de vida dos grupos Estação (15 hectares) e Rondinha (26 hectares), estimada através do método *Kernel Density Estimate* (KDE).

Esse remanescente florestal é caracterizado como predominantemente de Floresta Estacional Semidecidual (INSTITUTO DE PESQUISAS AMBIENTAIS, 2020) e está impactado por atividades antrópicas. Em alguns pontos ocorre o corte de árvores para a construção de ranchos ou estruturas voltadas à pesca, uma das atividades de lazer dos moradores locais. Atividades como essa promovem o contínuo trânsito de pessoas na área e com elas a presença de animais domésticos como cães e gatos, além do descarte e acúmulo de resíduos humanos no local.

Plantações de *Pinus sp.* e *Eucalyptus sp.* estão inseridas em meio a mata nos trechos que beiram o rio. Já nos arredores encontram-se fazendas ou chácaras contendo essas culturas, mas também a de laranja. O clima da região pode ser descrito como de verões quentes e invernos secos ou com ausência de estação seca, tendo temperatura média mensal máxima de 22°C e mínima de 18°C (PEEL; FINLAYSON; MCMAHON, 2007).

2.3. Coleta de dados

2.3.1. Captura e caracterização da organização social do mico-leão-preto

O processo de captura (Autorização SISBIO nº 86002-1 e 68253-9; Comitê de Ética do Uso de Animal da UNESP-IB-CRC nº3839) dos dois grupos de MLPs seguiu o protocolo utilizado por Amaral (2021). Os grupos foram encontrados por busca ativa e ocasionalmente usando a técnica do *playback*, a qual consistiu na reprodução de vocalizações específicas da espécie em pontos onde os grupos já haviam sido observados por colaboradores locais e em estudos anteriores (AMARAL, 2021). Ao serem encontrados, os grupos de MLPs foram acompanhados até o sítio de pernoite, entre janeiro e fevereiro de 2023, correspondendo a uma duração de cerca de 55 dias.

A captura do grupo Estação ocorreu em janeiro de 2023 e do grupo Rondinha em fevereiro de 2023, quando o sítio de pernoite escolhido pelos grupos foi um oco na árvore. Durante a madrugada a equipe bloqueou as saídas do dormitório com buchas de tecido e os indivíduos foram extraídos do dormitório manualmente utilizando luvas de raspa de couro e colocados em sacos de tecido até o momento do procedimento de coleta de dados biológicos. Cada indivíduo foi contido manualmente pelo veterinário da equipe para administração de anestesia inalatória, usando vaporizador portátil e isoflurano como anestésico.

Ao longo do procedimento, amostras sanguíneas foram coletadas por venopunção femoral, utilizando seringa de 3.0mL, agulha hipodérmica 25x7 e respeitando o limite de 1% do peso por indivíduo. Dois indivíduos por grupo de MLPs capturados foram equipados com rádio collar (VHF, Holohil, 9g) e a amostra de sangue de cada um deles foi coletada e destinadas para análises genéticas de parentesco. Essas análises foram realizadas na Universidade Federal de São Carlos, pelos membros do Laboratório de Biodiversidade Molecular e Conservação da Profa. Dra. Patrícia Domingues de Freitas.

Todos os indivíduos foram nomeados e classificados de acordo com o sexo e faixa etária (infantil, jovem e adulto) e trechos da cauda foram descoloridos para identificação individual em campo, durante o acompanhamento, considerando as eventuais mudanças na composição. Ademais, um novo esforço de recaptura dos grupos foi necessário entre agosto e setembro de 2023 para reforçar a identificação individual e coletar amostras biológicas para outros projetos paralelos.

2.3.2. Caracterização da estrutura social do mico-leão-preto

O grupo Estação foi acompanhado no mínimo cinco dias nos meses de março, abril, maio, junho, setembro, outubro e novembro de 2023, desde o seu despertar até o momento de descanso nos dormitórios (aproximadamente das 05:30 às 18:30). Isso também foi realizado para o grupo Rondinha, exceto no mês de março. Assim, a coleta de dados ocorreu entre março e novembro de 2023, totalizando seis campanhas nas quais o grupo Estação foi observado por um total de 411 horas e o grupo Rondinha 377 horas.

Os comportamentos agonísticos e afiliativos apresentados no etograma (Quadro 1) foram registrados sempre considerando a identidade do doador e do receptor, além do horário de início e fim

do evento. O método de amostragem utilizado foi *ad libitum*, no qual foram registradas todas as observações destas interações sociais (MARTIN; BATESON, 2007).

Quadro 1. Categorias comportamentais agonísticas e afiliativas registradas pelo método *ad libitum* (adaptado de DE OLIVEIRA, 2016).

Comportamento		Descrição
Afiliativo	Catação	Limpeza do pelo ou pele de outro indivíduo utilizando as mãos ou a boca.
	Provisão	Indivíduos compartilham ou doam alimentos.
	Transporte	Indivíduo se locomove com o filhote em seu dorso.
Agonístico	Ataque	Um indivíduo empurra, arranha, morde ou agarra outro indivíduo.
	Luta	Os indivíduos agarram um ao outro, mordendo a cabeça, tórax ou abdômen. Podem cair e rolar no chão.
	Perseguição	Um indivíduo tenta atacar outro indivíduo, caminhando ou correndo atrás, às vezes encurralando-o.
	Vocalizar eriçado	Emitir sons, ao mesmo tempo que apresenta pelos do corpo eriçados e ou costas arqueadas.

O comportamento de catação foi considerado como um novo evento quando o indivíduo iniciou catação em outro indivíduo ou iniciou outro comportamento entre dois eventos de catação. Especificamente para os comportamentos agonísticos, o contexto da interação (disputas por alimento, acesso aos filhotes e em encontros intergrupo) e o resultado da interação foram anotados. O resultado da interação consistiu em categorizar o indivíduo como vencedor quando ele se apropriou do alvo de disputa (p. ex. fruto, filhote) ou permaneceu no espaço (p. ex. forrageando em troncos e galhos ou próximo a área de conflito intergrupar). Assim, indivíduos vencedores são aqueles que obtiveram determinado recurso em determinado contexto e/ou causaram uma postura de submissão no receptor de comportamentos agonísticos, os quais podem vocalizar e fugir da interação sendo considerados perdedores (DE VRIES; STEVENS; VERVAECKE, 2006).

2.4. Análise de dados

2.4.1. Hierarquia social

Para determinar o nível hierárquico dos indivíduos e então testar a influência da hierarquia social nos padrões de interações afiliativas, uma matriz de adjacência composta por linhas e colunas foi construída contendo a frequência de comportamentos agonísticos observados em todo o período de estudo. As linhas da matriz correspondem aos indivíduos vencedores da disputa e as colunas aos perdedores, estando em cada célula a frequência que cada indivíduo na linha “venceu” o da coluna em interações agonísticas.

Essa matriz foi usada para obter o *normalized David's Score* (NormDS) utilizando o pacote *steepness* (LEIVA; DE VRIES, 2022) no software R. O NormDS determina a probabilidade de um indivíduo dominar outro em uma interação agonística (D_{ij}), considerando o número de interações observadas e que indivíduos dominantes são os que apresentam maior NormDS (DE VRIES; STEVENS; VERVAECKE, 2006). A partir do NormDS foi calculada a inclinação da hierarquia (*steepness index*), a qual indica a probabilidade do indivíduo de maior nível hierárquico vencer interações agonísticas (DE LA FUENTE *et al.*, 2019). A medida de *steepness* pode variar de 0 (a hierarquia completamente igualitária) a 1 (uma hierarquia completamente despótica na qual dominantes sempre vencem). Então para testar a significância da dominância hierárquica valores aleatórios de *steepness* foram gerados em 9999 simulações, sob a hipótese nula de que as chances de vitória para todos os pares de indivíduos são aleatórias ($p\text{-value} \leq 0,05$; DE VRIES; STEVENS; VERVAECKE, 2006).

2.5. Influência da hierarquia social e sexo nos padrões de interações afiliativas

Predição 1: O macho de maior nível hierárquico doa mais frequentemente catação à fêmea de maior nível hierárquico.

Para testar esta predição, construímos matrizes de adjacência direcionais do comportamento de catação para cada grupo (material suplementar, Tabela A-1 e Tabela A-2). Nas células dessas matrizes se encontra a frequência total de catação observada, considerando os indivíduos doadores (linhas) e receptores (colunas) desse comportamento.

Essas matrizes de adjacência foram analisadas através de redes sociais (FARINE; WHITEHEAD, 2015), sendo então obtidas as métricas de rede (Quadro 2): *Strength*, *in-strength* e *out-strength*. A partir destas métricas, a rede de catação construída foi ilustrada utilizando o *Sugiyama layout*. As análises de rede foram feitas através do pacote *igraph* (CSARDI; NEPUSZ, 2006) no software R v. 4.2.1 (R CORE TEAM, 2022).

Quadro 2. Descrição das métricas de redes sociais extraídas.

Métrica	Descrição
<i>Strength</i>	Frequência total de catação.
<i>In-strength</i>	Frequência total de catação recebida.
<i>Out-strength</i>	Frequência total de catação doada.

Para testar a influência do sexo e do nível hierárquico dos indivíduos nas métricas *de in-strength* e *out-strength* do comportamento de catação, Modelos Lineares Generalizados Mistos (GLMMs) foram construídos. Nesses modelos essas duas métricas de redes sociais foram usadas como variáveis resposta, enquanto o sexo e o nível hierárquico dos indivíduos foram combinados em uma única variável preditora. Essa variável preditora teve quatro categorias: machos dominantes (MD), machos subordinados (MS), fêmeas dominantes (FD) e fêmeas subordinadas (FS). O grupo foi incluído como variável aleatória e o modelo ajustado com a distribuição de Poisson.

A partir da função *glmer* do pacote *lme4* (BATES *et al.*, 2015) foram construídos modelos nulos e completos, os quais foram comparados utilizando a função *anova*. Logo, foi conduzido o Teste de Tukey entre pares de categorias usando a função *summary* do pacote *multcomp* (HOTHORN *et al.*, 2024) para identificar quais delas diferem significativamente.

Predição 2: Machos subordinados participam mais frequentemente no transporte e provisão dos filhotes quando comparados ao macho dominante e à fêmea dominante

Para testar esta predição, foram construídos GLMMs para o comportamento de carregar o filhote e para o de compartilhar alimento (Quadro 1), respectivamente. Nesses modelos a frequência em que cada indivíduo realizou esses comportamentos foi usada como variável resposta, enquanto o sexo e o nível hierárquico dos indivíduos foram combinados em uma única variável preditora. Essa variável preditora correspondeu as quatro categorias supracitadas (MD; MS; FD e FS). O grupo foi incluído como variável aleatória e o modelo foi ajustado com a distribuição de Poisson.

A partir da função *glmer* do pacote *lme4* (BATES *et al.*, 2015) foram construídos modelos nulos e completos, os quais foram comparados utilizando a função *anova*. O Teste de Tukey entre pares de categorias usando a função *summary* do pacote *multcomp* (HOTHORN *et al.*, 2024) também foi utilizado para identificar quais categorias diferem.

3. Resultados

3.1. Organização social dos grupos de micos-leões-pretos

Os grupos apresentaram alterações na sua composição ao longo do período de estudo. No primeiro semestre desde a sua captura em janeiro, o grupo Estação era composto por 7 indivíduos, sendo 2 fêmeas adultas, 3 machos adultos e 2 fêmeas infantis. Em agosto, um dos machos adultos desapareceu do grupo Estação, permanecendo com 6 indivíduos. No mês de setembro uma das fêmeas adultas deu à luz a um

filhote macho e em outubro a outra fêmea adulta do grupo deu à luz a outros dois filhotes. Assim, no final do período de coleta de dados o grupo era composto por 9 indivíduos (Tabela 1).

Já o grupo Rondinha, em fevereiro apresentava 5 indivíduos, sendo 2 fêmeas adultas, 2 machos adultos e 1 macho infantil (Tabela 1). Neste grupo não houve desaparecimentos, mas o mesmo padrão de nascimentos de filhotes foi registrado. Em outubro uma das fêmeas deu à luz a dois filhotes e em novembro isso foi observado para a outra fêmea, totalizando 9 indivíduos no grupo Rondinha ao final do período de coleta de dados (Tabela 1).

Tabela 1. Organização social e parentesco dos dois grupos de mico-leão-preto estudados em Buri de janeiro a novembro de 2023.

Grupo	Nome do indivíduo	Sexo	Faixa etária	Mãe do indivíduo	Pai do indivíduo	Comentários
Estação	Sereno	Macho	Adulto	?	Garoa	Filho de Ágata ou Aurora.
	Trovão	Macho	Adulto	Ágata	Garoa	Desaparecido em agosto/2023.
	Garoa	Macho	Adulto	?	?	Não relacionado a Ágata e Aurora.
	Aurora	Fêmea	Adulto	?	?	Gêmea de Ágata.
	Ágata	Fêmea	Adulto	?	?	Gêmea de Aurora.
	Âmbar	Fêmea	Jovem	Ágata	Garoa	Nascida no final de 2022. Gêmea de Ametista.
	Ametista	Fêmea	Jovem	Ágata	Garoa	Nascida no final de 2022. Gêmea de Âmbar.
	Tupã	Macho	Infantil	Ágata	??	Nascido em setembro/2023.
	Filhote 1	-	Infantil	Aurora	??	Nascido em outubro/ 2023.
	Filhote 2	-	Infantil	Aurora	??	Nascido em outubro/2023.
Rondinha	Órion	Macho	Adulto	?	?	Não alocado com sucesso em relação aos membros adultos.
	Apollo	Macho	Adulto	Ártemis	Órion	Irmão de Inti.
	Iris	Fêmea	Adulto	???	???	Não alocado com sucesso.
	Ártemis	Fêmea	Adulto	?	?	Mãe de Inti, Apollo e 2 recém-nascidos.
	Inti	Macho	Jovem	Ártemis	Órion	Nascido entre dezembro/2022 e janeiro de 2023.
	Filhote 1	Macho	Infantil	Ártemis	??	Nascido em outubro/2023
	Filhote 2	Macho	Infantil	Ártemis	??	Nascido em outubro/2023
	Filhote 3	-	Infantil	Iris	??	Nascido em novembro/2023
Filhote 4	-	Infantil	Iris	??	Nascido em novembro/2023	

? - Indivíduos com histórico desconhecido. ?? - Amostra sanguínea não obtida para teste de paternidade. ??? - Não alocado com sucesso na análise de parentesco devido ao reduzido polimorfismo.

3.2. Hierarquia social dos grupos de micos-leões-pretos

Foram observadas 218 interações agonísticas entre indivíduos do grupo Estação, das quais em 177 foi possível observar o resultado da interação (Tabela 2). Já no grupo Rondinha foram observadas 135 interações agonísticas e em 83 foi possível observar o resultado (Tabela 3).

Tabela 2. Matriz das interações agonísticas com a frequência de vitórias e derrotas entre os sete micos-leões-pretos do grupo Estação.

Vencedor	Perdedor						
	Sereno	Trovão	Garoa	Aurora	Ágata	Âmbar	Ametista
Sereno	*	0	6	14	5	3	3
Trovão	0	*	1	29	40	1	7
Garoa	0	1	*	10	1	6	6
Aurora	0	1	2	*	47	6	11
Ágata	0	4	0	11	*	0	2
Âmbar	0	0	0	0	0	*	0
Ametista	0	0	0	0	0	1	*

Tabela 3. Matriz das interações de dominância com a frequência de vitórias e perdas entre os cinco micos-leões-pretos do grupo Rondinha.

Vencedor	Perdedor				
	Órion	Apollo	Iris	Ártemis	Inti
Órion	*	3	40	48	2
Apollo	2	*	4	5	2
Iris	0	0	*	2	2
Ártemis	4	4	0	*	17
Inti	0	0	0	0	*

A partir desse número de interações, obtivemos a probabilidade de um indivíduo dominar outro em uma interação agonística (D_{ij}) e o NormDS resultante, o qual determina a hierarquia dos grupos. Os indivíduos foram organizados do mais dominante para o menos dominante no grupo Estação (Tabela 4) e no grupo Rondinha (Tabela 5).

Tabela 4. Matriz dos índices de dominância entre díades corrigidos pela chance (D_{ij}) e os valores de *normalized David's Score* (NormDS) do grupo Estação.

Vencedor	Perdedor							NormDS	Hierarquia**
	Sereno	Trovão	Garoa	Aurora	Ágata	Âmbar	Ametista		
Sereno	*	0.83	0.19	0.25	0.08	0.10	0.00	4.73	M1
Trovão	0.17	*	0.04	0.07	0.12	0.06	0.75	4.15	M2
Garoa	0.80	0.96	*	0.19	0.03	0.05	0.93	3.95	M3
Aurora	0.75	0.93	0.80	*	0.07	0.50	0.99	3.00	F1
Ágata	0.91	0.87	0.97	0.92	*	0.00	0.87	2.32	F2
Âmbar	0.90	0.93	0.95	0.50	0.00	*	0.75	1.50	F3
Ametista	0.00	0.25	0.07	0.07	0.12	0.25	*	1.34	F4

**M1 – macho dominante; M2 e M3 – machos subordinados; F1 – fêmea dominante; F2, F3 e F4 – fêmeas subordinadas.

Tabela 5. Matriz dos índices de dominância entre díades corrigidos pela chance (D_{ij}) e os valores de *normalized David's Score* (NormDS) do grupo Rondinha.

Vencedor	Perdedor					NormDS	Hierarquia**
	Órion	Apollo	Iris	Ártemis	Inti		
Órion	*	0.55	0.90	0.41	0.83	3.31	M1
Apollo	0.45	*	0.16	0.08	0.97	2.70	M2
Iris	0.10	0.83	*	0.01	0.83	1.78	F1
Ártemis	0.58	0.91	0.98	*	0.83	1.67	F2
Inti	0.16	0.02	0.17	0.17	*	0.52	M3

**M1 – macho dominante; M2 e M3 – machos subordinados; F1 – fêmea dominante; F2 – fêmea subordinada.

No grupo Estação, o NormDS demonstra que os machos adultos de micos-leões-pretos são dominantes sobre as fêmeas, estando as jovens no menor nível (Figura 3).

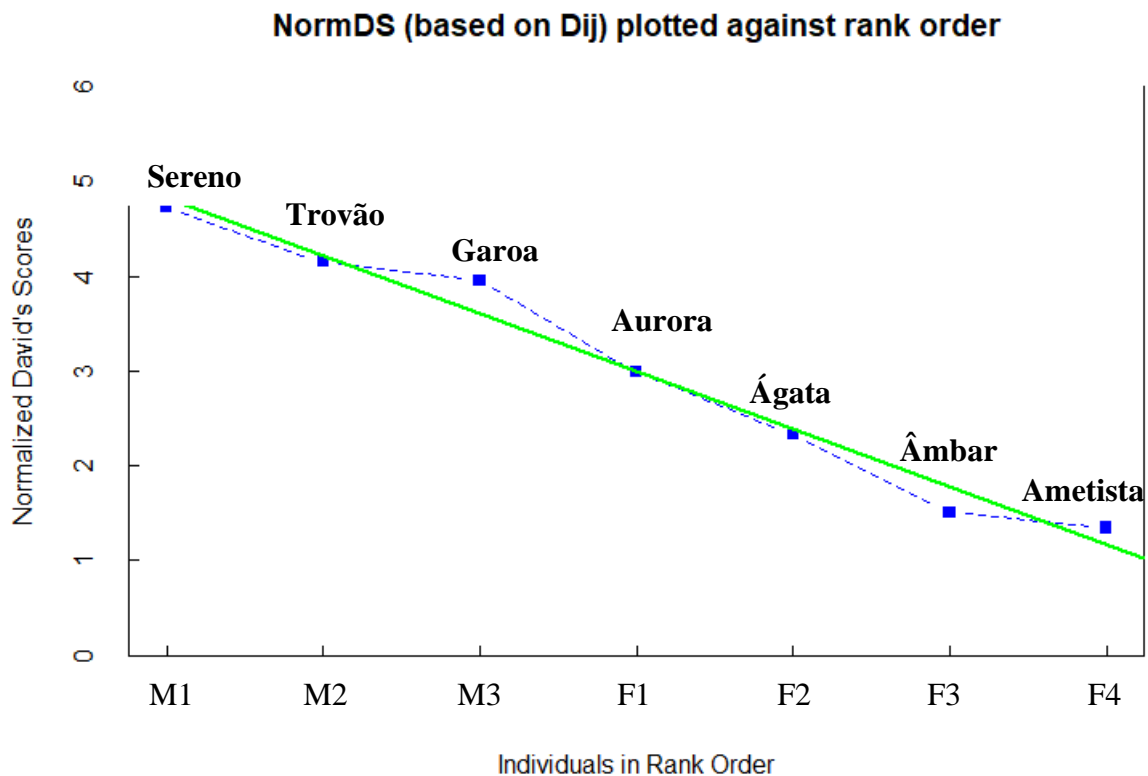


Figura 3. O *normalized David's Score* (NormDS) organiza os sete micos do grupo Estação, de 1 (maior nível hierárquico) a 7 (menor nível hierárquico). M1 – macho dominante; M2 e M3 – machos subordinados; F1 – fêmea dominante; F2, F3 e F4 – fêmeas subordinadas.

Considerando que a medida de *steepness* pode variar de 0 (a hierarquia completamente igualitária) a 1 (uma hierarquia completamente despótica na qual dominantes sempre vencem), na Figura 3 o valor absoluto da inclinação da reta é 0.60. Esse valor corresponde ao *steepness index* da hierarquia de dominância, indicando que no grupo estação os indivíduos de maior nível hierárquico apresentam maior chance de vencer os de menor durante interações agonísticas intragrupo (*Steepness p-value* = 0,0001).

O mesmo padrão foi observado entre os cinco micos do grupo Rondinha, no qual os machos apresentam maior nível hierárquico e então a maior probabilidade de vencer uma interação agonística intragrupo (Figura 4; *Steepness index* = 0.66; *Steepness p-value* = 0,0049).

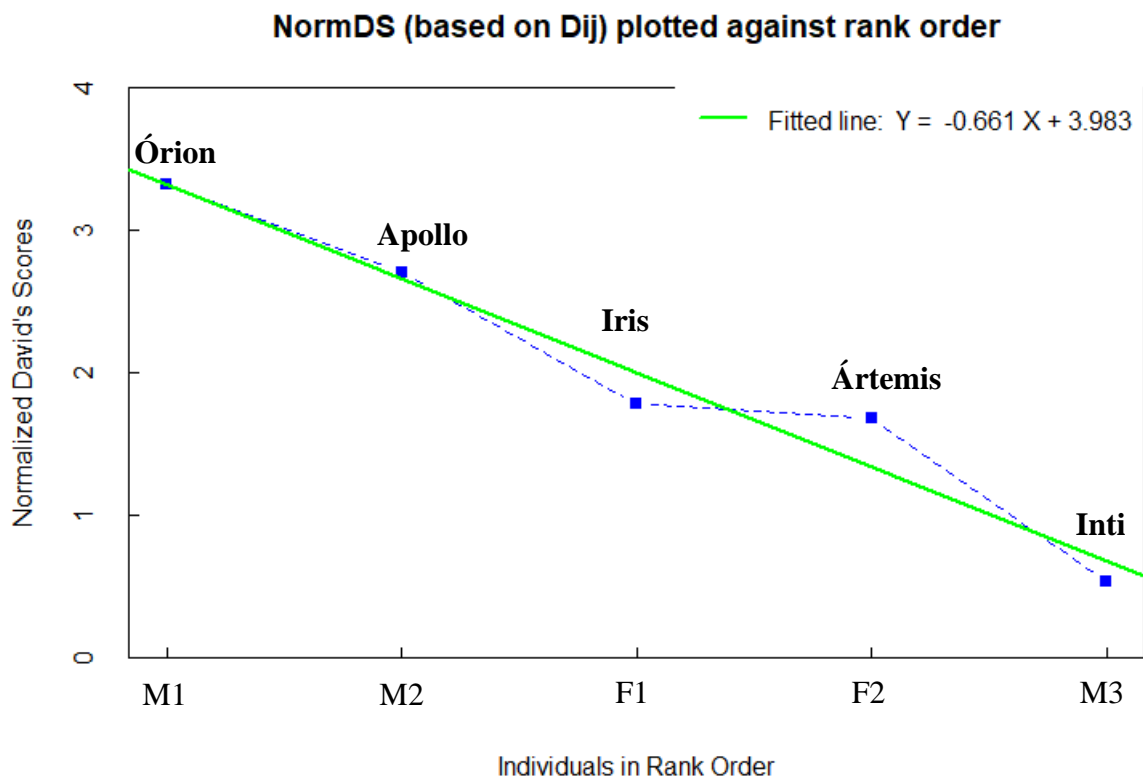


Figura 4. O *normalized David's Score* (NormDS) organiza os cinco micos do grupo Rondinha, de 1 (maior nível hierárquico) a 5 (menor nível hierárquico). M1 – macho dominante; M2 e M3 – machos subordinados; F1 – fêmea dominante; F2 – fêmea subordinada.

A hierarquia em ambos os grupos segue o mesmo padrão, onde os indivíduos machos adultos têm maior taxa de sucesso durante interações agonísticas, seguidos das fêmeas e dos juvenis.

3.3. A hierarquia social e sexo dos indivíduos influenciam nos padrões de interações afiliativas

Predição 1: O macho de maior nível hierárquico doa mais frequentemente catação à fêmea de maior nível hierárquico.

Redes sociais de catação: No grupo Estação, a métrica *strength* foi menor para os machos do que para as fêmeas, demonstrando a sua menor participação nas interações de catação. Entre as fêmeas, as subordinadas participaram mais do que as dominantes. Isso se deve ao fato de que a métrica *out-strength* foi maior para essas fêmeas. Por outro lado, a métrica *in-strength* foi similar entre os membros do grupo (Tabela 6, Figura 5).

Tabela 6. Valores das métricas da rede social de catação *strength*, *out-strength* e *in-strength* para os indivíduos do grupo Estação.

Indivíduo	Hierarquia**	<i>Strength</i>	<i>Out-strength</i>	<i>In-strength</i>
Sereno	M1	138	21	117
Trovão	M2	140	24	116
Garoa	M3	185	75	110
Aurora	F1	227	111	116
Ágata	F2	262	147	115
Âmbar	F3	287	183	104
Ametista	F4	321	219	102

**M1 – macho dominante; M2 e M3 – machos subordinados; F1 – fêmea dominante; F2, F3 e F4 – fêmeas subordinadas.

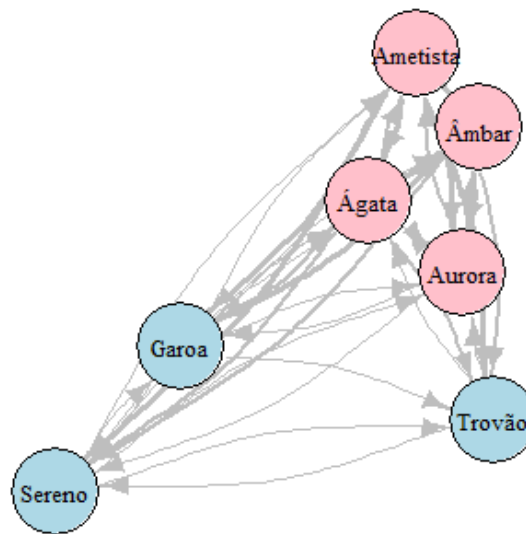


Figura 5. Rede do comportamento de catação entre indivíduos do Grupo Estação. Machos correspondem aos círculos azuis e fêmeas aos círculos rosas. A espessura da flecha indica a força da relação e a ponta da flecha indica a direção da catação.

No grupo Rondinha, foi encontrado o mesmo padrão das métricas de *in-strength* e *out-strength* observado para o grupo Estação. De acordo com o valor da métrica *out-strength*, os machos doam menos catação do que as fêmeas, sendo a fêmea subordinada Ártemis responsável pelo maior valor de *out-strength* e o macho dominante Órion pelo menor valor. Nesse grupo os valores de *in-strength* também são similares entre os membros do grupo (Tabela 7, Figura 6).

Tabela 7. Valores das métricas da rede social de catação *strength*, *out-strength* e *in-strength* para os indivíduos do grupo Rondinha.

Indivíduo	Hierarquia**	Strength	Out-strength	In-strength
Órion	M1	28	06	22
Apollo	M2	35	15	20
Iris	F1	67	34	33
Ártemis	F2	53	36	17
Inti	M3	27	14	13

**M1 – macho dominante; M2 e M3 – machos subordinados; F1 – fêmea dominante; F2 – fêmea subordinada.

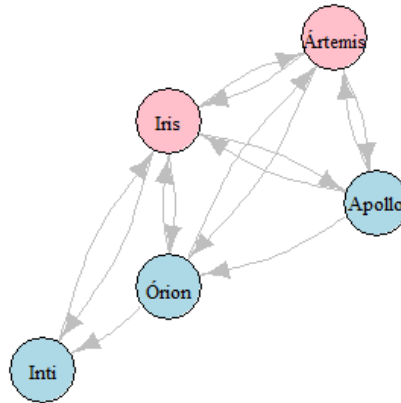


Figura 6. Rede do comportamento de catação entre indivíduos do Grupo Rondinha. Machos correspondem aos círculos azuis e fêmeas aos círculos rosas. A espessura da flecha indica a força da relação e a ponta da flecha indica a direção.

Influência do sexo e do nível hierárquico dos indivíduos nas métricas de catação: O sexo e o nível hierárquico dos indivíduos não influenciaram significativamente na métrica *in-strength* (GLMM: $\chi^2 = 7.78$; $Df = 3$; $p\text{-value} = 0.0507$), então todos os indivíduos recebem catação de forma similar (Figura 7a). Em contrapartida, o ato de doar catação (*out-strength*) foi influenciado pelo sexo e nível hierárquico (GLMM: $\chi^2 = 12.78$; $Df = 3$; $p\text{-value} = 0.0051$) e o modelo completo indicou efeito positivo das fêmeas nesse comportamento (material suplementar, Tabela-A3). As fêmeas subordinadas doam mais catação que o macho dominante e os machos subordinados (Figura 7b), enquanto os demais pares não diferiram significativamente entre si. Assim, a predição de que o macho de maior nível hierárquico doa mais frequentemente catação à fêmea de maior nível hierárquico não foi corroborada (Tabela 8).

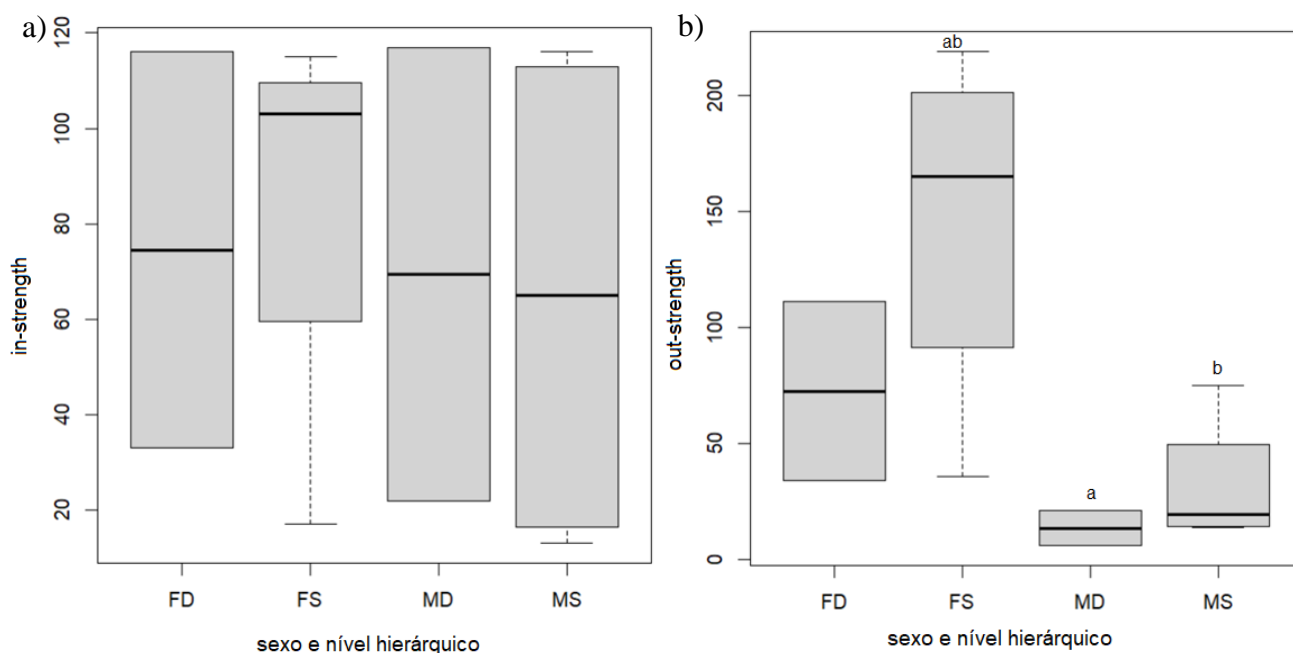


Figura 7. Influência do sexo e nível hierárquico nas métricas de *in-strength* (a) e *out-strength* (b) das redes de catação. As caixas cinzas representam a forma como os dados estão distribuídos, estando as bordas inferior e superior nos percentis 25 e 75, respectivamente. A linha preta dentro das caixas corresponde a mediana das métricas para cada uma das categorias (FD – fêmea dominante; FS – fêmea subordinada; MD – macho dominante; MS – macho subordinado). As linhas pontilhadas que se estendem das caixas (*whiskers*) indicam o grau de dispersão dos dados além da mediana. Na figura b as letras acima da caixa correspondem aos pares que apresentam diferença significativa.

Tabela 8. Comparações múltiplas das médias de *out-strength* das categorias combinando sexo e nível hierárquico dos indivíduos utilizando o método de contrastes de Tukey.

Pares	Estimate	SE	z value	p value
FS – FD	58.44	34.95	1.67	0.335
MD – FD	-59.00	39.82	-1.48	0.445
MS – FD	-40.50	34.49	-1.17	0.640
MD – FS	-117.44	34.95	-3.36	0.004**
MS – FS	-98.94	28.72	-3.44	0.003**
MS – MD	18.50	34.49	0.53	0.949

Predição 2: Machos subordinados participam mais frequentemente no transporte e provisão dos filhotes quando comparados ao macho dominante e a fêmea dominante.

O comportamento de transporte dos filhotes foi afetado pelo nível hierárquico e sexo dos indivíduos (GLMM: $\chi^2 = 150.11$; $Df = 3$, $p\text{-value} = <0.001$). O modelo completo demonstrou que o macho dominante e a fêmea dominante afetaram positivamente esse comportamento (material suplementar, Tabela A-4). O efeito foi significativo para as categorias comparadas, especialmente quando considerando todas as fêmeas e apenas o macho dominante (material suplementar, Tabela A-5). Entretanto, contrariamente ao que foi predito, o macho dominante foi o responsável por transportar significativamente mais os filhotes quando comparado a todos os outros indivíduos, enquanto os indivíduos mais jovens transportaram menos (Figura 8; Tabela 9; material suplementar, Figura A-1).

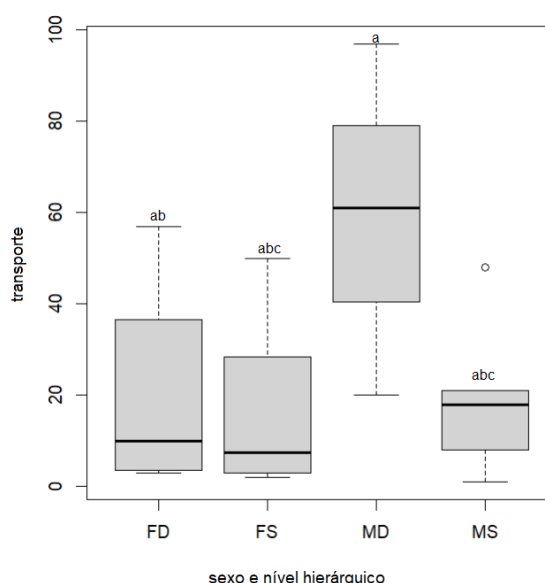


Figura 8. Frequência do comportamento de transporte dos filhotes de acordo com o sexo e nível hierárquico dos indivíduos. As caixas cinzas representam a forma como os dados estão distribuídos, estando as bordas inferior e superior nos percentis 25 e 75, respectivamente. A linha preta dentro das caixas corresponde a mediana para cada uma das categorias. *Whiskers* indicam o grau de dispersão dos dados além da mediana. O círculo branco em MS corresponde a valores que se distanciam significativamente da mediana (*outliers*). As letras indicam diferenças significativas entre os pares de indivíduos: a – MD em relação a FD, FS e MS; b – FD em relação a FS e MS; c- FS e MS.

O comportamento de provisão dos filhotes também foi afetado pelo sexo e o nível hierárquico (GLMM: $\chi^2 = 93.35$; $Df = 3$; $p\text{-value} = <0.001$) e o modelo completo demonstrou efeito positivo e significativo das fêmeas nesse comportamento (material suplementar, Tabela A-4), especialmente as fêmeas reprodutoras (F1 e F2, material suplementar, Tabela A-6). Os machos subordinados também não realizaram esse comportamento mais frequentemente que o

macho dominante ($p\text{-value} = 0.13$) ou a fêmea dominante ($p\text{-value} = 0.05$), não corroborando a predição. A fêmea dominante seguida das fêmeas subordinadas foram responsáveis por prover significativamente mais alimento aos filhotes quando comparadas ao macho dominante (Figura 9; $p\text{-value} = <0.001$). Além disso, as fêmeas subordinadas são responsáveis por prover significativamente mais que os machos subordinados ($p\text{-value} = <0.001$). Os demais não diferem significativamente (Figura 9).

Adicionalmente, quando os membros do grupo são comparados individualmente, foi observado que a fêmea subordinada reprodutora contribuiu significativamente mais para a provisão dos filhotes do que todos os indivíduos e que fêmeas subordinadas mais jovens contribuíram significativamente menos dentro do grupo (material suplementar, Figura A-2). Logo, esses resultados não corroboram a predição.

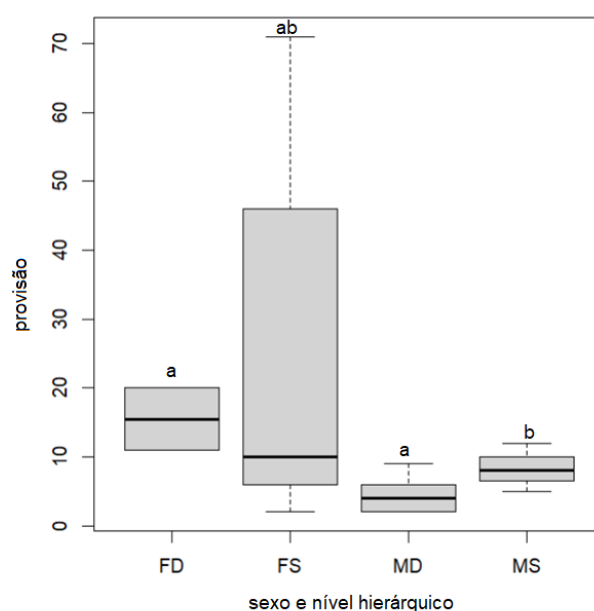


Figura 9. Frequência do comportamento de provisão dos filhotes de acordo com o sexo e nível hierárquico dos indivíduos. As caixas cinzas representam a forma como os dados estão distribuídos, estando as bordas inferior e superior nos percentis 25 e 75, respectivamente. A linha preta dentro das caixas corresponde a mediana para cada uma das categorias (FD – fêmea dominante; FS – fêmea subordinada; MD – macho dominante; MS – macho subordinado). *Whiskers* indicam o grau de dispersão dos dados além da mediana. As letras indicam diferenças significativas entre os respectivos pares de indivíduos.

Tabela 9. Comparações múltiplas dos valores médios dos comportamentos de provisão e transporte entre as categorias combinando sexo e nível hierárquico dos indivíduos.

Modelo	Pares	Estimate	SE	z value	p value
Provisão	FS – FD	0.55	0.19	2.78	0.02
	MD – FD	-1.21	0.27	-4.41	<0.001***
	MS – FD	-0.63	0.25	-2.52	0.05
	MD – FS	-1.76	0.22	-7.84	<0.001***
	MS – FS	-1.18	0.19	-6.10	<0.001***
	MS – MD	0.58	0.27	2.15	0.13
Transporte	FS – FD	-0.09	0.14	-0.63	0.92
	MD – FD	1.16	0.13	8.58	<0.001***
	MS – FD	-0.12	0.14	-0.83	0.83
	MD – FS	1.25	0.11	10.8	<0.001***
	MS – FS	-0.03	0.13	-0.23	0.99
	MS – MD	-1.28	0.12	-10.3	<0.001***

4. Discussão

Nos grupos de MLPs do presente estudo, os indivíduos diferem em níveis hierárquicos, sendo machos adultos dominantes sobre todas as fêmeas e os juvenis. Além disso, os indivíduos recebem catação independente de sexo e nível hierárquico, mas as fêmeas doam catação em maior frequência do que machos. Os machos dominantes carregam os filhotes mais frequentemente enquanto as fêmeas subordinadas reprodutoras são as principais responsáveis pela provisão de alimentos. Esses resultados sugerem que: (1) as fêmeas, principalmente as subordinadas, recompensam os ajudantes no cuidado dos filhotes através da catação; (2) as fêmeas subordinadas usam a catação para reforçar laços sociais e permanecer no grupo; (3) o macho dominante dedica maior proporção de tempo ao transporte dos filhotes e menor proporção ao forrageio, conseqüentemente o acesso a alimento é reduzido quando comparado às fêmeas. Dessa forma ele garante o aumento de *fitness* individual ou de seus parentes.

A saturação do habitat e o alto custo de dispersão, no contexto de uma estreita e fragmentada mata ripária, podem ser fatores influenciando nos padrões de organização e estrutura social dos MLPs observados. Conforme o modelo ecológico (VAN SCHAIK, 1989), o número de machos em um grupo é moldado pelo número de fêmeas e estas por sua vez estão distribuídas conforme regimes competitivos causados pela distribuição de alimentos. Nesse sentido, as relações sociais das fêmeas e então dos demais indivíduos são moldadas pela redução de oportunidades reprodutivas, de predadores naturais e

consequentemente pela intensificação de competição intra e intergrupo (STERCK; WATTS; VAN SCHAIK, 1997).

Em ambos os grupos estudados tanto a fêmea dominante quanto a subordinada reproduziram. Fêmeas de *L. chrysopygus* foram reportadas como o sexo filopátrico e os machos são quem dispersam (PEREZ-SWEENEY, 2002 *apud* MARTINS *et al.*, 2015) e mais recentemente, foi reportado que ambos os sexos dispersam (JAVAROTTI, 2024), mas não há informações adicionais sobre a dinâmica de dispersão da espécie. Paralelamente, para *L. rosalia*, foi observado que as fêmeas adultas são dificilmente aceitas pela fêmea dominante e pelos demais membros em outros grupos (BAKER; DIETZ, 1996), sendo então responsáveis por fundar um novo grupo, já os machos criam coalizões e apresentam maior sucesso na migração (ROMANO; MARTINS; RUIZ-MIRANDA, 2019). Logo, duas fêmeas reprodutoras no mesmo grupo podem ser reflexo da dificuldade de dispersão enfrentada por elas, tendo em vista a presença de potenciais grupos vizinhos competidores já estabelecidos, a limitação de recursos e espaço para fundar novos grupos em uma paisagem antropizada.

Em ambos os grupos há ao menos um macho não relacionado e as fêmeas reprodutoras são muito aparentadas, mas apenas no grupo Estação conseguimos afirmar que elas são irmãs gêmeas. Ocasionalmente em *Callithrix* spp. e *Leontopithecus* spp., a fêmea dominante reprodutora pode apresentar maior tolerância à fêmea subordinada e permitir a sua reprodução dentro do grupo, especialmente quando são aparentadas (BAKER; BALES; DIETZ, 2002; BAKER; DIETZ, 1996; KOENIG; ROTHE, 1991a). Entretanto, uma pequena proporção de fêmeas subordinadas se reproduz em seu grupo natal e esses eventos são favorecidos pela presença de machos não relacionados dentro do grupo (DIETZ; BAKER, 1993) ou encontros intergrupo, nos quais fêmeas subordinadas podem encontrar oportunidades reprodutivas com machos não relacionados e assim evitar agressões por parte da fêmea dominante e reduzir as chances de infanticídio de seu filhote (ARRUDA *et al.*, 2005; YAMAMOTO, 2005). Apesar da paternidade dos novos filhotes não ser acessada e nenhuma fêmea dos grupos estudados ter sido observada em cópula ou monta extragrupo, interações entre grupos eram comuns na área estudada e apenas o macho dominante do grupo Estação foi observado em cópula extragrupal.

Permitir a permanência de outra fêmea reprodutora dentro do grupo pode trazer benefícios à fêmea de maior nível hierárquico via o aumento de aliados quando há a necessidade de sucesso em competições entre grupos, mas também aos de menor nível, porque assim estes garantem acesso a alimento e a parceiros sociais (VAN SCHAIK, 1989). Ademais, considerando a baixa variabilidade genética observada em grupos de vida livre do MLP (AYALA-BURBANO *et al.*, 2017) e o fato de que, em um dos grupos as fêmeas reprodutoras dominante e subordinada são irmãs gêmeas (JAVAROTTI, 2024), o evento de duas fêmeas se reproduzindo ao mesmo tempo pode ter sido facilitado pela parentalidade em consequência do ganho indireto de *fitness* (EMLEN, 1995).

Em um dos grupos, pouco tempo antes da fêmea dominante dar à luz aos seus dois filhotes, ela foi observada diversas vezes capturando o filhote da fêmea subordinada, causando interações agonísticas entre elas, provavelmente para ter acesso ao filhote. Sendo assim, embora a reprodução de dominantes e subordinadas dentro dos grupos tenha sido observada, o sequestro do filhote de subordinadas pela fêmea dominante pode ocorrer como uma forma dela reafirmar a sua posição hierárquica dentro do grupo (NICOLSON, 1986). O sequestro pode ter consequências fatais quando uma fêmea se recusa entregar o filhote para a mãe, reduzindo as chances de ele sobreviver mesmo sem infanticídio (STERCK; WATTS; VAN SCHAIK, 1997).

A fêmea dominante consistentemente venceu a subordinada em interações agonísticas. Em paralelo, a fêmea subordinada doou significativamente mais catação que os machos. Isso sugere que essas fêmeas podem estar competindo por recursos monopolizáveis (HEYMANN, 1996) e mais especificamente as fêmeas subordinadas, buscando garantir integração social e fortalecer vínculos com outros parceiros cooperativos (CAPEROS *et al.*, 2011). Calitriquídeos são capazes de produzir duas vezes por ano gêmeos quiméricos dizigóticos (OERKE *et al.*, 2002; RUTHERFORD; TARDIF, 2008), os quais têm o peso total correspondente a uma faixa de 14.1 a 23.5% do peso da fêmea reprodutiva (LEUTENEGGER, 1979) resultando em elevado custo energético (KLEIMAN, 1977). Somado a isso, devido ao seu pequeno tamanho e elevada taxa metabólica, calitriquídeos requerem grande quantidade de nutrientes por unidade de peso corporal (SUSSMAN; GARBER, 1987). Consequentemente, a sobrevivência dos filhotes e sucesso reprodutivo dos indivíduos depende da dominância social e do cuidado aloparental (GARBER, 1997).

Conforme já dito, as fêmeas subordinadas doaram mais catação do que machos, não corroborando a predição de que o macho doa mais catação à fêmea dominante para garantir acesso a ela. Os resultados observados nesse estudo se alinham à hipótese *pay-for-help* (FINKENWIRTH; BURKART, 2018), possibilitando especular a ideia de que as fêmeas doam mais catação devido aos potenciais serviços a serem ofertados pelos demais indivíduos, como por exemplo a sua contribuição no transporte dos filhotes. Evidências dessa estratégia foram obtidas para *C. jacchus* (DIGBY, 1995b), onde em pequenos grupos as fêmeas dominantes reprodutoras doaram mais catação a não reprodutoras (LAZARO-PEREA; ARRUDA; SNOWDON, 2004) e em *Saguinus* spp. (GINTHER; SNOWDON, 2009; LÖTTKER *et al.*, 2007), onde em pequenos grupos a fêmea reprodutora doa mais catação ao macho reprodutor para reforçar os laços e a outros indivíduos para induzi-los a ficarem no grupo e cuidar dos filhotes (LÖTTKER *et al.*, 2007). Os ajudantes no cuidado dos filhotes têm um elevado valor *per capita* para os reprodutores, principalmente quando duas fêmeas se reproduzem ao mesmo tempo dentro de um pequeno grupo. Esta configuração aumenta a demanda de ajudantes, e consequentemente o valor de troca da catação (GRINSTED; FIELD, 2017).

Todos os indivíduos receberam catação de forma similar e diferenças significativas na doação de catação não foram observadas em categorias de níveis hierárquicos adjacentes (MD, FD e MS). Henazi

e Barret (1999) argumentam que a catação é trocada por serviços apenas quando a diferença de poder entre os dois participantes (expressa pelo gradiente de dominância hierárquica ou *steepness*) é suficientemente maior que o serviço recebido e este não pode ser alcançado pelo indivíduo menos poderoso. Do contrário, os indivíduos formam relações recíprocas de catação simplesmente pelos benefícios que esse comportamento oferece para o seu bem-estar (HENAZI; BARRET, 1999), assegurando a estabilidade e coesão do grupo (CAPEROS *et al.*, 2011) e então a sobrevivência dos filhotes (SAVAGE *et al.*, 2021). Nesse sentido, a fêmea subordinada apresenta menor poder entre os indivíduos adultos do grupo, então a possibilidade de a estratégia *pay-for-help* ser usada por ela para obter a maior ajuda possível não pode ser descartada. Ademais, a sobrevivência de todos os filhotes até o final do período de coleta foi constatada, indicando provável sucesso reprodutivo.

Nos grupos de MLPs estudados todos os indivíduos transportavam os filhotes, porém o macho adulto dominante contribuiu mais quando comparado aos demais membros, não corroborando a predição de que machos subordinados contribuiriam mais no cuidado dos filhotes. Calitriquídeos apresentam variabilidade no cuidado dos filhotes (GOLDIZEN, 1990) e os machos são mencionados como os mais envolvidos no transporte (HEYMANN, 1990; ZAHED; KURIAN; SNOWDON, 2010). O maior benefício (*fitness* direto) que os indivíduos podem ter é garantir a sobrevivência do seu próprio filho, embora possa haver incerteza quanto a paternidade dos filhotes dentro do grupo (HUCK; LÖTTKER; HEYMANN, 2004).

Nos grupos estudados de MLP a paternidade dos filhotes recém-nascidos não foi acessada pois amostras desses indivíduos não foram coletadas. Sabemos que no grupo Rondinha o macho dominante é pai do macho jovem, e no grupo Estação não sabemos se o macho dominante se reproduziu em algum momento pois ele é irmão das fêmeas mais jovens e se não o pai, ele pode ser primo ou irmão dos recém-nascidos. Em grupos de *L. rosalia* a paternidade é monopolizada pelo macho dominante, apesar de machos subordinados também copularem com a fêmea dominante (BAKER; DIETZ; KLEIMAN, 1993). Adicionalmente, em populações de *S. mystax* um terço dos filhotes podem ser filhos de outros machos (HUCK *et al.*, 2005). Dessa forma, havendo ganho de *fitness* indiretamente, como evidenciado para *C. jacchus* (KOENIG, ROTHE, 1991a) e *S. mystax* (HUCK; LÖTTKER; HEYMANN, 2004), se os ajudantes são relacionados aos filhotes, eles cuidam. Portanto, sob a incerteza da paternidade e oportunidades reprodutivas limitadas em uma paisagem antropizada, bem como a chance de ter sucesso reprodutivo direto ser baixa, a seleção de parentesco pode ser uma força agindo na manutenção do comportamento cooperativo nos grupos estudados.

Nos MLPs desse estudo, os indivíduos adultos de menor nível hierárquico contribuíram de forma similar entre eles no transporte de filhotes, mas mais que indivíduos jovens. O período de contribuição por cada indivíduo nesse comportamento não foi analisado, mas poucos dias desde darem à luz aos filhotes as fêmeas reprodutoras permitiram o transporte deles pelos demais membros. Provavelmente todos os indivíduos sejam relacionados geneticamente aos filhotes e então poderiam colaborar em maior

grau ao cuidado cooperativo dos filhotes, mas o sexo, a idade, a condição física e o tamanho do grupo são fatores que influenciam nesse comportamento (ERB; PORTER, 2017). Em *Saguinus* spp. (HUCK; LÖTTKER; HEYMANN, 2004; SAVAGE *et al.*, 1996) e *C. flaviceps* (FERRARI, 1992) adultos contribuem mais para o transporte de filhotes que os jovens, e machos adultos mais que fêmeas adultas. O mesmo padrão foi constatado para *Leontopithecus* spp. em cativeiro, nas quais a mãe transporta o filhote no início do período pós-parto e a duração deste comportamento pode variar de acordo com a espécie e condições ecológicas (SANTOS; FRENCH; OTTA, 1997; TARDIF *et al.*, 2002). Especificamente em MLPs cativos machos foram observados carregando mais e os filhotes tornaram-se independentes mais cedo (TARDIF *et al.*, 2002).

Durante as observações em campo, indivíduos mais jovens ocasionalmente derrubavam os filhotes ao transportá-los e a mãe rapidamente se dirigia ao solo para resgatá-los. Em *Leontopithecus* spp. é possível que a mãe determine quem tem acesso ao filhote (SANTOS; FRENCH; OTTA, 1997; SNOWDON, 1996; TARDIF *et al.*, 2002) almejando aqueles indivíduos que provem ser ajudantes de maior qualidade. Nesse sentido, indivíduos pequenos e em crescimento têm maior custo de *fitness* devido ao gasto energético do cuidado dos filhotes (ERB; PORTER, 2017). Além disso não possuem experiência nesse comportamento, o qual não é inato, comprometendo então a sobrevivência da prole (SAVAGE *et al.*, 1996; SNOWDON, 1996). Ademais, sugere-se que, em calitriquídeos, o comportamento cooperativo em machos aumenta com a idade e, conseqüentemente, experiência (BURKART, 2015). Logo, isso pode estar ocorrendo nos grupos deste estudo.

Os grupos de MLP estudados são relativamente pequenos e o número de indivíduos aptos a transportar os filhotes é reduzido. Por outro lado, os grandes grupos apresentam não apenas mais membros para carregar os filhotes, como também aumentam a sua eficiência de forrageio e detecção de predadores, distribuindo então a carga energética requerida dessas funções entre os membros (KOENIG; ROTHE, 1991b; PRICE, 1992; SAVAGE, 1996). Nesse sentido, em *Leontopithecus* spp. foi observado que em pequenos grupos, o pai carrega mais que a mãe e demais membros devido à reduzida disponibilidade de indivíduos aptos a transportar os filhotes (SANTOS; FRENCH; OTTA, 1997). Isso corrobora os resultados aqui registrados, pois embora não possamos afirmar que o macho dominante é o pai dos filhotes, ele foi o indivíduo mais apto a transportar os filhotes.

Em ambos os grupos, se o macho dominante não for o pai dos filhotes, ele pode ser o irmão mais velho. Savage *et al.* (1996) argumenta que, em pequenos grupos de *S. oedipus* há a necessidade da presença de machos e fêmeas com habilidades de cuidado parental para assegurar a sobrevivência da prole. Sendo assim, um incentivo adicional é requerido para indivíduos adultos permanecerem no grupo e ajudarem no crescimento de seus irmãos mais jovens, pois o ganho de *fitness* indireto pode não ser um motivo suficiente (GINTHER; SNOWDON, 2009). Logo, uma estratégia alternativa para as fêmeas reprodutoras dos grupos de MLPs desse estudo seria doar catação de forma similar aos seus filhos adultos

e então mantê-los no grupo, reduzindo a demanda energética ao pai dos filhotes para que esse possa estar mais vigilante.

Como em outros calitriquídeos (TARDIF *et al.*, 2002), todos os indivíduos de MLPs doaram alimento aos filhotes. Entretanto, embora a fêmea reprodutora dominante tenha provisionado mais que o macho dominante e as fêmeas jovens, a fêmea reprodutora subordinada se sobressaiu em relação a todos os membros nos grupos estudados. O transporte de filhotes pelo macho dominante pode permitir que os demais indivíduos tenham mais tempo para forragear e se alimentar (PRICE, 1992). Dessa forma as fêmeas reprodutoras minimizam o custo energético durante a lactação (DIETZ; BAKER; MIGLIORETTI, 1994).

Nas análises do presente estudo, o contexto não foi considerado, mas sabe-se que artrópodes correspondem à maior proporção dos itens alimentares dos MLPs na mata ripária de Buri (RASKIN, 2021). Filhotes de micos-leões não apresentam as habilidades requeridas para predação tais itens e as desenvolvem gradualmente (TARDIF *et al.*, 2002). Em um experimento simulando condições naturais de dificuldade na obtenção de recursos, foi evidenciado que, em *L. chrysomelas*, a fêmea reprodutora tem mais acesso a alimento e então aumenta a provisão de seus filhotes quando comparada ao macho reprodutor, o qual é menos tolerante a solicitações de comida por filhotes (DE A. MOURA; NUNES; LANGGUTH, 2010). Já na natureza, ambos machos reprodutores e fêmeas reprodutoras de *L. rosalia* provisionam os filhotes com itens vegetais, mas, quando considerando itens animais, as fêmeas também se sobressaem (RAPAPORT, 2019). Portanto, isso se alinha à ideia de que o macho dominante provisiona menos em comparação às fêmeas reprodutoras porque dedica mais tempo ao transporte dos filhotes do que forrageando e conseqüentemente tem menos acesso a itens alimentares.

Fêmeas dominantes não diferiram significativamente dos machos subordinados no serviço de provisão dos filhotes. Sugere-se que, em *S. mystax*, a fêmea reprodutora mãe dos filhotes tem o maior benefício ao garantir a sobrevivência da sua prole através da doação de alimento (HUCK; LÖTTKER; HEYMANN, 2004) e em *C. jacchus*, as fêmeas dominantes têm prioridade no acesso a recursos (DE LA FUENTE *et al.*, 2019). Logo, no MLP o serviço de provisão dos filhotes de fêmeas dominantes pode ter sido compartilhado com os machos subordinados. Já a maior provisão de filhotes realizada por fêmeas subordinadas, especialmente pelas fêmeas reprodutoras subordinadas, pode ser explicada pelo seu menor número de ajudantes quando comparado ao número de ajudantes das fêmeas dominantes.

Em suma, os resultados obtidos não corroboram as predições do presente estudo, mas trazem evidências da existência da hierarquia social em grupos de MLPs em vida livre, bem como influências do status social dos indivíduos na estrutura social da espécie. Como outros calitriquídeos (ZAHED; KURIAN; SNOWDON, 2010), o MLP pode apresentar plasticidade individual em seu comportamento e suas ações coordenadas por membros específicos do grupo, em prol de um sistema altamente efetivo de criação de jovens e da manutenção da elevada taxa de sobrevivência dos filhotes. Sendo assim, a

fêmea subordinada pode reproduzir quando há benefícios para a fêmea dominante e então ela almeja contrabalancear o elevado custo energético fortalecendo os vínculos com os membros do grupo.

Cabe ressaltar que estudos objetivando testar hipóteses acerca da estrutura social de micos-leões-pretos em vida livre até o momento não foram encontrados na literatura, e estudos com grupos cativos são escassos. Apesar disso, os resultados desse estudo devem ser utilizados com cautela devido ao fato de apenas dois grupos terem sido observados no contexto de uma paisagem antropizada. Habituar e observar mais indivíduos em vários grupos na natureza durante muitos anos em florestas mais conservadas é um dos entraves para conduzir testes de hipóteses acerca do sistema social de calitriquídeos (ERB; PORTER, 2017).

Sabe-se que as alterações nas condições ambientais influenciam na variação da organização social intraespecífica em reprodutores cooperativos (SCHRADIN *et al.*, 2018). Consequentemente, isso pode acarretar também variações no seu sistema de acasalamento e estrutura social. O MLP pode apresentar múltiplos sistemas de acasalamento (JAVAROTTI, 2024) e então diferentes estratégias reprodutivas de acordo com as condições ambientais, fisiológicas e sociais.

5. Conclusão

Nos grupos de MLPs em uma mata ripária antropizada foi evidenciada a existência de hierarquia social onde machos adultos são dominantes sobre os demais membros. Além disso, a ocorrência de duas fêmeas reprodutoras simultaneamente também foi reportada, tendo como provável causa a saturação do habitat e o elevado grau de parentesco existente entre os membros do grupo.

O sexo e a hierarquia social dos micos-leões-pretos influenciam nos padrões de catação, provisão e transporte dos filhotes. Entretanto, os resultados não corroboram nossas previsões. Em suma, a estratégia *pay-to-stay* não foi evidenciada nos machos subordinados, mas sim, nas fêmeas subordinadas, as quais usam a catação como “moeda de troca”. Isso pode ser devido à provável saturação do habitat e à falta de oportunidade de dispersão devido à baixa probabilidade de poder estabelecer com sucesso um novo grupo. Além disso, sugere-se o uso da estratégia *pay-for-help* pelas fêmeas devido à necessidade de garantir *helpers* no grupo (CULOT *et al.*, 2011). Isso reflete a capacidade dos MLPs de adaptar estratégias para garantir seu sucesso reprodutivo de acordo com o contexto social em que estão inseridos.

Por fim, estudos envolvendo grupos em diferentes contextos ambientais, testando o efeito de diferentes características dos indivíduos e o estágio de desenvolvimento dos filhotes desde o momento do nascimento, somado às suas relações de parentesco poderão elucidar a evolução do comportamento cooperativo do MLP.

Referências bibliográficas

- ABBOTT, D. H.; HODGES, J. K.; GEORGE, L. M. Social status controls LH secretion and ovulation in female marmoset monkeys (*Callithrix jacchus*). **Journal of Endocrinology**, v.117, n. 3, p. 329–339, jun. 1988.
- ALEXANDER, R. D. The Evolution of Social Behavior. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 5, n. 1, p. 325–383, nov. 1974.
- AMARAL, R. G. **Avaliação do estado de saúde geral de populações de mico-leão-preto de vida livre através do estudo hematológico e bioquímico**. 2021. 20 f. Pré-projeto (Mestrado em Ecologia, Evolução e Biodiversidade) – Instituto de Biociências de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista “Júlio Mesquita Filho”, Rio Claro, 2021.
- ARRUDA, M. F. *et al.* Two Breeding Females within Free-Living Groups May Not Always Indicate Polygyny: Alternative Subordinate Female Strategies in Common Marmosets (*Callithrix jacchus*). **Folia Primatologica**, v. 76, n. 1, p. 10–20, 8 fev. 2005.
- AYALA-BURBANO, P. A. *et al.* Genetic assessment for the endangered black lion tamarin *Leontopithecus chrysopygus* (Mikan, 1823), *Callitrichidae*, *Primates*. **American Journal of Primatology**, v. 79, n. 12, p. e22719, dez. 2017.
- BAKER, JV.; ABBOTT, DH.; SALTZMAN, W. Social determinants of reproductive failure in male common marmosets housed with their natal family. **Anim Behav.** v. 58, n. 3, p. 501-513, sep. 1999.
- BAKER, A. J.; BALES K.; DIETZ J. M. Mating system and group dynamics in lion tamarins. In: KLEIMAN, D.; RYLANDS, A. B. **Lion Tamarins: Biology and Conservation**. Washington, DC: Smithsonian Institution Press, 2002. p. 188-212.
- BAKER, A. J.; DIETZ, J. M. Immigration in wild groups of golden lion tamarins (*Leontopithecus rosalia*). **American Journal of Primatology**, v. 38, n. 1, p. 47–56, 1996.
- BAKER, A. J.; DIETZ, J. M.; KLEIMAN, D. G. Behavioural evidence for monopolization of paternity in multi-male groups of golden lion tamarins. **Animal Behaviour**, v. 46, n. 6, p. 1091–1103, dez. 1993.
- BALES, K. L. *et al.* Effects of social status, age, and season on androgen and cortisol levels in wild male golden lion tamarins (*Leontopithecus rosalia*). **Hormones and Behavior**, v. 49, n. 1, 88–95, 2006.
- BATES, D. *et al.* Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. **Journal of Statistical Software**, v. 67, n. 1, 2015.
- BOX, H.; YAMAMOTO, M. E.; LOPES, F. A. Gender differences in marmosets and tamarins: Responses to food tasks. **International Journal of Comparative Psychology**, v. 12, n. 2, p. 59–70, 1999.

- BURKART, J. M. Opposite effects of male and female helpers on social tolerance and proactive prosociality in callitrichid family groups. **Scientific Reports**, v. 5, n. 1, p. 9622, set. 2015.
- CALDANO, L. T. P. **Censo populacional e avaliação da variabilidade genéticas das populações de mico-leão-preto (*Leontopithecus chrysopygus* Mikan, 1823) na Floresta Nacional de Capão Bonito-SP**. 65 f. 2014. Dissertação (Mestrado em Genética Evolutiva e Biologia Molecular) – Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, 2014.
- CAPEROS, J. M. *et al.* The Effect of Crowding on the Social Behavior of the Cooperatively Breeding Cotton-Top Tamarins (*Saguinus oedipus*). **International Journal of Primatology**, v. 32, n. 5, p. 1179–1189, out. 2011.
- COIMBRA-FILHO, A. F.; MITTERMEIER, R. A. Distribution and ecology of the genus *Leontopithecus* Lesson, 1840 in Brazil. **Primates**, v. 14, n. 1, p. 47–66, mar. 1973.
- CLUTTON-BROCK, T.; JANSON, C. Primate socioecology at the crossroads: Past, present, and future. **Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews**, v. 21, n. 4, p. 136–150, jul. 2012.
- CLUTTON-BROCK, T. Structure and function in mammalian societies. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 364, n. 1533, p. 3229–3242, 12 nov. 2009.
- CSARDI, G.; NEPUSZ, T. The IGRAPH software package for complex network research. **InterJournal, Complex Systems**, 1695, p. 01-09, 2006.
- CULOT, L. *et al.* New records, reconfirmed sites and proposals for the conservation of black lion tamarin (*Leontopithecus chrysopygus*) in the middle and upper Paranapanema. **Neotropical Primates**, v. 22, n. 1, p. 32–39, 2015.
- CULOT, L. *et al.* Reproductive failure, possible maternal infanticide, and cannibalism in wild moustached tamarins, *Saguinus mystax*. **Primates**, v. 52, n. 2, p. 179–186, abr. 2011.
- DE A. MOURA, A. C.; NUNES, H. G.; LANGGUTH, A. Food Sharing in Lion Tamarins (*Leontopithecus chrysomelas*): Does Foraging Difficulty Affect Investment in Young by Breeders and Helpers? **International Journal of Primatology**, v. 31, n. 5, p. 848–862, out. 2010.
- DE LA FUENTE, M. F. *et al.* Balancing contest competition, scramble competition, and social tolerance at feeding sites in wild common marmosets (*Callithrix jacchus*). **American Journal of Primatology**, v. 81, n. 4, abr. 2019.
- DE OLIVEIRA, M. F. **Etograma de mico-leão-preto (*Leontopithecus chrysopygus*, Mikan, 1823) em cativeiro, com ênfase no comportamento reprodutivo**. 104 p. 2016. Dissertação (Mestrado em Conservação da Fauna) – Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, 2016.
- DE VLEESCHOUWER, K., VAN ELSACKER, L.; LEUS, K. Multiple Breeding Females in Captive Groups of Golden-Headed Lion Tamarins (*Leontopithecus chrysomelas*): Causes and Consequences. **Folia Primatologica**, v. 72 n. 1, p. 1-10, 2001.
- DE VRIES, H.; STEVENS, J. M. G.; VERVAECKE, H. Measuring and testing the steepness of dominance hierarchies. **Animal Behaviour**, v. 71, 585–592, 2006.

- DECANINI, D. P.; MACEDO, R. H. Sociality in *Callithrix penicillata*: I. Intragroup Male Profile. **Int J Primatol**, v. 29, p. 433–447, 2008.
- DIETZ, J. M.; BAKER, A. J.; MIGLIORETTI, D. Seasonal variation in reproduction, juvenile growth, and adult body mass in golden lion tamarins (*Leontopithecus rosalia*). **American Journal of Primatology**, v. 34, n. 2, p. 115–132, jan. 1994.
- DIETZ, J. M.; BAKER, A. J. Polygyny and female reproductive success in golden lion tamarins, *Leontopithecus rosalia*. **Animal Behaviour**, v. 46, n. 6, p. 1067–1078, 1993.
- DIGBY, L.J.; FERRARI, S.F.; SALTZMAN, W. 2011. The role of competition in cooperatively breeding species. In: C Campbell, A Fuentes, K MacKinnon, et al., editors. **Primates in perspective**. New York: Oxford University Press. p 85–106.
- DIGBY, L. J. Infant care, infanticide, and female reproductive strategies in polygynous groups of common marmosets (*Callithrix jacchus*). **Behav. Ecol. Sociobiol.** v. 37, n. 1, p. 51-61, 1995b.
- DIGBY, L. J. Social Organization in a Wild Population of *Callithrix jacchus*: 1I. Intragroup Social Behavior. 1995a.
- DUNBAR, R. I. M. The mating system of callitrichid primates: II. Cooperative care. **Animal Behaviour**, v. 50, p. 1057-1070, 1995.
- DUNBAR, R. I. M. **Primate Social Systems**. Boston, MA: Springer US, 1988.
- EMLEN, S T. An evolutionary theory of the family. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 92, n. 18, p. 8092–8099, 1995.
- ERB, W. M.; PORTER, L. M. Mother's little helpers: What we know (and don't know) about cooperative infant care in callitrichines. **Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews**, v. 26, n. 1, p. 25–37, jan. 2017.
- FARINE, D. R.; WHITEHEAD, H. Constructing, conducting and interpreting animal social network analysis. **Journal of Animal Ecology**, v. 84, n. 5, p. 1144–1163, set. 2015.
- FEISTNER, A. T. C.; PRICE, E. C. Food sharing in black lion tamarins (*Leontopithecus chrysopygus*). **American Journal of Primatology**, v. 52, n. 1, p. 47–54, set. 2000.
- FERRARI, S. F, LOPES FERRARI, M. A. A re-evaluation of the social organization of the Callitrichidae, with reference to the ecological differences between genera. **Folia Primatol (Basel)**. v. 52, p. 132-47, 1989.
- FERRARI, S. F. The care of infants in a wild marmoset (*Callithrix flaviceps*) group. **American Journal of Primatology**, v. 26, n. 2, p. 109–118, jan. 1992.
- FICHTEL, C.; PYRITZ, L.; KAPPELER, P. M. Coordination of Group Movements in Non-human Primates. Em: BOOS, M. et al. (Eds.). **Coordination in Human and Primate Groups**. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 2011. p. 37–56.
- FINKENWIRTH, C.; BURKART, J. M. Why help? Relationship quality, not strategic grooming predicts infant-care in group-living marmosets. **Physiology & Behavior**, v. 193, p. 108–116, set. 2018.

- GARBER, P. A. One for all and breeding for one: Cooperation and competition as a tamarin reproductive strategy. **Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews**, v. 5, n. 6, p. 187–199, 1997.
- GARCIA, F. DE O. *et al.* Nest box use and polygyny in an endangered primate species: The black lion tamarin (*Leontopithecus chrysopygus*). **Oecologia Australis**, v. 25, n. 1, p. 166–173, 2021.
- GINTHER, A. J.; SNOWDON, C. T. Expectant parents groom adult sons according to previous alloparenting in a biparental cooperatively breeding primate. **Animal Behaviour**, v. 78, n. 2, p. 287–297, ago. 2009.
- GOLDIZEN, A. W. A comparative perspective on the evolution of tamarin and marmoset social systems. **International Journal of Primatology**, v. 11, n. 1, p. 63–83, fev. 1990.
- GRAY, L.; WEBSTER, M. M. False alarms and information transmission in grouping animals. **Biological Reviews**, v. 98, n. 3, p. 833–848, jun. 2023.
- GRINSTED, L.; FIELD, J. Market forces influence helping behaviour in cooperatively breeding paper wasps. **Nature Communications**, v. 8, n. 1, p. 13750, 24 jan. 2017.
- HARRISON, M. L.; TARDIF, S. D. Kin preference in marmosets and tamarins: *Saguinus oedipus* and *Callithrix jacchus* (Callitrichidae, primates). **American Journal of Physical Anthropology**, v. 77, n. 3, p. 377–384, 1988.
- HENAZI, S. P.; BARRETT, L. The value of grooming to female primates. **Primates**, v. 40, n. 1, p. 47–59, jan. 1999.
- HEYMANN, E. W. Social behaviour and infant carrying in a group of moustached tamarins, *Saguinus mystax* (primates: Platyrrhini: Callitrichidae), on Padre Isla, Peruvian Amazonia. **Primates**, v. 31, n. 2, p. 183–196, abr. 1990.
- HEYMANN, E. W. Social behavior of wild moustached tamarins, *Saguinus mystax*, at the Estación Biológica Quebrada Blanco, Peruvian Amazonia. **American Journal of Primatology**, v. 38, n. 1, p. 101–113, 1996.
- HOTHORN, T. *et al.* **Multcomp: Simultaneous Inference in General Parametric Models**. 2024.
- HUCK, M.; LÖTTKER, P.; HEYMANN, E. W. Proximate mechanisms of reproductive monopolization in male moustached tamarins (*Saguinus mystax*). **American Journal of Primatology**, v. 64, n. 1, p. 39–56, 2004.
- HUCK, M. *et al.* Paternity and kinship patterns in polyandrous moustached tamarins (*Saguinus mystax*). **American Journal of Physical Anthropology**, v. 127, n. 4, p. 449–464, ago. 2005.
- INSTITUTO DE PESQUISAS AMBIENTAIS. **Inventário Florestal 2020**. São Paulo, Instituto Florestal, 2020. Disponível em:
http://datageo.ambiente.sp.gov.br/serviceTranslator/rest/getXml/Geoserver_Publico/InventarioFloresta12020/1625064250219/wms>.

- JAVAROTTI, N. B. **Diversidade genética, demografia histórica e aspectos sócio-reprodutivos do mico-leão-preto (*Leontopithecus chrysopygus*)**. 94 f. Dissertação (Mestrado em Genética Evolutiva e Biologia Molecular) – Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, 2024.
- KAPLIN, B. A.; WILLIAN, A. Chapter 5. Behavior within groups. In: STERLING E. J.; BYNUM, N. BLAIR, M. E. **Primate Ecology and Conservation: a handbook of techniques**. 1a ed. Oxford University Press, 2013. p. 58-77.
- KAPPELER, P. M. A framework for studying social complexity. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 73, n. 1, p. 13, jan. 2019.
- KAPPELER, P. M.; VAN SCHAİK, C. P. Evolution of Primate Social Systems. **International Journal of Primatology**, p. 34, 2002.
- KIERULFF, M. C. M. *et al.* The Golden lion tamarin *Leontopithecus rosalia*: a conservation success story. **International Zoo Yearbook**, v. 46, n. 1, p. 36–45, Jan. 2012.
- KOENIG, A.; ROTHE, H. Infant carrying in a polygynous group of common marmosets (*Callithrix jacchus*). **American Journal of Primatology**, v. 25, n. 3, p. 185–190, 1991a.
- KOENIG, A.; ROTHE, H. Social relationships and individual contribution to cooperative behaviour in captive common marmosets (*Callithrix jacchus*). **Primates**, v. 32, n. 2, p. 183–195, 1991b.
- LAZARO-PEREA, C. *et al.* Behavioral and demographic changes following the loss of the breeding female in cooperatively breeding marmosets. **Behav Ecol Sociobiol**, v. 48, p. 137–146, 2000.
- LAZARO-PEREA, C.; ARRUDA, M. D. F.; SNOWDON, C. T. Grooming as a reward? Social function of grooming between females in cooperatively breeding marmosets. **Animal Behaviour**, v. 67, n. 4, p. 627–636, abr. 2004.
- LEIVA, D.; DE VRIES, H. **Steepness: Testing Steepness of Dominance Hierarchies**. Versão 0.3-0. maio 2022.
- LEUTENEGGER, W. Evolution of litter size in Primates. **The American Naturalist**, v. 114, n. 4, p. 525-531, Oct. 1979.
- LIMA, F. S. *et al.* On the occurrence of the Black Lion Tamarin (*Leontopithecus chrysopygus*) in Buri, São Paulo, Brazil. **Neotropical Primates**, v. 11, n. 2, p. 76-77, Aug. 2003.
- LÖTTKER, P. *et al.* Grooming relationships between breeding females and adult group members in cooperatively breeding moustached tamarins (*Saguinus mystax*). **American Journal of Primatology**, v. 69, n. 10, p. 1159–1172, 2007.
- MARTIN, P.; BATESON, P. 5. Recording methods. In: **Measuring behaviour: An Introductory Guide**. 3a ed. Cambridge University Press, Reino Unido, 2007. p. 48-61.
- MARTINS, M. M. *et al.* A test for sex-biased dispersal in the black-faced lion tamarin (*Leontopithecus caissara*): inferences from microsatellite markers. **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, v. 50, n. 1, p. 14–20, 2 jan. 2015.

- MUSTOE, A. A tale of two hierarchies: Hormonal and behavioral factors underlying sex differences in social dominance in cooperative breeding callitrichids. **Hormones and Behavior**, v. 147, p. 105293, jan. 2023.
- NICOLSON, N. A. Chapter 27: Infants, mothers, and other females. In: SMUTS, B. B. *et al.* **Primate Societies**. University of Chicago Press, Chicago e Londres, 1986. p. 330-342.
- OERKE, A. *et al.* Monitoring reproduction in Callitrichidae by means of ultrasonography. **Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews**, v. 11(S1), p. 183–185, 2002.
- OPSAHL, T. Chapter 5. Tnet: Software for Analysis of Weighted and Longitudinal networks. In: **Structure and evolution of weighted networks**. 151 f. 2009. Tese (Pós-Doutorado) – Universidade de Londres, “Queen Mary College”, Londres, 2009. P. 104-121.
- PASSOS, F. C.; LUDWIG G.; KNOGGE, C.; OLIVEIRA, L. C. 2018. **Leontopithecus chrysopygus (Mikan, 1823)**. In: Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade. (Org.). Livro Vermelho da Fauna Brasileira Ameaçada de Extinção: Volume II Mamíferos. Brasília: ICMBio. p. 230-235.
- PEEL, M. C.; FINLAYSON, B. L.; MCMAHON, T. A. Updated world map of the KöppenGeiger climate classification. **Hydrology and Earth System Sciences**, v. 11, p. 1633-1644, 2007.
- PRICE, E. C. The benefits of helpers: Effects of group and litter size on infant care in tamarins (*Saguinus oedipus*). **American Journal of Primatology**, v. 26, n. 3, p. 179–190, jan. 1992.
- REZENDE, G. C.; SOBRAL-SOUZA, T.; CULOT, L. Integrating climate and landscape models to prioritize areas and conservation strategies for an endangered arboreal primate. **American Journal of Primatology**, v. 82, n. 12, 1 dez. 2020.
- R CORE TEAM. 2022. **R: A language and environment for statistical computing**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Disponível em: <<https://www.R-project.org/>>.
- RAPAPORT, L G. Social contributions to the foraging behavior of young wild golden lion tamarins (*Leontopithecus rosalia*): Age-related changes and partner preferences. **American Journal of Primatology**, n. e23056, p 01-14, 2019.
- RASKIN, A. **Using stable isotopes to determine the proportion of frugivory and arthropodivory of the black lion tamarin (*Leontopithecus chrysopygus*) in fragmented areas of the Brazilian Atlantic Forest**. 79 f. Dissertação (Mestrado em Biologia dos Organismos e Ecologia) – Universidade de Liège, Liège, Bélgica, 2021.
- ROMANO, V.; MARTINS, A. F.; RUIZ-MIRANDA, C. R. Unraveling the dispersal patterns and the social drivers of natal emigration of a cooperative breeding mammal, the golden lion tamarin. **American Journal of Primatology**, v. 81, n. 3, p. e22959, mar. 2019.
- RUTHERFORD, J. N.; TARDIF, S. D. Placental efficiency and intrauterine resource allocation strategies in the common marmoset pregnancy. **American Journal of Physical Anthropology**, v. 137, n. 1, p. 60–68, set. 2008.

- RYLANDS, A. B. Habitat and the evolution of social and reproductive behavior in callitrichidae. **American Journal of Primatology**, v. 38, n. 1, p. 5–18, 1996.
- RYLANDS, A. B. *et al.* Taxonomic review of the New World tamarins (Primates: Callitrichidae). **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 177, n. 4, p. 1003–1028, ago. 2016.
- RYLANDS, A. B.; MITTERMEIER, R. A. The Diversity of the New World Primates (Platyrrhini): An Annotated Taxonomy. Em: GARBER, P. A. *et al.* (Eds.). **South American Primates**. New York, NY: Springer New York, 2009. p. 23–54.
- SALTZMAN, W. *et al.* Onset of plural cooperative breeding in common marmoset families following replacement of the breeding male. **Animal Behaviour**, v. 68, n. 1, p. 59–73, jul. 2004.
- SANTOS, C. V.; FRENCH, J. A.; OTTA, A. Infant carrying behavior in Callitrichid Primates: *Callithrix* and *Leontopithecus*. **International Journal of Primatology**, v. 18, n. 6, p. 889–907, may 1997.
- SAVAGE, A. *et al.* Parental Care Patterns and Vigilance in Wild Cotton-Top Tamarins (*Saguinus oedipus*). In: NORCONK, M. A.; ROSENBERGER, A. L.; GARBER, P. A. (Eds.). **Adaptive Radiations of Neotropical Primates**. Boston, MA: Springer US, 1996. p. 187–199.
- SAVAGE, A. *et al.* Factors influencing the survival of wild cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus*) infants. **American Journal of Primatology**, v. 83, n. 7, p. e23262, jul. 2021.
- SCHIEL, N.; SOUTO, A. The common marmoset: An overview of its natural history, ecology and behavior. **Developmental Neurobiology**, v. 77, n. 3, p. 244–262, mar. 2017.
- SCHRADIN, C. *et al.* The evolution of intraspecific variation in social organization. **Ethology**, v. 124, n. 8, p. 527–536, ago. 2018.
- SMITH, A. C. *et al.* Multiple breeding females and allonursing in a wild group of moustached tamarins (*Saguinus mystax*). **Neotrop Primates**, v. 9, n. 2, p. 67–69, 2001.
- SNOWDON, C. T. Infant Care in Cooperatively Breeding Species. **Advances in the Study of Behavior**. [s.l.] Elsevier, v. 25, p. 643–689, 1996.
- STERCK, E. H. M.; WATTS, D. P.; VAN SCHAIK, C. P. The evolution of female social relationships in nonhuman primates. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 41, n. 5, p. 291–309, 20 nov. 1997.
- SUSSMAN, R. W.; GARBER, P. A. A New Interpretation of the Social Organization and Mating System of the Callitrichidae. **International Journal of Primatology**, v. 8, n. 1, p. 73–92, 1987.
- SUSSMAN, R. W.; GARBER, P. A.; CHEVERUD, J. M. Importance of cooperation and affiliation in the evolution of primate sociality. **American Journal of Physical Anthropology**, v. 128, n. 1, p. 84–97, set. 2005.
- TARDIF, S. D. *et al.* Chapter 9: Infant care in lion tamarins. In: KLEIMAN, D. G.; RYLANDS, A. B. **Lion Tamarins: Biology and Conservation**. Smithsonian Institution Press, Washington and London, 2002. p. 213–232.

TIRADO HERRERA, E. R.; KNOGGE, C.; HEYMANN, E. W. Infanticide in a group of wild saddle-back tamarins, *Saguinus fuscicollis*. **American Journal of Primatology**, v. 50, n. 2, p. 153–157, fev. 2000.

VALLADARES-PADUA, C. **The Ecology, Behaviour and Conservation of the Black Lion Tamarins (*Leontopithecus chrysopygus*, MIKAN, 1823)**. 203 f. 1993. Dissertação (Doutorado em Filosofia) – Universidade da Flórida, Flórida, Estado Unidos, 1993.

VAN SCHAIK, C. P. The Ecology of Social Relationships Amongst Female Primates. In: STANDEN, V.; FOLEY, R. A. **Comparative Socioecology**. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1989. p. 195–218.

VAN SCHAIK, C. P.; VAN HOOFF, J. A. R. A. M. On the Ultimate Causes of Primate Social Systems. **Behaviour**, v. 85, n. 1–2, p. 91–117, 1983.

YAMAMOTO, M. E. Infant Care in Callitrichids: Cooperation and Competition. **Annual Review of Biomedical Sciences**, v. 7, p. 149-160, 2005.

ZAHED, S. R.; KURIAN, A. V.; SNOWDON, C. T. Social dynamics and individual plasticity of infant care behavior in cooperatively breeding cotton-top tamarins. **American Journal of Primatology**, v. 72, n. 4, p. 296–306, abr. 2010.

Apêndice A - Material suplementar

Tabela A-1. Matriz de adjacência das frequências de catação doadas no grupo Estação.

Díades	Sereno	Trovão	Garoa	Aurora	Ágata	Âmbar	Ametista
Sereno	0	6	6	17	29	3	6
Trovão	3	0	0	4	1	0	0
Garoa	6	1	0	20	5	3	3
Aurora	27	9	7	0	59	5	5
Ágata	22	46	4	16	0	17	23
Âmbar	10	1	7	11	21	0	11
Ametista	8	5	4	11	32	8	0

Tabela A-2. Matriz de adjacência das frequências de catação doadas no grupo Rondinha.

Díades	Órion	Apollo	Iris	Ártemis	Inti
Órion	0	0	17	16	1
Apollo	10	0	4	14	0
Iris	16	4	0	10	4
Ártemis	6	8	5	0	0
Inti	0	0	8	0	0

Tabela A-3. Melhor modelo linear generalizado misto testando o efeito do sexo e nível hierárquico dos indivíduos na métrica de *out-strength*.

<i>Fixed effect**</i>	<i>Estimate</i>	<i>SE</i>	<i>t value</i>
FD	72.50	43.10	1.68
FS	58.44	34.95	1.67
MD	-59.00	39.82	-1.48
MS	-40.50	34.49	-1.17

**MD (macho dominante) – M1; MS (machos subordinados) – M2 e M3; FD (fêmea dominante) – F1; FS (fêmeas subordinadas) - F2, F3 e F4.

Tabela A-4. Melhor modelo linear generalizado misto testando o efeito do sexo e nível hierárquico dos indivíduos no comportamento de provisão e transporte dos filhotes.

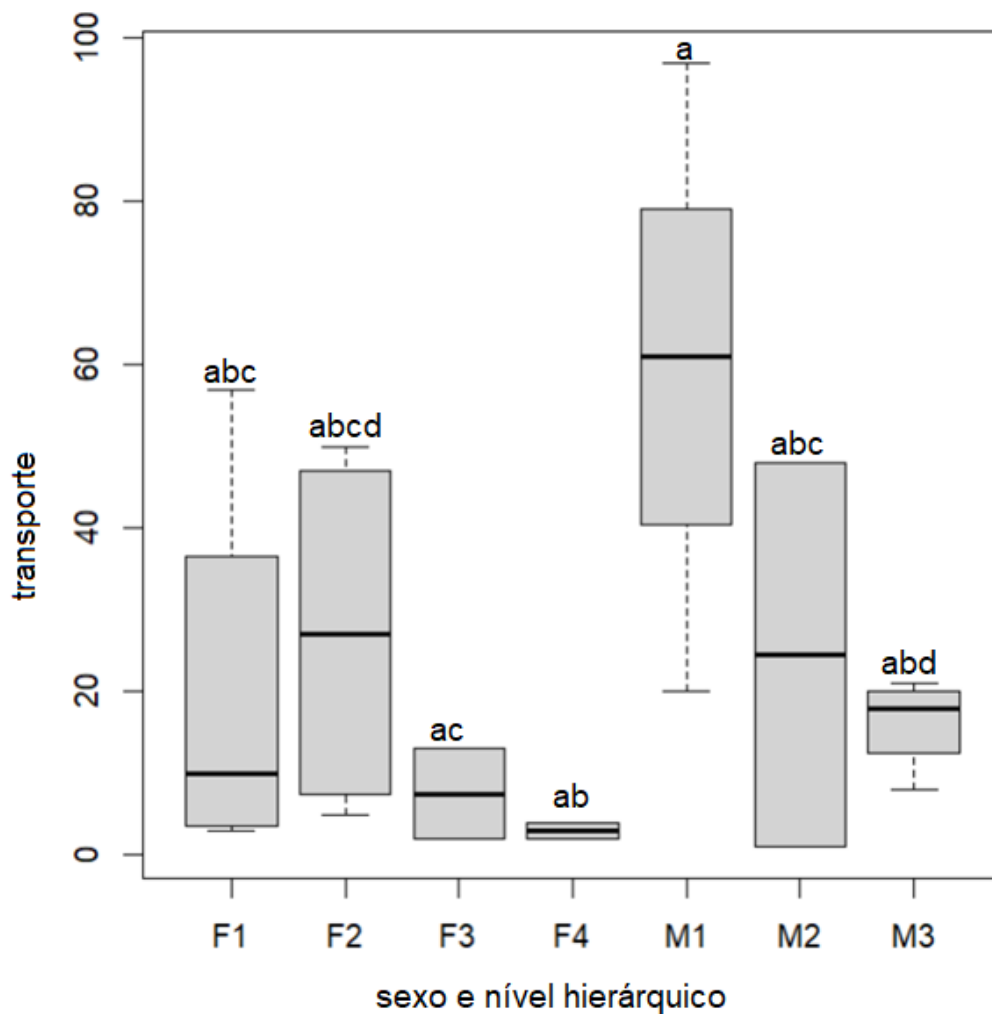
Modelo	Fixed effect**	Estimate	SE	z value	p-value
Provisão	FD	2.74	0.17	15.26	<0.001***
	FS	0.55	0.19	2.78	0.005**
	MD	-1.21	0.27	-4.41	<0.001***
	MS	-0.63	0.25	-2.52	0.01*
Transporte	FD	2.96	0.19	14.94	<0.001***
	FS	-0.09	0.14	-0.63	0.52
	MD	1.16	0.13	8.58	<0.001***
	MS	-0.12	0.14	-0.83	0.40

**MD (macho dominante) – M1; MS (machos subordinados) – M2 e M3; FD (fêmea dominante) – F1; FS (fêmeas subordinadas) - F2, F3 e F4.

Tabela A-5. Melhor modelo linear generalizado misto testando o efeito do sexo e nível hierárquico dos indivíduos no comportamento de transporte dos filhotes.

Modelo	Fixed effect**	Estimate	SE	z value	p-value
Transporte	F1	2.99	0.13	22.35	<0.001***
	F2	0.30	0.14	2.10	0.01*
	F3	-0.88	0.28	-3.08	0.005**
	F4	-1.80	0.42	-4.22	<0.001***
	M1	1.11	0.13	8.22	<0.001***
	M2	0.11	0.18	0.62	0.53
	M3	-0.20	0.16	-1.24	0.21

**MD (macho dominante) – M1; MS (machos subordinados) – M2 e M3; FD (fêmea dominante) – F1; FS (fêmeas subordinadas) - F2, F3 e F4.



**MD (macho dominante) – M1; MS (machos subordinados) – M2 e M3;

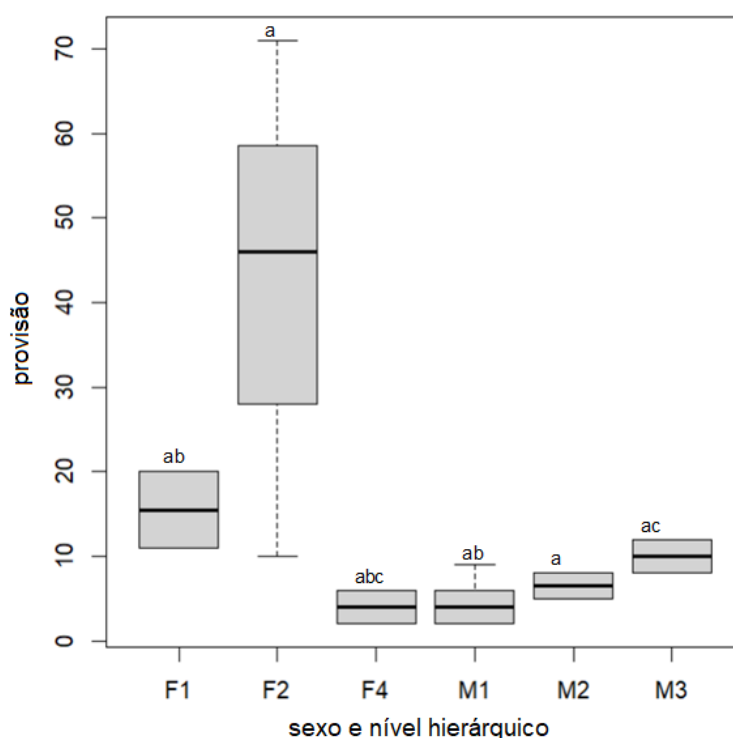
FD (fêmea dominante) – F1; FS (fêmeas subordinadas) - F2, F3 e F4.

Figura A-1. Frequência de transporte dos filhotes realizada por cada indivíduo de acordo com o sexo e nível hierárquico. As caixas cinzas representam a forma como os dados estão distribuídos, estando as bordas inferior e superior nos percentis 25 e 75, respectivamente. A linha preta dentro das caixas corresponde a mediana para cada uma das categorias. *Whiskers* indicam o grau de dispersão dos dados além da mediana. As letras indicam diferenças significativas entre: a- M1 em relação aos demais indivíduos; b- F4 em relação a F1, F2, M2 e M3; c- F3 em relação a F1, F2 e M2; d- F2 em relação a M3.

Tabela A-6. Melhor modelo linear generalizado misto testando o efeito do sexo e nível hierárquico dos indivíduos no comportamento de provisão dos filhotes.

Modelo	Fixed effect	Estimate	SE	z value	p-value
Provisão	F1	2.67	0.31	8.50	<0.001***
	F2	1.12	0.20	5.58	<0.001***
	F4	-1.64	0.39	-4.12	<0.001***
	M1	-0.98	0.27	-3.54	<0.001***
	M2	-0.86	0.32	-2.63	0.005**
	M3	-0.43	0.28	-1.53	0.12

**MD (macho dominante) – M1; MS (machos subordinados) – M2 e M3; FD (fêmea dominante) – F1; FS (fêmeas subordinadas) - F2 e F4.



**MD (macho dominante) – M1; MS (machos subordinados) – M2 e M3;
FD (fêmea dominante) – F1; FS (fêmeas subordinadas) - F2 e F4.

Figura A-2. Frequência de provisão dos filhotes realizada por cada indivíduo de acordo com o sexo e nível hierárquico. As caixas cinzas representam a forma como os dados estão distribuídos, estando as bordas inferior e superior nos percentis 25 e 75, respectivamente. A linha preta dentro das caixas corresponde a mediana para cada uma das categorias. *Whiskers* indicam o grau de dispersão dos dados além da mediana. As letras indicam diferenças significativas entre: a- F2 em relação aos demais indivíduos; b- F1 em relação a F4 e M1; c- F4 em relação a M3.