



**UFOP**  
Universidade Federal  
de Ouro Preto

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE OURO PRETO – UFOP**

**Instituto de Ciências Exatas e Biológicas – ICEB**

**Dep. de Evolução, Biodiversidade e Meio Ambiente – DEBIO**

**Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Biomas Tropicais**



Dhiordan Deon Lovestain Costa

*JOGOS DE PODER: A ALO-AMAMENTAÇÃO E O COMPORTAMENTO  
HOMOSSEXUAL COMO ESTRATÉGIAS HIERÁRQUICAS*

Orientação: Prof. Dr. Cristiano Schetini de Azevedo

OURO PRETO

Março - 2021

Dhiordan Deon Lovestain Costa

**Jogos De Poder: A Alo-amamentação E O Comportamento Homossexual  
Como Estratégias Hierárquicas**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Biomas Tropicais da Universidade Federal de Ouro Preto como requisito parcial à obtenção do título de Mestre.

Orientação: Prof. Dr. Cristiano Schetini de  
Azevedo

Março – 2021

Ouro Preto

## SISBIN - SISTEMA DE BIBLIOTECAS E INFORMAÇÃO

C837j Costa, Dhiordan Deon Lovestain .  
Jogos de poder [manuscrito]: a alo-amamentação e o comportamento  
homossexual como estratégias hierárquicas. / Dhiordan Deon Lovestain  
Costa. - 2021.  
61 f.: il.: color., gráf., tab..

Orientador: Prof. Dr. Cristiano Schetini de Azevedo.  
Dissertação (Mestrado Acadêmico). Universidade Federal de Ouro  
Preto. Departamento de Biodiversidade, Evolução e Meio Ambiente.  
Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Biomas Tropicais.  
Área de Concentração: Evolução e Funcionamento de Ecossistemas.

1. Amamentação . 2. Cultura homossexual . 3. Grupos sociais. 4.  
Artiodáctilos . I. Azevedo, Cristiano Schetini de. II. Universidade Federal  
de Ouro Preto. III. Título.

CDU 574

Bibliotecário(a) Responsável: Celina Brasil Luiz - CRB6-1589



## FOLHA DE APROVAÇÃO

**Dhiordan Deon Lovenstain Costa**

### **Jogos de Poder: a alo-amamentação e o comportamento homossexual como estratégias hierárquicas**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ecologia de Biomas Tropicais da Universidade Federal de Ouro Preto como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Ecologia de Biomas Tropicais

Aprovada em 30 de março de 2021

#### Membros da banca

Dr. Cristiano Schetini de Azevedo - Orientador(a) - Universidade Federal de Ouro Preto  
Dra. Cibele Biondo - Universidade Federal do ABC  
Dr. Sérgio Luiz Gama Nogueira Fialho - Universidade Estadual de Santa Cruz

Dr. Cristiano Schetini de Azevedo, orientador do trabalho, aprovou a versão final e autorizou seu depósito no Repositório Institucional da UFOP em 28/09/2021



Documento assinado eletronicamente por **Cristiano Schetini de Azevedo, PROFESSOR DE MAGISTERIO SUPERIOR**, em 28/09/2021, às 10:03, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



A autenticidade deste documento pode ser conferida no site [http://sei.ufop.br/sei/controlador\\_externo.php?acao=documento\\_conferir&id\\_orgao\\_acesso\\_externo=0](http://sei.ufop.br/sei/controlador_externo.php?acao=documento_conferir&id_orgao_acesso_externo=0), informando o código verificador **0225904** e o código CRC **E174694A**.

## AGRADECIMENTOS

Agradeço ao meu marido Hikari Shin que sempre me ouviu tagarelar sobre os artigos que lia, enquanto tentava criar os gráficos e dava tudo errado, quando descobria algo novo e ia teorizar sobre como poderia afetar meu trabalho.

Também dedico a meus pais e a minha irmã por todo contínuo apoio no tempo que desenvolvi este trabalho.

Agradeço muito ao meu orientador Cristiano por todas as correções e conversas para a construção deste trabalho e por dar ouvido às minhas muitas ideias.

Agradeço a Fernanda por sua ajuda para poder desvendar o R e a como fazer um sociograma bonito.

Agradeço também a Beatriz por estar comigo coletando dados e pelas muitas boas conversas, assim como os colegas de campo Mariane, Carlos e Fernanda, por tornarem os campos mais agradáveis e pelo apoio mútuo em nossa pesquisa.

Agradeço à Vallourec pelo apoio financeiro, assim como a Fazenda Engenho D'água pelo apoio à pesquisa e ao setor de transporte da Universidade Federal de Ouro Preto.

O presente trabalho foi realizado com o apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de financiamento 001

## Resumo

O presente estudo avaliou as relações hierárquicas de dois grupos de catetos em cativeiro. Foi avaliado se as hierarquias são afetadas pela ocorrência de comportamentos de amamentação e homossexuais. Os dados de interação e associação foram coletados pelos métodos de amostragem *scan* e *ad libitum*, respectivamente, dividindo os tipos de interação em afiliativa, sexual e agonística. Os dados de interação foram usados para a avaliação das relações sociais e os dados de hierarquia e associação foram usados para a construção de dendogramas que evidenciam as relações individuais. Os resultados mostraram que os catetos apresentaram uma hierarquia não linear e que a amamentação diminuiu os comportamentos agonísticos dentro dos grupos. Os comportamentos homossexuais e amamentação cooperativa foram usados para coesão social e para ascensão de posição na hierarquia. Além disso, este foi o primeiro estudo a descrever os comportamentos homossexuais na espécie. Os resultados estão de acordo com a teoria do mercado biológico, onde certos comportamentos são usados como moeda de troca para o posicionamento hierárquico. Assim, os comportamentos de amamentação e homossexuais estão sendo usados como estratégias sociais e hierárquicas no caititu.

**Palavras-chaves:** mercado biológico, amamentação cooperativa, caititu, comportamento sexual, socialidade, Tayassuidae.

## **Abstract**

This study assessed the hierarchical relationships of two groups of captive collared peccaries. It was evaluated whether the hierarchies are affected by the occurrence of allonursing and homosexual behaviors. Interaction and association data were collected using the scan and *ad libitum* sampling methods respectively, dividing the types of interaction into affiliative, sexual and agonistic. Interaction data were used for the evaluation of social relationships and hierarchy and association data were used for dendrogram constructions evidencing individual relationships. Results showed that collared peccaries presented a non-linear hierarchy and that allonursing diminished agonistic behaviors inside the groups. Homosexual behaviors and allonursing were used to social cohesion and for position rise in the hierarchy. Also, this was the first study to describe homosexual behaviors for the species. The results are in accordance with the theory of the biological market, where certain behaviors are used as a bargaining chip for hierarchical positioning. Thus, allonursing and homosexual behaviors are being used as social and hierarchic strategies in the collared peccary.

**Keywords:** biological market, cooperative nursing, collared peccary, sexual behavior, sociality, Tayassuidae.

## Lista de figuras

- Figura 1: Comparação de frequência de todos os comportamentos afiliativos amostrados no grupo 1 e no grupo 2, onde é possível perceber que o comportamento mais frequente é o de cheirar. ch - cheirando; cg - coçando glândula; am - amamentando; mf - mordendo fraco; lb - lambendo; co - coçando; hm - aloamamentação; fo - focinhando; ta - tenta mamar; ro - roçando; br - brincando; fm - andando para evitar amamentar. ....28
- Figura 2: Comparação de frequência dos comportamentos agonísticos amostrados no grupo 1 e no grupo 2, onde é possível perceber que o comportamento mais expressivo é o de intimidar, havendo pouca expressão dos comportamentos de agressão direta. in - intimidando; mr - mordendo agonisticamente; mo - mordendo com som alto; sb - submisso; em - empurrando; os - perseguindo; fg - fugindo. ....29
- Figura 3: Comparação de frequência dos comportamentos agonísticos amostrados no grupo 2 antes do comportamento de alo-amamentação ocorrer e depois. ....30
- Figura 4: Comparação de frequência de todos os comportamentos sexuais amostrados no grupo 1 e no grupo 2. mt - montando; tm - tenta montar; ct - corte; mq - monta com penetração; tf - fugindo da cópula; gy - comportamento homossexual. ....31
- Figura 5: Comparação das frequências dos comportamentos sexuais amostrados no grupo 2 antes e depois da ocorrência da alo-amamentação. ....32
- Figura 6: Elo-rating de 12 indivíduos do grupo 1 durante todo o período do estudo. Cada cor representa um indivíduo do grupo. ....33
- Figura 7: Elo-rating de 11 indivíduos do grupo 2 durante todo o período do estudo. Cada cor representa um indivíduo do grupo. ....35
- Figura 8: Elo-rating de 11 indivíduos do grupo 2 antes de ocorrer a aloamamentação. B - Elo-rating de 11 indivíduos do grupo 2 depois de ocorrer a aloamamentação. ....36
- Figura 9: Cluster representando a associação entre os indivíduos de cada grupo amostrado, quanto maior o índice de associação maior a associação entre os indivíduos. ....41
- Figura 10: : Sociograma de interação de todos os comportamentos amostrados para ambos os grupos, evidenciando a rede social, sua complexidade e sua taxa de interação. Quanto mais grossas as linhas, maior a quantidade de interações entre os indivíduos. ....43



Figura 11: Sociograma de interação dos comportamentos afiliativos amostrados para ambos os grupos, evidenciando a rede social afiliativa, sua complexidade e sua taxa de interação. Quanto mais grossas as linhas, maior a quantidade de interações. ....44

Figura 12: Sociograma de interação dos comportamentos sexuais amostrados para ambos os grupos, evidenciando a rede social sexual, sua complexidade e sua taxa de interação. Quanto mais altos os valores, maior a quantidade de interações. ....45

Figura 13: Sociograma de interação dos comportamentos agonísticos amostrados para ambos os grupos, evidenciando a rede social agonística, sua complexidade e sua taxa de interação. Quanto mais altos os valores, maior a quantidade de interações. ....46

## **Lista de tabela:**

Tabela 1: Relação dos indivíduos adultos e de seus respectivos sexos para os dois grupos de catetos ( <i>Dicotyles tajacu</i> ). .....	19
Tabela 2: Relação das mães e seus respectivos filhotes com a data de nascimento e óbito nos recintos. ....	20
Tabela 3: Comportamentos afiliativos registrados para os grupos de catetos ( <i>Dicotyles tajacu</i> ) mantidos em cativeiro na Fazenda Engenho d'Água, Ouro Preto, Minas Gerais. ....	22
Tabela 4: Comportamentos sexuais registrados para os grupos de catetos ( <i>Dicotyles tajacu</i> ) mantidos em cativeiro na Fazenda Engenho d'Água, Ouro Preto, Minas Gerais. ....	23
Tabela 5: Comportamentos agonísticos registrados para os grupos de catetos ( <i>Dicotyles tajacu</i> ) mantidos em cativeiro na Fazenda Engenho d'Água, Ouro Preto, Minas Gerais. ....	23
Tabela 6: Posição no ranking dos indivíduos do grupo 1 baseado no Elo-rating. ....	34
Tabela 7: Posição no ranking dos indivíduos do grupo 2 baseado no Elo-rating. ....	37
Tabela 8: Classificação dos catetos do grupo 1, com base nos escores de Elo-rating (valores entre colchetes), antes e depois do comportamento homossexual. ....	39

## **SUMÁRIO**

<b>INTRODUÇÃO</b>	<b>11</b>
<b>METODOLOGIA</b>	<b>17</b>
Delineamento experimental	20
Coleta de dados de comportamento e rede social	20
Análise dos dados	24
<b>RESULTADOS</b>	<b>27</b>
Frequências dos comportamentos	27
Análises de dominância	32
Hierarquia e influência da alo-amamentação	32
Comportamento homossexual	38
Associação	41
Interação	42
<b>DISCUSSÃO</b>	<b>47</b>
<b>REFERÊNCIAS</b>	<b>55</b>

## INTRODUÇÃO

A forma como um grupo de animais estabelece sua rede de interações entre os indivíduos componentes é chamada de estrutura social (HINDE, 1983). A dinâmica e a forma como as relações entre os indivíduos de um grupo se estabelecem, assim como a sua qualidade, irão determinar como essas relações se concretizam (BIONDO, 2006).

Fatores intrínsecos e extrínsecos podem afetar a dinâmica da estrutura social (CROOK et al., 1976). Como fator intrínseco é possível elencar o grau de parentesco e de familiaridade entre os indivíduos; espera-se que indivíduos aparentados apresentem maior taxa de afiliação, se reconhecendo e se afiliando, e possuam menores taxas de agressividade (WALTERS, 1981). Um exemplo de fator extrínseco que pode afetar a estrutura social de um grupo é a disponibilidade de recursos alimentares (COTÊ, 2000). Recursos alimentares baixos ou concentrados tendem a estimular competitividade e, por conseguinte, comportamentos agressivos (COTÊ, 2000).

O modo como os comportamentos agressivos se expressam irá definir as hierarquias. Hierarquia pode ser definida como uma organização social onde os indivíduos interagem por meio de comportamentos agressivos e submissos, gerando um sistema de ranqueamento (KOCHHANN, 2018). As relações de hierarquia em grupos sociais se estabelecem de duas formas: 1) existe um processo de auto-organização, alimentado por um mecanismo duplo de reforço, no qual os indivíduos que vencem confrontos tendem a vencer os confrontos seguintes e aqueles que perdem tendem a perdê-los novamente; e 2) existe uma correlação das diferenças preexistentes entre os indivíduos do grupo, tais como idade, peso, personalidade e sexo, as quais combinadas, em diferentes situações, permitem a consolidação da posição hierárquica dos indivíduos (BONABEAU et al., 1999).

As hierarquias de dominância se constituem a partir de estruturas sociais baseadas em relações de dominância entre todos os pares de indivíduos em um grupo (CHASE, 2002). Ou seja, dois indivíduos estabelecerão um relacionamento de dominância caso um deles persiga, ameace ou morda, recebendo pouca ou

nenhuma agressão do outro (CHASE, 2002). Para que haja o estabelecimento de uma hierarquia linear, um indivíduo necessita dominar todos os outros indivíduos de um grupo, um segundo irá dominar todos menos o primeiro, e assim sucessivamente até o último indivíduo ser dominado por todos os outros (CHASE, 2002). A posição dentro da hierarquia irá afetar aspectos importantes, tais como comportamento, fisiologia, saúde e capacidade de produzir descendentes (CHASE, 2002).

Ao se tratar de cateto, *Sus tajacu* Linnaeus, 1758, renomeado para *Dicotyles tajacu* Cuvier, 1816 por Acosta et al. (2020) (*Cetartiodactyla*, *Tayassuidae*), os estudos de hierarquia apontam resultados inconsistentes ao analisarem os comportamentos sociais em indivíduos de cativeiro (DA SILVA et al., 2016). SOWLS (1974) observou uma dominância hierárquica maior, em ambiente natural, das fêmeas sobre os machos. Já Bissonette (1982) observou grupos com dominância hierárquica de ambos os sexos, sempre com um macho dominante na hierarquia grupo. Já Nogueira-Filho et al. (1999) concluíram o não estabelecimento hierárquico em um grupo de 14 indivíduos, havendo uma dominância circular, sem um dominante no topo. Esta variação nas estruturas das hierarquias pode indicar que o modo como as sociedades irão se organizar está relacionado a fatores sociais, e não apenas a fatores físicos da espécie, como peso, idade e sexo.

Outros estudos demonstraram que a hierarquia e as relações sociais dentro de grupos de catetos podem ser influenciadas pela presença de filhotes e ou *status* reprodutivo. Por exemplo, Dubost (2001) detectou um predomínio mais frequente de fêmeas sobre machos nos conflitos intersexuais, além de também constatar uma elevação do *status* social de fêmeas subordinadas após o parto. Mayor et al. (2008) relataram fêmeas dominantes, sendo que estas apresentavam ciclo estral regular enquanto as fêmeas subordinadas não apresentaram ovulação. Outro estudo relatou que o número de descendentes de uma fêmea dentro de um grupo pode vir a influenciar sua posição hierárquica, onde a fêmea que veio a se tornar dominante foi a mãe com o maior número de filhotes adultos presentes no grupo (DA SILVA et al., 2016).

Neste cenário, um fator relevante que pode afetar a dinâmica social é o comportamento conhecido como amamentação cooperativa ou alo-amamentação (*cooperative nursing*, BYERS & BEKOFF, 1981; *allonursing*, ENGELHARDT et al, 2016), que consiste na amamentação de filhotes alheios e dos próprios. Tal comportamento exige cooperação entre os indivíduos, que leva a uma maior estabilidade hierárquica, além de melhora no sucesso reprodutivo do indivíduo, especialmente tendo em vista que o filhote será amamentado por mais de uma fêmea, aumentando suas chances de sobrevivência (BIONDO & BUSSAB, 2004).

A lactação, em termos metabólicos, é muito significativa para a fêmea, uma vez que pode aumentar sua taxa de mortalidade (CLUTTON-BROCK, ALBON & GUINNESS, 1989). É esperado que fêmeas lactantes forneçam leite somente à sua própria prole, dado o alto valor energético do leite, porém a amamentação de prole alheia é descrita para diversos grupos taxonômicos. Packer et al. (1992) descreveu 68 espécies que amamentam filhotes que não sejam a própria prole, distribuídas em 14 ordens de mamíferos, e conclui que a amamentação dos não-descendentes é mais frequente em *Suidae* se comparado a outros Cetartiodactyla, é grande em carnívoros e roedores, e ocorre em menor frequência em primatas ou morcegos.

O comportamento de alo-amamentação é frequentemente associado ao grau de parentesco dos animais, sendo que parentes mais próximos amamentam filhotes uns dos outros com mais frequência do que parentes distantes (PACKER et al, 1992). Da mesma forma, a nutrição das fêmeas lactantes interfere se haverá a oferta de leite para não-filhotes, sendo que fêmeas bem nutridas amamentam mais filhotes alheios do que fêmeas menos nutridas (PACKER et al, 1992). A alo-amamentação seria possivelmente regulada pela quantidade de leite que a fêmea produz, onde uma fêmea com boa nutrição poderia amamentar filhotes de outras fêmeas sem grandes custos (PACKER et al, 1992). Animais em cativeiro têm maiores tendências a exibir comportamentos de alo-amamentação, uma vez que não há restrição alimentar para as fêmeas, o que diminui os custos associados à produção do leite (PACKER et al, 1992). A frequência tendia a ser alta em grupos pequenos e aparentados, sendo frequentemente exibido por fêmeas com mais de um filhote por ninhada (PACKER et al., 1992).

Em catetos, a alo-amamentação foi brevemente mencionada por Byers e Bekoff (1981), e estudada por Biondo & Bussab (2004), que avaliou os padrões da alo-amamentação em um grupo de 26 indivíduos, com 4 fêmeas e seis filhotes em cativeiro. Em seu estudo, todas as fêmeas exibiram a alo-amamentação, a partir de seu estudo podemos perceber que a estrutura social exerce um fator relevante para a cooperação nos catetos.

Outro comportamento que pode afetar a dinâmica e as relações sociais é o de monta, em que um indivíduo sobe em cima do outro, realizando movimentos pélvicos, como se fosse copular (VASEY, 2006). Tal comportamento sexual não é aprendido e pode ser realizado por machos ou fêmeas em qualquer idade, tanto em cativeiro quanto na natureza (DAGG, 1984; VASEY, 2006). A monta homossexual, ou seja, a monta que ocorre entre indivíduos do mesmo sexo (machos ou fêmeas), é considerada comum no mundo animal (WEINRICH, 1980; DAGG, 1984; VASEY, 1995; BAGEMIHL, 1999), sendo um comportamento bem relatado para espécies de mamíferos ungulados, como cervos, bisões, zebras, cabras e porcos (VASEY, 2006).

Segundo Dagg (1984), o comportamento homossexual seria mais frequente em cativeiro porque na natureza o contato entre indivíduos da mesma espécie ocorreria principalmente durante a época reprodutiva, não existindo a oportunidade de uma monta homossexual ocorrer. Porém, se tratando de catetos, eles vivem em grupos relativamente coesos, apresentam fissão do grupo em épocas de escassez de alimentos e fusão em épocas de abundância, estando continuamente juntos e não apresentam época de reprodução específica se reproduzindo ao longo de todo ano.

Entretanto, a falta de estudos pode também influenciar no número de registros desse comportamento na natureza (SAVOLAINEN & HODGSON, 2016). No presente estudo, todos os comportamentos sexuais direcionados a indivíduos do mesmo sexo foram considerados como comportamentos homossexuais, e não apenas a monta homossexual.

A frequência com que o comportamento de monta homossexual ocorre em um grupo desempenha um papel importante no repertório comportamental (DAGG,

1984), especialmente quando a hierarquia é proeminente na espécie. Embora a monta homossexual esteja conectada a uma forma de dominação, Vasey (1995) realizou um levantamento de uma série de estudos nos quais não fica clara a relação entre a hierarquia e a monta desempenhada pelo indivíduo. Vasey (1995), inclusive, relata que indivíduos subordinados podem montar indivíduos dominantes durante interações agonísticas. Tal fato seria o oposto do esperado, onde indivíduos dominantes montariam indivíduos dominados. Então, o autor sugere que a monta de indivíduos dominantes por indivíduos dominados se relacionaria a comportamentos e solicitações afiliativas.

Embora a monta fêmea/fêmea seja menos comum nos ungulados, Dagg (1984) elenca tal comportamento como difundido. Vasey (2006) chega a dizer que a monta fêmea/fêmea é um elemento natural ligado ao estro. Fossey (1983) observou que a monta fêmea/fêmea de gorilas (*Gorilla gorilla*) nos últimos estágios da gravidez, pouco antes do parto, incluindo vocalizações copulatórias, reforçaria os vínculos sociais das fêmeas grávidas.

Dagg (1984) aponta ainda que a monta homossexual poderia servir, em alguns primatas terrestres, para alinhar dois indivíduos contra um terceiro, e que o comportamento homossexual das fêmeas estaria menos relacionado à hierarquia e mais à prática sexual comum dos indivíduos.

Fairbanks et al. (1977), ao estudar grupos recém-formados de *Macaca mulatta* com diversos indivíduos desconhecidos, sugeriram a hipótese de que o comportamento homossexual poderia restaurar os vínculos sociais em um contexto de instabilidade social do grupo. O termo comportamento sociosexual, inclusive, foi cunhado para se referir ao comportamento sexual preenchendo algum papel social (WICKLER, 1967). Este papel social é possível de ser percebido em estudos realizados com ratos (*Rattus norvegicus*), como o de Ho et al. (2001), onde foi observada uma maior ocorrência de comportamentos agonísticos em fases não reprodutivas quando comparada às fases do estro, quando mais comportamentos sexuais foram observados, inclusive os homossexuais.



Animais domésticos, como vacas, cabras, cavalos e porcos, exibem comportamentos de monta homossexual (HURNIK, 1987). Particularmente as vacas, no período de estro, tendem a montar outras vacas com grande frequência; já em suínos, apesar de uma frequência menor que nas vacas, observa-se que as fêmeas que podem exibir este comportamento chegam a 40% (HURNIK, 1987). Berger et al. (1980), em seu estudo sobre maturação sexual, abordam brevemente a homossexualidade em javalis machos (*Sus scrofa*). Os javalis machos devem ser mantidos em recintos separados, pois se mantidos juntos, têm grandes chances da exibição do comportamento homossexual e da agressão aumentadas (CORDOBA-DOMINGUEZ et al., 1991). No que se refere ao cateto (*Dicotyles tajacu*), não foi encontrada descrição do comportamento homossexual na literatura acadêmica sobre essa espécie.

Um modelo interessante que se propõe a explicar assimetrias de recompensa entre animais colaboradores é o do mercado biológico (NOË et al., 1991; DUNAYER & BERMAN, 2016). Nesse modelo, os organismos fazem parte de uma rede de trocas, onde sempre há um produto / serviço que pode ser oferecido e um possível comprador (NOË & HAMMERSTEIN, 1994; DUNAYER & BERMAN, 2016; HAMMERSTEIN & NOË, 2016). Essa interação de quem oferece e quem compra é regulada como em um mercado econômico, com a lei da oferta / demanda regulando como as trocas ocorrerão de acordo com a dinâmica do mercado. Assim, os comportamentos de amamentação e homossexuais podem ser usados como moeda de troca em contextos sociais. O comportamento homossexual ao atuar como um reforço de alianças e laços, diminuindo as tensões dentro do grupo e evitando conflitos futuros, pode ser usado pelos membros do grupo como uma forma de melhorar sua própria posição social no relacionamento com outro indivíduo (BAILEY & ZUK, 2009).

O cateto (*Dicotyles tajacu*) faz parte da Ordem Cetartiodactyla, família Tayassuidae. Sua área de ocorrência varia desde o sul do Texas (EUA) até o norte da Argentina (SOWLS, 1997). Seu processo reprodutivo pode ser afetado por uma série de fatores, tais como relações de hierarquia social e interações sociais, que levam a uma alteração na taxa de concepção das fêmeas, abortos e infanticídio ( da SILVA,

2014). Segundo estudos, os processos fisiológicos e celulares podem ser afetados pelo comportamento e organização social (SNOWDON, 1999). O ambiente social pode estimular ou inibir a ovulação, induzir abortos ou até mesmo a sincronia menstrual (SNOWDON, 1999), sendo o estresse social um dos fatores que mais afetam o bem-estar de animais sociais (YOUNG, 2003). A frequência e a gravidade de conflitos tendem a aumentar assim que indivíduos estranhos são introduzidos a um grupo pré-existente (MATOS, 2017). Apesar das interações agonísticas serem inevitáveis em uma sociedade, ao se estabilizar a hierarquia, a dominância social se acomoda, deste modo, evitando custos e riscos de combates contínuos e crescentes (MATOS, 2017).

No presente estudo avaliamos a formação da rede de interações sociais (comportamentos agonísticos, afiliativos e sexuais) e a estrutura hierárquica em dois grupos de catetos em cativeiro. Testamos se os grupos são lineares e como as posições hierárquicas foram afetadas no decorrer do tempo.

Além disso, este estudo descreve a ocorrência de comportamentos homossexuais em catetos e avalia como os comportamentos de amamentação cooperativa e homossexuais afetam a rede social.

## **METODOLOGIA**

O presente estudo ocorreu na Fazenda Engenho D'Água (20°15'41" S, 43°36'34" W), situada no município de Ouro Preto, no distrito de São Bartolomeu, que se insere na Área de Proteção Ambiental das Andorinhas.

O estudo acompanhou 20 catetos adultos cativos e 31 filhotes que nasceram no decorrer do estudo. Em abril de 2016, os 20 indivíduos adultos foram capturados aleatoriamente de um grupo de 90 indivíduos, que já viviam em cativeiro a mais de 2 anos (os primeiros a caírem nas armadilhas foram selecionados), os quais são provenientes do mesmo local do estudo e formavam todos um grande grupo. Foram formados dois grupos com 10 indivíduos, com classificação sexo-etária similar (Tabela 1), sendo cada grupo composto por sete fêmeas e três machos, realocados para recintos distintos. Os dois recintos construídos para o estudo possuíam 625 m<sup>2</sup>,

delimitados por tela de arame e separados entre si por uma distância de 10 m. Os animais de um recinto não conseguiam observar os animais do outro recinto devido à distância e à vegetação existente entre os recintos. Os recintos possuíam solo de terra, com touceiras de capim, algumas pequenas árvores e cinco manilhas de concreto, usadas como locais de descanso e esconderijo pelos animais. Os catetos eram alimentados uma vez ao dia, sempre as 7:00h, com uma mistura de ração para porcos (CCPR®: uma mistura de farelo de algodão e de soja, milho, melaço, vitaminas e minerais) e abóboras (10kg por recinto). Água era oferecida *ad libitum*. No decorrer do estudo os filhotes nascidos em cada recinto também passaram a entrar na análise a partir da data de seus nascimentos (Tabela 2).

**Tabela 1:** Relação dos indivíduos adultos e de seus respectivos sexos para os dois grupos de catetos (*Dicotyles tajacu*).

Recinto 1			Recinto 2		
INDIVÍDUO	IDADE	SEXO	INDIVÍDUO	IDADE	SEXO
AM	ADULTO	FÊMEA	AZ	ADULTO	MACHO
BO	ADULTO	FÊMEA	CI	ADULTO	MACHO
CB	ADULTO	MACHO	LA	ADULTO	FÊMEA
DE	ADULTO	FÊMEA	PA	ADULTO	FÊMEA
DO	ADULTO	FÊMEA	RI	ADULTO	MACHO
IN	ADULTO	MACHO	RO	ADULTO	FÊMEA
MA	ADULTO	FÊMEA	TO	ADULTO	FÊMEA
MO	ADULTO	MACHO	VD	ADULTO	FÊMEA
AN	ADULTO	FÊMEA	VE	ADULTO	FÊMEA
QB	ADULTO	FÊMEA	BA	ADULTO	FÊMEA

**Tabela 2:** Relação das mães e seus respectivos filhotes com a data de nascimento e óbito nos recintos.

Recinto 1				Recinto 2			
MÃE	FILHOTES	NASCIM ENTO	ÓBITO	MÃE	FILHOTES	NASCIM ENTO	ÓBITO
MA	JO	25/07/16	-	PA	JA	24/08/16	-
AN	KT	09/10/16	-	PA	ST	24/08/16	-
BO	XX	26/10/16	22/01/17	LA	UR	13/09/16	-
BO	XY	26/10/16	06/01/17	LA	PR	13/09/16	-
DE	HN	04/11/16	-	RO	LG	24/09/16	25/09/16
DE	RF	04/11/16	-	RO	BT	24/09/16	-
QB	ED	19/01/17	-	TO	MT	25/09/16	-
QB	VC	19/01/17	-	BA	MR	26/12/16	-
DO	NL	02/02/17	-	BA	BZ	26/12/16	16/02/17
DO	SN	02/02/17	-	LA	VL	14/2/17	-
AM	PL	11/02/17	-	LA	RT	14/2/17	-
AM	NQ	11/02/17	-	PA	DH	18/02/17	-
AN	FR	17/03/17	-	RO	ZF	4/3/17	-
AN	GN	17/03/17	-	RO	OT	04/03/17	-
BO	LT	21/03/17	-	-	-	-	-
BO	RS	21/03/17	22/03/17	-	-	-	-

Após a formação dos dois grupos, realizou-se um período de habituação aos pesquisadores, que durou três meses. Ao longo deste período, os animais foram identificados por suas características morfológicas (padrão de pelagem, porte físico,

cicatrizes, dimensões do focinho). A mesma identificação se deu para todos os filhotes nascidos no decorrer do estudo. Na segunda quinzena de junho de 2016 foi iniciada a coleta de dados de comportamento e rede social.

#### Delineamento experimental

##### Coleta de dados de comportamento e rede social

No decorrer de junho de 2016 a fevereiro de 2017 foram realizadas 87 sessões de uma hora de coleta de dados no grupo 1 e 100 sessões de uma hora de coleta de dados no grupo 2, nos horários da manhã 08:00 às 12:00 e tarde 12:00 às 17:00, totalizando 187 horas e 187 sessões amostrais. Em que se as 08:00 as 09:00 foi no grupo 1, das 10:00 as 11:00 foi no grupo 2 e assim sucessivamente. Os dados coletados se dividem em associação social e interação social.

Os dados de comportamento foram coletados em sessões amostrais com uma hora de duração, por meio do método *scan*, com registro instantâneo em um intervalo amostral de 5 minutos (MARTIN & BATESON, 2007). Os comportamentos sociais amostrados foram: focinhar, brincar, amamentar o próprio filhote, amamentar filhote alheio, cópula macho/fêmea, macho/macho, fêmea/fêmea, mostrar os dentes, morder, eriçar os pelos, atacar, perseguir. Os comportamentos analisados foram separados em comportamentos afiliativos (Tabela 3), sexuais (Tabela 4) e agonísticos (Tabela 5). Além dos comportamentos, também foram anotadas as identidades do autor e do receptor do comportamento durante as interações sociais.

A coleta dos dados de associação foram coletados em intervalos de 10 minutos, onde se analisou qual indivíduo estava próximo de qual. Neste momento era coletado apenas a proximidade dos indivíduos, não interação entre eles. Se a PA, LA, RO estavam numa distância de até 1 metro um do outro, eles eram considerados um grupo próximo (MARTIN & BATESON, 2007). Os dados de interação, tanto afiliativas quanto agonísticas, foram coletados através do método focal com registro do comportamento (MARTIN & BATESON, 2007). Sessões consecutivas de observação do mesmo grupo foram realizadas em intervalos de uma hora com o objetivo de manter a independência dos dados (SOKAL & ROLFH, 1995).

**Tabela 3:** Comportamentos afiliativos registrados para os grupos de catetos (*Dicotyles tajacu*) mantidos em cativeiro na Fazenda Engenho d'Água, Ouro Preto, Minas Gerais.

Código	Comportamento	Descrição
ch	Cheirando	O indivíduo cheira o outro
lb	Lambendo	O indivíduo lambe o outro
ro	Roçando	O indivíduo se esfrega no outro
mf	Mordendo de maneira fraca	O indivíduo mordisca o outro em contexto afiliativo
br	Brincando	O indivíduo corre ao lado do outro, mordiscando, empurrando e cheirando em contexto afiliativo
fo	Focinhando	O indivíduo esfrega o focinho no outro
cg	Coçando glândula	O indivíduo esfrega a glândula de cheiro de outro indivíduo
co	Coçando	O indivíduo coça o outro indivíduo
am	Amamentando	Uma fêmea amamenta um filhote
hm	Alo-amamentação	Um filhote é amamentado por uma fêmea que não seja sua mãe
ta	Tentando mamar, mas a mãe não deixa	Um filhote solicita a fêmea para mamar, porém a fêmea recusa
fm	Andando para evitar a amamentação	Uma fêmea começa a andar enquanto o filhote mama

**Tabela 4:** Comportamentos sexuais registrados para os grupos de catetos (*Dicotyles tajacu*) mantidos em cativeiro na Fazenda Engenho d'Água, Ouro Preto, Minas Gerais.

Código	Comportamento	Descrição
mt	Montando	O indivíduo monta sobre outro, ficando parado em cima deste
tm	Tenta montar	O indivíduo tenta montar sobre outro mas não consegue
ct	Cortejando	O indivíduo corteja o outro, lambendo e cheirando ou mordiscando a genitália, colocando a pata dianteira na virilha do outro. E também quando um adulto cheira ou lambe o úbere de uma fêmea seguido das ações acima descritas.
tf	Fugindo da cópula	O indivíduo com a corte do outro se afasta
gy	Comportamento homossexual	Expressão dos comportamentos Cortejando, Fugindo da cópula, Tenta montar e Montando entre indivíduos do mesmo sexo.
mq	monta com penetração	O macho monta e penetra a fêmea

**Tabela 5:** Comportamentos agonísticos registrados para os grupos de catetos (*Dicotyles tajacu*) mantidos em cativeiro na Fazenda Engenho d'Água, Ouro Preto, Minas Gerais.

Código	Comportamento	Descrição
in	Intimidando	O indivíduo assume uma postura de alerta com a cabeça para cima, podendo emitir som de intimidação ao bater os dentes, andando em direção ao outro indivíduo
mr	Mordendo agonisticamente	O indivíduo morde agressivamente outro indivíduo
mo	Mordendo hostilizando com som alto	O indivíduo morde agressivamente o outro emitindo um som alto
sb	Adotando postura submissa	O indivíduo abaixa as patas e a cabeça e sai do caminho do outro indivíduo que se aproxima
em	Empurrando	O indivíduo empurra o outro com a cabeça violentamente
os	Perseguindo pelo recinto	O indivíduo corre atrás de outro pelo recinto
fg	Fugindo	O indivíduo foge de outro, seja após uma intimidação ou com a aproximação de outro

#### Análise dos dados

As frequências de cada comportamento foram obtidas por meio da soma de todos os comportamentos amostrados e então calculou-se a percentagem que cada



comportamento representava do total. Os dados foram testados quanto à sua normalidade utilizando-se o teste de Anderson-Darling; como os dados não apresentaram distribuição normal, foram aplicados testes estatísticos não-paramétricos (ZAR, 2009). Depois foi utilizado o teste Qui-quadrado para comparar se os comportamentos afiliativos, sexuais e agonísticos diferiram entre os grupos, utilizando-se o programa Minitab 18 (ZAR, 2009).

Existem diferentes métodos para se avaliar a classificação de hierarquia por meio da dominância individual, mas o método do *Elo-rating* (ER) oferece uma das mais aproximadas classificações no momento real, pois o método avalia em ordem sequencial as interações entre os indivíduos (GAMMELL, 2003). O método *Elo-rating* independe da quantidade de competidores (tendo em vista que eles podem variar no decorrer do tempo) e atualiza continuamente o processo de aquisição de domínio nas disputas (ALBERS & VRIES, 2001). Os resultados do *Elo-rating* são baseados na força de dominância dos indivíduos (vitórias, derrotas e empates) em interações agonísticas, permitindo assim uma ordenação de dominância (ALBERS & VRIES, 2001).

Outro índice calculado pelo *Elo-rating* é o índice de estabilidade S, uma métrica para a estabilidade da hierarquia em um tempo específico (NEUMANN, 2014). O valor do S pode variar entre 0 e 1, onde 0 indica uma hierarquia fortemente instável, em constante alteração, enquanto o 1 indica uma hierarquia muito estável, com pouca alteração (NEUMANN, 2014). Para serem consideradas estáveis, as hierarquias necessitam de valores acima de 0,9 (o índice de estabilidade varia de 0 a 1) (CORREA *et al.*, 2013). O índice de estabilidade foi calculado antes e após o registro da alo-amamentação (antes da alo-amamentação: de junho a julho de 2016; após alo-amamentação: de agosto de 2016 a fevereiro de 2017). Os valores de ER e S foram calculados para cada grupo por meio do software R, com o pacote "EloRating" (NEUMANN & KULIK, 2014;).

Os valores calculados para o ER foram gerados para todos os indivíduos dos dois grupos acompanhados que tenham vencido e perdido uma disputa ao menos uma vez. Para isso se considera a probabilidade do cateto A agredir o cateto B em uma disputa (MATOS, 2017). Os valores do ER de cada competidor foram atualizados

conforme cada interação agonística ocorria, levando em conta os resultados da disputa (vitória, derrota ou empate), além da atualização da posição no *ranking* dos oponentes, de modo que caso um indivíduo de menor *ranking* vencesse, sua posição subiria e a do perdedor desceria.

Existem diferentes medidas de avaliação de hierarquia por meio da dominância (BAYLY et al., 2006; WHITEHEAD, 2008). Uma delas é a medida de linearidade  $h$  de Landau (1951), que varia entre 0, onde cada indivíduo domina a metade dos outros, e 1, onde um indivíduo domina todos os outros. De Vries' (1995) fez alguns ajustes na medida de linearidade  $h$  para lidar melhor com o estabelecimento de relações de dominância desconhecidas dentro dos grupos, criando o índice de linearidade  $h'$ , hoje plenamente utilizado nas pesquisas de hierarquia.

Para saber se a hierarquia social dos catetos se estrutura de modo linear e também a sua declividade, foram utilizados os índices de linearidade (índice de Vries -  $h'$  De VRIES, 1995; SHIZUKA & MCDONALD, 2012) e o índice de declividade  $Dij$  (De VRIES et al., 2006). Ambas as análises foram realizadas por meio do programa SOCPROG 2.4 (WHITEHEAD, 2009a).

A medida de inclinação da hierarquia (*steepness*), calculado a partir do índice de declividade  $Dij$ , mede a probabilidade do indivíduo vencer uma interação agonística (WHITEHEAD, 2009b). A inclinação de uma hierarquia mede o tamanho da diferença entre o poder de vencer disputas, ou seja, o sucesso em dominar outros indivíduos, de modo que uma diferença alta produz uma hierarquia íngreme, enquanto uma diferença pequena aponta para uma hierarquia rasa (DE VRIES, 2006). Quando a hierarquia é muito íngreme (1), aqueles que dominam sempre irão vencer um confronto, enquanto em uma hierarquia rasa (próxima de 0), não é possível prever os resultados dos confrontos (WHITEHEAD, 2009b). Uma hierarquia pouco linear e rasa pode ser chamada de igualitária, enquanto aquelas fortemente íngremes e lineares recebem o nome de despóticas (VAN SCHAİK, 1989).

Os dados de interação foram utilizados para a criação de sociogramas no programa PAJEK (MRVAR & BATAGELJ, 2018) e os dados de associação foram usados para gerar dendrogramas, usando o índice cofenético, no programa SOCPROG

(WHITEHEAD, 2008, 2009a). Nos sociogramas, quanto mais espessas as linhas, mais fortemente os indivíduos estão associados entre si, além da possibilidade de se avaliar a complexidade das relações sociais (quanto mais linhas ligando indivíduos, mais complexa a rede social) (WHITEHEAD, 2009a).

O sociograma é uma representação gráfica da estrutura social, na qual todos os indivíduos são representados por pontos igualmente distribuídos ao redor de um círculo, que se vinculam por meio de linhas de espessura que varia proporcionalmente ao índice de associação dos indivíduos. Assim, quanto maior o índice, mais espessa a linha (WHITEHEAD, 2008).

A análise hierárquica em cluster realizada pelo SOCPROG resulta em uma árvore que mostra o grau de associações entre os indivíduos em um eixo e no outro como os indivíduos se dispõem (WHITEHEAD, 2009a). O coeficiente cofenético indica a eficácia de uma análise hierárquica em agrupamentos, sendo análises eficazes aquelas com valores de coeficiente cofenético acima de 0.8 (WHITEHEAD, 2009a).

A análise hierárquica de cluster explicita a organização social e como ela se estrutura em subgrupos dentro do grupo maior, possibilitando uma análise do quão próximo os grupos são entre si (WHITEHEAD, 2008). O coeficiente cofenético (*clustering coefficient*) fornece uma medida do quanto os indivíduos de um grupo estão associados entre si (WHITEHEAD, 2008).

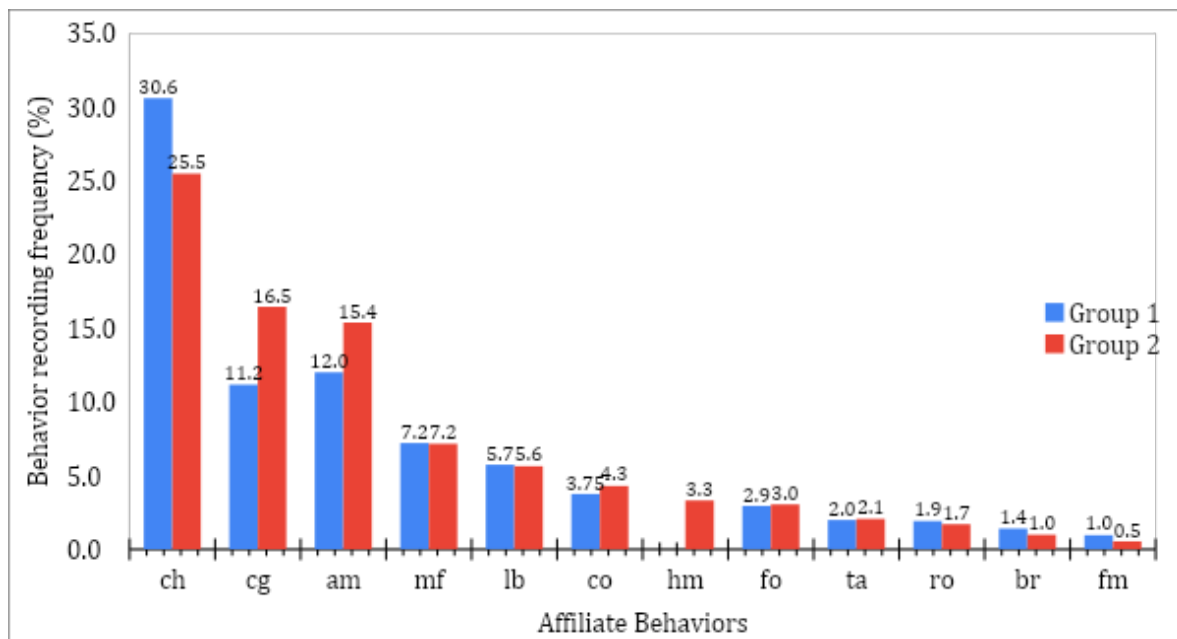
## **RESULTADOS**

Foram coletados 1361 registros comportamentais para o grupo 1 e 1120 registros comportamentais para o grupo 2. Nasceram 16 filhotes ao longo do estudo no grupo 1 e 15 filhotes no grupo 2. Apesar de terem ocorrido nascimentos em ambos os grupos, registros do comportamento de alo-amamentação só ocorreram para o grupo 2, na frequência de 3.3% do total de comportamentos. Comportamentos homossexuais, foram registrados para ambos os grupos, sendo nosso estudo o primeiro a descrever tal comportamento para a espécie, ocorrendo no grupo 1 na frequência de 1.3% dos comportamentos e no grupo 2, na frequência de 1.2% dos

comportamentos, principalmente registrado em díades femininas, com apenas dois registros em díades masculinas, ambas no grupo 2.

#### Frequências dos comportamentos

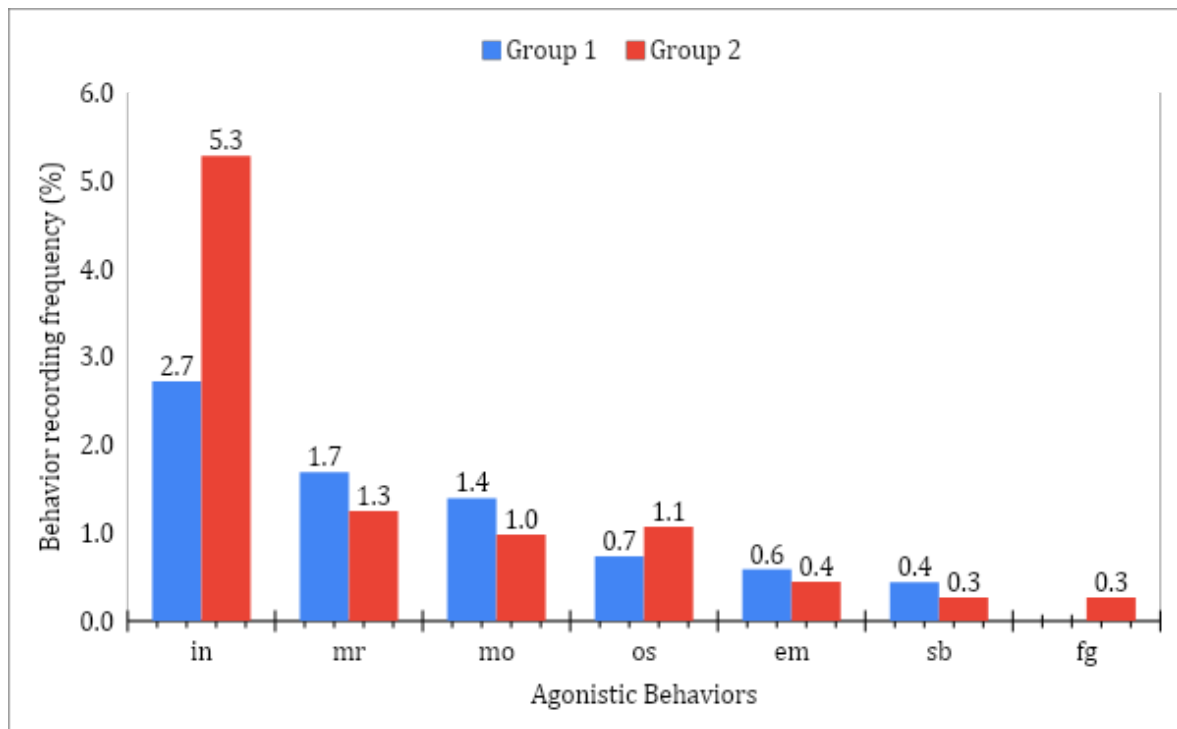
A frequência de exibição dos comportamentos afiliativos variou entre os grupos ( $\chi^2=74.82$ ,  $p<0.001$ ,  $N=51$ ,  $DF=11$ ), sendo que ocorreram em maior frequência no grupo 2 (86.05%) do que no grupo 1 (79.56%) (Figura 1). O comportamento afiliativo mais registrado foi o cheirando, para ambos os grupos (Figura 1).



**Figura 1:** Comparação de frequência de todos os comportamentos afiliativos amostrados no grupo 1 e no grupo 2, onde é possível perceber que o comportamento mais frequente é o de cheirar. ch - cheirando; cg - coçando glândula; am - amamentando; mf - mordendo fraco; lb - lambendo; co - coçando; hm - alo-amamentação; fo - focinhando; ta - tenta mamar; ro - roçando; br - brincando; fm - andando para evitar amamentar.

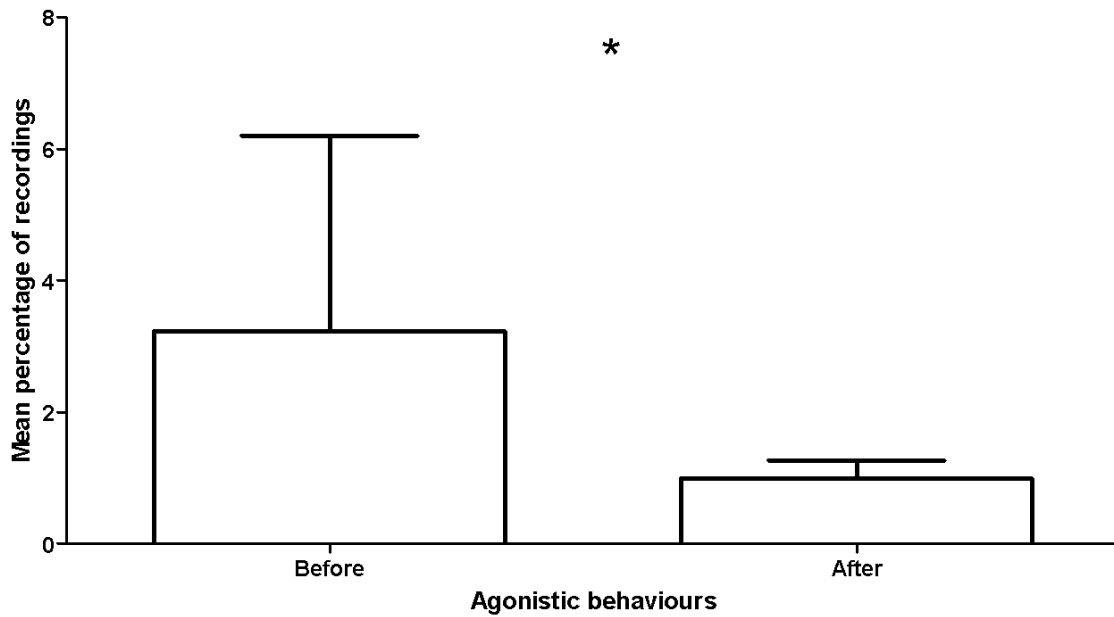
Os comportamentos agonísticos também diferiram em frequência de exibição entre os grupos, ocorrendo com maior frequência no grupo 2 (9.57%) do que no grupo 1

(7.57%) ( $\chi^2=14.17$ ,  $p=0.002$ ,  $N=23$ ,  $DF=6$ ) (Figura 2). O comportamento agonístico mais observado para ambos os grupos foi o intimidar (Figura 2).



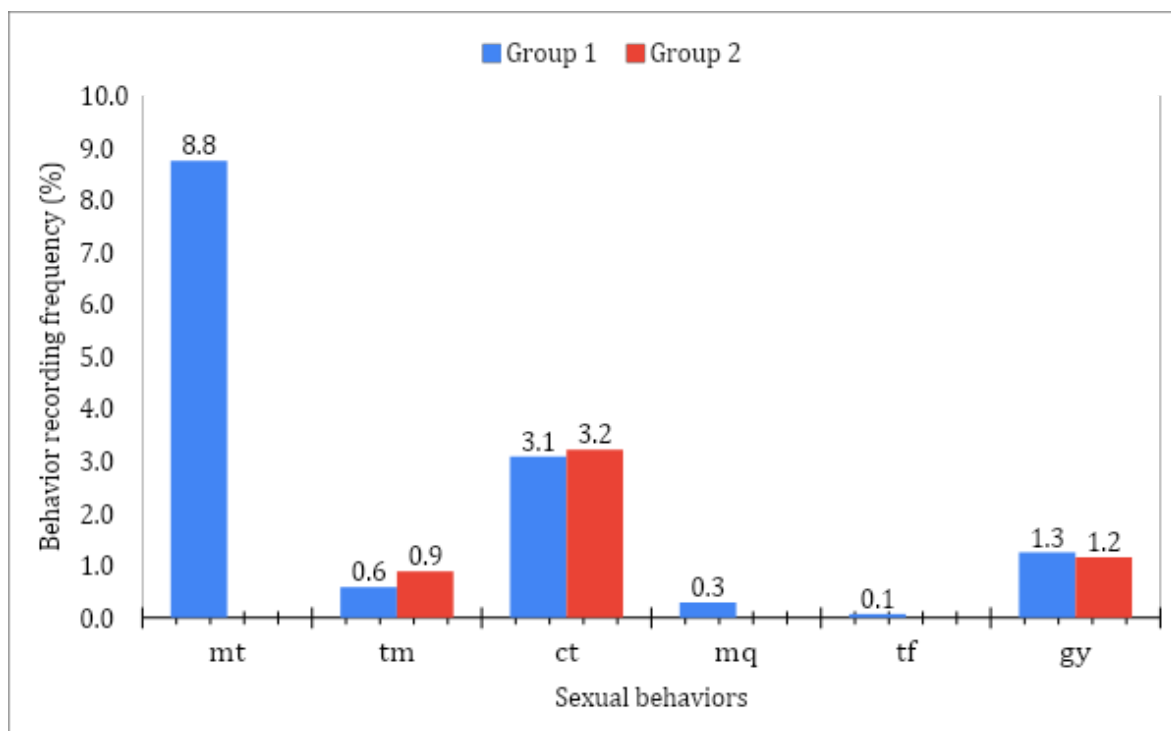
**Figura 2:** Comparação de frequência dos comportamentos agonísticos amostrados no grupo 1 e no grupo 2, onde é possível perceber que o comportamento mais expressivo é o de intimidar, havendo pouca expressão dos comportamentos de agressão direta. in - intimidando; mr - mordendo agonisticamente; mo - mordendo com som alto; sb - submisso; em - empurrando; os - perseguindo; fg - fugindo.

Os comportamentos agonísticos diminuíram significativamente ( $\chi^2=41.77$ ,  $p<0.001$ ,  $N=11$ ,  $DF=6$ ) após a expressão da alo-amamentação no grupo 2, sendo que antes da ocorrência representam 22.58% de todos os comportamentos amostrados, enquanto após o comportamento de alo-amamentação ser exibido a frequência reduziu para 6.98% (Figura 3).



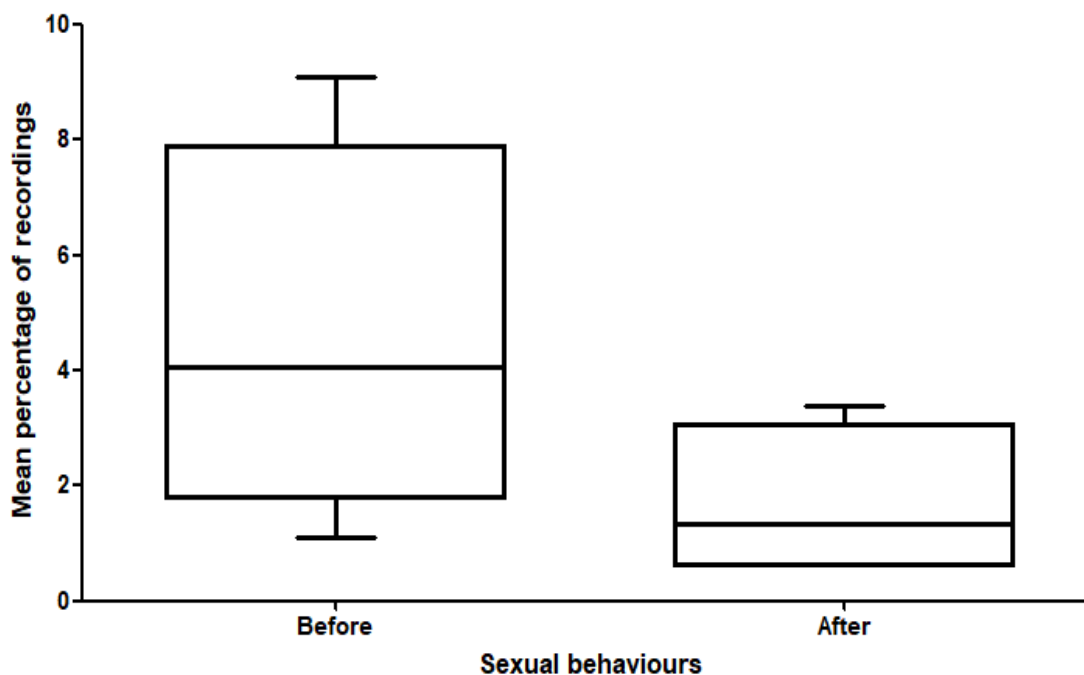
**Figura 3:** Comparação de frequência dos comportamentos agonísticos amostrados no grupo 2 antes do comportamento de alo-amamentação ocorrer e depois.

Os comportamentos sexuais apresentaram diferença significativa entre os grupos ( $\chi^2=77.43$ ,  $p<0.001$ ,  $N=20$ ,  $DF=4$ ), representando 12.79% do total de comportamentos para o grupo 1 e 4.38% para o grupo 2, sendo que para este grupo não foram registrados os comportamentos de monta, monta com penetração e fugindo da cópula (Figura 4). O grupo 1 apresentou uma maior expressão do comportamento de monta, enquanto o grupo 2 apresentou uma maior expressão do comportamento de corte (Figura 4).



**Figura 4:** Comparação de frequência de todos os comportamentos sexuais amostrados no grupo 1 e no grupo 2. mt - montando; tm - tenta montar; ct - corte; mq - monta com penetração; tf - fugindo da cópula; gy - comportamento homossexual.

Comportamentos homossexuais foram pouco exibidos, tanto no grupo 1 quanto no grupo 2 (Figura 4). Ao se analisar o comportamento homossexual no grupo 2, o comportamento de monta foi expresso por duas fêmeas, onde a fêmea VD montou a fêmea BA e vice-versa em três ocorrências. A alo-amamentação não afetou as frequências de exibição dos comportamentos sexuais ( $\chi^2=2.90$ ,  $p=0.25$ ,  $N=10$ ,  $DF=2$ ) (Figura 5).



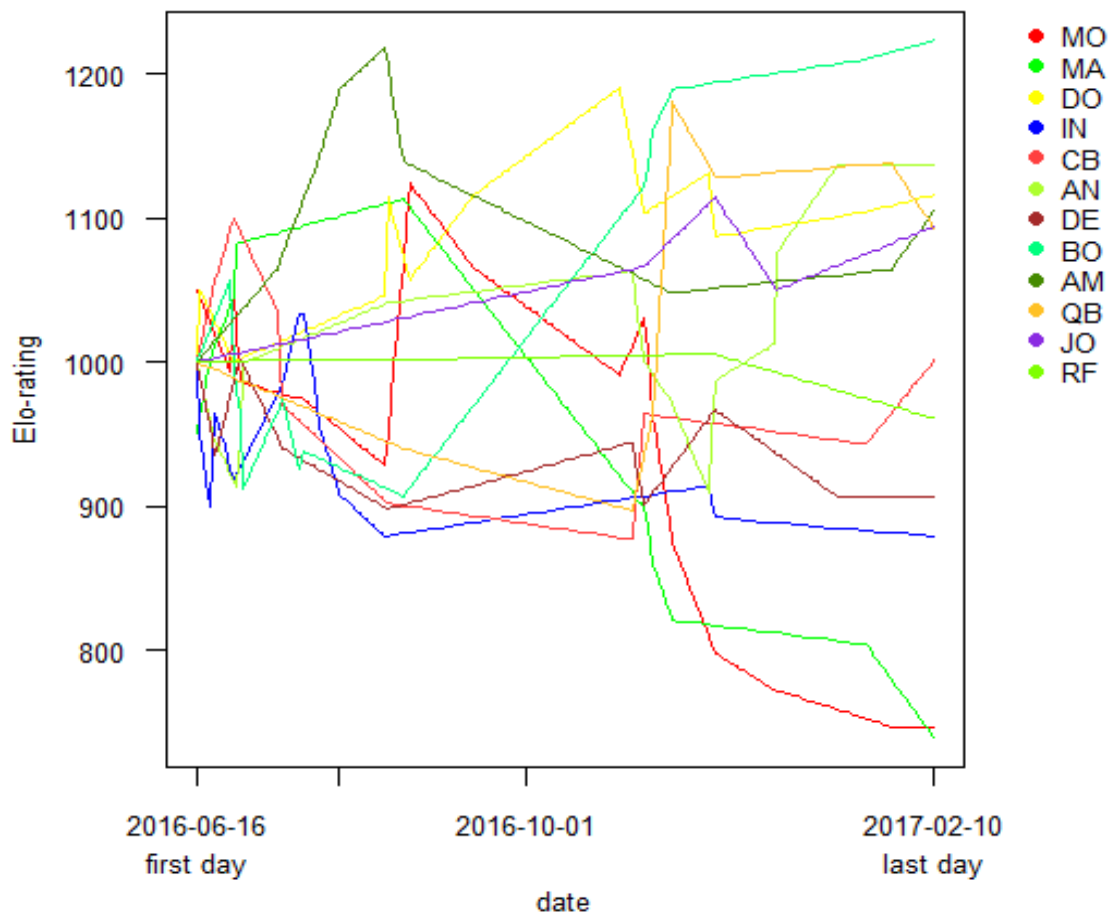
**Figura 5:** Comparação das frequências dos comportamentos sexuais amostrados no grupo 2 antes e depois da ocorrência da alo-amamentação.

#### Análises de dominância

##### Hierarquia e influência da alo-amamentação

Para o grupo 1 houve um total de 94 registros de interações agonísticas, entre 12 indivíduos amostrados para o *Elo-rating* e 18 indivíduos amostrados para o índice de De Vries. O índice de estabilidade da hierarquia foi de  $S = 0.987$  (Figura 6), indicando uma estrutura de hierarquia estável, enquanto o índice De Vries' foi de  $h' = 0.176$ , indicando uma hierarquia pouco linear, e com pouco declive ( $D_{ij} = 0.045$ ).





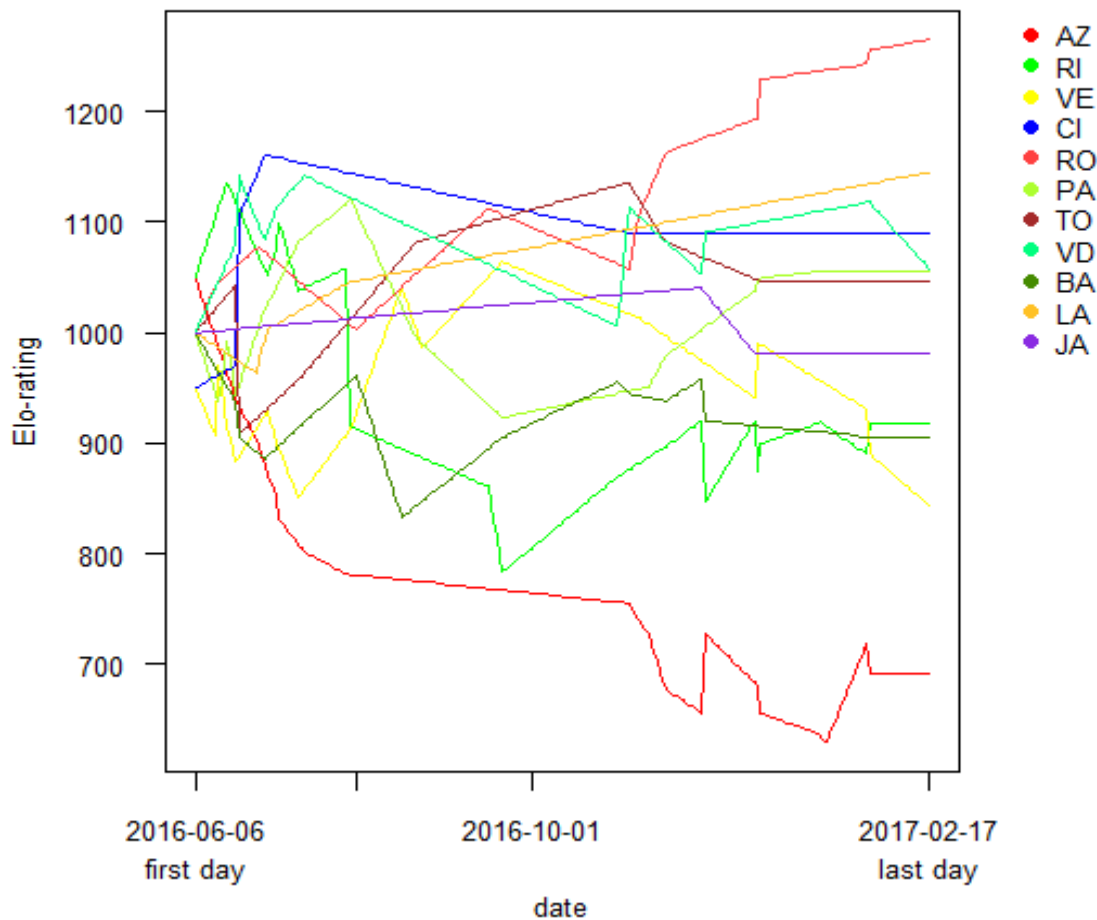
**Figura 6:** *Elo-rating* de 12 indivíduos do grupo 1 durante todo o período do estudo. Cada cor representa um indivíduo do grupo.

O filhote JO ocupou a quinta maior posição hierárquica, estando seis posições à frente de sua mãe MA, que ocupou a última posição hierárquica, tendo sido ele o primeiro filhote a nascer no recinto. Já o filhote RF ocupou a oitava maior posição e sua mãe DE ocupou a sétima (Tabela 6). Neste grupo, todas as maiores posições ao final do estudo foram ocupadas por fêmeas, com dois machos (IN e MO) ocupando as mais baixas posições.

**Tabela 6:** Posição no ranking dos indivíduos do grupo 1 baseado no *Elo-rating*.

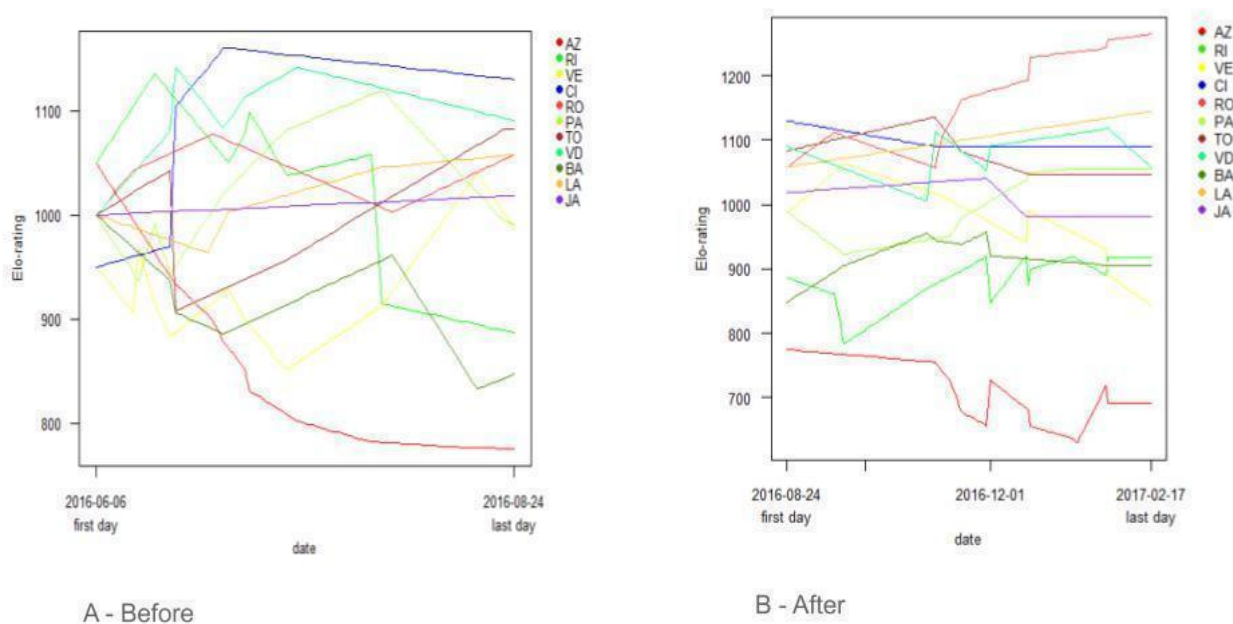
<b>Ranking</b>	<b>Ao final do estudo (elo score)</b>
1°	BO (1223)
2°	AN (1137)
3°	DO (1116)
4°	AM (1105)
5°	JO (1094)
6°	QB (1092)
7°	CB (1001)
8°	RF (961)
9°	DE (906)
10°	IN (879)
11°	MO (747)
12°	MA (739)

Já para o grupo 2 houve um total de 96 registros de interações agonísticas, entre 11 indivíduos amostrados para o *Elo-rating* e 22 indivíduos para o índice de De Vries. O índice de estabilidade da hierarquia no total foi de  $S = 0.9904$  (Figura 7), indicando uma hierarquia fortemente estável, enquanto o índice de De Vries foi de  $h' = 0.206$ , indicando uma hierarquia pouco linear e com pouco declive ( $D_{ij} = 0.180$ ).



**Figura 7:** *Elo-rating* de 11 indivíduos do grupo 2 durante todo o período do estudo. Cada cor representa um indivíduo do grupo.

Houve pequena variação na estabilidade da hierarquia com o advento do comportamento da alo-amamentação (antes  $S = 0.9831$ , depois  $S = 0.9931$ ) (Figura 8), com a hierarquia se tornando mais estável após a alo-amamentação. Ao comparar o antes e depois de ocorrer a alo-amamentação e as posições hierárquicas no grupo 2 (Figura 8), podemos perceber que antes o macho CI ocupava a maior posição. Porém, depois de ocorrer a alo-amamentação, as posições se modificaram, com as fêmeas passando a ocupar as primeiras patentes.



**Figura 8:** A - *Elo-rating* de 11 indivíduos do grupo 2 antes de ocorrer a alo-amamentação. B - *Elo-rating* de 11 indivíduos do grupo 2 depois de ocorrer a alo-amamentação.

No grupo 2 um macho (CI) ocupava a terceira maior posição, embora as mais altas ainda tenham sido ocupadas pelas fêmeas. O macho AZ ocupou a última posição, sendo que era continuamente perseguido pelo macho RI. O filhote JA, um dos primeiros filhotes a nascer neste grupo, ocupou a sétima posição hierárquica, duas posições abaixo de sua mãe PA, que ocupava a quinta posição (Tabela 7).

**Tabela 7:** Posição no ranking dos indivíduos do grupo 2 baseado no *Elo-rating*.

<b>Ranking</b>	<b>Antes alo-amamentação</b>	<b>Depois da alo-amamentação</b>
1º	CI (1161)	RO (1265)
2º	VD (1142)	LA (1145)
3º	TO (1082)	CI (1090)
4º	RO (1058)	VD (1058)
5º	LA (1046)	PA (1056)
6º	JA (1000)	TO (1047)
7º	PA (995)	JA (982)
8º	VE (986)	RI (917)
9º	RI (915)	BA (906)
10º	BA (833)	VE (843)
11º	AZ (782)	AZ (691)

As fêmeas que mais realizaram a alo-amamentação, comportamento ocorrido apenas no grupo 2, foram TO (35.14%), RO (21.62%), VD (21.62%), LA (13.51%) e PA (5.41%). Somente as fêmeas que praticaram a alo-amamentação ocuparam as posições hierárquicas mais altas. RO foi a fêmea que mais subiu na hierarquia, saindo da quarta posição para a primeira. A PA foi uma das fêmeas que obteve vantagens dos vínculos gerados na alo-amamentação, uma vez que ela subiu da

sétima posição para a quinta, e seus dois filhotes mais velhos foram amamentados por outras fêmeas de alta posição.

A fêmea VD, embora ocupasse uma posição alta e fosse uma das que mais amamentou o filhote de outras fêmeas, não possuía filhotes próprios. Sua ninhada morreu no primeiro dia e ela não teve outras durante o período do estudo.

As fêmeas que mais tiveram os filhotes amamentados foram a PA, RO e LA. O filhote da PA foi o mais amamentado (ST: 32.43%) e seu irmão de ninhada ficou em quarto lugar, junto com o filhote da fêmea TO e o filhote da fêmea LA (JA, MT e UR: 8.11% cada, respectivamente). O segundo mais amamentado foi o indivíduo BT (21.61%), filhote da fêmea RO. O terceiro mais amamentado foi o indivíduo PR (18.92%), filhote da fêmea LA.

#### Comportamento homossexual

Em relação ao comportamento homossexual, no grupo 1, o indivíduo que foi o autor da maior quantidade de registros foi a fêmea QB (33.3%) [Tabela 8], que ocupava a sexta posição hierárquica ao final do estudo, direcionado a duas fêmeas de alta patente AN e a DO, cada uma com 11.1% de registros do total de comportamentos, ocupando a segunda e terceira maior posição na hierarquia do grupo, respectivamente. Já a fêmea que mais recebeu comportamentos homossexuais foi a AN (27.78%), a segunda fêmea de maior patente do grupo. A fêmea de mais alta posição, a BO, não foi autora, somente receptora de comportamentos homossexuais oriundos da fêmea QB.

**Tabela 8:** Classificação dos catetos do grupo 1, com base nos escores de Elo-rating (valores entre colchetes), antes e depois do comportamento homossexual.

<b>Ranking</b>	<b>Antes do Comportamento Homossexual</b>	<b>Depois do comportamento Homossexual</b>
1°	CB (1100)	BO (1223)
2°	MA (1082)	AN (1137)
3°	DE (1002)	DO (1116)
4°	DO (1000)	AM (1105)
5°	AM (1000)	JO (1094)
6°	QB (1000)	QB (1092)
7°	JO (1000)	CB (1001)
8°	RF (1000)	RF (961)
9°	AN (999)	DE (906)
10°	MO (986)	IN (879)
11°	IN (919)	MO (747)
12°	BO (912)	MA (739)

A fêmea QB envolveu-se em corte com as três primeiras fêmeas da hierarquia (BO, AN e AM), além de ter sido a única a ser montada, no caso pela fêmea AM, quarta na hierarquia. A primeira fêmea a ser autora de comportamento homossexual foi a QB, direcionado a fêmea BO, ocorrido no dia 07 de julho de 2016, e ela manteve sua sexta posição na hierarquia desde então. A fêmea BO ocupava neste momento a última posição da hierarquia e a AN, outra fêmea a ser beneficiada pelas relações

com a QB, ocupava a nona posição. Neste momento, 07 de julho de 2016, o topo da hierarquia não era ocupado por uma fêmea, mas sim pelo macho CB.

O grupo 2 apresentou um panorama semelhante ao grupo 1 em relação ao comportamento homossexual. Duas fêmeas foram autoras da maior parte dos registros de comportamento homossexual, ambas com 28.57% (fêmeas PA e BA). Porém ambas ocupavam posições sociais distintas. PA interagiu igualmente com as fêmeas RO, VD, LA e BA (7.14%), sendo a PA a primeira a exibir o comportamento homossexual, bem no início do estudo, dia 21 de junho de 2016. Neste momento, a fêmea VD ocupava o topo da hierarquia, com os machos RI e CL em segundo e terceiro lugares, a RO na quarta posição, LA na quinta e a PA na sétima. A fêmea BA interagiu somente com a VD (que sempre ocupou uma posição alta) e sua posição se alterou da décima para a nona na hierarquia do grupo.

No grupo 2, os únicos registros de monta foram homossexuais, sendo três registros ocorridos no dia 31 de outubro de 2016, envolvendo as fêmeas VD e BA. Primeiro a VD montou a BA, e depois a BA montou a VD duas vezes. Neste dia, a VD ocupava a sexta posição e a BA a oitava. A outra tentativa de monta ocorreu entre a fêmea RO e a TO, no dia 01 de agosto de 2016. Neste momento, a RO ocupava a quinta posição na hierarquia e a TO a oitava. A monta ou tentativa de monta ocorreu entre indivíduos de posições não muito distantes entre si.

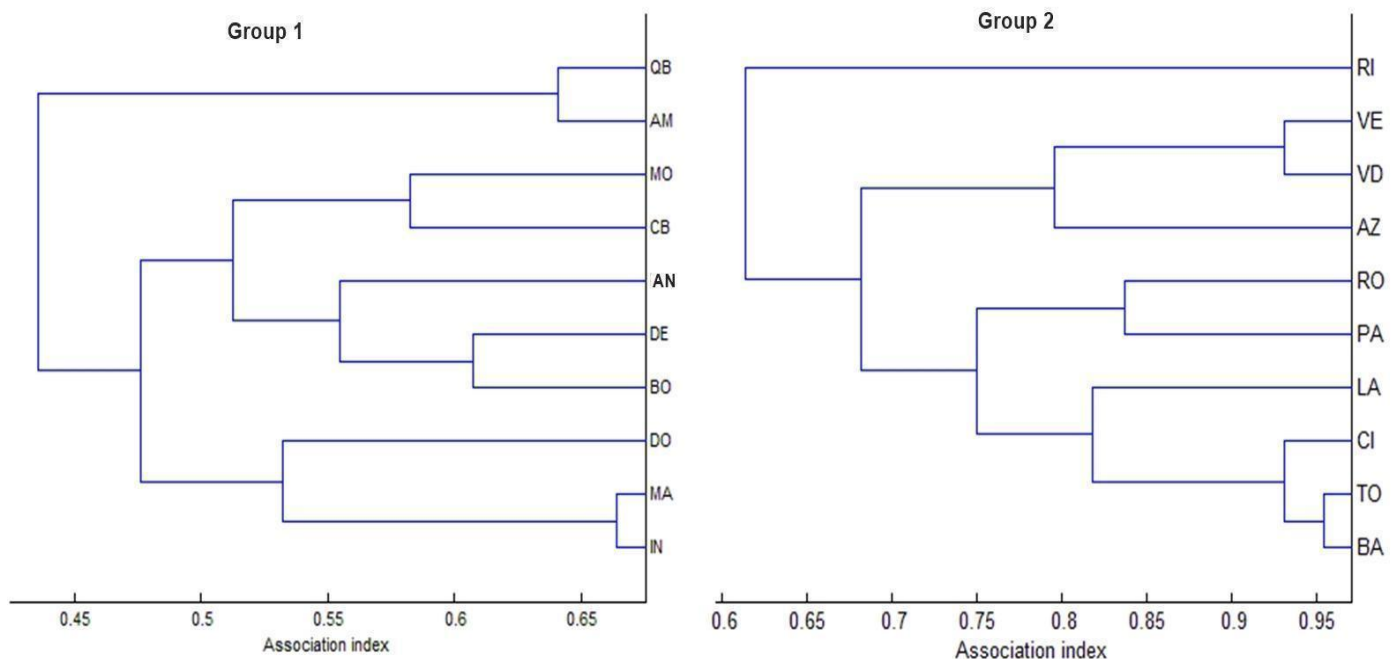
No dia 24 de agosto houve três registros de corte homossexual entre os machos do grupo 2, com AZ cortejando o RI e o RI cortejando o CI, que no momento ocupava o primeiro lugar na hierarquia, com o RI ocupando o nono lugar e o AZ o décimo primeiro.

A fêmea VD, que foi uma das que mais amamentou os filhotes alheios, também foi a maior receptora de comportamentos homossexuais, enquanto a maior autora de comportamentos homossexuais (a fêmea PA) foi a fêmea que teve seus filhotes mais amamentados por outras fêmeas; seus filhotes juntos somaram 40.54% dos registros de alo-amamentação.



## Associação

O grupo 1 possuiu menor vínculo entre si, gerando um dendograma de baixa associação entre os indivíduos, com um índice cofenético de 0.762. Os indivíduos mais fortemente associados foram MA e IN, com um índice de associação pouco acima de 0.65, e a mais fraca associação do grupo 1 foi das fêmeas QB e AM com todo o restante dos indivíduos, com um valor abaixo de 0.45. O grupo 2 apresentou um índice cofenético de 0.97, e os membros do grupo estavam mais associados entre si. Os indivíduos TO e BA foram os mais associados, com índice de 0.95, enquanto o indivíduo RI foi o menos associado com o restante do grupo, com índice de associação de 0.6 (Figura 9). Mesmo a ligação mais fraca do grupo 2 ainda é mais forte que a maioria das que ocorreram no grupo 1.



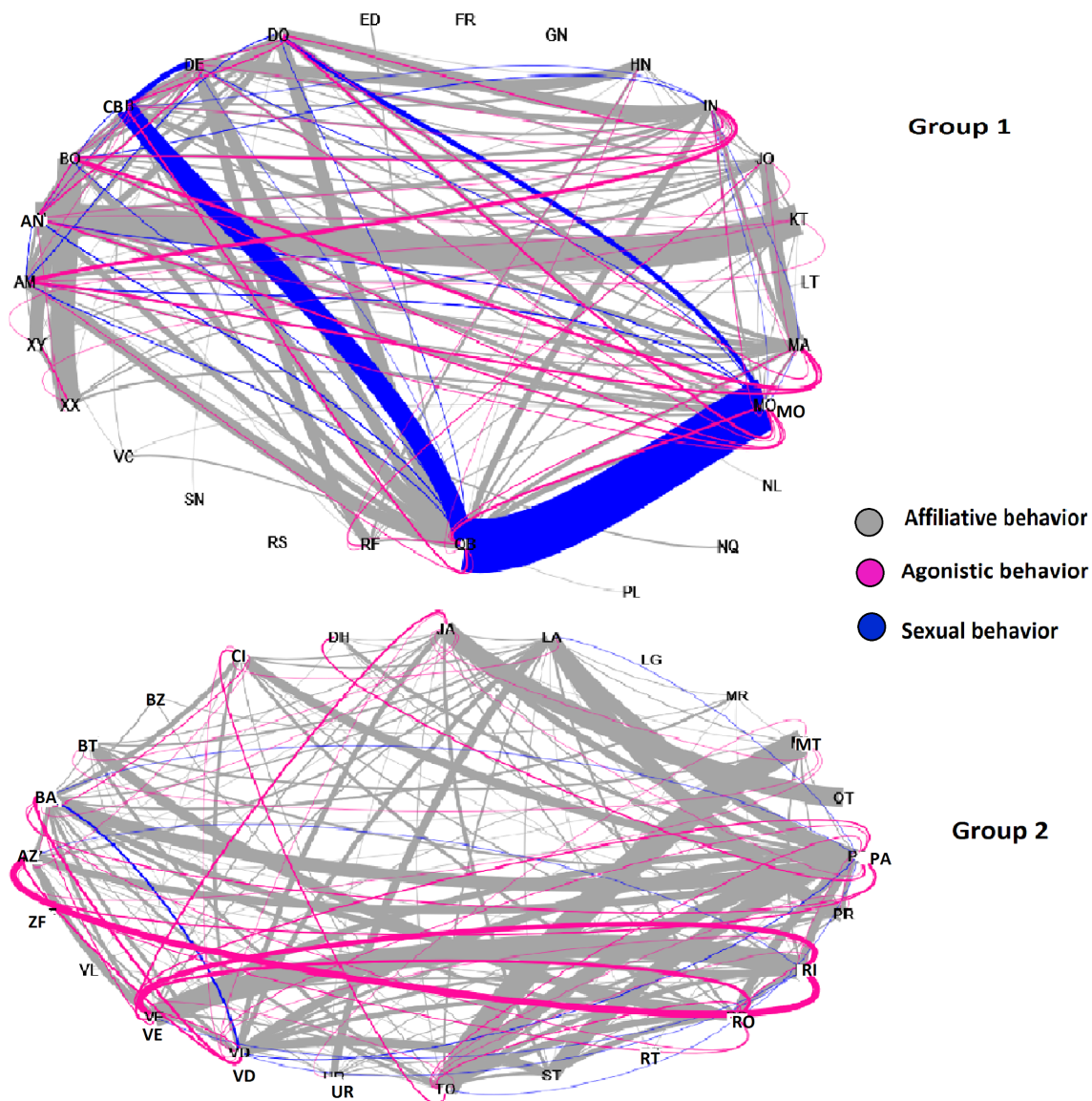
**Figura 9:** Cluster representando a associação entre os indivíduos de cada grupo amostrado, quanto maior o índice de associação maior a associação entre os indivíduos.

As fêmeas mais altas na hierarquia no grupo 1 não estavam fortemente associadas entre si; suas associações, além de fracas, as conectavam a fêmeas de baixa

posição. Em contraponto, no grupo 2 as fêmeas RO, LA, PA e TO, que ocupavam os mais altos postos nos rankings do grupo 2, estavam fortemente associadas, e o macho CI, o único macho de hierarquia alta ao final do estudo (3º posição), estava mais associado às fêmeas de alta patente do grupo se comparado aos outros dois machos. Machos de ambos os grupos não possuíam alta associação com fêmeas de posições mais altas.

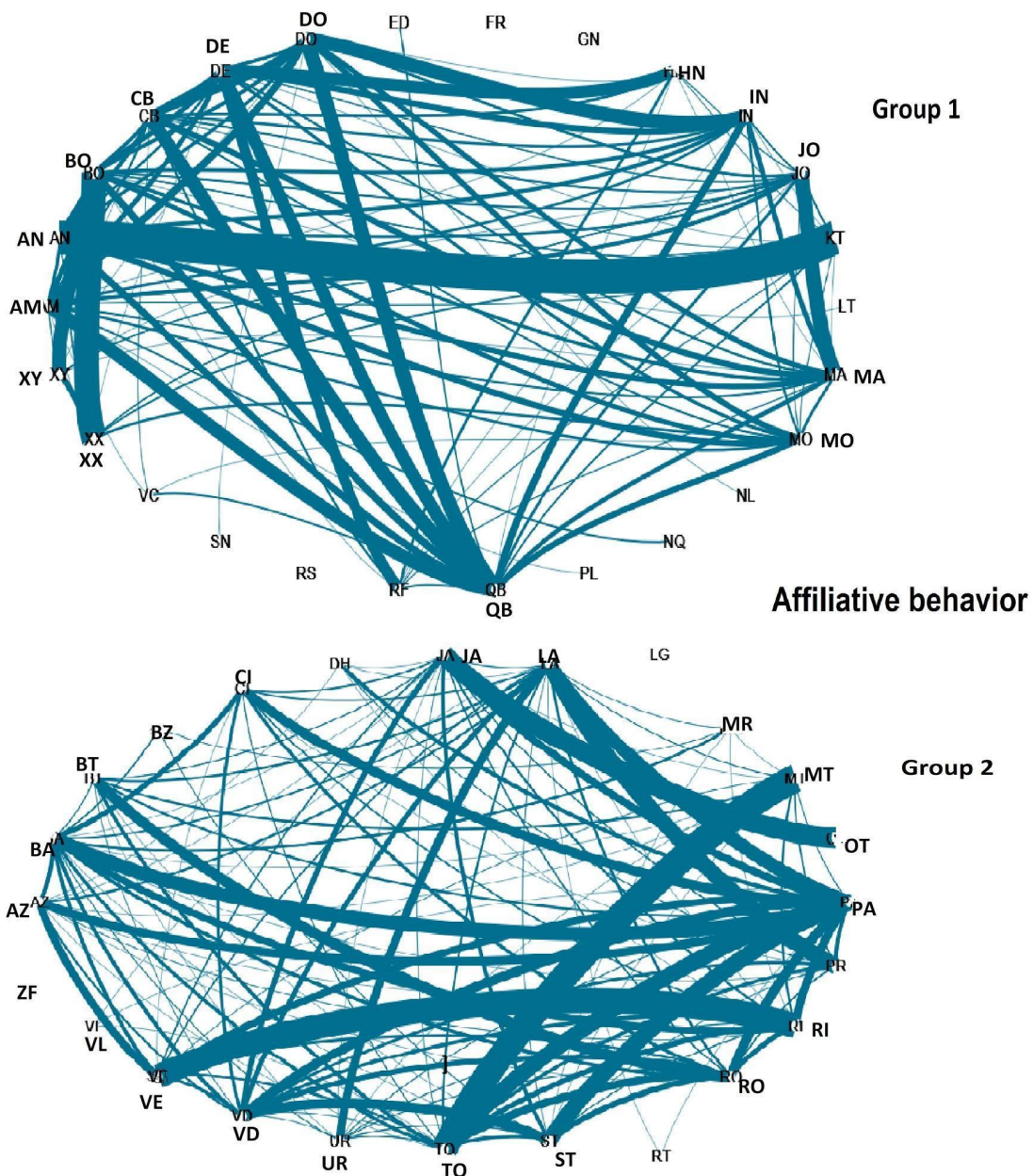
### Interação

O sociograma de interação de todos os comportamentos do grupo 1 demonstra uma rede com menor número de linhas, indicando menor conexões entre os indivíduos, formando uma rede menos complexa (Figura 10). No grupo 2 os indivíduos estão mais conectados, produzindo um sociograma com um maior número de linhas, formando uma rede mais complexa (Figura 10). A grossura das linhas demonstra mais interações entre os indivíduos, com maiores interações formando linhas mais grossas. Assim, o número de interações afiliativas (linhas cinzas) entre os indivíduos do grupo 2 foi maior do que as do grupo 1, bem como a de interações agonísticas (linhas rosas) (Figura 10). Já as interações sexuais (linhas azuis) foram maiores para o grupo 1 se comparadas ao grupo 2 (Figura 10).



**Figura 10:** Sociograma de interação de todos os comportamentos amostrados para ambos os grupos, evidenciando a rede social, sua complexidade e sua taxa de interação. Quanto mais grossas as linhas, maior a quantidade de interações entre os indivíduos.

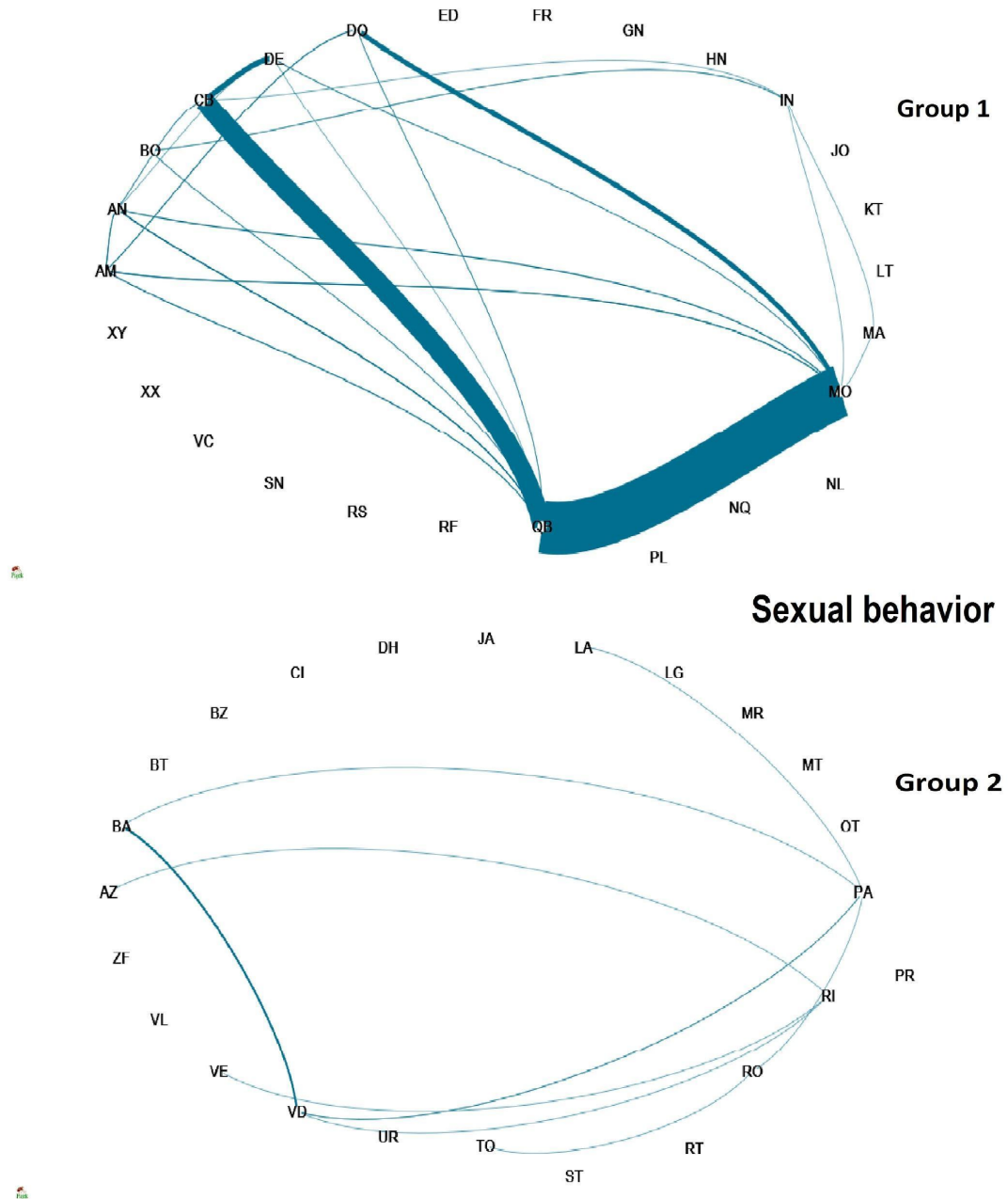
Avaliando-se apenas os comportamentos afiliativos, no grupo 1, os filhotes (JO, XX, XY, ED, VL, HN, RF, NL, SN, PL, NQ, KT, FR, GN, LT, RS) interagiram pouco com o resto do bando, havendo menos ligações com o resto do grupo, enquanto no grupo 2, os filhotes (JA, ST, VR, PR, LG, BT, MT, VL, RT, DH, MR, BZ, ZF, OT, LG) interagiram mais, aumentando a complexidade da rede (Figura 11).



**Figura 11:** Sociograma de interação dos comportamentos afiliativos amostrados para ambos os grupos, evidenciando a rede social afiliativa, sua complexidade e sua taxa de interação. Quanto mais grossas as linhas, maior a quantidade de interações.

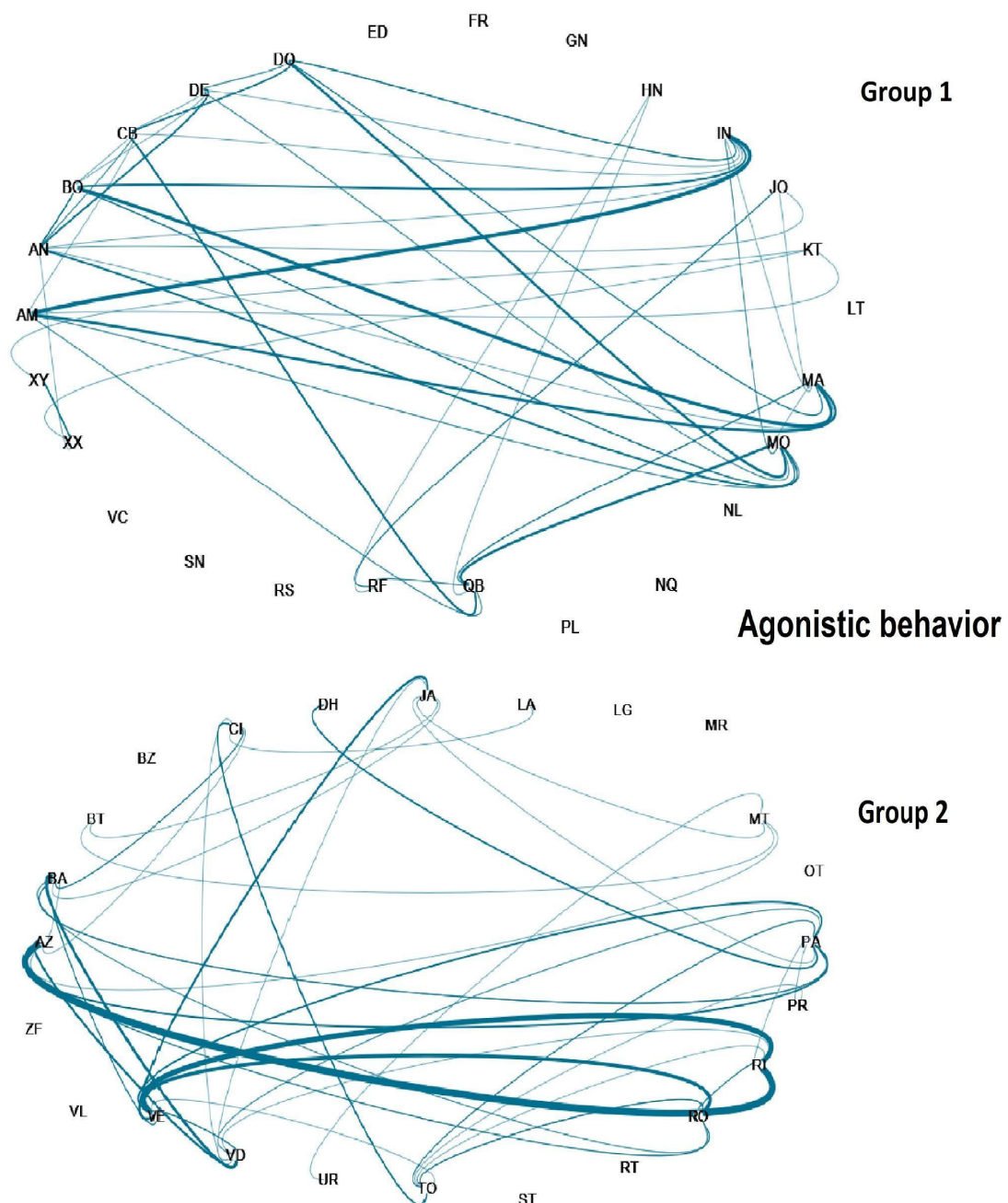
Quanto aos comportamentos sexuais, o grupo 1 apresentou maior complexidade em sua rede, possuindo maior número de conexões e intensidade se comparada ao grupo 2 (Figura 12). No grupo 2 o filhote UR fez comportamentos de corte para

adultos, enquanto no grupo 1, os filhotes JO, XX, XY, ED, VL, HN, RF, NL, SN, PL, NQ, KT, FR, GN, LT, RS não exibiram comportamentos sexuais (Figura 12).



**Figura 12:** Sociograma de interação dos comportamentos sexuais amostrados para ambos os grupos, evidenciando a rede social sexual, sua complexidade e sua taxa de interação. Quanto mais altos os valores, maior a quantidade de interações.

Em relação a rede de comportamentos agonísticos, o grupo 1 apresentou uma menor complexidade, com interações mais distribuídas entre os indivíduos, porém de menor intensidade. Os filhotes estavam mais incluídos dentro da rede, especialmente os filhotes JO e RF, que possuíam os maiores *Elo-ratings* (Figura 13). Já no grupo 2, a rede agonística se concentrou nos adultos, possui maior intensidade de interação entre os adultos e pouca interação com os filhotes, o que explica porque somente o filhote JA apresentou valor de *Elo-rating* (Figura 13).



**Figura 13:** Sociograma de interação dos comportamentos agonísticos amostrados para ambos os grupos, evidenciando a rede social agonística, sua complexidade e sua taxa de interação. Quanto mais altos os valores, maior a quantidade de interações.

## DISCUSSÃO

A alo-amamentação e o comportamento homossexual em catetos influenciaram em parte a rede social e a estabilidade do grupo. A alo-amamentação em catetos aumentou as conexões dentro das redes sociais, diminuindo a frequência de comportamentos agonísticos, assegurando maior estabilidade social dentro do grupo. O comportamento homossexual em catetos foi expresso como uma estratégia de reforço de vínculos, promovendo um aumento da posição hierárquica do indivíduo. O comportamento homossexual em conjunto com a alo-amamentação aumentou a complexidade das interações das fêmeas, refletindo em uma maior associação entre as fêmeas, aumento de ranking individual e benefícios de cuidados parentais a seus filhotes.

Nosso estudo aborda o comportamento de alo-amamentação e o comportamento homossexual sob a ótica de serem uma forma de negociação, tal como proposto por Noë (1991), na qual negociações seriam trocas comportamentais a fim de colaborar e formar parcerias, gerando uma certa divisão de pagamentos. Este posicionamento está de acordo com a teoria de mercado biológico, que diz que os organismos fazem parte de uma rede de trocas, onde sempre existe um bem/produto/serviço que pode ser ofertado e um possível comprador (NOË & HAMMERSTEIN, 1994). Essa interação de quem oferta e quem compra é regulada como no mercado econômico, com a lei da oferta/demanda regulando como as trocas irão ocorrer de acordo com essa dinâmica de mercado.

Engelhardt (2015) usou a teoria do mercado biológico para explicar o fenômeno da alo-amamentação em renas (*Rangifer tarundus*), na qual o leite seria a moeda de troca negociável. Porém, o autor não encontrou relação entre a alo-amamentação e a classificação social das fêmeas. Nosso estudo, contudo, aponta para essa

relação, já que a alo-amamentação agiu como uma moeda de obtenção de benefícios sociais, onde somente as fêmeas que praticaram a alo-amamentação ocuparam o topo da hierarquia.

Noë (1991) sugere que para que ocorra a troca/venda no sistema de mercado, é necessário que quem oferte conheça bem quem compre, de modo a maximizar seu retorno. Esse conhecimento é importante, pois tal como no mercado econômico, no mercado biológico, aquele que oferta um serviço/produto precisa entender as necessidades e demandas do comprador. Para que isso seja possível, a comunicação é essencial. Em nosso estudo, os comportamentos mais amostrados foram o de cheirar e de coçar a glândula, comportamentos exibidos para reconhecimento de indivíduos, onde informações sobre a identidade, saúde, estado reprodutivo e o temperamento do indivíduo são obtidas (BYERS & BEKOFF, 1981). No grupo 2, esses comportamentos foram mais expressivos que no grupo 1, e somente o grupo 2 exibiu o comportamento de alo-amamentação. Se tratarmos a alo-amamentação como a moeda de troca dentro da rede social das fêmeas, logo a maior expressividade de comportamentos de reconhecimento corrobora o proposto por Noë (1991).

Um exemplo dessa proposição é o estudo comparativo entre hienas e leões desenvolvido por Pussey (1994). No estudo, as leões destinaram cerca de 30% de seu leite a não-filhotes, enquanto as hienas não amamentaram filhotes alheios. Vale ressaltar a diferença comportamental das espécies, as leões lambem os filhotes frequentemente, enquanto as hienas não. Dentre os vários fatores que levaram à ausência da alo-amamentação pelas hienas, uma das possíveis causas pode se relacionar a falta de interação social e reconhecimento de outros filhotes que não os seus.

Os catetos possuem uma glândula de cheiro que emite um odor característico, usado para diversas funções, incluindo demarcação de território, reconhecimento individual, bem como a manutenção de proximidade do grupo, permitindo que os indivíduos fiquem juntos e estabeleçam uma hierarquia estável (SCHWEINSBURG, 1972; BYERS & BEKOFF, 1981).



Por meio da comunicação (química, visual, sonora etc.), os indivíduos podem reunir conhecimentos sobre as intenções envolvidas na interação (SNIJDERS & NAGUIB, 2017). Os catetos possuem uma glândula olfativa que emite um odor característico, utilizado para diversas funções, incluindo marcação de território, reconhecimento individual e de grupo (SCHWEINSBURG, 1972; BYERS & BEKOFF, 1981; MEDRI & MOURÃO, 2016). Essa característica da espécie está de acordo com os preceitos fundamentais para o estabelecimento de uma rede de cooperação (AXELROD & HAMILTON, 1981; JOHNSON & COLARELLI, 2019; COVAS & DOUTRELANT, 2019; SCHÜLKE et al., 2020). Os autores enfatizam que a capacidade de discriminar os indivíduos, de forma que não seja necessário tratar a todos da mesma forma, é vital para que um indivíduo coopere com o outro. Dessa forma, o indivíduo pode decidir se deseja compartilhar a recompensa da cooperação ou aplicar uma punição ao indivíduo que desistir.

Os catetos são identificados como uma espécie altamente social, na qual mecanismos evolutivos de cooperação teriam surgido (BYERS & BEKOFF, 1981). Fatores sociais podem facilitar a cooperação (MCAULIFFE & THORNTON, 2018), eles desempenham um papel importante na dinâmica social e, particularmente, a alo-amamentação e os comportamentos sexuais influenciam como os indivíduos interagem uns com os outros (SCHÜLKE et al., 2020). Uma vez que os comportamentos de alo-amamentação e homossexuais são comumente afiliativos, eles tendem a reforçar a relação entre os indivíduos e normalmente são mais exibidos do que os comportamentos agonísticos (SOWLS, 1974; BYERS & BEKOFF, 1981; BISSONETTE, 1982; CORREA et al., 2013; GRUETER & STOINSKI, 2016; SCHÜLKE et al., 2020). Nossos resultados corroboram a prevalência de comportamentos afiliativos sobre os agonísticos.

No presente estudo encontramos que nos grupos estudados de catetos, a sociedade se estruturou de modo pouco linear (grupo 1:  $h' = 0.176$ ; grupo 2:  $h' = 0.206$ ), sendo imprevisíveis os resultados dos confrontos, dado que as hierarquias foram pouco íngremes (grupo 1  $D_{ij} = 0.045$ ; grupo 2  $D_{ij} = 0.180$ ). Neste cenário, a formação de coligações entre os indivíduos facilita a ascensão social e aperfeiçoa as habilidades sociais do indivíduo.

Em nosso estudo, embora os catetos apresentem hierarquia pouco íngreme, ela é estável (grupo 1:  $S = 0.987$ ; grupo 2:  $S = 0.9904$ ), com variação dos membros no topo da hierarquia, que ao final do estudo eram ocupadas por fêmeas. MacCormick et al. (2012), em seu estudo com babuínos oliva, ressalta que em uma hierarquia de dominância estável, a competição é menos registrada e, portanto, a possibilidade de investir no cuidado parental é maior.

Caso a dominância dos grupos avaliados no presente estudo fosse do tipo nepotista, na qual os indivíduos herdaram patentes próximas às de seus parentes, uma vez que há a formação de coligações de parentes em encontros agonísticos (LANGERGRABER, 2012), a posição dos filhotes seria adjacente a de sua mãe. Porém, no grupo 1 o filhote JO ocupa a quinta posição da hierarquia e sua mãe a última posição, décima segunda, existindo um grande distanciamento da progenitora. Contudo, também no grupo 1, o filhote RF ficou na oitava posição e sua mãe, na nona. O esperado seria se posicionar abaixo da posição de suas mães, como foi o caso no grupo 2, em que o filhote JA, ocupa a sétima posição, enquanto sua mãe, PA, a quinta. Esta posição hierárquica elevada de indivíduos jovens foi apontada por Schweinsburg (1972), que constatou a tendência de machos jovens a serem mais agressivos e ocuparem posições sociais maiores.

Apesar do descrito acima, também não podemos afirmar que a hierarquia de dominância encontrada seja do tipo baseada unicamente na habilidade competitiva individual, aos quais os fatores a influenciar o ranque do indivíduo são a idade, tamanho corporal e força física (LEA et al., 2014). Não houve adequação nem a um, nem a outro sistema, mas sim um meio termo, um *continuum* entre os dois extremos, tal como aponta Lea et al. (2014). Isto se deve ao fato de que a posição hierárquica em ambos os grupos foi afetada pela troca de interação, especialmente a de cunho homossexual, permitindo a ascensão social de fêmeas de menor patente.

No presente estudo, os grupos tinham acesso sem restrições à alimentação, sem nenhuma distinção alimentar, em recintos de mesmo tamanho, com mesmo número de adultos e proporções entre machos e fêmeas, oriundos do mesmo grande recinto, em que se reproduzem há mais de dois anos sem a inserção de novos

indivíduos. Neste cenário seria de se esperar que as frequências de exibição de comportamentos afiliativos, agonísticos e sexuais fossem semelhantes. Contudo, encontramos diferenças significativas para todos estes comportamentos entre os dois grupos.

A maior diferença entre os grupos foi o surgimento do comportamento de alo-amamentação somente no grupo 2. Seguindo a hipótese de que maior oferta de recursos alimentares permitiria a expressão do comportamento de alo-amamentação, seria de se esperar que o comportamento se manifestasse em ambos os grupos, porém somente um dos grupos apresentou o comportamento. Este cenário permite investigar os efeitos sociais envolvidos por detrás da alo-amamentação.

A alo-amamentação diminuiu significativamente a exibição de comportamentos agonísticos, ao diminuir os conflitos dentro do grupo, também permitiu a formação de uma rede social afiliativa mais complexa e abrangente, conectando mais as fêmeas umas às outras e integrando os filhotes ao grupo. Tal resultado corrobora Olléová (2012), que em seu estudo comparativo com três espécies de zebras, conclui que a forma como a sociedade feminina se estrutura afeta a ocorrência da alo-amamentação.

Fomos capazes de investigar os efeitos da estabilidade social associada a alo-amamentação, tal como sugerido por Zapata (2009). Em uma hierarquia estável, tal comportamento, além de beneficiar os filhotes, beneficiou as fêmeas, ao fortalecer os vínculos e lhes permitirem ascensão social, que também foi vinculada ao comportamento homossexual.

O comportamento homossexual foi utilizado no grupo 2 como uma forma de manejo social. A fêmea PA, para favorecer seus filhotes, foi a maior executora de comportamentos homossexuais, subindo em sua posição hierárquica no decorrer do estudo. Mas outras fêmeas desfrutaram desta boa posição da PA, como a fêmea RO que passou a interagir com ela, tanto por meio da alo-amamentação quanto pelo comportamento homossexual, lhe facilitando uma ascensão da quinta para a primeira posição. Os comportamentos de alo-amamentação e homossexual se

alinham em nosso estudo, uma vez que a fêmea que foi a maior autora de alo-amamentação também foi a maior receptora de comportamentos homossexuais. A relação entre a lactação das fêmeas e o comportamento homossexual foi importante no presente estudo, assim como no estudo de Grueter & Stoinsk (2016) sobre o comportamento homossexual de fêmeas de gorilas da montanha (*Gorilla beringei*), onde a maioria dos registros de comportamento homossexual envolveu fêmeas grávidas e lactantes.

Apesar do grupo 1 não ter exibido o comportamento de alo-amamentação, ele exibiu o comportamento homossexual, inclusive em maior proporção se comparado ao grupo 2. Assim como no grupo 2, no grupo 1 o comportamento homossexual permitiu ascensão social e estabelecimentos de vínculos entre os indivíduos. Bailey & Zuk (2009), em sua revisão sobre a evolução do comportamento sexual entre indivíduos do mesmo sexo, também apontam o comportamento homossexual como uma estratégia de criação cooperativa e facilitador do vínculo social.

Nosso resultado não corrobora a hipótese de que o comportamento homossexual seria exibido como forma de dominação social e manutenção hierárquica, na qual os dominantes são os executores desse comportamento. No presente estudo, tal comportamento foi mais exibido por indivíduos de posições baixas na hierarquia e direcionados aos indivíduos mais altos na hierarquia. Esse resultado apoia a hipótese de que o comportamento homossexual é utilizado como estratégia de ascensão social, uma vez que os indivíduos que o utilizaram subiram no rank social. Tal hipótese está de acordo com a teoria de Cheney (1977), que diz que os indivíduos tendem a formar alianças com os membros de mais alto nível disponível, pois se a aliança se tornar recíproca o apoio ocorrerá na resolução de interações agressivas, permitirá maiores cuidados, brincadeiras e outros tipos de interações afiliativas.

Embora a maioria das fêmeas envolvidas na amamentação cooperativa tenham subido na hierarquia, duas fêmeas caíram, TO e VD. Mas é possível explicar o porquê dessa queda com base em suas conexões sociais dentro do grupo. A fêmea TO caiu na hierarquia e foi a fêmea que mais recebeu comportamentos agonísticos, especialmente da fêmea RO. Além disso, a fêmea TO estava fortemente associada

à fêmea BA, a fêmea ao qual ela mais dirigiu comportamentos afiliativos, e a BA ocupava uma das posições hierárquicas mais baixas durante o estudo. A TO também dedicou a maior parte de suas interações afiliativas a filhotes e não a fêmeas adultas (exceto a fêmea BA).

Para a fêmea VD, que não teve filhotes vivos durante o estudo, a expressão de alo-amamentação não foi suficiente para elevar sua posição na hierarquia do grupo. Esta fêmea expressou mais interações afiliativas com filhotes e com a fêmea BA. Ela também foi uma das fêmeas que mais recebeu agressões de RO e LA. Essas particularidades podem ser responsáveis por sua queda na hierarquia.

Nossos resultados estão de acordo com a teoria cooperativa dos jogos de Maynard Smith (1982). A teoria cooperativa dos jogos traz a ideia de que os animais cooperam na criação do maior número de filhotes, visto que são frutos de investimentos comuns. Desta cooperação, diversas organizações sociais podem emergir, de acordo com o modo como as relações se desenvolvem e os inúmeros contextos ecológicos (ROUGHGARDEN et al., 2006).

Em grupos sociais reprodutivos, os indivíduos negociam benefícios ecológicos a fim de maximizar a criação de filhotes. Roughgarden et al. (2006) define que um sistema social necessita de diversas características que irão permitir seu estabelecimento, divididas em: facilitadoras de cooperação (*grooming*, sexo entre indivíduos do mesmo sexo e outras intimidades físicas); características físicas de grande valor (a cauda do pavão, por exemplo), que irão permitir negociar coalizões e controle de recursos. Dessas características, nosso estudo avaliou os comportamentos afiliativos de proximidade, como cheirar, lambe, assim como o comportamento homossexual e a alo-amamentação.

Nossos resultados corroboram Roughgarden et al. (2006), que diz que diversos comportamentos animais de intimidade física, tais como viajar, dormir junto, *grooming*, e a sexualidade entre indivíduos do mesmo sexo e entre os sexos podem vir a resultar em comportamentos coordenados. Os autores elencam uma hipótese de que a cooperação animal emerge de sentimentos de amizade entre os indivíduos que levam a uma união animal. Tal hipótese é perceptível em nosso estudo ao

veremos que o grupo que expressa a alo-amamentação e o comportamento homossexual possui maior associação entre si, ou seja, permanecem mais tempo juntos, além de expressarem mais comportamentos afiliativos e manifestarem uma rede social afiliativa mais complexa, indicando maior afinidade entre os indivíduos.

As interações maiores entre as fêmeas de nosso estudo e sua ascensão social acima dos machos se encontra em conformidade com o estudo de Furuichi (2011). Em seu estudo comparativo entre bonobos (*Pan paniscus*) e chimpanzés (*Pan troglodytes*), o autor concluiu que as fêmeas de bonobos se estruturam em associações sociais próximas, defendendo cooperativamente seu alto *status* social contra os machos. O autor também conclui que a alta hierarquia das fêmeas e sua iniciativa em comportamentos sociais e sexuais contribui para formar uma sociedade mais coesa e pacífica nos bonobos. A coesão dos grupos de catetos estudados também aumentou, uma vez que a alo-amamentação, aliada aos comportamentos homossexuais, reduziu significativamente os comportamentos agonísticos dentro do grupo, corroborando Furuichi (2011).

Apesar de apresentar mais comportamentos sexuais, o grupo 1 possuía menos vínculos sociais do que os estabelecidos no grupo 2. Isso é perceptível na estabilidade da hierarquia, que é menor no grupo 1, além do fato dos filhotes estarem menos integrados ao grupo na rede social, refletindo em uma rede menos complexa e com menor expressão de comportamentos agonísticos. Frequentes interações agonísticas podem afetar os níveis de progesterona das fêmeas, o que pode afetar a expressão de seu ciclo estral (GOODWIN et al., 1998). No grupo 2 houve um número mais expressivo de comportamentos agonísticos que podem estar afetando o status hormonal das fêmeas subalternas, as levando a uma menor quantidade de exibição de comportamentos sexuais.

Concluimos que em catetos, o comportamento homossexual age como uma forma de reforço de vínculos e um facilitador de ascensão social. A alo-amamentação reduz a expressão de comportamentos agonísticos, aumenta a estabilidade da hierarquia e em conjunto com o comportamento homossexual facilita a associação dos indivíduos e formação de coalizões de apoio. Ambos os comportamentos agem

como moedas de negociação para obtenção de vantagens sociais, de acordo com a teoria de mercado biológico e a teoria cooperativa dos jogos.

## REFERÊNCIAS

- ACOSTA, L.E., Garbino, G.S.T., Gasparini, G.M., Dutra, R.P. (2020). Unraveling the nomenclatural puzzle of the collared and White-lipped peccaries (Mammalia, Cetartiodactyla, Tayassuidae). *Zootaxa*, 4851 (1): 60-80. Doi: 10.11646/zootaxa.4851.1.2
- ALBERS, C.H., de VRIES, H. (2001). *Elo-rating* as a tool in the sequential estimation of dominance strengths. *Anim. Behav.* 61 (2), 489–495, <http://dx.doi.org/10.1006/anbe.2000.1571>
- AXELROD, Robert; HAMILTON, William D. (1981) The evolution of cooperation. **science**, v. 211, n. 4489, p. 1390-1396.
- BAGEMIHL, B. (1999) Biological Exuberance: Animal Homosexuality and Natural Diversity. New York: St. Martin's.
- BAILEY, N. W., & ZUK, M. (2009). Same-sex sexual behavior and evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, 24(8), 439-446.
- BAYLY, K. L., C. S. EVANS and A. TAYLOR. (2006). Measuring social structure: a comparison of eight dominance indices. *Behavioural Processes* 73:1-12.
- BERGER, T., MAHONE, J. P., SVOBODA, G. S., METZ, K. W., & CLEGG, E. D. (1980). *Sexual Maturation of Boars and Growth of Swine Exposed to Extended Photoperiod during Decreasing Natural Photoperiod. Journal of Animal Science*, 51(3), 672–678. doi:10.2527/jas1980.513672x
- BIONDO, Cibele; BUSSAB, Vera Silvia Raad (2004). Amamentação da prole e amamentação cooperativa em catetos (*Tayassu tajacu*): uma análise exploratória. *Revista de Etologia*, v. 6, n. 1, p. 17-24.
- BIONDO, C. (2006). *Estrutura social e alo-amamentação de catetos (Tayassu tajacu) em cativeiro*. Doctoral Thesis, Instituto de Psicologia, University of São

Paulo, São Paulo. doi:10.11606/T.47.2006.tde-09092006-115001. Retrieved 2019-05-19, from [www.teses.usp.br](http://www.teses.usp.br)

BISSONETTE, J. A. (1982). Ecology and social behavior of the collared peccary in Big Bend National Park. Scient. Mono. Series 16. U.S. Nat. Park Serv., Washington, D.C.

BONABEAU, E.; THERAULAZ, G.; DENEUBOURG, J (1999). Dominance orders in animal societies: the self-organization hypothesis revisited. *Bulletin of Mathematical Biology* 61, p. 727-757.

BYERS, J. A., & BEKOFF, M. (1981). Social, spacing, and cooperative behavior of the collared peccary, *Tayassu tajacu*. *Journal of Mammalogy*, 62, 767-785.

CHASE, I. D.; TOVEY, Craig; SPANGLER-MARTIN, Debra; MANFREDONIA, Michael (2002). *Individual differences versus social dynamics in the formation of animal dominance hierarchies*. *Proceedings of the National Academy of Sciences* Apr, 99 (8) 5744-5749; DOI:10.1073/pnas.082104199

CHENEY, Dorothy L. (1977) The acquisition of rank and the development of reciprocal alliances among free-ranging immature baboons. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, v. 2, n. 3, p. 303-318.

CLUTTON-BROCK, T. H., ALBON, S. D., & Guinness, F. E. (1989). Fitness costs of gestation and lactation in wild mammals. *Nature*, 337, 260-262.

COOPER, J. D., WASER, P. M., HELLGREN, E. C., GABOR, T. M., & DEWOODY, J. A. (2011). Is sexual monomorphism a predictor of polygyny? Evidence from a social mammal, the collared peccary. *Behavioral ecology and sociobiology*, 65(4), 775-785.

CORDOBA-DOMINGUEZ, Jose et al. (1991) Evaluation of the behaviour of mature boars housed in groups of four. **Proceedings of the British Society of Animal Production (1972)**, v. 1991, p. 65-65.

CORREA, L.A., ZAPATA, B., SAMANIEGO, H., SOTO-GAMBOA, M., (2013). Social structure in a family group of Guanaco (*Lama guanicoe*, Ungulate): Is female



hierarchy based on 'prior attributes' or 'social dynamics'? *Behav. Process.* 98, 92–97, [http://dx. doi.org/10.1016/j.beproc.2013.05.003](http://dx.doi.org/10.1016/j.beproc.2013.05.003).

COTÊ, S. D. (2000). Determining social rank in ungulates: a comparison of aggressive interactions recorded at a bait site and under natural conditions. *Ethology*, 106, 945-955.

COVAS R, DOUTRELANT, C. (2019). Testing the sexual and social benefits of cooperation in animals. *Trends in ecology & evolution*, 34(2), 112-120

CROOK, J. H.; Ellis, J. E.; & GOSS-CUSTARD, J. D. (1976). Mammalian social systems: structure and function. *Animal Behaviour*, 24, 261-274.

DAGG, A. I. (1984) Homosexual behaviour and female--male mounting in mammals -- a first survey. *Mammal Rev.*, 14, 155--85

Darwin, C. (1871). *A descendência do homem e seleção em relação ao sexo*.

DE VRIES, H. (1995). An improved test of linearity in dominance hierarchies containing unknown or tied relationships. *Anim. Behav.* 50 (5), 1375–1389, [http://dx.doi.org/10.1016/0003-3472\(95\)80053-0](http://dx.doi.org/10.1016/0003-3472(95)80053-0)

DE VRIES, Han; STEVENS, Jeroen MG; VERVAECKE, Hilde. (2006). Measuring and testing the steepness of dominance hierarchies. ***Animal Behaviour***, v. 71, n. 3, p. 585-592,.

DUBOST, G. (2001). Comparison of the social behaviour of captive sympatric peccary species (genus *Tayassu*); correlations with their ecological characteristics. *Mamm. Biol.* 66, 65–83.

Dunayer E S, Berman C M (2016). Biological markets: theory, interpretation, and proximate perspectives. A response to Sánchez-Amaro and Amici (2015). *Animal Behaviour*, 121(13), 1e136.

ENGELHARDT, S. C., WELADJI, R. B., HOLAND, Ø., & NIEMINEN, M. (2016). Allosuckling in reindeer (*Rangifer tarandus*): a test of the improved nutrition and compensation hypotheses. *Mammalian Biology-Zeitschrift für Säugetierkunde*, 81(2), 146-152.

- GOODWIN, N., HAYSEN, V., DEAKIN, D. W., & FLINT, A. P. F. (1998). Influence of social status on ovarian function in farmed red deer (*Cervus elaphus*). *Physiology & behavior*, 65(4-5), 691-696.
- Hammerstein P, Noë R (2016). Biological trade and markets. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 371(1687), 20150101.
- HINDE, R.A. (1976) Interactions, relationships and social structure. *Man* 11:1–17
- HINDE, R. A. (1983). General issues in describing social behaviour. *Primate Social Relationships: an Integrated Approach*, 17-20.
- HO, H-P., OLSSON, M., WESTBERG, L., MELKE, J., ERIKSSON, E., (2001). The serotonin reuptake inhibitor fluoxetine reduces sex steroid-related aggression in female rats: An animal model of premenstrual irritability? *Neuropsychopharmacology* 24, 502–510.
- JOHNSON M. J., COLARELLI S. M. (2019). Selection for Cooperative Relationships.
- FAIRBANK. L. A., MCGUIRE, M. T., and KERBER, W. (1977). Sex and aggression during rhesus monkey group formation. *Agres. Behav.* 3: 241-249.
- FOSSEY, D (1983). *Gorillas in the Mist*. Boston: Houghton Mifflin.
- FURUICHI, T. (2011). Female contributions to the peaceful nature of bonobo society. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 20(4), 131-142.
- GRUETER, C. C., & STOINSKI, T. S. (2016). Homosexual behavior in female mountain gorillas: Reflection of dominance, affiliation, reconciliation or arousal?. *PloS one*, 11(5), e0154185.
- GAMMELL, M. P., VRIES, H. D., JENNINGS, D. J., CARLIN, C. M., & HAYDEN, T. J. (2003). David's score: a more appropriate dominance ranking method than Clutton-Brock et al.'s index. *Animal behaviour*, 66(3), 601-605.
- HURNIK, J. F. (1987). *Sexual Behavior of Female Domestic Mammals*. *Veterinary Clinics of North America: Food Animal Practice*, 3(2), 423–461. doi:10.1016/s0749-0720(15)31162-2

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

LANGERGRABER, K. E. (2012). Cooperation among kin. In J. C. Mitani, J. Call, P. M. Kappeler, R. A. Palombit, & J. B. Silk (Eds.), *Evolution of primate societies* (pp. 491e513). Chicago, IL: University of Chicago Press.

LEA, A. J., LEARN, N. H., THEUS, M. J., ALTMANN, J., & ALBERTS, S. C. (2014). Complex sources of variance in female dominance rank in a nepotistic society. *Animal behaviour*, 94, 87-99.

MACCORMICK, H. A., MACNULTY, D. R., BOSACKER, A. L., LEHMAN, C., BAILEY, A., ANTHONY COLLINS, D., & PACKER, C. (2012). Male and female aggression: lessons from sex, rank, age, and injury in olive baboons. *Behavioral Ecology*, 23(3), 684-691.

MARTIN, P., BATESON, P. (2007). *Measuring Behaviour: an introductory guide*. Cambridge: Cambridge University Press.

MATOS, L. S. de S, PALME R., VASCONCELLOS A. S (2017). Behavioural and hormonal effects of member replacement in captive groups of blue-fronted amazon parrots (*Amazona aestiva*). *Behavioural Processes* Volume 138,, Pages 160-169. May. Disponível em <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0376635716302807?via%3Dihub>

MATSUMURA, S. (1999). The evolution of “egalitarian” and “despotic” social systems among macaques. *Primates*, 40(1), 23-31, <https://doi.org/10.1007/BF02557699>.

MAYOR, P.G., COURON, E., JORI, F., MANTECA, F.X., LOPEZ-BEJAR, M., (2008). Hierarchical structure effect over reproductive function in captive collared peccaries (*Tayassu tajacu*). *Reprod. Domest. Anim.* 43, 132–133, <http://dx.doi.org/10.1111/j.1439-0531.2008.01234.x>.

MEDRI Í M, MOURÃO, G (2016). Agressão macho-macho em catetos selvagens Pecari tajacu (*Artiodactyla*, *Tayassuidae*), do Pantanal brasileiro. *Current Ethology*, 15 (2), 24-29.

Mrvar, A., & Batagelj, V. (2018). Programs for analysis and visualization of very large networks reference manual. Disponível em <<http://mrvar2.fdv.si/pajek%20pajekman.pdf>>

NEWTON-FISHER, N.E (2017). *Modeling Social Dominance: Elo-ratings, Prior History, and the Intensity of Aggression*. *International Journal of Primatology*, Volume 38.

NEUMANN, C., KULIK, L. (2014). EloRating-a Brief Tutorial. R package versão 0.41; R version 3.1.1, Disponível em <http://CRAN.R-project.org/package=Elo-rating> (Acesso in 02 May 2019).

NOGUEIRA-FILHO, S., SATO, T., NOGUEIRA, S.S., da, C., (1999). In: Fang, T.G., Montenegro, O.L., Bodmer, R.E. (Eds.), *A organização social de queixadas (*Tayassu pecari*) e caititus (*T. tajacu*) em cativeiro*. *Manejo Y Conservación de Fauna Silvestre En América Latina*, La Paz, pp. 461–468.

NOË, Ronald; VAN SCHAIK, Carel P.; VAN HOOFF, Jan ARAM. (1991) The market effect: an explanation for pay-off asymmetries among collaborating animals. *Ethology*, v. 87, n. 1-2, p. 97-118.

NOË, R., & HAMMERSTEIN, P. (1994). Biological markets: supply and demand determine the effect of partner choice in cooperation, mutualism and mating. *Behavioral ecology and sociobiology*, 35(1), 1-11.

OLLÉOVÁ, M.; PLUHÁČEK, J.; KING, S. R. B. (2012) Effect of social system on allosuckling and adoption in zebras. *Journal of Zoology*, v. 288, n. 2, p. 127-134.

PACKER, C., LEWIS, S., & PUSEY, A. (1992). A comparative analysis of non-offspring nursing. *Animal Behaviour*, 43, p. 265-281.

PUSEY, Anne E.; PACKER, Craig. Non-offspring nursing in social carnivores: minimizing the costs. **Behavioral Ecology**, v. 5, n. 4, p. 362-374, 1994.

ROUGHGARDEN, J., OISHI, M., & AKÇAY, E. (2006). Reproductive social behavior: cooperative games to replace sexual selection. *Science*, 311(5763), 965-969.

SAVOLAINEN, V., & HODGSON, J. A. (2016). *Evolution of Homosexuality. Encyclopedia of Evolutionary Psychological Science*, 1–8. doi:10.1007/978-3-319-16999-6\_3403-1

SCHWEINSBURG, Raymond E.; SOWLS, Lyle K. (1972). Aggressive behavior and related phenomena in the collared peccary. **Zeitschrift für Tierpsychologie**, v. 30, n. 2, p. 132-145.

SHIZUKA, D., MCDONALD, D.B. (2012). A social network perspective on measurements of dominance hierarchies. *Anim. Behav.* 83 (4), 925–934, <http://dx.doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.01.011>.

SILVA, Suleima do Socorro Bastos da et al (2014) . Regulação comportamental em caititus (Pecari tajacu): o efeito da estrutura social na função reprodutiva de fêmeas em cativeiro.

DA SILVA, S. D. S. B., GUIMARÃES, D. A., BIONDO, C., OHASHI, O. M., DE ALBUQUERQUE, N. I., DALLA VECCHIA, A. C., ... & LE PENDU, Y. (2016). Dominance relationships between collared peccaries Pecari tajacu (Cetartiodactyla: Tayassuidae) in intensive breeding system. *Applied Animal Behaviour Science*, 184, 117-125.

SCHÜLKE, O., DUMDEY, N., & OSTNER, J. (2020). Selective attention for affiliative and agonistic interactions of dominants and close affiliates in macaques. *Scientific reports*, 10(1), 1-8.

SMITH, J. M. (1982) *Evolution and the Theory of Games* Cambridge Univ. Press, Cambridge.

SNIJDERS, L., & NAGUIB, M. (2017). *Communication in animal social networks: A missing link?* In M. Naguib, J. Podos, L. W.

SNOWDON, Charles T. (1999). O significado da pesquisa em Comportamento Animal. *Estud. psicol. (Natal)*, Natal , v. 4, n. 2, p. 365-373, Dec. Available from <[http://www.scielo.br/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S1413-294X1999000200011](http://www.scielo.br/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1413-294X1999000200011)

&lng=en&nrm=iso>. access on 02 Apr. 2019.  
<http://dx.doi.org/10.1590/S1413-294X1999000200011>.

SOKAL, R.R. and ROHLF, F.J. (1995). *Biometry: The Principles and Practice of Statistics in Biological Research*. 3rd Edition, W.H. Freeman and Co., New York.

SOWLS, L.K., (1974). The behaviour of ungulates and its relation to management. In: Geist, V., Walther, F. (Eds.), *Social Behaviour of the Collared Eecary DicotylesTajacu (L.)*. IUCN, Morges, Switzerland, pp. 144–165.

SOWLS, L.K. (1997). *Javelinas and other Peccaries: Their Biology, Management, and Use*. 2 ed. University of Arizona Press, Tucson, Arizona.

TRONICK, E. Z., MORELLI, G. A., & WINN, S. (1987). Multiple caretaking of Efe (pygmy) infants. *American Anthropologist*, 89, 96-106.

VASEY, Paul L. (1995). Homosexual behavior in primates: A review of evidence and theory. *International Journal of Primatology*, v. 16, n. 2, p. 173-204.

VASEY, Paul L. (2006). *Homosexual Behaviour in Animals An Evolutionary Perspective*. C y Cambridge University Press, New York. Disponível <<https://pdfs.semanticscholar.org/d838/72f5068d7877e8e2beff17133fd3bb0b21f3.pdf>>

VAN SCHAIK, C. P. (1989). The ecology of social relationships amongst female primates. In: *Comparative Socioecology of Mammals and Man* (Ed. by V. Standen & R. Foley), pp. 195–218. Oxford: Blackwell Scientific.

WALTERS, J. R. (1981). Inferring kinship from behaviour: maternity determinations in yellow babbons. *Animal Behaviour*, 29, 126-136.

WEINRICH, J. D. (1980) Homosexual behavior in animals: a new review of observations from the wild, and their relationship to human sexuality. In *Medical Sexology: The Third International Congress*, eds. R. Forleo and W. Pasini, pp. 288--95. Littleton, MA: PSG Publishing.

WICKLER, W. (1967) Socio-sexual signals and their intraspecific imitation among primates. In D. Morris (Ed.), *Primate ethology*. London: Weidenfeld and Nicolson, 69–147.

WHITEHEAD, H. (2008). *Analysing animal societies: quantitative methods for vertebrate social analysis*. Chicago: University of Chicago Press.

WHITEHEAD, H., (2009a). SOCPROG programs: analyzing animal social structures. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 63 (5), 765–778, <http://dx.doi.org/10.1007/s00265-008-0697-y>.

WHITEHEAD, Hal. (2009b) SOCPROG: Programs for analyzing social structure.

YOUNG, R.J., (2003). *Environmental Enrichment for Captive Animals*. Universities Federation for Animal Welfare, Oxford, UK, 240 p.

ZAPATA, B., GAETE, G., CORREA, L. A., GONZÁLEZ, B. A., & EBENSPERGER, L. A. (2009). A case of allosuckling in wild guanacos (*Lama guanicoe*). *Journal of ethology*, 27(2), 295-297.

ZAR, J.H. (2009). *Biostatistical Analysis*, 5<sup>th</sup> edition. Edinburgh: Pearsons.