

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO

DIEGO ROBERTO BILSKI

**GENÉTICA DA CONSERVAÇÃO DA POPULAÇÃO CATIVA DO  
CACHORRO-VINAGRE, *Speothos venaticus* (CARNIVORA:CANIDAE)**

CURITIBA

2011

DIEGO ROBERTO BILSKI

GENÉTICA DA CONSERVAÇÃO DA POPULAÇÃO CATIVA DO  
CACHORRO-VINAGRE, *Speothos venaticus* (CARNIVORA: CANIDAE)

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná, como requisito parcial à obtenção do título de Mestre em Ciências.

Orientador: Prof. Dr. Fernando de Camargo  
Passos

Coorientador: Prof. Dr. Marcio Roberto Pie

CURITIBA

2011



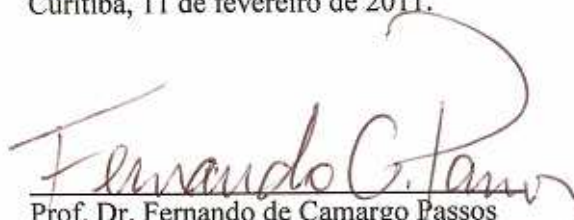
## PARECER

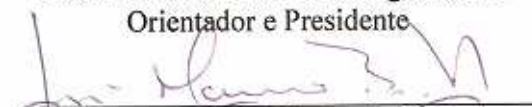
Os abaixo-assinados, membros da banca examinadora da defesa da dissertação de mestrado, a que se submeteu **Diego Roberto Bilski** para fins de adquirir o título de Mestre em Ecologia e Conservação, são de parecer favorável à **APROVAÇÃO** do trabalho de conclusão do candidato.

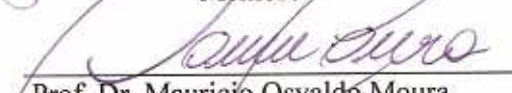
Secretaria do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação.

Curitiba, 11 de fevereiro de 2011.


BANCA EXAMINADORA:

  
Prof. Dr. Fernando de Camargo Passos  
Orientador e Presidente

  
Prof. Dr. José Maurício Barbanti Duarte  
Membro

  
Prof. Dr. Maurício Osvaldo Moura  
Membro

Visto:

  
Profª. Dra. Lucélia Donatti  
Coordenadora do PPG-ECO

## AGRADECIMENTOS

Agradeço a meus orientadores, Fernando de Camargo Passos e Marcio Roberto Pie por toda a ajuda, ideias e discussões, não só deste como de outros trabalhos.

Aos membros da banca examinadora, José Maurício Barbanti Duarte e Maurício Osvaldo Moura, pelas valiosas contribuições e discussões.

À CAPES pela concessão da bolsa de mestrado.

Ao studbook keeper do cachorro-vinagre, Neville Buck, por me enviar todos os arquivos dos studbooks, e pela possibilidade de discussão sobre alguns pontos do manejo do cachorro-vinagre.

À professora Dr<sup>a</sup> Suely Giolo, pelo auxílio com a estatística de análises de sobrevivência.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, professores, coordenadores e à secretária do programa, Valéria Romeiro.

À minha namorada, Juliana, por me apoiar e aturar durante todo esse tempo. E também aos outros membros da minha família, por tudo.

A todo o pessoal do Laboratório de Biodiversidade, Conservação e Ecologia de Animais Silvestres, amigos, conhecidos e a todas as pessoas que eu deveria ter lembrado de agradecer.

*Ours is the only specie with the intellectual capacity and technological tools not only to study itself and its world, but also to apply the resulting knowledge to change the world. The question is how, at this critical stage in the earth's history, we will use this power and knowledge.*

J. H. Brown

## RESUMO

A conservação em cativeiro é considerada como uma importante ferramenta na conservação de espécies ameaçadas de extinção. Apesar de haver opiniões divergentes sobre a eficácia da conservação em cativeiro, reconhece-se a necessidade de manutenção de algumas espécies em cativeiro com vistas a garantir sua existência futura. Populações cativas são comumente formadas a partir de um pequeno número de indivíduos fundadores, e esse tamanho populacional reduzido leva ao surgimento de problemas genéticos decorrentes do cruzamento de animais aparentados. Diversos estudos avaliaram o impacto da endogamia sobre a aptidão de animais em ambiente cativo, porém poucos destes determinaram a existência de depressão endogâmica significativa em mamíferos da ordem Carnívora, o que levou à suposição de que estas espécies seriam adaptadas à ocorrência de endogamia. O presente estudo visa avaliar a existência de depressão endogâmica sobre a população cativa do cachorro-vinagre (*Speothos venaticus*), e também a atuação de outros fatores sobre a aptidão destes animais. Esta foi a primeira espécie de canídeo a possuir um plano internacional de manejo em cativeiro, e estudos sobre a depressão da endogamia em cativeiro falharam em encontrar efeitos deste fenômeno sobre componentes de aptidão para esta espécie. Utilizando-se de estatísticas de sobrevivência e modelos lineares generalizados mistos, foram avaliados a viabilidade, sobrevivência e tamanho das proles destes animais em cativeiro, utilizando parâmetros determinados com base no studbook internacional do cachorro-vinagre produzido no ano de 2007. Contrariamente ao esperado, a viabilidade dos filhotes endogâmicos é maior do que daqueles não endogâmicos. Contudo, passada a fase em que os animais são dependentes dos pais, a endogamia assume um papel deletério sobre a sobrevivência dos indivíduos. Efeitos sobre a viabilidade e sobrevivência também foram encontrados para os parâmetros de endogamia dos pais, local onde se encontra o cativeiro, idade da mãe e número de gerações em cativeiro. O aumento na sobrevivência observado ao longo das gerações em cativeiro sugere a existência de remoção de alelos deletérios através da endogamia (*purging*), também não documentada para esta espécie em estudos anteriores. A idade da mãe, e a interação entre a endogamia desta e do filhote apresentaram efeitos sobre o número de filhotes nas ninhadas, e também sobre a proporção de filhotes viáveis. A análise de diferentes estágios de vida dos animais pôde evidenciar a existência de efeitos significativos da endogamia sobre a sobrevivência desta espécie em cativeiro, além de demonstrar a possível existência de *purging* nesta população cativa. Os resultados encontrados contrastam com os obtidos em outros estudos realizados com esta espécie. Além disso, os resultados obtidos sugerem que a adoção de algumas práticas de manejo propostas para aumentar o *fitness* dos animais cativos podem colocar em risco a população cativa do cachorro-vinagre.

**Palavras chave:** Pedigree, Studbook, Endogamia, Análise de sobrevivência, Cativeiro.

## ABSTRACT

Captive conservation is often been claimed to be a useful tool in the preservation of species threatened by extinction. Although the opinions about the efficacy of captive conservation can diverge, there is a consensus about the necessity of maintenance of some species in captivity to ensure their future existence. Captive populations are commonly founded by a small number of individuals, and such small populations can face genetic problems due to the reproduction of relatives. There are several studies that evaluate the effects of inbreeding over captive animals, but just few of them found significant inbreeding depression over fitness components in the order Carnivora, reasoning the assumption that these animals are adapted to close inbreeding. The present work aims to evaluate the existence of inbreeding depression in the captive population of the bush dog (*Speothos venaticus*), and the effects of another factors over the fitness of these animals. It was the first canid species to receive an international captive management plan, and other studies about inbreeding depression in captivity failed to assess the existence of inbreeding effects over this species fitness. The fitness components of viability, survival and litter sizes were analyzed through statistical survival analysis and generalized linear mixed models, based on data from the 2007 international studbook for the bush dog. Contrary to the expectations, inbred pup viability was found to be greater than that of non-inbred animals. Nevertheless, after the period in that the pups depend on their parents' environment, inbreeding assumes a negative effect over individual survival. Parental inbreeding, local of the captivity, mother's age, and number of generations in captivity also had effects over viability and survival. The observed increase in survival through generations in captivity suggests purging of deleterious alleles, also not encountered in previous studies. Litter size and the proportion of viable pups in the litter were affected by mother's age and by the interaction of mother and pup's inbreeding. Significant effects of inbreeding over this species survival in captivity could be assessed through the analysis of different life-history stages, and a possible purging effect could also be found. These results contrast with that found in other studies with this species. Also, these results suggest that some management practices proposed to increase captive animal's fitness can instead be harmful to the bush dog captive population.

**Keywords:** Pedigree, Studbook, Inbreeding, Survival analysis, Captivity.

## SUMÁRIO

<b>1. INTRODUÇÃO</b> .....	8
1.1 CONSERVAÇÃO EM CATIVEIRO.....	8
1.2 O CACHORRO-VINAGRE.....	10
1.3 GENÉTICA E CONSERVAÇÃO.....	11
1.4 DEPRESSÃO DA ENDOGAMIA.....	13
<b>2. MATERIAL E MÉTODO</b> .....	16
2.1 DADOS DE HISTÓRIA DE VIDA E PARÂMETROS GENÉTICOS.....	16
2.2 ANÁLISES DE SOBREVIVÊNCIA.....	17
2.3 TAMANHO E VIABILIDADE PROPORCIONAL DAS PROLES.....	20
<b>3. RESULTADOS</b> .....	21
3.1 STUDBOOK COMPLETO.....	21
3.2 POPULAÇÃO ATUAL.....	22
3.3 ANÁLISES DE SOBREVIVÊNCIA.....	23
3.3.1 SOBREVIVÊNCIA ATÉ 7 DIAS.....	27
3.3.2 SOBREVIVÊNCIA ATÉ 30 DIAS.....	28
3.3.3 SOBREVIVÊNCIA ATÉ 180 DIAS.....	30
3.3.4 SOBREVIVÊNCIA ATÉ UM ANO.....	31
3.3.5 SOBREVIVÊNCIA TOTAL.....	33
3.4 TAMANHO DAS PROLES.....	35
3.5 VIABILIDADE PROPORCIONAL DAS PROLES.....	35
<b>4. DISCUSSÃO</b> .....	36
<b>5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b> .....	44

## 1. INTRODUÇÃO

### 1.1 CONSERVAÇÃO EM CATIVEIRO

A reprodução em cativeiro tornou-se, nas últimas décadas, um importante componente na conservação de espécies ameaçadas de extinção (IUCN 2002), promovendo a disseminação de formas de manejo cientificamente embasadas (DESALLE & AMATO 2004; RUDNICK & LACY 2008). Os objetivos de cada projeto de conservação em cativeiro podem variar (e.g. RALLS & BALLOU 2004; SHEN *et al.* 2009), porém normalmente visa-se a formação de populações cativas autossustentáveis, que mantenham a diversidade genética e experimentem níveis mínimos de endogamia (EBENHARD 1995; RUDNICK & LACY 2008).

Tradicionalmente, o objetivo dos programas de manutenção de espécies em cativeiro era simplesmente garantir o bem estar dos indivíduos e fazê-los aumentar em número, o que os tornou ironicamente conhecidos como "museus vivos" (FRANKHAM *et al.* 2002), pois destinavam-se, basicamente, à exposição de espécimes em zoológicos e jardins botânicos (MAGIN *et al.* 1994). Porém em meados da década de 1970, percebeu-se a necessidade de reprodução em cativeiro para projetos de reintrodução na natureza de espécies afetadas pelo homem (MAGIN *et al.* 1994; FRANKHAM *et al.* 2002), e atualmente grande parte dos zoológicos e jardins botânicos reconhecem o imperativo de se manter as espécies como unidades evolutivas, e manter seu "bem estar genético" tanto para a viabilidade da população quanto para possíveis reintroduções na natureza (FRANKHAM *et al.* 2002).

No entanto, zoológicos e outras instituições comumente mantêm populações com poucos indivíduos de cada espécie, por limitações físicas e/ou financeiras (BALLOU & LACY 1995), e esses pequenos grupos tendem a rapidamente tornarem-se endogâmicos e potencialmente inviáveis (FRANKHAM *et al.* 2002). Isso faz com que haja a necessidade de esforços conjuntos regionais ou internacionais para a manutenção de populações viáveis em cativeiro, e também que haja cooperação com esforços de conservação *in situ* para que o cativeiro possa realmente exercer um papel na conservação (EBENHARD 1995; FRANKHAM *et al.* 2002).

O início da teoria e prática na manutenção de espécies em cativeiro com fins de conservação vislumbrava a retirada dos organismos da natureza para promover a reprodução destes, e a posterior reintrodução dos mesmos quando o habitat estivesse reconstituído (SOULÉ *et al.* 1986). Alguns autores compararam essa abordagem ao mito da Arca de Noé (e.g. SOULÉ *et al.* 1986); e até meados da década de 1990, os trabalhos sobre esta temática abordaram quais seriam as espécies a serem

contempladas com projetos de reprodução em cativeiro, quantos indivíduos seriam necessários e por quanto tempo estes poderiam ser reproduzidos no cativeiro até a reintrodução (BALMFORD *et al.* 1996).

Há atualmente alguns exemplos de projetos muito bem sucedidos, que integraram satisfatoriamente os trabalhos de reprodução em cativeiro, pesquisas em campo e monitoramento das reintroduções. Entre estes se destacam os trabalhos feitos com o Oryx da Arábia (*Oryx leucoryx*), que recuperaram a espécie a partir de apenas nove indivíduos retirados da natureza pouco antes de sua extinção em ambiente natural, ocorrida em 1972 (FRANKHAM *et al.* 2002; IUCN 2009). O Condor da Califórnia (*Gymnogyps californianus*) foi também recuperado a partir de apenas 14 indivíduos (RALLS & BALLOU 2004), e o furão-de-patas-negras (*Mustela nigripes*), praticamente extinto pela fragmentação do habitat, caça de suas presas naturais e pela transmissão da cinomose canina, foi recuperado a partir de apenas 18 indivíduos (FRANKHAM *et al.* 2002).

Apesar destes e outros exemplos de sucesso na recuperação de animais, a prática da reprodução em cativeiro sofreu e continua sofrendo ataques devido ao alto custo envolvido nos projetos de reintrodução, manutenção e manejo em cativeiro (e.g. SNYDER *et al.* 1996; BOWKETT 2009). Estes autores apontam que a conservação *in situ*, além de mais efetiva, é mais barata de ser realizada, e defendem a execução de projetos de reprodução em cativeiro apenas para espécies apontadas pela ciência como em risco iminente de extinção (SNYDER *et al.* 1996). Outros autores, também reconhecendo o alto custo envolvido na conservação em cativeiro, apontam a diferenciação filogenética das espécies como critério de escolha, onde aquelas espécies mais distintas filogeneticamente seriam priorizadas em planos de conservação em cativeiro (VANE-WRIGHT *et al.* 1991; WAYNE *et al.* 1994).

Contudo, alguns projetos recentes de reprodução em cativeiro têm sido implementados sob a alegação de evitar a extinção de algumas espécies durante o tempo necessário para o desenvolvimento dos estudos científicos (BOWKETT 2009). Entre eles destacam-se os projetos "The Turtle Survival Alliance" que mantém mais de 50 espécies de quelônios (TSA 2009), e o "Amphibian Ark", que pretende implementar a reprodução em cativeiro para diversas espécies de anfíbios (GASCON *et al.* 2007). Ainda, o plano internacional de conservação de canídeos (IUCN – CSG/SSC) aponta a necessidade de conservação em cativeiro de espécies de canídeos como o Lobo da Etiópia (*Canis simensis*), e de algumas populações geneticamente diferenciadas do cachorro-selvagem-africano (*Lycaon pictus*), pois estas se encontram em risco iminente de extinção, e caso não seja formado um estoque cativo, uma importante parte da diversidade genética destas espécies pode ser perdida (WAYNE *et al.* 2004).

De acordo com Bauman e colaboradores (2010), as espécies de canídeos de médio e pequeno porte não recebiam atenção especial quanto a técnicas de manutenção e manejo reprodutivo em cativeiro até meados do século XX, pois prevalecia a visão de que as perdas de animais cativos poderiam ser compensadas com a retirada de animais da natureza. E mesmo após a mudança deste paradigma, até o ano 2000 o cachorro-vinagre (*Speothos venaticus*) era a única espécie de canídeo de pequeno porte a possuir um plano concreto de manejo em cativeiro (BAUMAN *et al.* 2010). O plano internacional de conservação em cativeiro para o cachorro-vinagre foi iniciado no ano de 1989 (BAUMAN *et al.* 2010), através da iniciativa da AZA (Association of Zoos and Aquariums). Em 1995 foi criado o studbook internacional desta espécie, mantido pelo 'studbook keeper' Dr. Rüdiger Dmoch, com sede no zoológico de Frankfurt. No ano de 2009 este studbook passou à responsabilidade de Neville Buck, do zoológico de Port Lympne, Reino Unido, porém ainda não há documentos publicados desde esta mudança.

## 1.2 O CACHORRO-VINAGRE

Distribuindo-se do Panamá até o sul do Brasil e norte da Argentina, o cachorro-vinagre é o único representante atual do gênero *Speothos* (BEISIEGEL & ZUERCHER 2005). A espécie é relacionada filogeneticamente ao lobo-guará (*Chrysocyon brachyurus*) em caracteres moleculares (ZRZAVÝ & RICÁNKOVÁ 2004), porém devido à grande diferenciação morfológica, esses autores os apontam como gêneros irmãos extremamente divergentes, representando membros aberrantes no clado dos canídeos Sul Americanos (ZRZAVÝ & RICÁNKOVÁ 2004). Ainda, Slater e colaboradores (2009) alocaram a extinta Raposa das Ilhas Falkland (*Dusicyon australis*) no mesmo clado de *Chrysocyon* e *Speothos*, também com base apenas em caracteres moleculares, pois morfológicamente esta espécie era mais similar às raposas Sul Americanas do gênero *Lycalopex* (ZRZAVÝ & RICÁNKOVÁ 2004).

*Speothos venaticus* é considerada naturalmente rara ao longo de toda sua distribuição (DEMATTEO & LOISELLE 2008; ZUERCHER *et al.* 2004;), e atualmente é considerada próxima de ameaçada (*Near threatened* – NT) pela IUCN (ZUERCHER *et al.* 2008). Porém por vários anos foi considerada Vulnerável, e estima-se que a população esteja em declínio por conta principalmente da expansão humana, o que a levará a ser enquadrada em outra categoria de ameaça (ZUERCHER *et al.* 2008). No Brasil, o cachorro-vinagre é considerado Vulnerável à extinção (VU), e como principais ameaças são citadas a alteração e fragmentação do habitat e a caça de suas presas naturais (OLIVEIRA & DALPONTE 2008). A transmissão de doenças por canídeos

domésticos também é apontada como uma potencial ameaça nas áreas onde as espécies entram em contato (OLIVEIRA & DALPONTE 2008; OLIVEIRA 2009).

O cachorro-vinagre possui diversas diferenças morfológicas em relação aos outros canídeos, como a presença de membranas interdigitais, supostamente como adaptação à natação e para o caminhar em solos moles próximos a cursos d'água (BEISIEGEL & ZUERCHER 2005). Há também uma redução no número de dentes molares, ligado ao hábito hipercarnívoro, e outras diferenciações dentárias em relação aos outros Canidae (BEISIEGEL & ZUERCHER 2005). O comportamento da espécie é também diferenciado do de outros canídeos neotropicais, pois esta espécie apresenta a formação de grupos familiares contendo entre dois e doze indivíduos, com a presença de um único casal reprodutivo monogâmico por grupo (BEISIEGEL & ZUERCHER 2005; KLEIMAN 1972).

Há muito pouco conhecimento sobre a espécie em ambiente natural, o que dificulta a proposição de medidas de conservação e o correto acesso a seu status de ameaça (DEMATTEO & LOISELLE 2008). Sabe-se que atualmente a maior parte das populações naturais do cachorro-vinagre encontra-se em áreas fora de Unidades de Conservação, ao longo de toda sua distribuição (DEMATTEO & LOISELLE 2008). Estudos em andamento e estimativas de necessidades de habitat apontam que cada grupo de indivíduos da espécie possui uma área de vida superior a 100 km<sup>2</sup> (DEMATTEO & LOISELLE 2008), e um grupo de dez indivíduos acompanhado através de radio-colar no Cerrado brasileiro apresentou uma área de vida de 617 km<sup>2</sup> (LIMA *et al.* 2009). Essa necessidade de grandes áreas de vida, associada ao aumento do contato desta espécie com áreas antropizadas (OLIVEIRA 2009), faz com que seja ainda mais difícil a manutenção de populações viáveis de *S. venaticus* (OLIVEIRA 2009).

### 1.3 GENÉTICA E CONSERVAÇÃO

Os efeitos da diversidade genética sobre a viabilidade das populações e sua correlação com o tamanho efetivo das mesmas têm sido abordados em estudos empíricos e abordagens teóricas (e.g. FRANKHAM 1995a; MONTGOMERY *et al.* 2000). Contudo, poucos trabalhos abordando a conservação de mamíferos reconhecem que os efeitos das ameaças ecológicas e antropológicas podem ser magnificados através da interação com os efeitos da diminuição da variabilidade genética (LACY 1997).

Do ponto de vista genético, os programas de conservação em cativeiro visam o ideal da manutenção de 90% da variabilidade genética por um período de 100 anos (SOULÉ *ET AL.* 1986; FRANKHAM *et al.* 2002). Contudo, comumente as populações de cativeiro são formadas a partir de um pequeno número de indivíduos (FRANKHAM 1995a), e muitas vezes a formação da população cativa é anterior ao estabelecimento

do programa de reprodução em cativeiro, decorrendo no surgimento de problemas genéticos por conta do manejo inadequado (BALLOU & LACY 1995; BOAKES *et al.* 2007).

Além disso, espécies são declaradas ameaçadas justamente por apresentarem populações com tamanhos reduzidos e/ou em declínio na natureza (GÄRDENFORS *et al.* 2001) e, portanto, provavelmente já afetadas pelos problemas genéticos decorrentes (FRANKHAM 2005). O estabelecimento de populações cativas a partir de espécies severamente reduzidas no ambiente natural pode portanto ser feito com a utilização de indivíduos que já apresentam tais problemas genéticos (FRANKHAM 1996). Ainda, estima-se que 90% dos animais retirados da natureza venham a óbito antes de serem capazes de se reproduzir no ambiente cativo (CHIEREGATTO *et al.* 2006), o que diminui ainda mais a capacidade de retenção da diversidade genética da natureza no cativeiro.

Populações com tamanhos reduzidos tendem a sofrer mais rapidamente os problemas decorrentes da endogamia e da perda de variabilidade genética (FRANKHAM *et al.* 2002). Estes dois fenômenos são reconhecidamente recorrentes em populações cativas, gerando problemas genéticos a curto e longo prazo, respectivamente (FRANKHAM 2005). Outros problemas como o acúmulo de mutações e a depressão exogâmica também podem acometer algumas populações cativas. O primeiro é tido como pouco importante para o manejo em cativeiro, pois testes com modelos animais e diferentes números de fundadores apontaram que o acúmulo de mutações dificilmente tem efeitos apreciáveis em escalas de tempo usuais para a conservação (GILLIGAN *et al.* 1997; FRANKHAM 2005).

Já a depressão exogâmica, causada pelo cruzamento de diferentes subespécies ou diferentes unidades evolutivamente significativas, provou ser um fator capaz de causar o fim de projetos de reprodução em cativeiro. O cruzamento de duas linhagens de orangotangos geneticamente diferenciadas gerou problemas reprodutivos não antes existentes nas populações originais (FRANKHAM *et al.* 2002); e o cruzamento inadvertido de uma subespécie de leão asiática com outra africana causou o colapso do programa de reprodução da primeira, pondo fim em um programa de recuperação de alto custo (FRANKHAM *et al.* 2002).

O tamanho efetivo das populações cativas é, em média, duas a três vezes maior do que o encontrado na natureza, que representa cerca de 10% do censo populacional (FRANKHAM *et al.* 2002; LACY 1995). Porém, além do pequeno número de fundadores, as populações cativas comumente têm seu tamanho restringido pela capacidade de suporte da instituição mantenedora (THÉVENON *et al.* 2003), aumentando as chances de perda da diversidade genética por conta da deriva, já que a população é incapacitada de aumentar em número suficientemente.

A possibilidade de adaptação genética ao ambiente cativo é outra questão importante no manejo em cativeiro. As condições benéficas do cativeiro promovem o relaxamento das pressões de seleção sobre a espécie (FRANKHAM 2008), o que pode promover o acúmulo de mutações deletérias (BRYANT & REED 1999). Ou ainda, a mudança ambiental associada ao cativeiro pode favorecer a prevalência de variantes genéticas bem adaptadas ao ambiente artificial, porém de baixa aptidão (*fitness*) no ambiente natural (WILLIAMS & HOFFMAN 2009), o que pode inviabilizar os esforços de reintrodução na natureza (ARAKI *et al.* 2007; WOODWORTH *et al.* 2002).

#### 1.4 DEPRESSÃO DA ENDOGAMIA

A depressão endogâmica caracteriza a expressão dos efeitos da endogamia sobre o indivíduo e a população, considerando-se a presença de alelos deletérios na população capazes de diminuir o valor de aptidão ou mesmo inviabilizar a sobrevivência dos indivíduos portadores de tais genes (LEBERG & FIRMIN 2008). Acredita-se que todas as populações possuam um conjunto de alelos deletérios, normalmente recessivos, que em estado homocigoto seriam responsáveis pela inviabilidade do indivíduo (LACY *et al.* 1996). Outra visão, não excludente, é a de que a heterocigosidade de alelos seria vantajosa em relação ao estado homocigoto, sem necessariamente envolver alelos deletérios (CHARLESWORTH & CHARLESWORTH 1999). Essa carga genética formada pelos alelos deletérios seria a responsável pela diferença entre a aptidão média de um indivíduo e o genótipo com maior aptidão para aquele ambiente (GULISIJA & CROW 2007; LEBERG & FIRMIN 2008). Contudo, um conjunto de alelos que confira menor adaptabilidade a um dado ambiente pode ser o de maior valor de aptidão em outro ambiente diferente (FRANKHAM *et al.* 2002), e essa aptidão flutua de acordo com o tempo em resposta a mudanças físicas e biológicas do meio (ORR 2009).

Apesar do ambiente controlado e pouco variável do cativeiro exercer menor pressão seletiva sobre as espécies (BRYANT & REED 1999), estudos empíricos demonstraram a existência de depressão endogâmica sobre características de aptidão mesmo em ambiente cativo (FRANKHAM 1995b). A endogamia, portanto, seria capaz de levar populações cativas à extinção (FRANKHAM *et al.* 2002), porém seus efeitos seriam mascarados em valores baixos de endogamia, mostrando-se mais pronunciados com o acúmulo da endogamia ao longo das gerações (FRANKHAM 1995b, LEBERG & FIRMIN 2008).

Alelos deletérios em situação de homocigose, por inviabilizarem a reprodução dos indivíduos portadores, seriam removidos da população por seleção natural, um processo conhecido como *purging* (FRANKHAM 1995a; BOAKES & WANG 2005).

Diversos estudos teóricos e empíricos avaliaram a existência deste fenômeno e sua capacidade de remover os alelos deletérios da população (e.g. BALLOU 1997, BOAKES *et al.* 2007; GULISIJA & CROW 2007), porém os resultados são controversos. De todo modo, o *purging* foi cogitado como uma opção para a remoção da carga genética em populações de cativeiro (FRANKHAM *et al.* 2002), porém seu uso dependeria do padrão genético envolvido na depressão da endogamia para a espécie (HEDRICK 1994).

A sobrevivência e o número de filhotes por ninhada são as medidas de aptidão mais comumente utilizadas para acessar a depressão da endogamia, pois apesar de esta afetar praticamente todos os aspectos do *fitness* reprodutivo (FRANKHAM *et al.* 2002), a sobrevivência e o número de filhotes são as características mais facilmente acessadas para uma grande variedade de espécies (BALLOU 1997; CASSINELLO 2005). Dados de studbooks de diversas espécies já foram utilizados na investigação da depressão da endogamia e *purging* em cativeiro, em estudos abrangentes (e.g. RALLS *et al.* 1988; BALLOU 1997; BOAKES *et al.* 2007), porém os modelos estatísticos utilizados nestes estudos dificilmente refletem as particularidades genotípicas das espécies de forma satisfatória, levando a resultados inconsistentes para algumas das espécies abordadas. Particularmente, espécies da ordem Carnívora não apresentam resultados estatisticamente significativos para estes modelos (ver RALLS *et al.* 1988 e BOAKES *et al.* 2007), falhando em refutar a hipótese de que carnívoros seriam adaptados à ocorrência de cruzamentos endogâmicos (ver LAIKRE 1999).

Em parte, esta inadequação dos modelos se deve à simplicidade dos mesmos, que comumente consideram uma simples relação linear entre a medida de aptidão e a endogamia (e.g. MORTON *et al.* 1956; RALLS *et al.* 1988), sem considerar a influência de outras variáveis como o local e condições dos pais (KALINOWSKI & HEDRICK 1998). Ainda, para animais que produzem mais de um filhote por ninhada, grande parte dos trabalhos considera a média de sobrevivência da ninhada como o resultado para toda a prole, para evitar problemas com a interdependência estatística entre filhotes numa mesma ninhada (e.g. LACY *et al.* 1996; BOAKES *et al.* 2007).

Os dados comumente contidos nos studbooks das espécies permitem, contudo, a análise de forma longitudinal (ver WEISS 2005), principalmente através de análises de sobrevivência. Os procedimentos estatísticos envolvidos nas análises de sobrevivência utilizam o tempo até a ocorrência de um evento (por exemplo, a morte do indivíduo) como variável resposta, e permitem a incorporação de dados censurados, ou seja, a inclusão de indivíduos que não foram acompanhados até a ocorrência do evento de interesse (KLEINBAUM & KLEIN 2005; COLOSIMO & GIOLO 2006). Então, no caso de dados provenientes de studbooks, podem ser incluídos dados de

indivíduos para os quais as informações foram perdidas em algum momento, e também aqueles ainda vivos ao final do período analisado.

Mesmo estas observações incompletas dos dados censurados fornecem informações importantes sobre o tempo de vida dos indivíduos, pois sabe-se assim que os mesmos sobreviveram ao menos até a data do último registro. Além disso, a omissão destes indivíduos censurados nos cálculos estatísticos pode acarretar conclusões viciadas (COLOSIMO & GIOLO 2006). Além disso, as análises de sobrevivência garantem maior verossimilhança entre as observações e a modelagem estatística dos dados, pois são utilizados os tempos totais de observação para os indivíduos (KLEINBAUM & KLEIN 2005). Por exemplo, pode-se utilizar o número de dias entre o nascimento e a morte, e não apenas a codificação binária de sobreviventes ou não-sobreviventes, comumente vista em análises de dados de pedigrees (e.g. RALLS *et al.* 1988; BOAKES *et al.* 2007). Há ainda a possibilidade de identificação de agrupamentos entre os dados (THERNEAU & LUMLEY 2009), como por exemplo os filhotes de uma mesma ninhada, sem que seja necessário generalizar um único resultado para todo o grupo.

Dado isto, o presente trabalho visa avaliar a existência de depressão da endogamia sobre a sobrevivência e tamanho das proles de *Speothos venaticus* em cativeiro, e também identificar outras variáveis que influenciem estes parâmetros. Com isso pretende-se identificar fatores genéticos e demográficos associados à mortalidade dos indivíduos, auxiliando na proposição de medidas para o manejo e conservação do cachorro-vinagre em cativeiro. Dados de cativeiro para esta espécie já foram utilizados nos estudos de Ralls e colaboradores (1988) e de Boakes *et al.* (2007), porém ambos utilizaram apenas dados parciais, dado a presença de censuras no studbook da espécie.

## 2. MATERIAL E MÉTODO

### 2.1 DADOS DE HISTÓRIA DE VIDA E PARÂMETROS GENÉTICOS

O último studbook produzido para o cachorro-vinagre, publicado ao final do ano de 2007 (DMOCH 2007), foi utilizado para avaliar os dados de história de vida. Deste foram retiradas a identificação do indivíduo, sexo, identidade dos pais, data e local de nascimento e data e local da morte, quando corretamente conhecida. Animais com data de morte desconhecida, bem como aqueles ainda vivos ao final do ano de 2007, foram considerados censurados. Para estes indivíduos, a última data com informação precisa foi computada. Exceto pelos casos dos animais ainda vivos ao final do período, as censuras foram causadas basicamente pela perda do contato entre o responsável pelo studbook e as instituições mantenedoras, ou então pela transferência dos animais para locais não contatados.

A partir dos dados presentes no studbook foram calculados o período completo de vida dos indivíduos, a idade dos pais quando do nascimento dos filhotes e a endogamia dos indivíduos. Animais provenientes da natureza foram considerados como não endogâmicos e não relacionados, exceto por três indivíduos incorporados à população em 2001, indicados no studbook como sendo irmãos (indivíduos 1262, 1263 e 1264). Alguns animais que não possuíam dados referentes à data de nascimento, identidade dos pais e data de morte (indivíduos 753 a 761) foram descartados das análises por não serem representativos e não possuírem descendentes na população.

Os dados do pedigree foram analisados com o software ENDOG (GUTIÉRREZ & GOYACHE 2005), de onde foram extraídos dados da endogamia dos indivíduos e da população, número de gerações e tamanho efetivo da população, e contribuição dos fundadores. Além disso, esse programa foi utilizado para a confecção da matriz de coancestralidade dos indivíduos atualmente vivos. A partir dessa matriz, juntamente com alguns dados dos animais, foram analisadas a diferenciação entre as subpopulações atuais ( $F_{ST}$ ), a distância genética de Nei ( $DN_{ij}$ ), endogamia média e a heterozigosidade esperada para cada subpopulação e para a população completa, através do software METAPOP (PÉREZ-FIGUEROA *et al.* 2009). Considerou-se, para isso, cada continente como uma diferente subpopulação. As análises foram realizadas também dentro de cada subpopulação, considerando-se aí os diferentes zoológicos como meta-populações dentro dos continentes.

## 2.2 ANÁLISES DE SOBREVIVÊNCIA

Para a análise dos fatores que influenciam na sobrevivência da espécie em cativeiro, foram considerados, inicialmente, três possíveis modelos paramétricos para o ajustamento dos dados (Modelo de regressão exponencial, Modelo de regressão Weibull e Modelo log-normal). Contudo, os dados de sobrevivência da espécie não se ajustaram adequadamente a nenhum destes modelos paramétricos (ver Resultados), e portanto optou-se pela utilização do Modelo de riscos proporcionais de Cox. Este modelo é composto pelo produto de dois componentes, um não-paramétrico e outro paramétrico, e permite a análise de dados de tempo de vida em que a resposta é o tempo até a ocorrência do evento (no caso, a morte dos indivíduos), ajustado por covariáveis (COLOSIMO & GIOLO 2006).

A expressão geral do modelo considera a seguinte função para a taxa de falha em um dado tempo  $t$  :

$$\lambda(t) = \lambda_0(t) \exp\{\mathbf{x}'\boldsymbol{\beta}\},$$

ou seja,

$$\lambda(t) = \lambda_0(t) \exp\{\beta_1x_1 + \beta_2x_2 + \dots + \beta_nx_n\}$$

em que  $\lambda(t)$  representa a taxa de falha, ou seja, a probabilidade instantânea de morte no tempo  $t$  (condicional à sobrevivência até este tempo  $t$ );  $\lambda_0(t)$  é um componente não paramétrico e não especificado chamado de função de base ou taxa de falha de base, pois  $\lambda(t) = \lambda_0(t)$  quando  $\mathbf{x} = 0$ ; e  $\boldsymbol{\beta}$  representa um vetor de parâmetros associados às covariáveis  $\mathbf{x}$ . Uma importante característica deste modelo é que apenas a função de base é dependente do tempo, e independente das covariáveis; e que estas por sua vez são independentes do tempo.

Neste modelo, o interesse se volta para os coeficientes  $\beta_i$ , que representam a interferência das covariáveis  $x_i$  sobre a taxa de falha em um dado momento. Essa interferência pode ser tanto no sentido de aceleração quanto de diminuição da taxa de falha. A vantagem do modelo de Cox em relação aos outros modelos de sobrevivência é que as razões de risco associadas às covariáveis ( $\exp \beta_i$ ), que são de fato a medida do efeito destas sobre a mortalidade, não necessitam do conhecimento da função de risco de base para serem estimadas (KLEINBAUM & KLEIN 2005).

Utilizando-se deste modelo de sobrevivência foram analisadas as razões de risco associadas a onze covariáveis (Tabela 1). Ainda, quatro destas covariáveis foram codificadas de duas formas diferentes, a fim de verificar a significância estatística dos efeitos de forma contínua (por exemplo, um aumento contínuo da endogamia), e de

forma categórica (por exemplo, a separação de indivíduos endogâmicos e não-endogâmicos). Esta abordagem foi adotada para garantir a explicação mais simples possível para o efeito da covariável sobre a mortalidade da espécie. A utilização destas covariáveis codificadas de duas formas diferentes sempre se deu de forma alternativa, não aditiva, e a utilização das variáveis referentes à endogamia do indivíduo, do pai e da mãe deu-se de forma alternativa para todo o grupo, ou seja, todos de forma contínua ou todos de forma categórica.

Tabela 1: Descrição das covariáveis utilizadas para a análise de sobrevivência da população cativa de *Speothos venaticus*.

<b>Sigla</b>	<b>Covariável</b>	<b>Descrição</b>
$f_{i(\text{con})}$	Endogamia (contínua)	Valor de endogamia do indivíduo, codificado de forma contínua, com amplitude de 0,01
$f_{i(\text{bin})}$	Endogamia (binário)	Diferenciação entre animais não-endogâmicos (0) e endogâmicos (1)
$f_{p(\text{con})}$	Endogamia do pai (contínua)	Valor de endogamia do pai, de forma contínua
$f_{p(\text{bin})}$	Endogamia do pai (binário)	Diferenciação entre pai não-endogâmico (0) e endogâmico (1)
$f_{m(\text{con})}$	Endogamia da mãe (contínua)	Valor de endogamia da mãe, de forma contínua.
$f_{m(\text{bin})}$	Endogamia da mãe (binário)	Diferenciação entre mãe não-endogâmica (0) e endogâmica (1)
$G_{(\text{con})}$	Gerações em cativeiro (contínuo)	Número de gerações em que os ancestrais estão em cativeiro, acrescido de uma unidade
$G_{(\text{bin})}$	Gerações em cativeiro (binário)	Diferenciação entre animais filhos de fundadores (0) e filhos de animais a partir da segunda geração (1)
L	Local do cativeiro (binário)	Cativeiro fora da distribuição natural da espécie (0) e dentro da área de distribuição natural (1)
TP	Tamanho da prole	Número de irmãos nascidos na mesma ninhada
Ip	Idade do pai	Idade do pai separada em classes (1-2 anos, 3-4 anos, 5 ou mais)
Im	Idade da mãe	Idade da mãe, separada em classes
Ep	Experiência do pai (binário)	Diferenciação entre primeira prole (0) e a partir da segunda em diante (1)
Em	Experiência da mãe (binário)	Diferenciação entre fêmeas primíparas (0) e múltiparas (1)
Co	Coorte	Divisão do ano de nascimento dos indivíduos em coortes de 5 anos, a partir do ano de 1970 até 2007

A escolha pela classificação da variável 'local' de forma binária, representando animais mantidos em cativeiros dentro ou fora da área de distribuição natural da espécie, deu-se por conta da discrepância no número de indivíduos entre os diferentes continentes, o que poderia levar a conclusões desviadas. A variável coorte foi definida arbitrariamente, porém com um valor aproximado ao intervalo de gerações na

população, no intuito de refletir possíveis mudanças nas práticas de manejo dos zoológicos ao longo do tempo.

Como os animais dentro de uma mesma ninhada não podem ser considerados estatisticamente independentes (LACY *et al.* 1996; BISHOP *et al.* 2008), uma décima segunda variável, indicadora destes agrupamentos de irmãos na ninhada, foi incluída em algumas das análises. Através desta variável os erros padrão são ajustados para acomodar dados agrupados (BALLINGER 2004). Contudo, existe certo grau de independência dentro das ninhadas por cada observação corresponder a um indivíduo, e portanto foram utilizados os resultados estatísticos que levavam esta independência parcial em consideração.

As análises de sobrevivência foram realizadas em ambiente estatístico R (R Development Core Team 2010), com a utilização do pacote *survival* versão 2.35-8 (THERNEAU & LUMLEY 2009). Os dados dos indivíduos foram analisados de cinco formas diferentes, no sentido de facilitar a comparação com resultados obtidos em outros estudos, e também visando a adequação às características biológicas da espécie. Dessa forma, os efeitos das covariáveis foram analisados sobre a sobrevivência (1) até sete dias de vida, (2) até 30 dias de vida, (3) até 180 dias, (4) até 365 dias, e (5) sobre a sobrevivência total dos indivíduos. Nas análises até sete e 30 dias de vida, a partir daqui tratados como período de viabilidade, a variável de agrupamento das ninhadas foi incluída, por ser este o período em que os filhotes alimentam-se de leite materno (BEISIEGUEL & ZUERCHER 2005), e portanto são dependentes do ambiente materno para a sobrevivência. Já para as outras três formas de análise esta variável não foi incluída, porém apenas os animais que sobreviveram além de 30 dias foram abrangidos. A inclusão da variável de agrupamento levaria, nestes casos, à consideração errônea de que os indivíduos permaneceram juntos durante os períodos em questão, o que não é verdadeiro. Além disso, o modelo de riscos proporcionais de Cox considera que o efeito da covariável é independente do tempo, ou seja, a razão de riscos para uma covariável é a mesma para todo o período de acompanhamento.

Os modelos iniciais para a sobrevivência da espécie em cativeiro, para as cinco formas de análise dos dados, incluíram todas as covariáveis de forma aditiva. Primeiramente, foram analisados quatro modelos completos formados pela combinação de endogamias e número de gerações codificadas de forma contínua ou categórica, de forma a selecionar o modelo mais adequado para a simplificação, sendo aquele com maior valor de verossimilhança o utilizado nos passos seguintes. Procedeu-se então a simplificação do modelo através da retirada de covariáveis, uma a uma, sendo a variável com maior valor de  $p$  para a estatística de Wald a retirada em

cada passo. Ou seja, foram retiradas as variáveis consideradas estatisticamente não significativas, sendo em cada passo retirada aquela em que o erro padrão apresentava distribuição mais ampla. A adequação do modelo aos dados foi analisada através do Critério de Informação de Akaike (AIC), expresso através da diferença entre as estimativas para os modelos ( $\Delta AIC$ ) e o cálculo dos pesos de AIC(w) para os diferentes modelos, realizado com o pacote estatístico `qpcR` (SPIESS & RITZ 2010).

### 2.3 TAMANHO E VIABILIDADE PROPORCIONAL DAS PROLES

Avaliou-se, também, o efeito das variáveis: local de nascimento, idade da mãe (em anos), e endogamia do indivíduo, da mãe e do pai (de forma contínua), sobre o tamanho das proles. Como grande parte das mães teve mais de uma ninhada, optou-se pela utilização de um modelo linear generalizado misto (*Generalized linear mixed model* – GLMM) com distribuição dos erros segundo uma distribuição de Poisson e função de ligação logarítmica. A identidade da mãe foi considerada como o efeito aleatório do modelo, o que controla a pseudorreplicação destes dados mensurados para uma mesma mãe (CRAWLEY 2007). Utilizou-se o pacote estatístico `lme4` (BATES & MAECHLER 2010) para a avaliação dos modelos, que foram comparados também através do Critério de Informação de Akaike.

Estas mesmas variáveis, incluindo o tamanho das proles, foram também avaliadas quanto à influência sobre a proporção de filhotes da ninhada que vieram a desmamar, ou seja, que completaram mais de 30 dias de vida. Do mesmo modo, utilizaram-se modelos GLMM, porém com estruturação binomial dos dados e função de ligação logito, também com a identidade da mãe como efeito aleatório.

Indivíduos com ancestralidade desconhecida e aqueles provenientes da natureza foram descartados das análises de sobrevivência e também das análises de tamanho e viabilidade das proles. Grande parte dos dados são indisponíveis para os fundadores, o que impossibilita sua inclusão na maioria das análises. Alguns outros indivíduos, não fundadores, continham dados perdidos para alguma das variáveis, e sua inclusão levaria a diferentes números amostrais, dependendo da variável incluída no modelo. Esses animais foram excluídos para possibilitar a comparação dos modelos de sobrevivência através do AIC, que somente aplica-se a comparações utilizando o mesmo conjunto de dados (JOHNSON & OMLAND 2004).

### 3. RESULTADOS

#### 3.1 STUDBOOK COMPLETO

Até o final do ano de 2007, 1426 indivíduos de *Speothos venaticus* fizeram parte da população cativa da espécie, sendo 142 animais vivos ao final de 2007. Sessenta e dois animais são provenientes da natureza, e seis destes ainda encontram-se com vida. Os primeiros registros datam da década de 1930, porém trata-se apenas de alguns registros esparsos de animais retirados da natureza e sem representação na população atual. A partir do ano de 1968 é que começou o estabelecimento da população cativa que possui descendentes atualmente, sendo que apenas 14 fundadores possuem representatividade nos dias de hoje (Tabela 2).

Tabela 2: Ano de entrada no cativeiro e porcentagem de contribuição dos fundadores atualmente representados na população cativa de *Speothos venaticus*

<b>Indivíduo</b>	<b>Ano de entrada na população</b>	<b>Contribuição na população atual</b>
383	1968	0,0638
7	1968	0,0638
46	1971	0,0832
54	1976	0,0436
83	1979	0,0443
215	1985	0,0445
275	1986	0,1792
276	1986	0,0901
277	1986	0,0891
309	1985	0,0555
WILD1*	2001	0,0440
WILD2*	2001	0,0440
1311	2004	0,0634
1312	2004	0,0634

\* WILD 1 e WILD 2 representam os pais dos indivíduos 1262, 1263 e 1264, como descrito no studbook da espécie. Apenas os filhotes fazem parte da população cativa.

Pode-se notar que a diversidade genética da população atual divide-se de forma similar entre estes fundadores, sendo apenas um deles responsável por mais que 10% da diversidade genética. Outros dois animais provenientes da natureza e ainda vivos possuem contribuições de 0,7%, porém não possuem descendentes e portanto, de acordo com Lacy (1995), não podem ser considerados fundadores.

Considerando-se toda a população histórica, apenas 40 dos indivíduos da natureza podem ser considerados fundadores, sendo que quatro destes indivíduos respondem por 50% da representatividade genética existente na população histórica. O número efetivo de fundadores desta população é de apenas 10,86 indivíduos, e seu tamanho efetivo é de apenas 13,11 (desvio padrão = 3,50) indivíduos. Os coeficientes de endogamia dos indivíduos ( $f$ ) distribuem-se entre 0 e 0,5. A endogamia média é de 14,78%, e a média de relacionamento entre os indivíduos é de 18,53%. O intervalo médio entre gerações calculado para toda a população é de 3,86 anos.

### 3.2 POPULAÇÃO ATUAL

Os 142 animais viventes ao final do ano de 2007 distribuem-se em 41 instituições, localizadas nas Américas do Sul e Norte, Europa e Ásia, dividindo-se em 81 machos e 61 fêmeas, sendo de 5,64 anos o intervalo médio entre as gerações que compõem este grupo. A endogamia média desta população é de 11,95% ( $f$  máximo = 0,477), sendo a subpopulação europeia a com maior valor médio de endogamia (Tabela 3). A subpopulação asiática foi recentemente formada através do aporte de animais da natureza em 2004, e apenas estes dois indivíduos reproduziram-se, o que leva à inexistência de endogamia nesta subpopulação, porém a coancestralidade entre os indivíduos é acentuada. Já a população sul-americana é a que apresenta o menor valor de coancestralidade entre os indivíduos, principalmente por conta da existência de quatro animais saídos da natureza e da reprodução de um destes indivíduos.

Tabela 3: Parâmetros das subpopulações atuais de *Speothos venaticus*. Número de indivíduos (N [machos/fêmeas]), Coancestralidade entre indivíduos da subpopulação  $i$  ( $f_{ii}$ ), Endogamia média da subpopulação ( $F_i$ ), Heterozigosidade esperada ( $H_E$ ), Diferenciação genética ( $F_{ST}$ ).

Subpopulação	N	$f_{ii}$	$F_i$	$H_E$	$F_{ST}$ *
América do Sul	38 [25/13]	0,1779	0,1124	0,2570	0,1888
América do Norte	15 [8/7]	0,2485	0,1305	0,0920	0,1415
Europa	69 [37/32]	0,2045	0,1557	0,4395	0,2200
Ásia	20 [11/9]	0,2150	0	0,1330	0,0906
<b>Média</b>	---	<b>0,2035</b>	<b>0,1195</b>	---	---
<b>Total</b>	<b>142 [81/61]</b>	---	---	<b>0,9073</b>	<b>0,1221</b>

\* Os valores para as subpopulações se referem à diferenciação entre instituições de um mesmo continente, enquanto que o valor total refere-se à diferenciação entre os continentes (subpopulações).

Apesar de possuir o maior valor médio de endogamia, a subpopulação europeia apresenta o maior valor de heterozigosidade esperada, que representa a diversidade gênica em condições de acasalamento aleatório entre os indivíduos. Isso se deve à distinção genética existente entre alguns dos zoológicos, refletido no alto

valor de  $F_{ST}$ . A diferenciação genética entre os continentes,  $F_{ST} = 0,1221$ , permite que estes sejam tratados como subpopulações razoavelmente distintas (FRANKHAM *et al.* 2002), do ponto de vista das representatividades dos fundadores, e evidencia o baixo fluxo de indivíduos. Este fluxo é mais acentuado entre Europa e América do Norte, gerando o maior valor de coancestralidade entre subpopulações, e conseqüentemente a menor distância genética (Tabela 4).

Tabela 4: Valores de Coancestralidade ( $f_{ij}$ ) e Distância genética de Nei ( $DN_{ij}$ ) entre subpopulações  $i$  e  $j$ .

<b>Subpopulações</b>	<b><math>f_{ij}</math></b>	<b><math>DN_{ij}</math></b>
Europa – América do Norte	0,1688	0,0576
Europa – América do Sul	0,0225	0,1687
Europa – Ásia	0	0,2097
América do Norte – América Do Sul	0,0257	0,1875
América do Norte – Ásia	0	0,2317
América do Sul – Ásia	0	0,1965

### 3.3 ANÁLISES DE SOBREVIVÊNCIA

No intuito de permitir a comparação entre os modelos utilizados para avaliar a sobrevivência da espécie em cativeiro, foram excluídos todos os indivíduos para os quais havia dados inacessíveis, restando então 1343 animais. Contudo não foram excluídos os indivíduos com sexo indeterminado, pois há 320 animais nesta condição, e essa indeterminação deve-se principalmente à morte prematura destes. Portanto, sua exclusão do conjunto de dados poderia levar a conclusões equivocadas.

A endogamia média neste conjunto de animais é de 0,1554, porém considerando-se apenas os indivíduos endogâmicos, esta média é de 0,2071 (erro padrão = 0,003,  $N = 1008$ ). A distribuição de indivíduos entre os valores de endogamia é extremamente assimétrica, como pode ser visto na Figura 1. Ao todo 15 gerações estão presentes na população, e há uma tendência de aumento da endogamia ao longo das gerações (Figura 2). A separação dos indivíduos em coortes de cinco anos mostra um aumento pequeno porém significativo na endogamia ao longo dos anos ( $F_{1,1341} = 7,398$ ,  $p = 0,007$  ; Figura 3). Contudo, a exclusão dos indivíduos não endogâmicos evidencia um decréscimo na endogamia média ao longo dos anos ( $F_{1,1006} = 83,97$ ,  $p < 0,0001$  ; Figura 3), apesar do aumento no número de animais endogâmicos ao longo do tempo (Tabela 5).

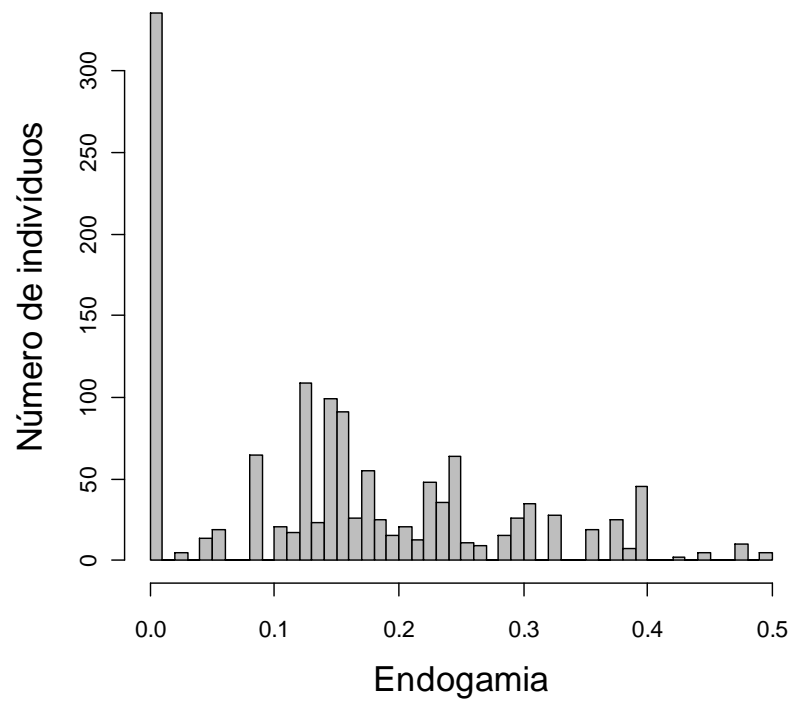


Figura 1: Distribuição dos valores de endogamia na população de 1343 indivíduos de *Speothos venaticus*.

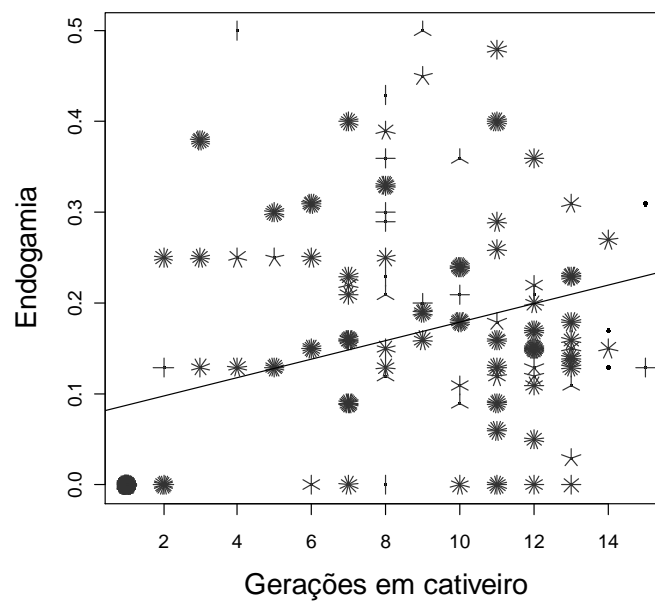


Figura 2: Regressão linear da endogamia em relação às gerações em cativeiro.  $\beta = 0,01$ ,  $r^2 = 0,124$ ,  $F_{1, 1341} = 190,4$ ,  $p < 0,0001$ . O número de traços ao redor dos pontos representa o número de indivíduos com dado valor de endogamia.

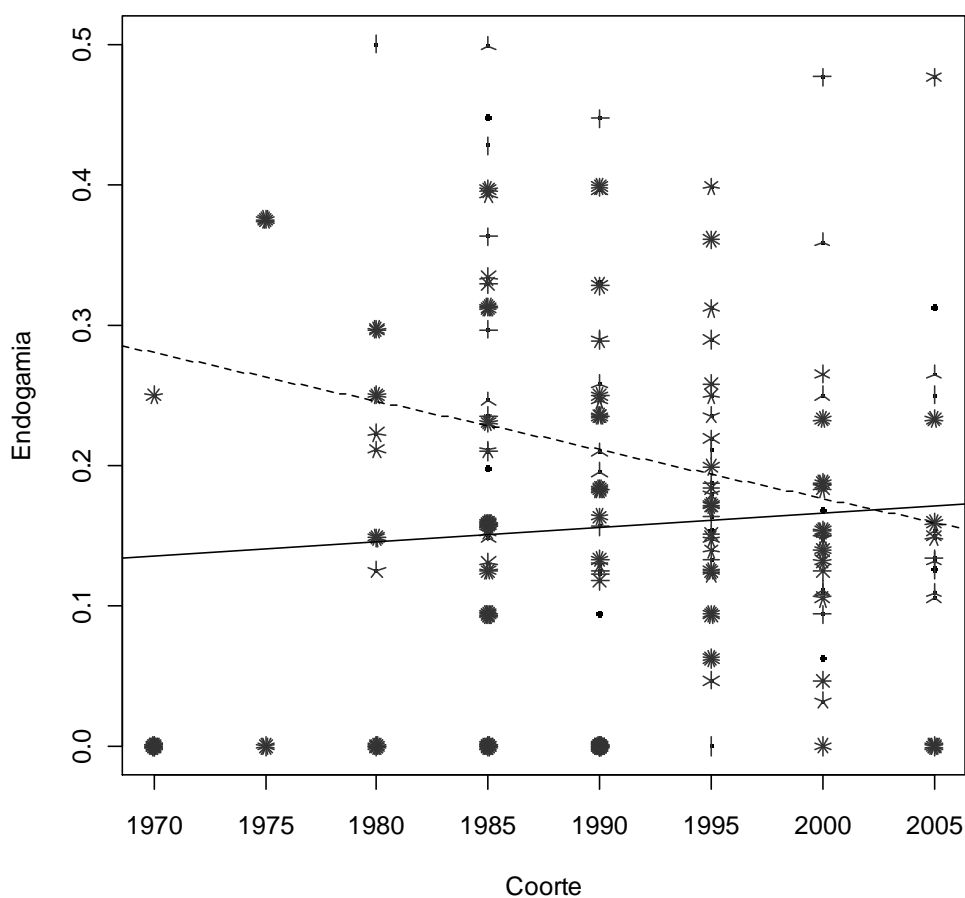


Figura 3: Regressão linear da endogamia em relação às coortes. A linha completa representa a regressão sobre o conjunto total de 1343 indivíduos ( $\beta = 0,001$ ,  $r^2 = 0,004$ ); e a linha tracejada representa o conjunto composto por 1008 indivíduos endogâmicos ( $\beta = -0,003$ ,  $r^2 = 0,076$ ). Para a reta tracejada, os valores de endogamia iguais a zero devem ser desconsiderados. O número de traços ao redor dos pontos representa o número de indivíduos com dado valor de endogamia.

Tabela 5: Endogamia ao longo das coortes de *Speothos venaticus* e razão entre número de animais não endogâmicos e endogâmicos. Número total de indivíduos (N), endogamia média (F) e erro padrão (EP), número de animais endogâmicos (N ( $f > 0$ )), endogamia média considerando apenas os indivíduos endogâmicos (F ( $f > 0$ )), razão dos números de indivíduos (N ( $f > 0$ ) / N).

	1970	1975	1980	1985	1990	1995	2000	2005
<b>N</b>	69	47	120	305	307	217	178	100
<b>F</b>	0,0326	0,1995	0,1567	0,1766	0,1436	0,1778	0,1553	0,1410
<b>(EP)</b>	(0,0102)	(0,0276)	(0,0113)	(0,0073)	(0,0075)	(0,0060)	(0,0063)	(0,0124)
<b>N (<math>f &gt; 0</math>)</b>	9	25	82	248	191	215	168	70
<b>F (<math>f &gt; 0</math>)</b>	0,25	0,375	0,2294	0,2172	0,2308	0,1795	0,1646	0,2014
<b>(EP)</b>	(0,0)	(0,0)	(0,0082)	(0,0067)	(0,0064)	(0,0060)	(0,0059)	(0,0117)
<b>N (<math>f &gt; 0</math>) / N</b>	0,13	0,53	0,68	0,81	0,62	0,99	0,94	0,70

Neste conjunto da população, 485 indivíduos morreram em até sete dias, e mais 94 animais morreram até completar 30 dias de vida. Apenas 542 indivíduos sobreviveram por mais de um ano, sendo 269 fêmeas (74 não endogâmicas e 195 endogâmicas) e 273 machos (79 não endogâmicos e 194 endogâmicos). As proporções de machos e fêmeas endogâmicos ou não endogâmicos não diferiram ( $\chi^2 = 0,07$ , GL = 1,  $p = 0,78$ ).

A Figura 4 mostra as curvas de Kaplan-Meier para a sobrevivência de todos os 1343 indivíduos. Pode-se notar uma mortalidade acentuada no início das curvas, refletindo a grande mortalidade de animais até os 30 dias de vida. A mediana de sobrevivência para os animais não endogâmicos é de 217 (104-615) dias, e para os endogâmicos é de 72 (53-108) dias, porém não há diferença significativa entre as curvas ( $\chi^2 = 0$ , GL = 1,  $p = 0,83$ ).

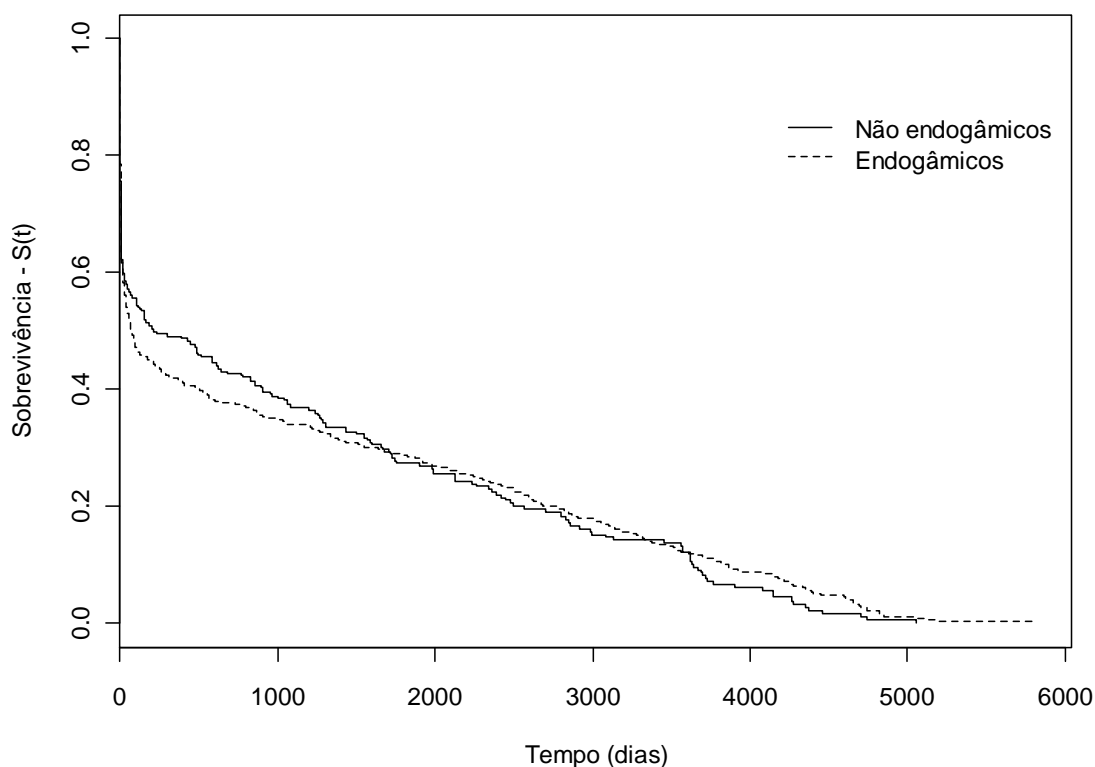


Figura 4: Curvas de Kaplan-Meier para a sobrevivência de animais endogâmicos (n = 1008) e não endogâmicos (n = 335).

A tentativa de adequação dos dados a modelos paramétricos de sobrevivência mostra desvios grosseiros das estimativas dos modelos em relação à distribuição de Kaplan-Meier, que representa a simples apresentação gráfica da sobrevivência em uma função escada (Figura 5). Por conta desta inadequação dos modelos paramétricos optou-se pela utilização do Modelo de riscos proporcionais de Cox.

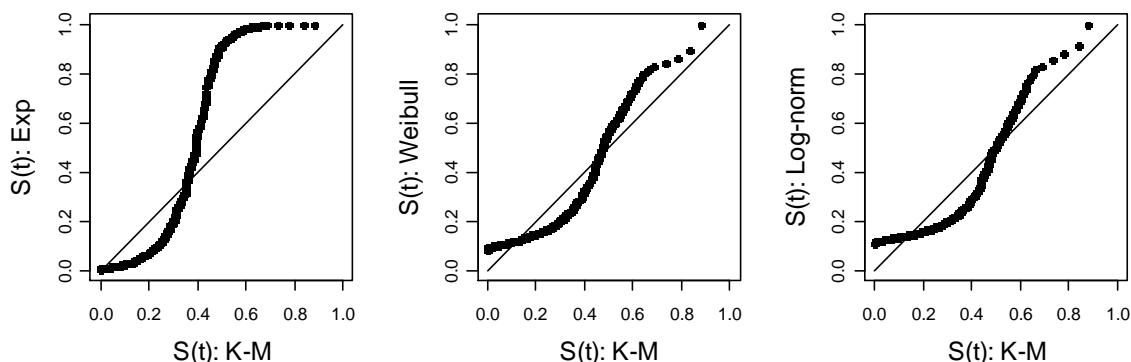


Figura 5: Gráficos das sobrevivências de *Speothos venaticus* estimadas por Kaplan-Meier versus as sobrevivências estimadas pelos modelos exponencial, Weibull e log-normal, respectivamente. Desvios em relação à reta indicam a inadequação do modelo em relação às características da distribuição de sobrevivência da espécie.

### 3.3.1 SOBREVIVÊNCIA ATÉ 7 DIAS

O modelo completo com maior verossimilhança aos dados foi aquele contendo as variáveis de endogamia para o indivíduo e para os pais de forma binária e o número de gerações em cativeiro de forma contínua (modelo 7.3 - Tabela 6). O modelo 7.6 apresentou o menor valor de AIC, contudo somente cinco das covariáveis contidas neste modelo apresentam valores significativos para a razão de riscos associada (Tabela 7). Apenas estas cinco covariáveis mantiveram-se ao final dos passos de seleção das covariáveis, resultando no modelo 7.11.

Tabela 6: Modelos utilizados na seleção de covariáveis para descrever a sobrevivência de *Speothos venaticus* até sete dias de vida. Os quatro primeiros modelos representam as variações de modelo completo.

	<b>Modelo analisado</b>	<b><math>\Delta AIC</math></b>	<b><math>AIC(w)</math></b>
7.1	$f_{i(con)} + f_{p(con)} + f_{m(con)} + G_{(con)} + TP + L + Ip + Im + Ep + Em + Co$	29,299	$1,9 \times 10^{-7}$
7.2	$f_{i(con)} + f_{p(con)} + f_{m(con)} + G_{(bin)} + TP + L + Ip + Im + Ep + Em + Co$	34,310	$1,5 \times 10^{-8}$
7.3	$f_{i(bin)} + f_{p(bin)} + f_{m(bin)} + G_{(con)} + TP + L + Ip + Im + Ep + Em + Co$	3,925	0,061
7.4	$f_{i(bin)} + f_{p(bin)} + f_{m(bin)} + G_{(bin)} + TP + L + Ip + Im + Ep + Em + Co$	39,475	$1,2 \times 10^{-9}$
7.5	$f_{i(bin)} + f_{p(bin)} + f_{m(bin)} + G_{(con)} + TP + L + Ip + Im + Ep + Co$	1,960	0,163
7.6	$f_{i(bin)} + f_{m(bin)} + G_{(con)} + TP + L + Ip + Im + Ep + Co$	0,0	0,437
7.7	$f_{i(bin)} + G_{(con)} + TP + L + Ip + Im + Ep + Co$	0,769	0,297
7.8	$f_{i(bin)} + G_{(con)} + TP + L + Ip + Ep + Co$	5,980	0,022
7.9	$f_{i(bin)} + G_{(con)} + TP + L + Ip + Co$	10,223	0,003
7.10	$f_{i(bin)} + G_{(con)} + TP + L + Im + Co$	6,682	0,015
7.11	$f_{i(bin)} + G_{(con)} + TP + L + Co$	13,045	$6,4 \times 10^{-4}$

De acordo com os resultados do modelo 7.6, animais endogâmicos têm sobrevivência aproximadamente 50% maior até os sete dias de vida, ou seja, a viabilidade destes é maior em relação aos animais não endogâmicos. O tamanho da

prole influencia também na sobrevivência dos indivíduos, sendo as proles maiores mais viáveis. A covariável número de gerações em cativeiro, por sua vez, mostra um aumento na razão de risco de aproximadamente 16% a cada geração, com intervalo de confiança entre 7 e 25% de aumento nesta razão de riscos. Contudo, com o passar dos anos desde os primeiros animais mantidos em cativeiro, o risco de morte dos indivíduos vem decrescendo, como pode ser visto no valor de risco para a variável coorte. O local do cativeiro apresenta também um efeito significativo sobre a viabilidade destes animais, sendo que os indivíduos nascidos dentro da área de distribuição natural da espécie têm risco de morte até os sete dias aproximadamente 43% menor.

Tabela 7: Valores das funções de riscos ( $\exp \beta$ ) associados às covariáveis no modelo com menor valor para o Critério de Informação de Akaike (7.6) e o modelo contendo efeitos significativos para todas as covariáveis (7.11). N = 1343 indivíduos. Ambos os modelos contêm a variável de agrupamento das ninhadas.

7.6				7.11			
Covariável	exp $\beta$	95% IC	p	Covariável	exp $\beta$	95% IC	p
$f_{i(\text{bin})}$	0,4989	0,31 – 0,81	0,0049 *	$f_{i(\text{bin})}$	0,4974	0,31 – 0,79	0,0034 *
$f_{m(\text{bin})}$	0,8184	0,55 – 1,22	0,3249	$G_{(\text{con})}$	1,1269	1,05 – 1,21	0,0014 *
$G_{(\text{con})}$	1,1584	1,07 – 1,25	0,0003 *	TP	0,8529	0,77 – 0,94	0,0018 *
TP	0,8675	0,78 – 0,96	0,0063 *	L	0,5793	0,36 – 0,92	0,0218 *
L	0,5645	0,34 – 0,91	0,0197 *	Co	0,9606	0,93 – 0,99	0,0074 *
Ip	>3	1,3892	0,88 – 2,19				
	>5	1,1366	0,70 – 1,83				
Im	>3	1,0271	0,66 – 1,59				
	>5	1,4223	0,89 – 2,26				
Ep	0,7789	0,53 – 1,14	0,2012				
Co	0,9514	0,92 – 0,98	0,0020 *				

O modelo apontado pelo Critério de Informação de Akaike contém, no entanto, quatro outras covariáveis que não apresentam efeitos significativos sobre a mortalidade destes indivíduos. Contudo, alguns autores sugerem a inclusão de covariáveis com valor de  $p$  de até 0,25 (ver COLOSIMO & GIOLO 2006, p. 143). Com isso, apenas a covariável endogamia da mãe apresenta grande discrepância, sendo que o modelo 7.7, que exclui esta covariável, foi o que se apresentou mais próximo do selecionado pelo AIC, como pode ser visto na Tabela 6.

### 3.3.2 SOBREVIVÊNCIA ATÉ 30 DIAS

Da mesma forma que na análise de sobrevivência até sete dias, o modelo completo selecionado para a análise da sobrevivência até 30 dias foi aquele contendo as

endogamias de forma binária e o número de gerações em cativeiro de forma contínua (modelo 30.4 – Tabela 8). Também como ocorrido na modelagem anterior, covariáveis com valores não significativos foram incluídas no modelo com menor valor para o Critério de Informação de Akaike, porém dois modelos mostraram-se igualmente explicativos (30.6 e 30.7 – Tabela 8).

Tabela 8: Modelos utilizados na seleção de covariáveis para descrever a sobrevivência de *Speothos venaticus* até 30 dias de vida. Os quatro primeiros modelos representam as variações de modelo completo.

	<b>Modelo analisado</b>	<b><math>\Delta</math>AIC</b>	<b>AIC(w)</b>
30.1	$f_{i(\text{con})} + f_{p(\text{con})} + f_{m(\text{con})} + G_{(\text{con})} + TP + L + Ip + Im + Ep + Em + Co$	25,360	$9,2 \times 10^{-7}$
30.2	$f_{i(\text{con})} + f_{p(\text{con})} + f_{m(\text{con})} + G_{(\text{bin})} + TP + L + Ip + Im + Ep + Em + Co$	36,785	$3,0 \times 10^{-9}$
30.3	$f_{i(\text{bin})} + f_{p(\text{bin})} + f_{m(\text{bin})} + G_{(\text{bin})} + TP + L + Ip + Im + Ep + Em + Co$	35,779	$5,0 \times 10^{-9}$
30.4	$f_{i(\text{bin})} + f_{p(\text{bin})} + f_{m(\text{bin})} + G_{(\text{con})} + TP + L + Ip + Im + Ep + Em + Co$	2,419	0,088
30.5	$f_{i(\text{bin})} + f_{p(\text{bin})} + f_{m(\text{bin})} + G_{(\text{con})} + TP + L + Ip + Im + Ep + Co$	0,430	0,238
30.6	$f_{i(\text{bin})} + f_{m(\text{bin})} + G_{(\text{con})} + TP + L + Ip + Im + Ep + Co$	0,0	0,295
30.7	$f_{i(\text{bin})} + G_{(\text{con})} + TP + L + Ip + Im + Ep + Co$	0,0	0,295
30.8	$f_{i(\text{bin})} + G_{(\text{con})} + TP + L + Ip + Im + Co$	2,868	0,070
30.9	$f_{i(\text{bin})} + G_{(\text{con})} + TP + L + Im + Co$	9,964	0,002
30.10	$f_{i(\text{bin})} + G_{(\text{con})} + TP + L + Ip + Co$	6,663	$1,1 \times 10^{-4}$
30.11	$f_{i(\text{bin})} + G_{(\text{con})} + TP + L + Co$	15,751	0,010

Pode-se notar que as mesmas covariáveis da modelagem de sobrevivência até sete dias foram selecionadas na análise atual, tanto no modelo em que foram mantidas apenas as covariáveis com efeito significativo (30.11 – Tabela 9), quanto em um dos modelos selecionados pelo AIC (30.6). Ainda, a covariável excluída no segundo modelo selecionado por este procedimento foi justamente a endogamia da mãe, que apresentou a maior inadequação no modelo da análise anterior.

Os resultados não diferem qualitativamente daqueles obtidos na análise da sobrevivência até sete dias, pois apenas 94 indivíduos morreram entre 7 e 30 dias, enquanto 485 morreram em até sete dias. Contudo, pode-se observar uma tendência de diminuição dos efeitos médios das covariáveis, exceto pela covariável local, que teve um aumento de 2,5% na direção de maior sobrevivência dos animais na área de ocorrência natural da espécie.

Tabela 9: Valores das funções de riscos ( $\exp \beta$ ) associados às covariáveis no modelo com menor valor para o Critério de Informação de Akaike e menor número de covariáveis (30.7) e o modelo contendo efeitos significativos para todas as covariáveis (30.11). N = 1343 indivíduos. Ambos os modelos contêm a variável de agrupamento das ninhadas.

30.7				30.11				
Covariável	exp $\beta$	95% IC	p	Covariável	exp $\beta$	95% IC	p	
$f_{i(\text{bin})}$	0,5417	0,34 – 0,86	0,0087 *	$f_{i(\text{bin})}$	0,5532	0,35 – 0,85	0,0093 *	
$G_{(\text{con})}$	1,1322	1,05 – 1,22	0,0011 *	$G_{(\text{con})}$	1,1140	1,03 – 1,20	0,0031 *	
TP	0,8855	0,81 – 0,97	0,0105 *	TP	0,8759	0,80 – 0,96	0,0044 *	
L	0,5382	0,33 – 0,86	0,0102 *	L	0,5467	0,34 – 0,86	0,0099 *	
$I_p$	>3	1,4406	0,95 – 2,18	0,0863	Co	0,9615	0,93 – 0,99	0,0069 *
	>5	1,0503	0,67 – 1,64	0,8285				
$I_m$	>3	1,1007	0,73 – 1,65	0,6428				
	>5	1,4065	0,90 – 2,20	0,1357				
$E_p$	0,7977	0,56 – 1,14	0,2126					
Co	0,9529	0,92 – 0,98	0,0021 *					

### 3.3.3 SOBREVIVÊNCIA ATÉ 180 DIAS

O modelo completo que melhor se ajustou aos dados da espécie foi, mais uma vez, o composto pelo número de gerações em cativeiro de forma contínua e as endogâmias tratadas de forma categórica. Contudo, comparando-se o modelo com maior peso de AIC (180.10 – Tabela 10) com aqueles selecionados nas análises anteriores, pode-se notar que apenas o parâmetro de endogamia do indivíduo coincide com os parâmetros mantidos naquelas. Porém o efeito desta covariável sobre a sobrevivência até 180 dias mostra-se no sentido inverso do ocorrido nas análises anteriores, onde havia um decréscimo na razão de riscos associado aos animais endogâmicos. Na presente análise, porém, o risco de morte dos animais endogâmicos é de 2,86 vezes maior do que o de animais não endogâmicos (Tabela 11), com intervalo de confiança para este risco entre 1,56 e 5,25 vezes.

De acordo com o modelo 180.10, filhotes de pais endogâmicos têm 2,72 vezes maior risco de morte a qualquer tempo do que os filhotes de machos não endogâmicos. Também em contraste com as análises anteriores, o número de gerações em cativeiro se mostrou benéfico para a sobrevivência destes animais até 180 dias, com uma diminuição média de cerca de 13% na probabilidade de morte a cada geração. Filhotes de mães com idade maior do que cinco anos têm também o dobro de risco em comparação com mães entre 1 e 2 anos de idade; já aqueles com mães entre 3 e 4 anos não têm diferença significativa em comparação com mães entre um e dois anos de idade. Neste modelo manteve-se também a experiência do pai

como fator associado à mortalidade, porém este efeito não foi significativo ao nível de 0,05.

Tabela 10: Modelos utilizados na seleção de covariáveis para descrever a sobrevivência de *Speothos venaticus* até 180 dias de vida. Os quatro primeiros modelos representam as variações de modelo completo.

	<b>Modelo analisado</b>	<b><math>\Delta AIC</math></b>	<b>AIC(w)</b>
180.1	$f_{i(\text{con})} + f_{p(\text{con})} + f_{m(\text{con})} + G_{(\text{con})} + TP + L + Ip + Im + Ep + Em + Co$	38,188	$1,2 \times 10^{-9}$
180.2	$f_{i(\text{con})} + f_{p(\text{con})} + f_{m(\text{con})} + G_{(\text{bin})} + TP + L + Ip + Im + Ep + Em + Co$	36,210	$3,3 \times 10^{-9}$
180.3	$f_{i(\text{bin})} + f_{p(\text{bin})} + f_{m(\text{bin})} + G_{(\text{bin})} + TP + L + Ip + Im + Ep + Em + Co$	17,763	$3,4 \times 10^{-5}$
180.4	$f_{i(\text{bin})} + f_{p(\text{bin})} + f_{m(\text{bin})} + G_{(\text{con})} + TP + L + Ip + Im + Ep + Em + Co$	8,139	0,004
180.5	$f_{i(\text{bin})} + f_{p(\text{bin})} + f_{m(\text{bin})} + G_{(\text{con})} + TP + L + Ip + Im + Ep + Em$	6,139	0,011
180.6	$f_{i(\text{bin})} + f_{p(\text{bin})} + G_{(\text{con})} + TP + L + Ip + Im + Ep + Em$	4,185	0,030
180.7	$f_{i(\text{bin})} + f_{p(\text{bin})} + G_{(\text{con})} + TP + L + Ip + Im + Ep$	2,239	0,080
180.8	$f_{i(\text{bin})} + f_{p(\text{bin})} + G_{(\text{con})} + L + Ip + Im + Ep$	0,517	0,189
180.9	$f_{i(\text{bin})} + f_{p(\text{bin})} + G_{(\text{con})} + L + Im + Ep$	0,038	0,240
180.10	$f_{i(\text{bin})} + f_{p(\text{bin})} + G_{(\text{con})} + Im + Ep$	0,0	0,244
180.11	$f_{i(\text{bin})} + f_{p(\text{bin})} + G_{(\text{con})} + Im$	0,386	0,201

Tabela 11: Valores das funções de riscos ( $\exp \beta$ ) associados às covariáveis no modelo com menor valor para o Critério de Informação de Akaike (180.10) e o modelo contendo efeitos significativos para todas as covariáveis (180.11). N = 768 indivíduos.

<b>180.10</b>				<b>180.11</b>			
<b>Covariável</b>	<b><math>\exp \beta</math></b>	<b>95% IC</b>	<b>p</b>	<b>Covariável</b>	<b><math>\exp \beta</math></b>	<b>95% IC</b>	<b>p</b>
$f_{i(\text{bin})}$	2,8600	1,56 – 5,25	0,0007 *	$f_{i(\text{bin})}$	2,7672	1,51 – 5,07	0,0009 *
$f_{p(\text{bin})}$	2,7200	1,77 – 4,18	<0,0001 *	$f_{p(\text{bin})}$	2,8032	1,82 – 4,31	<0,0001 *
$G_{(\text{con})}$	0,8670	0,81 – 0,92	<0,0001 *	$G_{(\text{con})}$	0,8667	0,81 – 0,92	<0,0001 *
Im >3	1,0943	0,71 – 1,67	0,6758	Im >3	1,2258	0,82 – 1,83	0,3182
Im >5	2,0052	1,24 – 3,25	0,0047 *	Im >5	2,1959	1,37 – 3,51	0,0010 *
Ep	1,3983	0,90 – 2,16	0,1307				

O modelo 180.9 apresentou pouca variação em relação ao modelo selecionado pelo AIC, e difere apenas pela inclusão da variável local do cativeiro. Porém esta variável também apresentou um valor de razão de risco contrastante com aquele obtido nas análises anteriores, sendo o risco de morte na região de distribuição natural da espécie em média 37% maior do que nos locais onde a espécie não ocorre naturalmente (IC 95% = 0,89 – 2,12,  $p = 0,15$ ).

### 3.3.4 SOBREVIVÊNCIA ATÉ UM ANO

O mesmo modelo inicial das análises anteriores foi selecionado como o melhor ajuste aos dados, a partir do qual foram realizadas as simplificações até a seleção do modelo contendo apenas variáveis significativas ao nível de 0,05. Nesta análise,

contudo, o modelo selecionado através do Critério de Informação de Akaike foi aquele contendo todas as variáveis significativas (365.10 – Tabela 12).

Tabela 12: Modelos utilizados na seleção de covariáveis para descrever a sobrevivência de *Speothos venaticus* até um ano de vida. Os quatro primeiros modelos representam as variações de modelo completo.

	<b>Modelo analisado</b>	<b><math>\Delta AIC</math></b>	<b>AIC(w)</b>
365.1	$f_{i(\text{con})} + f_{p(\text{con})} + f_{m(\text{con})} + G_{(\text{con})} + TP + L + Ip + Im + Ep + Em + Co$	32,912	2,1x10-8
365.2	$f_{i(\text{con})} + f_{p(\text{con})} + f_{m(\text{con})} + G_{(\text{bin})} + TP + L + Ip + Im + Ep + Em + Co$	32,044	3,3x10-8
365.3	$f_{i(\text{bin})} + f_{p(\text{bin})} + f_{m(\text{bin})} + G_{(\text{bin})} + TP + L + Ip + Im + Ep + Em + Co$	15,785	1,1x10-4
365.4	$f_{i(\text{bin})} + f_{p(\text{bin})} + f_{m(\text{bin})} + G_{(\text{con})} + TP + L + Ip + Im + Ep + Em + Co$	6,507	0,0115
365.5	$f_{i(\text{bin})} + f_{p(\text{bin})} + G_{(\text{con})} + TP + L + Ip + Im + Ep + Em + Co$	4,822	0,0268
365.6	$f_{i(\text{bin})} + f_{p(\text{bin})} + G_{(\text{con})} + TP + L + Ip + Im + Ep + Em$	3,208	0,0600
365.7	$f_{i(\text{bin})} + f_{p(\text{bin})} + G_{(\text{con})} + L + Ip + Im + Ep + Em$	1,813	0,1206
365.8	$f_{i(\text{bin})} + f_{p(\text{bin})} + G_{(\text{con})} + Ip + Im + Ep + Em$	0,902	0,1902
365.9	$f_{i(\text{bin})} + f_{p(\text{bin})} + G_{(\text{con})} + Ip + Im + Ep$	0,585	0,2229
365.10	$f_{i(\text{bin})} + f_{p(\text{bin})} + G_{(\text{con})} + Im + Ep$	0,0	0,2986
365.11	$f_{i(\text{bin})} + f_{p(\text{bin})} + G_{(\text{con})} + Ep$	2,925	0,0692

As magnitudes das razões de risco não diferem qualitativamente daquelas obtidas no modelo para a sobrevivência até 180 dias, exceto pela covariável experiência do pai, que é significativa nesta análise (Tabela 13). Porém, contrário ao que seria esperado, de acordo com o modelo 365.10 filhotes de pais que já tiveram proles anteriores têm risco de morte 66% maior do que aqueles filhos de pais sem experiência anterior. O risco associado à endogamia do indivíduo apresentou um pequeno incremento em relação à análise dos dados até 180 dias, porém o estreitamento do intervalo de confiança deste parâmetro no presente modelo reforça a significância do efeito negativo da endogamia sobre a sobrevivência até a maturidade reprodutiva.

Tabela 13: Valores das funções de riscos ( $\exp \beta$ ) associados às covariáveis no modelo com menor valor para o Critério de Informação de Akaike (365.10). N = 768 indivíduos.

<b>365.10</b>			
<b>Covariável</b>	<b><math>\exp \beta</math></b>	<b>95% IC</b>	<b>P</b>
$f_{i(\text{bin})}$	3,0263	1,78 – 5,14	<0,0001 *
$f_{p(\text{bin})}$	2,6629	1,83 – 3,87	<0,0001 *
$G_{(\text{con})}$	0,8573	0,81 – 0,90	<0,0001 *
Im >3	0,9090	0,63 – 1,31	0,6075
Im >5	1,5952	1,04 – 2,44	0,0323 *
Ep	1,6668	1,13 – 2,46	0,0105 *

### 3.3.5 SOBREVIVÊNCIA TOTAL

Diferentemente dos modelos completos selecionados nas análises anteriores, para a análise da sobrevivência total da espécie o modelo completo que apresentou maior adequação aos dados foi aquele contendo as endogâmias do indivíduo e dos pais de forma contínua e a representação das gerações em cativeiro de forma binária (MT.2 – Tabela 14). Sete das onze covariáveis foram mantidas no modelo selecionado através do Critério de Informação de Akaike, porém a endogamia da mãe foi apenas marginalmente significativa (Tabela 15). Sua exclusão, contudo, evidenciou uma interação ou colinearidade com a variável de endogamia do pai, pois esta assumiu um valor estatisticamente não significativo. O modelo MT.10 foi então o que apresentou efeitos significativos para todas as covariáveis, e também o que apresentou menor desvio em relação ao modelo MT.8.

Tabela 14: Modelos utilizados na seleção de covariáveis para descrever a sobrevivência total de *Speothos venaticus*. Os quatro primeiros modelos representam as variações de modelo completo.

	<b>Modelo analisado</b>	<b><math>\Delta AIC</math></b>	<b>AIC(w)</b>
MT.1	$f_{i(\text{con})} + f_{p(\text{con})} + f_{m(\text{con})} + G_{(\text{con})} + TP + L + Ip + Im + Ep + Em + Co$	5,887	0,0159
MT.2	$f_{i(\text{con})} + f_{p(\text{con})} + f_{m(\text{con})} + G_{(\text{bin})} + TP + L + Ip + Im + Ep + Em + Co$	3,970	0,0416
MT.3	$f_{i(\text{bin})} + f_{p(\text{bin})} + f_{m(\text{bin})} + G_{(\text{bin})} + TP + L + Ip + Im + Ep + Em + Co$	10,284	0,0018
MT.4	$f_{i(\text{bin})} + f_{p(\text{bin})} + f_{m(\text{bin})} + G_{(\text{con})} + TP + L + Ip + Im + Ep + Em + Co$	10,417	0,0016
MT.5	$f_{i(\text{con})} + f_{p(\text{con})} + f_{m(\text{con})} + G_{(\text{bin})} + TP + L + Ip + Im + Ep + Co$	2,072	0,1074
MT.6	$f_{i(\text{con})} + f_{p(\text{con})} + f_{m(\text{con})} + G_{(\text{bin})} + L + Ip + Im + Ep + Co$	1,802	0,1229
MT.7	$f_{i(\text{con})} + f_{p(\text{con})} + f_{m(\text{con})} + L + Ip + Im + Ep + Co$	1,700	0,1293
MT.8	$f_{i(\text{con})} + f_{p(\text{con})} + f_{m(\text{con})} + L + Im + Ep + Co$	0,0	0,3026
MT.9	$f_{i(\text{con})} + f_{p(\text{con})} + L + Im + Ep + Co$	1,680	0,1306
MT.10	$f_{i(\text{con})} + L + Im + Ep + Co$	1,457	0,1461

De acordo com o modelo MT.8, cada aumento de 1% na endogamia do indivíduo leva a um aumento de 2,86 vezes na razão de riscos em relação aos indivíduos não endogâmicos. Além disso, cada aumento de 0,01 na endogamia do pai eleva a razão de riscos dos filhotes em 2,22 vezes. Um aumento de mesma amplitude na endogamia da mãe, por sua vez, causa um decréscimo de aproximadamente 55% no risco de morte dos filhotes.

Animais de zoológicos localizados na área de distribuição natural da espécie têm risco de morte, em média, 39% maior do que animais localizados em instituições de outros continentes. Fica evidente também o efeito da melhora nas práticas de manejo ao longo do tempo, diminuindo o risco em aproximadamente 3% a cada cinco anos.

Tabela 15: Valores das funções de riscos ( $\exp \beta$ ) associados às covariáveis no modelo com menor valor para o Critério de Informação de Akaike (MT.8) e o modelo contendo efeitos significativos para todas as covariáveis (MT.10). N = 768 indivíduos.

MT.8				MT.10			
Covariável	exp $\beta$	95% IC	p	Covariável	exp $\beta$	95% IC	p
$f_{i(\text{con})}$	2,8625	1,31 – 6,23	0,0081 *	$f_{i(\text{con})}$	3,0558	1,48 – 6,30	0,0025 *
$f_{p(\text{con})}$	2,2233	1,02 – 4,84	0,0442 *	L	1,4090	1,14 – 1,74	0,0014 *
$f_{m(\text{con})}$	0,4524	0,20 – 1,02	0,0575 .	Im >3	1,0780	0,88 – 1,32	0,4652
L	1,3926	1,12 – 1,72	0,0024 *	Im >5	1,3209	1,04 – 1,67	0,0203 *
Im >3	1,1008	0,90 – 1,35	0,3523	Ep	1,3454	1,10 – 1,64	0,0035 *
Im >5	1,3449	1,06 – 1,70	0,0138 *	Co	0,9691	0,96 – 0,98	<0,0001 *
Ep	1,3558	1,11 – 1,66	0,0029 *				
Co	0,9703	0,96 – 0,98	<0,0001 *				

A endogamia tratada de forma binária para a análise da sobrevivência total de fato não revela diferenças entre os animais endogâmicos e não endogâmicos. Como pode ser visto na Figura 5, não há diferença significativa entre as curvas de sobrevivência ( $\chi^2 = 0,4$ , GL = 1,  $p = 0,53$ ). De fato, a mediana de sobrevivência para os animais viáveis, ou seja, aqueles que ultrapassaram os 30 dias de vida, é de 57,3 meses para os indivíduos não endogâmicos e de 63,6 meses para os animais endogâmicos. A análise de um modelo de Cox com apenas esta covariável revelou uma estimativa de razão de risco 5% menor para os animais endogâmicos, porém este efeito não foi significativo ( $p = 0,53$ ).

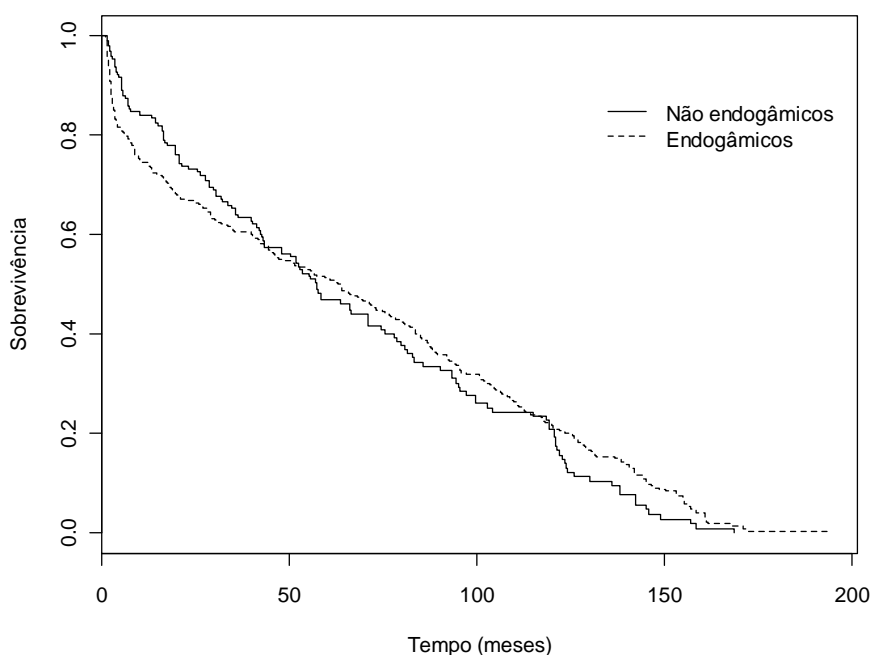


Figura 5: Curvas de Kaplan-Meier para a sobrevivência de animais viáveis endogâmicos (n = 572) e não endogâmicos (n = 196).

### 3.4 TAMANHO DAS PROLES

Ao todo foram registradas 406 ninhadas, produzidas por 168 pares reprodutivos (142 fêmeas, 137 machos). O tamanho das ninhadas variou entre 1 e 10 filhotes, com média de 3,31 (desvio padrão = 1,61). A endogamia média das mães é de 0,12 ( $f$  máximo = 0,477), e o número médio de ninhadas por fêmea é de 2,84 (desvio padrão = 1,90).

O melhor modelo ajustado aos dados de tamanho de prole incluiu a idade e endogamia da mãe, com efeitos antagônicos ( $\beta_{Im} = -0,02$ ,  $p = 0,09$ ; e  $\beta_{fm} = 0,54$ ,  $p = 0,10$ , respectivamente), porém ambos os efeitos não são significativos. Neste mesmo modelo, um efeito significativo foi encontrado para a variável de interação entre a endogamia do filhote e a endogamia da mãe ( $\beta_{fi.fm} = -3,61$ ,  $p = 0,002$ ). Contudo, o suporte a este modelo foi baixo ( $AIC(w) = 0,19$ ). Outro modelo, incluindo apenas a interação entre a endogamia da mãe e dos filhotes, apresentou pouca variação em relação ao melhor modelo ajustado ( $\Delta AIC = 2$ ), com estimativa para o efeito da interação de  $\beta_{fi.fm} = -2,12$  ( $p = 0,018$ ). Porém o suporte a este modelo foi ainda mais baixo ( $AIC(w) = 0,07$ ), e outros modelos, incluindo mais covariáveis do que as três incluídas no modelo selecionado, apresentaram maior suporte do que este com apenas uma variável.

### 3.5 VIABILIDADE PROPORCIONAL DAS PROLES

A média de viabilidade das proles, compreendida aqui como a proporção de filhotes que chegam à idade de desmame (30 dias), foi de 51,76%, ou seja, em média 1,83 filhotes por ninhada alcançaram os 30 dias de vida. Não houve filhotes viáveis em 152 casos.

A viabilidade proporcional foi melhor explicada pelas variáveis de idade da mãe ( $\beta_{Im} = -0,19$ ,  $p = 0,01$ ) e a interação entre esta idade e a endogamia da mãe ( $\beta_{Im.fm} = -1,00$ ,  $p = 0,01$ ). Porém novamente o suporte ao modelo foi baixo ( $AIC(w) = 0,33$ ). O modelo que mais se aproximou deste selecionado incluiu também a variável de interação entre a endogamia da mãe e dos filhotes ( $\beta_{fi.fm} = -6,04$ ,  $p = 0,23$ ), com  $AIC(w) = 0,20$ .

#### 4. DISCUSSÃO

O plano de conservação em cativeiro do cachorro-vinagre foi criado em 1989 (BAUMAN *et al.* 2010). Cerca de um terço de toda a população cativa é anterior a esta criação, e 49 dos animais provenientes da natureza adentraram a população antes deste ano, sendo que 35 destes já haviam morrido até 1989. Até meados dos anos 1980, pouco se discutia sobre os efeitos da endogamia para a conservação (FRANKEL 1974, FRANKHAM *et al.* 2002), e isto se reflete nos níveis de endogamia vistos nos estágios iniciais da população do cachorro-vinagre. Esta despreocupação nos estágios iniciais, aliado ao pequeno número de fundadores inseridos na população após a criação do plano de conservação em cativeiro, propiciou o crescimento nos níveis de endogamia ao longo do tempo. E apesar de a diretriz comum na conservação em cativeiro ser a de evitar a endogamia (KALINOWSKI & HEDRICK 1999), a coancestralidade relativamente alta na população de *S. venaticus* dificulta os cruzamentos de animais não relacionados.

A diferenciação genética entre os continentes, e também a existente entre zoológicos dentro de cada continente, mostra que o fluxo de animais entre instituições é relativamente pequeno, e esse isolamento das subpopulações tende a aumentar a endogamia ao longo do tempo. A subdivisão das populações cativas em diversas subpopulações pequenas, e posterior cruzamento destas linhagens isoladas, é proposta por alguns autores como uma medida eficaz de manejo com vistas à reintrodução dos animais na natureza (MARGAN *et al.* 1998; FRANKHAM 2008). Este procedimento garantiu a reintrodução de animais de maior aptidão para o lobo mexicano (*Canis lupus baileyi*), porém estes animais possuem maior carga genética do que aqueles das subpopulações das quais são descendentes (FREDRICKSON *et al.* 2007).

A decisão sobre que linha de manejo adotar: aquela baseada na contribuição igualitária dos fundadores e fluxo gênico constante (BALLOU & LACY 1995; BRYANT *et al.* 1999), ou então esta baseada no isolamento de subpopulações e cruzamento com vistas à reintrodução (FRANKHAM 1999), depende dos objetivos do programa de conservação (WILLIAMS & HOFFMAN 2009; CABALLERO *et al.* 2010). Por um lado, a fragmentação da população dificulta a seleção genética em cativeiro, garantindo maior aptidão de animais reintroduzidos ao ambiente natural (FRANKHAM 2008); por outro, a diversidade genética, seja ela neutra ou sujeita à seleção, tende a decair mais rapidamente em populações pequenas (MONTGOMERY *et al.* 2000). No entanto, projetos de conservação em cativeiro devem reconhecer que a adaptação ao ambiente

cativo é inevitável (ASHLEY *et al.* 2003) e que, portanto, visar a reintrodução de animais na natureza requer que o número de gerações em que a espécie será mantida em cativeiro seja pequeno (FRANKHAM 2008; WILLIAMS & HOFFMAN 2009), para evitar que os animais reintroduzidos comprometam a viabilidade das populações naturais (FORD 2002).

Os resultados das análises de sobrevivência divergiram substancialmente entre as medidas de aptidão utilizadas. Para as medidas de viabilidade (sobrevivência até sete e 30 dias), a endogamia do indivíduo apresentou efeito contrário ao esperado de acordo com a teoria (KALINOWSKI & HEDRICK 1998). Boakes e colaboradores (2007) também encontraram efeito positivo da endogamia sobre estas mesmas medidas de *fitness* no cachorro-vinagre, bem como em outras espécies de canídeos, porém não significativo. Contudo, estes autores consideraram os resultados pouco confiáveis devido ao pequeno tamanho amostral e potenciais efeitos não observados. Apesar de utilizarem dados de studbooks posteriores ao ano 2000, que possuem números de indivíduos relativamente grandes, na tentativa de garantir independência estatística entre os dados, Boakes e colaboradores generalizaram as sobrevivências para as ninhadas ao invés de utilizarem dados dos indivíduos, o que pode ter ocasionado a falta de significância estatística em seus resultados. A maior viabilidade de indivíduos endogâmicos foi encontrada também em algumas das espécies compreendidas no estudo de Ballou (1997), incluindo o lobo-guará, e também para o lobo-vermelho (*Canis rufus*) (RABON JR & WADELL 2009).

O fato do número de gerações em cativeiro aumentar a razão de riscos nos períodos de 7 e 30 dias contrasta com a diminuição da razão de riscos para os animais endogâmicos, pois há uma tendência de aumento da endogamia com o passar das gerações em cativeiro. Contudo, a endogamia foi utilizada apenas de forma binária, o que pode mascarar efeitos de alguns níveis de endogamia que tenham efeito contrário ao encontrado.

Ultrapassado o estágio em que os animais são dependentes do ambiente materno, a endogamia assume um papel deletério sobre a sobrevivência, como pode ser observado nas análises que excluem os animais inviáveis. Por conta da grande mortalidade de animais durante os primeiros 30 dias de vida, e do efeito positivo da endogamia sobre este estágio, a inclusão destes indivíduos inviáveis nas análises de sobrevivência até 180 dias levaria à conclusão de que os efeitos da endogamia são mais amenos e não significativos ( $\exp \beta = 1,12$ ,  $p = 0,18$ ), como o encontrado por Ralls e colaboradores (1988) para esta espécie. Efeitos brandos e não significativos da endogamia sobre a sobrevivência até 180 dias também foram encontrados para algumas espécies de lobos em cativeiro (KALINOWSKI *et al.* 1999; RABON JR & WADELL

2009). Porém estudos que consideram a sobrevivência até a maturidade reprodutiva (LAIKRE & RYMAN 1991) e que não consideram a endogamia do indivíduo como única determinante da sobrevivência (FREDRICKSON *et al.* 2007) encontraram efeitos contrários para as mesmas espécies de lobos.

Considerar os efeitos da endogamia sobre diversos estágios da vida dos indivíduos permite indicar quais destes estágios são mais sensíveis à endogamia, e estimar seu efeito geral sobre a espécie (O'GRADY *et al.* 2006; GRUEBER *et al.* 2010). Os efeitos da depressão endogâmica tendem a aumentar com o passar do tempo até a maturidade reprodutiva (RALLS *et al.* 1988; O'GRADY *et al.* 2006), e portanto estimar este efeito apenas sobre o estágio inicial de vida tende a gerar conclusões errôneas (GRUEBER *et al.* 2010). A análise da sobrevivência sobre os estágios iniciais de vida do cachorro-vinagre poderia levar à conclusão de que há a remoção (*purging*) de alelos recessivos, e que portanto a endogamia poderia ser utilizada como uma opção de manejo para aumentar a viabilidade da população. Contudo a análise realizada até a idade de maturidade reprodutiva indica que esta prática poderia desencadear um processo de extinção nesta população. A maior viabilidade dos animais endogâmicos pode de fato ser em decorrência de um processo de *purging*, porém este processo não necessariamente reduz a depressão endogâmica sobre todos os componentes do *fitness* (BOAKES *et al.* 2007; GRUEBER *et al.* 2010) ou sobre todos os estágios de vida (ARMBRUSTER & REED 2005).

De forma similar à endogamia, o efeito do número de gerações em cativeiro sobre a sobrevivência também mudou de sentido nas análises até 180 e 365 dias. Este fenômeno pode ser um indicativo de *purging* de alguns alelos deletérios ao longo do tempo, porém incapaz de fazer com que os animais endogâmicos tenham maior valor de aptidão. A possibilidade de remoção dos alelos deletérios depende de diversos fatores ligados à dominância destes alelos deletérios e das magnitudes de seus efeitos (HEDRICK 1994; BOAKES & WANG 2005). É pouco provável que haja alelos deletérios com efeitos de grande magnitude nesta população, pois estes seriam detectados em estudos anteriores (RALLS *et al.* 1988; BOAKES *et al.* 2007). Mas alelos de efeitos fracos e medianos dificilmente são detectados em populações de cativeiro (KALINOWSKI & HEDRICK 1999). A diminuição da razão de risco com o passar das gerações em cativeiro, observado nas análises até 180 e 365 dias, pode ser devida à remoção de alguns destes alelos de efeitos medianos e fracos ao longo das gerações.

A sobrevivência dos animais além dos 30 dias de vida é afetada também pela endogamia do pai. Por ser uma espécie social e com apenas um casal monogâmico por grupo, espera-se que o pai tenha maior papel no desenvolvimento dos filhotes (BEISIEGEL & ZUERCHER 2005), e aparentemente a presença do pai é essencial para

que a fêmea expresse os comportamentos adequados de cuidado do filhote (KLEIMAN 1972). Porém não foram encontrados efeitos da endogamia do pai sobre o período inicial de vida dos indivíduos.

Comumente apenas a endogamia da mãe é abordada em estudos desta natureza (ver LACY *et al.* 1996; BALLOU 1997; CASSINELLO 2005; BOAKES *et al.* 2007). Porém os diversos sistemas sociais encontrados impõem a necessidade de incorporação de diferentes dados para as diferentes espécies. Resultados similares de efeito da endogamia do pai sobre a sobrevivência, e da inexistência de efeitos significativos da endogamia da mãe, foram também observados no lobo mexicano, outra espécie de canídeo com sistema social complexo (FREDRICKSON *et al.* 2007). Ainda, caso apenas a viabilidade até sete dias fosse abordada no presente trabalho, poderia ser inferido um efeito positivo, porém não significativo, da endogamia da mãe sobre a sobrevivência até este estágio.

Também observou-se um efeito da experiência do pai sobre a sobrevivência dos filhotes até a maturidade reprodutiva e sobre sua sobrevivência total, porém no sentido inverso ao que seria esperado, pois houve maior risco para filhotes de pais que já tiveram proles anteriores. Kleiman (1972) observou uma alta frequência de comportamentos de submissão nesta espécie em cativeiro, e algumas interações agressivas emitidas pelo macho dominante, principalmente no período fértil da fêmea. Interações agressivas entre irmãos foram observadas em situações de ausência do pai no recinto, entretanto em sua presença há uma clara hierarquia entre os indivíduos do mesmo sexo, porém não entre animais de sexos diferentes (MACDONALD 1996). Já durante a fase inicial de vida dos indivíduos, observou-se um efeito positivo porém não significativo da experiência do pai. Informações sobre as condições de manutenção dos animais nos recintos poderiam auxiliar no esclarecimento desta questão.

A influência do local onde se encontra o cativeiro sobre a viabilidade dos animais confirma as expectativas de que, para a conservação em cativeiro, as espécies devem ser mantidas em instituições localizadas em suas áreas de ocorrência natural (SNYDER *et al.* 1996, 1997; GIPPOLITI & CARPANETO 1997). Animais alocados em zoológicos fora da área de ocorrência natural da espécie podem sofrer contaminações com patógenos nunca antes enfrentados pela espécie (SNYDER *et al.* 1996). A diversificação de alguns canídeos sul-americanos deu-se após a colonização da América do Sul (DINIZ-FILHO *et al.* 2010; PERINI *et al.* 2010), e esta diversificação pode ter restringido os limites do nicho climático capaz de ser explorado por algumas espécies (DINIZ-FILHO *et al.* 2010). Apesar disso, a capacidade reprodutiva de *S. venaticus* não parece ser afetada pelo clima dos países em que a espécie é mantida

(DEMATTEO *et al.* 2006), porém a viabilidade menor encontrada fora de sua distribuição natural pode ser devida a este clima diferenciado.

Apesar da maior viabilidade dos animais dentro da área de distribuição natural da espécie, a análise da sobrevivência total dos animais viáveis evidencia o maior risco existente para os indivíduos nos zoológicos localizados nesta região. Várias fontes de stress podem afetar os distintos estágios de vida de forma diferenciada (KELLER *et al.* 2002), e portanto a forma de manejo de cada local pode influenciar diferentemente a sobrevivência. Por exemplo, a proximidade dos recintos com o de espécies competidoras ou predadoras pode afetar negativamente a sobrevivência, através do aumento do stress (SNYDER *et al.* 1996).

A mudança nas práticas de manejo tem garantido um aumento na viabilidade e na sobrevivência total dos animais ao longo do tempo. Há, contudo, a possibilidade de que a covariável coorte esteja refletindo a existência de *purging* ao longo das gerações em cativeiro, pois como grande parte dos fundadores adentrou a população nos primeiros 20 anos deste pedigree, é natural esperar o aumento no número de gerações ao longo do tempo. Porém os efeitos do número de gerações e da variável coorte são antagônicos durante o período inicial de vida dos animais.

A interação entre a endogamia do filhote e a endogamia da mãe tem um efeito negativo sobre o número de filhotes da ninhada. Dessa forma, apesar da maior sobrevivência dos filhotes endogâmicos até os 30 dias de vida, é possível que a endogamia do indivíduo afete a viabilidade nestes animais, porém através de efeitos em estágios de desenvolvimento anteriores ao nascimento (LACY *et al.* 1996; LAIKRE *et al.* 1996).

Já a viabilidade proporcional, ou seja, a proporção de animais viáveis em cada ninhada, é afetada pela endogamia da mãe em conjunto com sua idade. Aliada à informação de que fêmeas mais velhas produzem filhotes com menor capacidade de alcançar a idade reprodutiva e com menor sobrevivência total, pode-se inferir uma menor capacidade de fêmeas mais velhas em cuidar de seus filhotes. O atraso na reprodução dos indivíduos é tido como uma opção de manejo para se evitar a perda de variabilidade genética em populações de cativeiro (SNYDER *et al.* 1996; FRANKHAM 2008). Porém essa maior mortalidade em filhotes de fêmeas mais velhas impõe uma limitação a esta prática para o cachorro-vinagre.

Grande parte dos modelos analisados não apresentou evidências muito fortes de superioridade em relação aos outros com os quais foram comparados, dada a pequena diferença entre os pesos de AIC entre alguns dos modelos (ANDERSON *et al.* 2001; WAGENMAKERS & FARREL 2004). A presença de variáveis não significativas em vários dos modelos selecionados através deste critério de informação demonstra que

um maior número de fatores exerce efeito sobre os componentes de aptidão analisados, mas estes não são necessariamente significativos ao nível de 5% (BURNHAM & ANDERSON 2001). Por se tratar de um estudo retrospectivo, pode ainda ocorrer correlações entre variáveis, e estas incluídas nos modelos talvez estejam apenas refletindo efeitos de outras variáveis não mensuradas (JOHNSON & OMLAND 2004).

No mínimo quatro potenciais pontos falhos devem ser reconhecidos no presente trabalho, decorrentes do tipo de informação que pôde ser extraída do studbook da espécie. Primeiro, não foi possível diferenciar as causas das mortes dos indivíduos e, principalmente, não foram diferenciadas mortes naturais e casos de eutanásia. Essa indiferenciação leva, principalmente, à subestimação da sobrevivência total (LAIKRE *et al.* 1996). Com os dados de studbook não é possível também computar os casos em que os filhotes foram criados pelos tratadores dos zoológicos em substituição à criação dos pais, o que pode acarretar na viabilidade artificial de alguns animais. Como a espécie utiliza tocas, casos de filhotes natimortos e canibalismo de filhotes podem ocorrer sem que o zoológico tenha conhecimento (LAIKRE *et al.* 1991; KALINOWSKI *et al.* 1999), subestimando assim o número de animais inviáveis. Por fim, estes aspectos abordados representam uma pequena parcela do *fitness* individual, não sendo necessariamente os mais afetados pela depressão da endogamia e tampouco sujeitos a fortes pressões de seleção (KALINOWSKI *et al.* 1999; LAIKRE 1999; ARMBRUSTER & REED 2005).

Por conta do manejo dos animais em cativeiro, não há sentido em mensurar algumas características de aptidão, como a relação entre capacidade reprodutiva e sobrevivência (PELLETIER *et al.* 2009, mas ver RICKLEFS & CADENA 2007 para uma opinião contrária), a não ser que todos os detalhes da manutenção de todos os animais sejam conhecidos (e.g. LEONG *et al.* 2004). Contudo, o arquivamento de uma maior diversidade de informações sobre os indivíduos permite estimar a presença e direção de pressões seletivas que levam à adaptação ao cativeiro (ASHLEY *et al.* 2003; PELLETIER *et al.* 2009). O fato de apenas 14 dos 40 fundadores serem representados atualmente pode ser visto como um indicativo de que houve seleção para o ambiente de cativeiro, restando apenas a representação daqueles fundadores mais aptos a sobreviverem na condição de cativeiro. Porém com os dados deste studbook não é possível excluir a possibilidade de que estas linhagens tenham sido perdidas por mero acaso.

Este e outros estudos utilizando animais em cativeiro poderiam ser aprimorados com informações sobre peso dos animais ao longo da vida, tentativas de reprodução ineficazes, animais inférteis, condições sanitárias e físicas dos pais e

outras características que compõem o *fitness* individual. Ainda, dados mais básicos, como o conhecimento do sexo de todos os animais e informações sobre a interferência humana na viabilidade da prole poderiam auxiliar em muito na investigação da depressão endogâmica e seleção em cativeiro.

Kalinowski e colaboradores (1999) apontaram que a viabilidade e sobrevivência são provavelmente afetadas por diversos fatores, alguns dos quais não presentes em studbooks. Afirmaram ainda a inexistência de métodos capazes de mensurar a influência de fatores além da endogamia sobre a aptidão individual (KALINOWSKI *et al.* 1999). No presente estudo, e em diversos outros (e.g. KELLER *et al.* 2002; FREDRICKSON *et al.* 2007; MARAN *et al.* 2009), as análises de sobrevivência mostraram-se procedimentos estatísticos capazes de estimar a influência de diversos fatores ao menos sobre o *fitness* ligado à sobrevivência dos animais. Ainda, a utilização de modelos lineares generalizados e GLMMs permitem a investigação da influência de diversos fatores sobre algumas características de aptidão sem assumir estruturas errôneas para os dados (ARMSTRONG & CASSEY 2007; GRUEBER *et al.* 2010).

A inexistência de registros mais atualizados para a espécie impede a proposição de medidas de manejo mais específicas. Contudo, a análise dos registros históricos permite identificar certas práticas de manejo potencialmente danosas. Por exemplo, pode-se observar que a espécie não apresenta barreiras comportamentais à reprodução entre irmãos, fato ocorrido inclusive entre indivíduos filhos de fundadores. A contribuição de apenas 14 fundadores sobre a população cativa existente ao final de 2007 reforça a necessidade de reprodução dos animais da natureza que ainda encontram-se vivos, principalmente dos dois indivíduos que ainda não possuem descendentes e que, portanto, não podem ser considerados fundadores da população cativa (LACY 1995).

A partir dos resultados deste trabalho derivam algumas implicações para o manejo do cachorro-vinagre em cativeiro. Primeiramente, fica claro que o tamanho efetivo da população atual representa menos de 10% da população de censo, o que equivale ao encontrado para espécies em ambiente natural, e abaixo da expectativa para as populações de cativeiro (FRANKHAM *et al.* 2002). Quase dois terços dos genomas fundadores existentes foram perdidos ao longo do tempo, o que evidencia a necessidade de um controle rígido sobre as tentativas de reprodução, ou então a necessidade de armazenamento de gametas destes animais. As análises de sobrevivência, tamanho de proles e viabilidade proporcional evidenciam um efeito da idade da mãe sobre esses parâmetros, mostrando que um pequeno atraso na reprodução destes animais pode inviabilizar seu sucesso. Isso contraria a ideia de que os intervalos entre gerações devem ser aumentados para se maximizar a retenção de

diversidade genética na população (FRANKHAM 2008), porém o manejo com vistas a esse aumento nos intervalos poderia aumentar ainda mais a perda de representatividade dos fundadores.

## 5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Anderson D, Link W, Johnson D, Burnham K (2001) Suggestions for presenting the results of data analyses. *The Journal of Wildlife Management* 65: 373-378.
- Araki H, Cooper B, Blouin MS (2007) Genetic effects of captive breeding cause a rapid, cumulative fitness decline in the wild. *Science* 318: 100-103.
- Armbruster P, Reed DH (2005) Inbreeding depression in benign and stressful environments. *Heredity* 95: 235-242.
- Armstrong DP, Cassey P (2007) Estimating the effect of inbreeding on survival. *Animal Conservation* 10: 487-492.
- Ashley MV, Willson MF, Pergams ORW, O'Dowd DJ, Gende SM, Brown JS (2003) Evolutionarily enlightened management. *Biological Conservation* 111: 115-123.
- Ballinger G (2004) Using generalized estimating equations for longitudinal data analysis. *Organizational Research Methods* 7: 127-150.
- Ballou J, Lacy R (1995) Identifying genetically important individuals for management of genetic variation in pedigreed populations. In: Ballou JD, Gilpin ME, Foose TJ (eds). *Population management for survival and recovery: analytical methods and strategies in small population conservation*: Columbia University Press. pp. 76-111.
- Ballou JD (1997) Ancestral Inbreeding Only Minimally Affects Inbreeding Depression in Mammalian Populations. *J Hered* 88: 169-178.
- Balmford A, Mace GM, Leader-Williams N (1996) Designing the Ark: Setting Priorities for Captive Breeding. *Conservation Biology* 10: 719-727.
- Bates D, Maechler M (2010) lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4 classes. URL <http://CRAN.R-project.org/package=lme4>, R package version 0999375-36.
- Bauman K, Mekarska A, Grisham J, Lynch C (2010) Small canid husbandry challenges: reviewing problems, with recommendations for improving captive canid programmes. *International Zoo Yearbook* 44: 87-101.
- Beisiegel BM, Zuercher GL (2005) *Speothos venaticus*. *Mammalian Species* 783: 1-6.
- Bishop CJ, White GC, Lukacs PM (2008) Evaluating Dependence Among Mule Deer Siblings in Fetal and Neonatal Survival Analyses. *Journal of Wildlife Management* 72: 1085-1093.
- Boakes E, Wang J (2005) A simulation study on detecting purging of inbreeding depression in captive populations. *Genetics Research* 86: 139-148.
- Boakes EH, Wang J, Amos W (2007) An investigation of inbreeding depression and purging in captive pedigreed populations. *Heredity* 98: 172-182.
- Bowkett AE (2009) Recent Captive-Breeding Proposals and the Return of the Ark Concept to Global Species Conservation. *Conservation Biology* 23: 773-776.
- Bryant EH, Reed DH (1999) Fitness Decline under Relaxed Selection in Captive Populations. *Conservation Biology* 13: 665-669.
- Bryant EH, Backus VL, Clark ME, Reed DH (1999) Experimental Tests of Captive Breeding for Endangered Species. *Conservation Biology* 13: 1487-1496.
- Burnham K, Anderson D (2001) Kullback-Leibler information as a basis for strong inference in ecological studies. *WILDLIFE RESEARCH* 28: 111-120.

- Caballero A, Rodríguez-Ramilo S, Ávila V, Fernández J (2010) Management of genetic diversity of subdivided populations in conservation programmes. *Conservation Genetics* 11: 409-419.
- Cassinello J (2005) Inbreeding depression on reproductive performance and survival in captive gazelles of great conservation value. *Biological Conservation* 122: 453-464.
- Charlesworth B, Charlesworth D (1999) The genetic basis of inbreeding depression. *Genetics Research* 74: 329-340.
- Chieregatto CAFS, Duarte JMB, Junior VAR, Pessutti C (2006) Planos de manejo regionais: papel na conservação e prioridades brasileiras. In: Morato RG, Rodrigues FHG, Eizirik E, Mangini PR, Azevedo FCC, Marinho-Filho J. (eds). *Manejo e Conservação de Carnívoros Neotropicais*. Ibama, São Paulo, pp. 265-280.
- Colosimo EA, Giolo SR (2006) *Análise de sobrevivência aplicada*. São Paulo, SP: Editora Edgard Blücher Ltda.
- Crawley M (2007) *The R book*: John Wiley & Sons Inc.
- DeMatteo KE, Loiselle BA (2008) New data on the status and distribution of the bush dog (*Speothos venaticus*): Evaluating its quality of protection and directing research efforts. *Biological Conservation* 141: 2494-2505.
- DeMatteo KE, Porton IJ, Kleiman DG, Asa CS (2006) The effect of the male bush dog (*Speothos venaticus*) on the female reproductive cycle. *Journal of Mammalogy* 87: 723-732.
- DeSalle R, Amato G (2004) The expansion of conservation genetics. *Nature Reviews Genetics* 5: 702-712.
- Diniz-Filho JAF, Terribile LC, Da Cruz MJR, Vieira LCG (2010) Hidden patterns of phylogenetic non-stationarity overwhelm comparative analyses of niche conservatism and divergence. *Global Ecology and Biogeography* 19: 916-926.
- Dmoch R (2007) *International studbook for the bush dog, Speothos venaticus* (Lund, 1842). Frankfurt Zoological Society, Frankfurt, Germany.
- Ebenhard T (1995) Conservation breeding as a tool for saving animal species from extinction. *Trends in Ecology & Evolution* 10: 438-443.
- Ford MJ (2002) Selection in Captivity during Supportive Breeding May Reduce Fitness in the Wild. *Conservation Biology* 16: 815-825.
- Frankel OH (1974) Genetic conservation: our evolutionary responsibility. *Genetics* 78: 53-65.
- Frankham R (1995a) Conservation genetics. *Annual Review of Genetics* 29: 305-327.
- Frankham R (1995b) Inbreeding and Extinction: A Threshold Effect. *Conservation Biology* 9: 792-799.
- Frankham R (1996) Relationship of genetic variation to population size in wildlife. *Conservation Biology* 10: 1500-1508.
- Frankham R (1999) Quantitative genetics in conservation biology. *Genetics Research* 74: 237-244.
- Frankham R (2005) Genetics and extinction. *Biological Conservation* 126: 131-140.
- Frankham R (2008) Genetic adaptation to captivity in species conservation programs. *Molecular Ecology* 17: 325-333.

- Frankham R, Ballou J, Briscoe D (2002) Introduction to conservation genetics. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Fredrickson R, Siminski P, Woolf M, Hedrick P (2007) Genetic rescue and inbreeding depression in Mexican wolves. *Proceedings of the Royal Society B* 274: 2365.
- Gärdenfors U, Hilton-Taylor C, Mace GM, Rodríguez JP (2001) The Application of IUCN Red List Criteria at Regional Levels. *Conservation Biology* 15: 1206-1212.
- Gascon C, Collins JP, Moore RD, Church DR, McKay JE, Mendelson JR (eds). 2007. Amphibian Conservation Action Plan. IUCN/SSC Amphibian Specialist Group. Gland, Switzerland and Cambridge, UK.
- Gilligan D, Woodworth L, Montgomery M, Briscoe D, Frankham R (1997) Is mutation accumulation a threat to the survival of endangered populations? *Conservation Biology* 11: 1235-1241.
- Gippoliti S, Carpaneto GM (1997) Captive Breeding, Zoos, and Good Sense. *Conservation Biology* 11: 806-807.
- Grueber CE, Laws RJ, Nakagawa S, Jamieson IG (2010) Inbreeding Depression Accumulation across Life-History Stages of the Endangered Takahe. *Conservation Biology* 24: 1617-1625.
- Gulisija D, Crow JF (2007) Inferring purging from pedigree data. *Evolution* 61: 1043-1051.
- Gutiérrez J, Goyache F (2005) A note on ENDOG: a computer program for analysing pedigree information. *Journal of Animal Breeding and Genetics* 122: 172-176.
- Hedrick PW (1994) Purging inbreeding depression and the probability of extinction: full-sib mating. *Heredity* 73: 363-372.
- IUCN (2002) Technical guidelines on the management of *Ex-situ* populations for conservation. Disponível em: <[http://intranet.iucn.org/webfiles/doc/SSC/SSCwebsite/Policy\\_statements/IUCN\\_Technical\\_Guidelines\\_on\\_the\\_Management\\_of\\_Ex\\_situ\\_populations\\_for\\_Conservation.pdf](http://intranet.iucn.org/webfiles/doc/SSC/SSCwebsite/Policy_statements/IUCN_Technical_Guidelines_on_the_Management_of_Ex_situ_populations_for_Conservation.pdf)>
- IUCN SSC Antelope Specialist Group 2008. *Oryx leucoryx*. In: IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.1. <[www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org)>. Downloaded on **15 March 2010**.
- Johnson J, Omland K (2004) Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution* 19: 101-108.
- Kalinowski ST, Hedrick PW (1998) An improved method for estimating inbreeding depression in pedigrees. *Zoo Biology* 17: 481-497.
- Kalinowski ST, Hedrick PW (1999) Detecting inbreeding depression is difficult in captive endangered species. *Animal Conservation* 2: 131-136.
- Kalinowski ST, Hedrick PW, Miller PS (1999) No Inbreeding Depression Observed in Mexican and Red Wolf Captive Breeding Programs. *Conservation Biology* 13: 1371-1377.
- Keller LF, Grant PR, Grant BR, Petren K (2002) Environmental conditions affect the magnitude of inbreeding depression in survival of Darwin's finches. *Evolution* 56: 1229-1239.
- Kleiman DG (1972) Social Behavior of the Maned Wolf (*Chrysocyon brachyurus*) and Bush Dog (*Speothos venaticus*): A Study in Contrast. *Journal of Mammalogy* 53: 791-806.

- Kleinbaum D, Klein M (2005) *Survival analysis: a self-learning text*. New York, NY: Springer Verlag.
- Lacy R (1995) Clarification of genetic terms and their use in the management of captive populations. *Zoo Biology* 14: 565-578.
- Lacy R (1997) Importance of genetic variation to the viability of mammalian populations. *Journal of Mammalogy* 78: 320-335.
- Lacy R, Alaks G, Walsh A (1996) Hierarchical analysis of inbreeding depression in *Peromyscus polionotus*. *Evolution* 50: 2187-2200.
- Laikre L (1999) Conservation Genetics of Nordic Carnivores: Lessons from Zoos. *Hereditas* 130: 203-216.
- Laikre L, Ryman N (1991) Inbreeding Depression in a Captive Wolf (*Canis lupus*) Population. *Conservation Biology* 5: 33-40.
- Laikre L, Andrén R, Larsson H-O, Ryman N (1996) Inbreeding depression in brown bear *Ursus arctos*. *Biological Conservation* 76: 69-72.
- Leberg PL, Firmin BD (2008) Role of inbreeding depression and purging in captive breeding and restoration programmes. *Molecular Ecology* 17: 334-343.
- Leong KM, Terrell SP, Savage A (2004) Causes of mortality in captive cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*). *Zoo Biology* 23: 127-137.
- Lima ES, Jorge MLSP, Jorge R, Morato RG (2009) The ecology of the Bush dog: Critical information for species specific conservation strategies and proposition of new conservation areas in the Mato Grosso State, Brazil. *In: 10<sup>th</sup> International Mastozoological Congress*, pg 130 <<http://www.cricyt.edu.ar/imc10/Abstracts.pdf>>
- Macdonald DW (1996) Social behaviour of captive bush dogs (*Speothos venaticus*). *Journal of Zoology* 239: 525-543.
- Magin CD, Johnson TH, Groombridge B, Jenkins M, Smith H (1994) Species extinctions, endangerment and captive breeding. *In: Olney PJS, Mace GM, Feistner ATC (eds). Creative Conservation: interactive management of wild and captive animals*. London: Chapman & Hall. pp. 3 - 31.
- Maran T, Põdra M, Põlma M, Macdonald DW (2009) The survival of captive-born animals in restoration programmes - Case study of the endangered European mink *Mustela lutreola*. *Biological Conservation* 142: 1685-1692.
- Margan S, Nurthen R, Montgomery M, Woodworth L, Lowe E, Briscoe D, Frankham R (1998) Single large or several small? Population fragmentation in the captive management of endangered species. *Zoo Biology* 17: 467-480.
- Montgomery ME, Woodworth LM, Nurthen RK, Gilligan DM, Briscoe DA, Frankham R (2000) Relationships between population size and loss of genetic diversity: comparisons of experimental results with theoretical predictions. *Conservation Genetics* 1: 33-43.
- Morton N, Crow J, Muller H (1956) An estimate of the mutational damage in man from data on consanguineous marriages. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 42: 855-863.
- O'Grady JJ, Brook BW, Reed DH, Ballou JD, Tonkyn DW, Frankham R (2006) Realistic levels of inbreeding depression strongly affect extinction risk in wild populations. *Biological Conservation* 133: 42-51.
- Oliveira TG (2009) Distribution, habitat utilization and conservation of the Vulnerable bush dog *Speothos venaticus* in northern Brazil. *Oryx* 43: 247-253.

- Oliveira TG, Dalponte JC (2008) *Speothos venaticus* (Lund, 1842). In: Machado ABM, Drummond GM, Paglia AP (eds). Livro vermelho da fauna brasileira ameaçada de extinção. Volume II. Brasília, DF : MMA; Belo Horizonte, MG: Fundação Biodiversitas. pp. 783-784.
- Orr HA (2009) Fitness and its role in evolutionary genetics. *Nat Rev Genet* 10: 531-539.
- Orr HA (2009) Fitness and its role in evolutionary genetics. *Nature Reviews Genetics* 10: 531-539.
- Pelletier F, Réale D, Watters J, Boakes EH, Garant D (2009) Value of captive populations for quantitative genetics research. *Trends in Ecology & Evolution* 24: 263-270.
- Pérez-Figueroa A, Saura M, Fernández J, Toro M, Caballero A (2009) METAPOPOP—A software for the management and analysis of subdivided populations in conservation programs. *Conservation Genetics* 10: 1097-1099.
- Perini F, Russo C, Schrago C (2010) The evolution of South American endemic canids: a history of rapid diversification and morphological parallelism. *Journal of Evolutionary Biology* 23: 311-322.
- R Development Core Team (2010). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- Rabon Jr D, Waddell W (2009) Effects of inbreeding on reproductive success, performance, litter size, and survival in captive red wolves (*Canis rufus*). *Zoo Biology*.
- Ralls K, Ballou JD (2004) Genetic status and management of California condors. *The Condor* 106: 215-228.
- Ralls K, Ballou JD, Templeton A (1988) Estimates of Lethal Equivalents and the Cost of Inbreeding in Mammals. *Conservation Biology* 2: 185-193.
- Ricklefs RE, Cadena CD (2007) Lifespan is unrelated to investment in reproduction in populations of mammals and birds in captivity. *Ecology Letters* 10: 867-872.
- Rudnick J, Lacy R (2008) The impact of assumptions about founder relationships on the effectiveness of captive breeding strategies. *Conservation Genetics* 9: 1439-1450.
- Shen F, Zhang Z, He W, Yue B, Zhang A, et al. (2009) Microsatellite variability reveals the necessity for genetic input from wild giant pandas (*Ailuropoda melanoleuca*) into the captive population. *Molecular Ecology* 18: 1061-1070.
- Slater GJ, Thalmann O, Leonard JA, Schweizer RM, Koepfli KP, et al. (2009) Evolutionary history of the Falklands wolf. *Current Biology* 19: 937-938.
- Snyder NFR, Derrickson SR, Beissinger SR, Wiley JW, Smith TB, et al. (1996) Limitations of Captive Breeding in Endangered Species Recovery. *Conservation Biology* 10: 338-348.
- Snyder NFR, Derrickson SR, Beissinger SR, Wiley JW, Smith TB, et al. (1997) Limitations of Captive Breeding: Reply to Gippoliti and Carpaneto. *Conservation Biology* 11: 808-810.
- Soulé M, Gilpin M, Conway W, Foote T (1986) The millennium ark: how long a voyage, how many staterooms, how many passengers. *Zoo Biology* 5: 101-113.
- Spiess AN, Ritz C (2010) qpcR: Modelling and analysis of real-time PCR data. R package version 1.3-2. <http://CRAN.R-project.org/package=qpcR>.

- Therneau T, Lumley T (2009). survival: Survival analysis, including penalised likelihood.. R package version 2.35-8. <http://CRAN.R-project.org/package=survival>
- Thevenon S, Bonnet A, Claro F, Maillard J (2003) Genetic diversity analysis of captive populations: The Vietnamese sika deer (*Cervus nippon pseudaxis*) in zoological parks. *Zoo Biology* 22: 465-475.
- TSA – The Turtle Survival Alliance (2009) About the TSA <[www.turtlesurvival.org](http://www.turtlesurvival.org)> acessado em: 15/03/2010.
- Vane-Wright RI, Humphries CJ, Williams PH (1991) What to protect?--Systematics and the agony of choice. *Biological Conservation* 55: 235-254.
- Wagenmakers E-J, Farrell S (2004) AIC model selection using Akaike weights. *Psychonomic Bulletin & Review* 11: 192-196.
- Wayne RK, Bruford MW, Girman D, Rebolz WER, Sunnucks P, et al. (1994) Molecular genetics of endangered species. In: Olney PJS, Mace GM, Feistner ATC (eds) *Creative Conservation: interactive management of wild and captive animals*. London: Chapman & Hall. pp. 92 - 117.
- Wayne RK, Geffen E, Vilà C (2004) Conservation genetics of canids. In: Sillero-Zubiri C, Hoffmann M, Macdonald DW (eds). *Canids: Foxes, Wolves, Jackals and Dogs Status survey and conservation action plan*. Switzerland and Cambridge, UK: IUCN/SSC Canid Specialist Group. pp. 237 - 245.
- Weiss RE (2005) *Modeling Longitudinal Data*. New York, NY: Springer Verlag.
- Williams SE, Hoffman EA (2009) Minimizing genetic adaptation in captive breeding programs: A review. *Biological Conservation* 142: 2388-2400.
- Woodworth LM, Montgomery ME, Briscoe DA, Frankham R (2002) Rapid genetic deterioration in captive populations: Causes and conservation implications. *Conservation Genetics* 3: 277-288.
- Zrzavy J, Ricankova V (2004) Phylogeny of Recent Canidae (Mammalia, Carnivora): relative reliability and utility of morphological and molecular datasets. *Zoologica Scripta* 33: 311-333.
- Zuercher GL, Swarner M, Silveira L, Carrillo O (2004) Bush dog (*Speothos venaticus*). In: Sillero-Zubiri C, Hoffmann M, Macdonald DW, editors. *Canids: Foxes, Wolves, Jackals and Dogs Status survey and conservation action plan*. Switzerland and Cambridge, UK: IUCN/SSC Canid Specialist Group. pp. 76-80.
- Zuercher GL, Swarner M, Silveira L, Carrillo O (2008) *Speothos venaticus*. In: IUCN 2010. *IUCN Red List of Threatened Species*. Version 2010.1. <[www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org)>. Downloaded on **15 March 2010**.