

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

SETOR DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

MATHEUS MACIEL ALCANTARA SALLES

**O COMPORTAMENTO SOCIAL NA DETERMINAÇÃO DE RELAÇÕES EVOLUTIVAS: UMA
PERSPECTIVA PARA MACACOS DO NOVO MUNDO (PRIMATES: PLATYRRHINI)**

CURITIBA

2017

MATHEUS MACIEL ALCANTARA SALLES

**O COMPORTAMENTO SOCIAL NA DETERMINAÇÃO DE RELAÇÕES EVOLUTIVAS: UMA
PERSPECTIVA PARA MACACOS DO NOVO MUNDO (PRIMATES: PLATYRRHINI)**

Monografia apresentada à disciplina Estágio Curricular em Biologia como requisito parcial à conclusão do curso de Ciências Biológicas, no Departamento de Zoologia, Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná.

Orientador: Prof. Dr. Emygdio Leite de Araujo Monteiro-Filho

CURITIBA

2017

**Dedico essa monografia a minha avó Izaltina, a
melhor pessoa que já passou em minha vida.**

AGRADECIMENTOS

Agradeço ao Prof^o Emygdio Leite Araujo de Monteiro Filho, que além de ser o melhor orientador que eu poderia desejar é sem dúvidas uma das minhas principais referências profissionais. Não posso deixar de lembrar também dos vários bons momentos de descontração e das sempre divertidas conversas sobre História Natural e Etologia.

A todos os colegas do Laboratório de Biologia e Ecologia de Vertebrados, cujo suporte foi imprescindível para a elaboração deste estudo. Em especial aos queridos “Amizosos” (“Doctor Lucas Enes”, Flávia, Priscila e Junyor, membro adotivo de nosso querido laboratório).

A todos os meus colegas da faculdade, cuja parceria foi essencial para minha caminhada ao longo desses quatro anos de curso. Em especial, é claro, aos amigos da “Família Hanumis” (Ana, Bruno “Pistola”, Caio, “Dani”, “Dudu”, “Formiga”, “Ju”, “Lore”, Lucas e “Mattio”), que levarei para sempre em minha memória e em meu coração.

Aos membros da banca, Rodrigo Fernando Moro-Rios e Mauricio O. “Free” Moura, pela gentileza de aceitarem o convite e dedicarem parte de seu tempo à avaliação deste estudo.

A todos os bons professores que contribuíram para minha formação desde a infância. Muito eu devo a vocês pelo fato de eu agora conseguir completar minha formação como Biólogo e futuro Professor.

À toda a minha família (especialmente minha mãe Marledes e meu padrasto Ricardo), por tudo. Sem vocês eu não teria chegado até aqui. Ao meu irmão Lucas, que com sete anos de idade já é um “dinossaurólogo” muito melhor do que eu e sem dúvidas um grande cientista.

A todos os macacos que eu já estudei, escutei, observei ou tive a oportunidade de contemplar. Minha admiração por esses animais não pode ser transmitida por nenhuma palavra.

“Nós não encaramos os animais como animais, mas como um reflexo de nós próprios, e, quando a imagem do espelho vem muito distorcida, lhe modificamos a forma ou a ignoramos”.

Desmond Morris

RESUMO

A ordem Primates é fortemente caracterizada por apresentar uma ampla diversidade de estrutura e organização social. Mesmo que muito se saiba (aparentemente) sobre os sistemas sociais presentes nesse grupo, a integração desse conhecimento com estudos evolutivos propriamente ditos ainda é pouco explorada na literatura. No que diz respeito ao clado dos Macacos do Novo Mundo (PRIMATES: PLATYRRHINI), particularmente, isso se torna ainda mais evidente. Grande parte das análises de comportamento social realizadas com espécies de platirrínios é muito direcionada para o teste de modelos socioecológicos ou ecológicos comportamentais, deixando o prisma evolutivo um pouco de lado. Nesse sentido, me proponho neste estudo a preencher parte dessa lacuna, avaliando a utilização do comportamento social como um possível indicador de relações evolutivas para Platyrrhini. Para tanto, inicialmente, foram pesquisados na literatura dados de comportamento social de 38 espécies do grupo, de acordo com categorias previamente elaboradas. A partir desses dados foi então elaborada uma matriz de distância, com o intuito de verificar a dissimilaridade das espécies no que diz respeito às suas características de comportamento social. Com base nessa matriz foi realizada uma análise de agrupamento hierárquica pelo método UPGMA, com o objetivo de verificar como as espécies analisadas se organizam de acordo com aqueles mesmos atributos de comportamento social. O dendrograma obtido como resultado foi então comparado com uma árvore filogenética (retirada a partir da literatura). A partir dessa mesma árvore, foi calculada uma matriz de distância filogenética. Por fim foram realizados testes de Mantel entre as matrizes de dissimilaridade comportamental e de distância filogenética, com o objetivo de avaliar a potencial presença de um conservadorismo evolutivo tanto para todas as características em conjunto, como para cada uma delas separadamente. Do ponto de vista da mudança desses atributos de comportamento social ao longo da evolução, os resultados apontam que a adaptabilidade por eles conferida deve ser encarada como o produto de um amplo sistema fenotípico próprio do indivíduo (considerado em sua totalidade). Muitos dos aspectos de comportamento social, nesse sentido, além de estarem relacionados entre si também se associam ao longo do processo evolutivo com atributos de ecologia ou morfologia das espécies. A partir dos resultados também foi detectado que fatores filogenéticos, em platirrínios, atuam com maior peso na determinação de aspectos sociais principalmente em níveis abaixo da subfamília. Ao nível evolutivo isso faz com que a escolha das estratégias de vida (em termos comportamentais) dos indivíduos ou das populações seja até certo ponto restringida. Dessa maneira, determinadas variações de estado entre as características de comportamento social acabam se tornando pouco prováveis de acordo com a evolução de cada linhagem.

Palavras-chave: Evolução. Platirrínios. Dendrograma. Sistemas sociais.

ABSTRACT

The wide diversity of structure and social organization found among Primates strongly characterizes this order. Although much is known (apparently) about the social systems present in this group, the integration of this knowledge with the Evolutionary Biology area is still poorly explored in the literature. Speaking specifically about the New World Monkeys (PRIMATES: PLATYRRHINI) clade, this becomes even clearer. Many of the behavioral analyses carried out with platyrrhine species have been focused mostly on testing socioecological and behavioral ecological models, leaving the evolutionary perspective a little bit aside. In this sense, I propose in this study to test the use of social behavior characteristics as a possible indicator of evolutionary relationships (for that same group). In order to do so, initially, previously published data of 38 platyrrhine species were gathered from the literature, according to previously defined categories. Based on these behavioral data, then, a distance matrix was elaborated, in order to verify the dissimilarity of those 38 species with respect to their social behavior characteristics. Aiming to verify how the analyzed species could be grouped according to that same attributes, it was performed a hierarchical grouping analysis (with the UPGMA method). A phylogenetic tree taken from literature was then compared to the resulting dendrogram. From this same tree, a phylogenetic distance matrix was calculated. Finally, aiming to evaluate the potential presence of an evolutionary conservatism for all those characteristics together, as well as for each of them separately, Mantel tests were performed between the behavioral and phylogenetic matrices. From the evolutionary point of view, our results indicate that the adaptability conferred by these social behavior attributes are mostly derived from a wide phenotypic system, proper to the individual when considered in its totality. Many social behavior aspects, in this sense, are not only related to each other, but also associated, throughout the evolutionary process, with the species ecology and morphology attributes. It was also detected that phylogenetic factors, in platyrrhines, act with greater weight in the determination of social characteristics mainly at levels below the subfamily. At the evolutionary level, it can be said that this restricts to some extent the choice of life strategies (in behavioral terms) of individuals and populations. Therefore, certain state variations between social behavior characteristics end up becoming considerably unlikely according to the evolution of each lineage.

Keywords: Evolution. Platyrrhines. Dendrogram. Social systems.

LISTA DE FIGURAS

FIGURA 1 – ARVORE FILOGENÉTICA NÃO ENRAIZADA DE BASE MOLECULAR PARA ESPÉCIES DE PLATYRRHINI.....	18
FIGURA 2A – DENDROGRAMA SUPORTADO POR CARACTERÍSTICAS DE COMPORTAMENTO SOCIAL PARA ESPÉCIES DE PLATYRRHINI, COM TERMINAIS COLORIDOS AO NÍVEL DAS SUBFAMÍLIAS.....	20
FIGURA 2B – ÁRVORE FILOGENÉTICA NÃO ENRAIZADA DE BASE MOLECULAR PARA ESPÉCIES DE PLATYRRHINI, COM TERMINAIS COLORIDOS AO NÍVEL DAS SUBFAMÍLIAS.....	20

LISTA DE TABELAS

TABELA 1. LISTA DAS ESPÉCIES DE PLATYRRHINI ANALISADAS.....	14
TABELA 2. LISTA DAS CARACTERÍSTICAS ANALISADAS E DEFINIÇÃO DOS ESTADOS DE COMPORTAMENTO SOCIAL.....	15
TABELA 3. VALORES OBTIDOS PARA OS TESTES DE MANTEL.....	21

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	11
2. MATERIAL E MÉTODOS	14
3. RESULTADOS	19
3.1. ANÁLISE DE AGRUPAMENTO.....	19
3.2. ANÁLISES DE MANTEL.....	21
4. DISCUSSÃO.....	22
4.1. DIFICULDADES METODOLÓGICAS E LACUNAS A SEREM PREENCHIDAS.....	22
4.2. <i>AOTUS</i> , <i>CALLICEBUS</i> E <i>PITHECIA</i>	23
4.3. <i>ATELES</i> , <i>LAGOTHRIX</i> , <i>BRACHYTELES</i> , <i>CHIROPOTES</i> E <i>CACAIAO</i>	24
4.4. CALLITRICHINAE.....	26
4.5. SAIMIRINAE, CEBINAE E ALOUATTINAE.....	27
4.6. A HISTÓRIA EVOLUTIVA E O COMPORTAMENTO SOCIAL DE PLATIRRÍNIOS.....	29
4.7. O COMPORTAMENTO SOCIAL SOB A PERSPECTIVA EVOLUTIVA.....	30
5. CONSIDERAÇÕES FINAIS	33
REFERÊNCIAS	34
APÊNDICES	38
ANEXO I.....	38
ANEXO II.....	46

1. INTRODUÇÃO

Apresentando ampla diversidade de estrutura e organização social, o grupo dos primatas torna-se particularmente interessante para estudos que avaliem a evolução da socialidade (SMUTS et al. 1987). No caso de *Macacos do Novo Mundo* (PRIMATES: PLATYRRHINI), isso se torna ainda mais evidente se considerarmos que essa ampla variação de sistemas sociais (formada a partir da combinação entre diferentes tipos de sistemas de acasalamento e os dois fatores anteriormente citados) encontrada no grupo, cujas espécies, por exemplo, ocupam nichos comparativamente menores em relação aos demais primatas (FLEAGLE; REED, 1996). Do ponto de vista socioecológico isso merece um destaque a parte, uma vez que fatores ligados ao nicho podem contribuir para a determinação dos comportamentos sociais.

Somado a isso temos o considerável avanço no conhecimento acerca do comportamento destes animais alcançado ao longo das últimas décadas (ainda mais se comparado com outras ordens de mamíferos), mesmo que o estudo de alguns grupos de platirrínios ainda pareça sub-representado (FERNANDEZ-DUQUE; DI FIORE; HUCK, 2012). Este mesmo raciocínio vale para o conhecimento de suas relações evolutivas, cujo conhecimento científico tem aumentado para alguns, mas não para todos os níveis taxonômicos da ordem como um todo (SCHNEIDER; SAMPAIO, 2015). De qualquer maneira um maior problema, por assim dizer, não reside somente no conhecimento da filogenia (e classificação), ou dos aspectos comportamentais do grupo, mas sim na relação existente entre os dois. Este tipo de estudo, mais integrado, apenas recentemente tem voltado a ser explorado na literatura especializada (WENZEL, 1992; PROCTOR, 1994; RENDALL; DI FIORE, 1995; RENDALL; DI FIORE, 2007; SHULTZ; OPIE; ATKINSON, 2011).

E esse fenômeno não é exclusivo da primatologia. Na Biologia Evolutiva como um todo, historicamente, o foco dos estudos se deu muito mais no caráter adaptativo e ecológico da evolução do que nos processos históricos e nas restrições filogenéticas atuantes neste mesmo contexto (GOULD; LEWONTIN, 1979). Curiosamente, ainda no começo da Etologia como área de estudo, por exemplo, grandes estudiosos já destacavam essa importância de se estudar o comportamento sob o ponto de vista filogenético (TINBERGEN, 1959). Entretanto parece que esta é uma ideia que foi perdendo força com o passar do tempo. Análises que consideraram o comportamento como uma útil ferramenta na construção e interpretação de hipóteses filogenéticas, por exemplo, receberam duras críticas principalmente a partir da década de 1970 (ATZ, 1970; HODOS, 1976; ARONSON, 1981; URBANI, 1989). Foi só a partir de meados da década de 1980 que novos estudos surgiram e, aos poucos, fizeram com que a utilização de características comportamentais no âmbito filogenético voltasse a ser considerada, seja na construção de árvores ou no estudo do comportamento como resultado da história evolutiva das espécies (DOBSON, 1985; WENZEL, 1992; DE QUEIROZ; WIMBERGER, 1993; RENDALL; DI FIORE, 1995; RENDALL; DI FIORE, 2007). Estudos com aves (PRUM, 1990; KENNEDY; SPENCER; GRAY, 1996; LEE et al., 1996),

peixes (MCLENNAN, 1994) e mesmo com primatas (DI FIORE; RENDALL, 1994; THIERRY; IWANIUK; PELLIS, 1999; OSSI; KAMILAR, 2006; KAMILAR; COOPER, 2013; DUDA; ZRZAV, 2013) têm demonstrado essa conexão entre comportamento e filogenia, evidenciando também o enorme potencial de pesquisa existente na área como um todo. Para a ordem Primates, considerando que o comportamento social também pode surgir como resultado de uma história evolutiva compartilhada entre as espécies (sendo este o principal foco do presente estudo), já se sabe também que em determinados casos fatores filogenéticos e ambientais podem contribuir com pesos similares para a determinação de sistemas sociais (SPUHLER & JORDE, 1975).

A partir daí, portanto, torna-se evidente que a riqueza comportamental e ecológica observada nas atuais linhagens de primatas não deriva, exclusivamente, das pressões ambientais atuantes sobre elas (num contexto estritamente adaptativo). Sem dúvida há também uma influência advinda da história evolutiva de cada linhagem, tendo a literatura recente feito as devidas ressalvas a esse respeito (KAPPELER; SCHAIK, 2002; OSSI; KAMILAR, 2006; CHAPMAN; ROTHMAN, 2009). É possível dizer, nesse sentido, que em determinados casos táxons próximos filogeneticamente tendem a compartilhar algumas de suas características em consequência de uma ancestralidade que eles possuam em comum (*senal filogenético*; cf. HARVEY; PAGEL, 1991). Na prática isso significa, basicamente, que espécies próximas em termos evolutivos podem apresentar conjuntos similares de características (sejam elas ecológicas, morfológicas, moleculares ou comportamentais), simplesmente pelo fato de as terem herdado a partir de um mesmo ancestral no passado de sua história evolutiva. Para algumas classes de dados (ecológicos e comportamentais principalmente), a ubiquidade do sinal filogenético ainda é bastante controversa (BLOMBERG; GARLAND; IVES, 2003; KAMILAR; COOPER, 2013), mas no geral esta ideia tem recebido um contínuo suporte na literatura, conforme citado anteriormente.

No que diz respeito ao comportamento social, mais uma vez destacando que este é o alvo do presente estudo, um ótimo exemplo dentro daquele contexto pode ser encontrado no estudo de DI FIORE; RENDALL (1994), cujos resultados demonstram uma forte influência filogenética sobre os sistemas sociais de cercopitecóides, apesar das enormes amplitudes ecológica e espacial encontradas no grupo. De qualquer maneira, é evidente que a avaliação do comportamento no contexto filogenético deve ser feita com o mesmo rigor científico utilizado para quaisquer outros tipos de atributo. Entretanto, não se deve esperar que toda e qualquer característica comportamental receba uma influência direta da história evolutiva de cada táxon e, neste ponto, a atual literatura também faz as devidas ressalvas (RENDALL; DI FIORE, 2007). Assim como para quaisquer outras propriedades biológicas, o potencial filogenético/evolutivo do comportamento não deve ser sub ou superestimado, mas sim analisado imparcial e criteriosamente de acordo com o que é (ou já foi) observado e analisado dentro de cada cenário evolutivo em específico.

No contexto da evolução do comportamento social em primatas, destaca-se que a ênfase da maioria dos estudos tem sido direcionada para o teste e a

demonstração de modelos socioecológicos ou ecológicos comportamentais e como estes seriam capazes de prever as condições (ambientais, espaciais e temporais) necessárias para a expressão de cada forma de comportamento. Através desses modelos é previsto, sumariamente, que fatores como a disponibilidade e distribuição de alimentos e os riscos de predação e infanticídio são aqueles que mais influenciam na variação dos padrões de organização e estrutura social, bem como dos sistemas de acasalamento (CHAPMAN; ROTHMAN, 2009). Contudo, por maior que seja a influência dos fatores socioecológicos, já se sabe que adaptabilidade e variação do comportamento social também podem ser restringidas pela história evolutiva de cada táxon (IZAR et al., 2012), seja por meio de adaptações que se mantém conservadas ao longo da evolução ou por uma inércia filogenética propriamente dita. Não levar isso em consideração, portanto, significa deliberadamente ignorar alguns dos aspectos mais fundamentais do próprio processo evolutivo. Além disso, é necessário lembrar que no momento em que são feitas generalizações sobre aspectos de estrutura social, elas dizem respeito sobretudo às modas ou medianas comportamentais (EISENBERG; MUCKENHIRN; RU, 1972). Como consequência disso, invariavelmente há algum grau de variação intraespecífica que sem dúvida faz com que especificidade seja preterida pela generalidade no momento em que são propostas as inferências biológicas.

É nesse cenário em que o presente estudo se encaixa. Por mais que alguns estudos similares já tenham sido realizados com primatas, os resultados relacionados especificamente a *Macacos do Novo Mundo* (Primates: Platyrrhini) são em boa parte incompletos ou carentes de maiores argumentações (SPUHLER & JORDE, 1975; DI FIORE; RENDALL, 1994; KAMILAR; COOPER, 2013). Boa parte destes estudos são mais voltados para o estudo de catarrínios (PRIMATES: CATARRHINI) ou, quando platirrínios são considerados, o número de espécies geralmente é baixo e as próprias inferências são inconclusivas. Assim, visando a preencher ao menos parte dessa lacuna, me proponho neste estudo a buscar uma nova avaliação do comportamento social como resultado das relações evolutivas existentes para este mesmo grupo.

Dessa maneira, caso o comportamento social acabe refletindo as relações filogenéticas propostas para o grupo, padrões de socialidade ao longo da evolução das linhagens de platirrínios poderão ser detectados e inferidos com maior clareza. Tal resultado possibilitaria, até mesmo, novos planos de pesquisa para o futuro. Contrariamente, se aqui for detectado que o comportamento social de platirrínios não é fortemente influenciado por essa propriedade filogenética, há a probabilidade da relação entre variação ecológica e comportamental social do grupo ser preponderante em relação ao parentesco evolutivo de suas espécies. Neste caso, portanto, explicações de um cunho mais socioecológico ou ecológico comportamental (tais como as destacadas anteriormente) provavelmente serão aquelas mais cabíveis para a explicação da evolução do comportamento social, um fenômeno tão complexo e multidimensional.

2. MATERIAL E MÉTODOS

Inicialmente foram compilados dados de características de comportamento social de 38 espécies de *Macacos do Novo Mundo* (TABELA 1) a partir da literatura disponível, com o propósito de avaliar como os sistemas sociais desse mesmo grupo variam. Visando à elaboração de uma planilha com esses dados de comportamento, foram utilizadas informações sobre animais estudados em vida-livre ou em condição de semiliberdade. As características sociais pesquisadas foram categorizadas (previamente) de acordo com as categorias que seguem: *dispersão, sistema de acasalamento, estabilidade dos grupos, afiliação intrasexual, relações de hierarquia, ataque contra a prole e cuidado parental*. A definição de cada uma das categorias e seus respectivos estados pode ser encontrada na TABELA 2.

TABELA 1. Lista das espécies de Platyrrhini analisadas, conforme sistemática e classificação revisada e proposta por SCHNEIDER; SAMPAIO, 2015.

FAMÍLIAS	SUBFAMÍLIAS	GÊNERO	ESPÉCIES ANALISADAS
PITHECIIDAE	CALLICEBINAЕ	<i>Callicebus</i>	<i>Callicebus nigrifrons</i> <i>Callicebus coimbrai</i> <i>Callicebus personatus</i> <i>Callicebus torquatus</i>
	PITHECIINAE	<i>Cacajao</i> <i>Chiropotes</i> <i>Pithecia</i>	<i>Cacajao calvus</i> <i>Chiropotes satanas</i> <i>Pithecia pithecia</i>
ATELIDAE	ALOUATTINAE	<i>Alouatta</i>	<i>Alouatta pigra</i> <i>Alouatta caraya</i> <i>Alouatta palliata</i> <i>Alouatta seniculus</i>
	ATELINAE	<i>Ateles</i> <i>Brachyteles</i> <i>Lagothrix</i>	<i>Ateles geoffroyi</i> <i>Ateles paniscus</i> <i>Brachyteles arachnoides</i> <i>Lagothrix lagotricha</i>
CEBIDAE	AOTINAE	<i>Aotus</i>	<i>Aotus trivirgatus</i> <i>Aotus azarae</i> <i>Aotus vociferans</i>
	CALLITRICHINAE	<i>Saguinus</i>	<i>Saguinus fuscicollis</i> <i>Saguinus mystax</i> <i>Saguinus oedipus</i>
		<i>Leontopithecus</i>	<i>Leontopithecus caissara</i> <i>Leontopithecus rosalia</i> <i>Leontopithecus chrysomelas</i> <i>Leontopithecus chrysopygus</i>
		<i>Callimico</i>	<i>Callimico goeldii</i>
		<i>Callithrix</i>	<i>Callithrix jacchus</i> <i>Callithrix kuhlii</i> <i>Callithrix penicillata</i>
	<i>Cebuella</i> <i>Mico</i>	<i>Cebuella pygmaea</i> X	
	SAIMIRINAE	<i>Saimiri</i>	<i>Saimiri sciureus</i> <i>Saimiri boliviensis</i> <i>Saimiri oerstedii</i>
	CEBINAE	<i>Cebus</i>	<i>Cebus olivaceus</i> <i>Cebus capucinus</i>
		<i>Sapajus</i>	<i>Sapajus libidinosus</i> <i>Sapajus nigritus</i> <i>Sapajus apella</i>

TABELA 2. Lista de características analisadas e definições dos estados de comportamento social.

1. Dispersão: deslocamento do indivíduo para fora do seu grupo natural de estadia (sem retorno determinado) e geralmente prévio ao seu primeiro evento de acasalamento (DI FIORE; RENDALL, 1994). Possíveis estados:

- Dispersão por fêmeas: viés nos processos de dispersão, nesse caso realizados majoritariamente por fêmeas.
- Dispersão por machos: viés nos processos de dispersão, nesse caso realizados majoritariamente por machos.
- Dispersão por ambos os sexos: ausência de viés nos processos de dispersão, nesse caso sendo estes realizados por ambos os sexos.

2. Sistema de acasalamento: padrão geral de acasalamento que mais caracteriza o táxon levado em consideração. Definições baseadas em (DI FIORE; RENDALL, 1994; KAPPELER; SCHAİK, 2002).

- Monogamia: machos e fêmeas acasalando tipicamente com apenas um membro do sexo oposto, com ambos apresentando sucessos reprodutivos essencialmente iguais.
- Multi-macho e fêmea (poligamia): eventos de acasalamento sem nenhum ou com baixo grau de restrição entre os indivíduos de um mesmo grupo.
- Poliginia: machos de um grupo copulando com mais de uma fêmea durante o período de acasalamento (nesse caso, as fêmeas tendem a copular apenas com um macho).
- Poliândria: fêmeas de um grupo copulando com mais de um macho durante o período de acasalamento (nesse caso, os machos tendem a copular apenas com uma fêmea).
- Flexível: sistema de acasalamento com flutuações demográficas, interpopulacionais (evidentes) ou sazonais, cuja delimitação em um único dos sistemas anteriores não é possível.

3. Estabilidade dos grupos: Define-se um grupo social estável como aquele em que há filopatria natal acoplada a ausência/limitação de dispersões secundárias, ou aquele que apresente pares de indivíduos com ligações sociais estáveis e de longo prazo (SHULTZ; OPIE; ATKINSON, 2011). As espécies foram, nesse sentido, categorizadas de acordo com a presença ou ausência de grupos sociais estáveis.

4. Afiliação intrassexual: viés na frequência e/ou na qualidade de interações sociais entre indivíduos de um mesmo sexo, fazendo com exista um alto grau de coesão social intrassexual (maior que o intersexual). Baseado nas definições de (DI FIORE; RENDALL, 1994).

- Afiliação fêmea-fêmea: tendência para uma maior aproximação ou maior frequência de interações sociais entre indivíduos do sexo feminino, ou ainda presença de verdadeiras coalizões entre fêmeas. Espécies categorizadas de acordo com a presença ou ausência de afiliações entre fêmeas.
- Afiliação macho-macho: tendência para uma maior aproximação ou maior frequência de interações sociais entre indivíduos do sexo masculino, ou ainda presença de verdadeiras coalizões entre machos. Espécies categorizadas de acordo com a presença ou ausência de afiliações entre machos.

5. Relações de hierarquia: gradiente de dominância presente entre os indivíduos de um mesmo grupo social, identificado pela presença de comportamentos agressivos ou de submissão entre os indivíduos (DI FIORE; RENDALL, 1994).

- Hierarquia macho-fêmea: relações lineares de dominância social entre machos e fêmeas, com os primeiros sendo dominantes sobre as segundas. Espécies categorizadas de acordo com a presença ou ausência desse tipo de relação.
- Hierarquia fêmea-macho: relações lineares de dominância social entre machos e fêmeas, com os primeiros sendo subordinados em relação às segundas. Espécies categorizadas de acordo com a presença ou ausência desse tipo de relação
- Hierarquia macho-macho: relações lineares de dominância social contínua entre machos de um mesmo grupo. Espécies categorizadas de acordo com a presença ou ausência desse tipo de relação.
- Hierarquia fêmea-fêmea: relações lineares de dominância social contínua entre fêmeas de um mesmo grupo. Espécies categorizadas de acordo com a presença ou ausência desse tipo de relação.

6. Ataque contra a prole: agressões realizadas por indivíduos adultos em direção aos filhotes que não os seus, podendo ou não acarretar na morte dos mesmos (DI FIORE; RENDALL, 1994).

- Agressão direcionada por fêmeas: ataques exercidos por uma fêmea em direção à prole de outras fêmeas. Espécies categorizadas de acordo com a frequência desse tipo de interação: ausente/infrequente ou comumente realizada (seguindo as definições de frequência adotadas pelos próprios artigos de referência).
- Infanticídio por machos: ataques fatais realizados por machos em direção à prole de outros machos. Espécies categorizadas de acordo com a frequência desse tipo de interação: ausente/infrequente ou comumente realizada (seguindo as definições de frequência adotadas pelos próprios artigos de referência).

7. Cuidado cooperativo: sistema de reprodução que indivíduos além dos parentais ajudam a cuidar e prover as necessidades da prole. Não faz menção à intensidade do cuidado exercido pelos indivíduos, mas sim a quaisquer contribuições realizadas em direção a prole por indivíduos que não os pais da mesma (ROSS; MACLARNON, 2000; BURKART; VAN SCHAİK, 2009). Espécies categorizadas de acordo com a presença ou ausência de cuidado cooperativo evidente.

Para cada espécie de Platyrrhini foi então pesquisado, a partir da literatura, o estado prevalente (considerando variações intraespecíficas) de cada uma destas categorias. Todos os dados primários foram então planilhados e, a partir disso, uma matriz de distância foi elaborada, com o intuito de verificar a dissimilaridade das espécies no que diz respeito às suas características de comportamento social. As referências utilizadas durante a coleta de dados primários podem ser encontradas no ANEXO I. Como nesta planilha estão contidos tanto dados categóricos como binários, as distâncias foram obtidas através do índice de *Gower* - idealizado justamente para calcular distâncias (ou dissimilaridades) a partir de dados mistos (GOWER, 1971).

Paralelamente, com o objetivo de verificar como as espécies analisadas se agrupam de acordo com seus atributos de comportamento social, foi realizada uma análise de agrupamento hierárquica pelo método não-ponderado de agrupamento por pares com média aritmética (UPGMA), conforme indicado em KREBS (1999). É necessário destacar, contudo, que esse agrupamento não é realizado de acordo com a similaridade das categorias comportamentais descritas para cada espécie, mas sim com base na dissimilaridade, ou seja, como resultado (que no presente estudo é observado através de um dendrograma) temos grupos formados por espécies menos diferentes entre si e não mais parecidas umas com as outras. O cálculo das distâncias e a análise de agrupamento foram feitos, respectivamente, com base nas funções *daisy* e *hclust*. Todas as análises foram realizadas através do *R software* (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2016).

A árvore filogenética calibrada (FIGURA 1) utilizada como referência para a comparação com o dendrograma obtido como resultado e como base para a matriz de distância filogenética foi retirada do banco de dados *10KTrees* (ARNOLD; MATTHEWS; NUNN, 2010). Nem todas as espécies cujos comportamentos sociais foram planilhados se encontram presentes neste banco de dados, de modo que *Callicebus coimbrai*, *Callicebus nigrifrons*, *Leontopithecus caissara*, *Sapajus nigrinus* e *Sapajus libidinosus* não foram considerados para as análises apresentadas na sequência.

Uma matriz de distância filogenética foi calculada através da função *cophenetic*, disponível no pacote *graphics* também do *R Software* (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2016). A partir das duas matrizes de distância (de características comportamentais e filogenética), então, foi realizada uma análise de Mantel, com o objetivo de avaliar a

potencial presença de uma correlação entre distância comportamental e distância filogenética – no mesmo raciocínio dos testes aplicados em OSSI; KAMILAR (2006); COFRE; BÖHNING-GAESE; MARQUET (2007), por exemplo. Também foram feitos testes de Mantel para cada um dos atributos (univariados), para que pudesse ser avaliado o grau de conservação filogenética de cada um deles em separado.

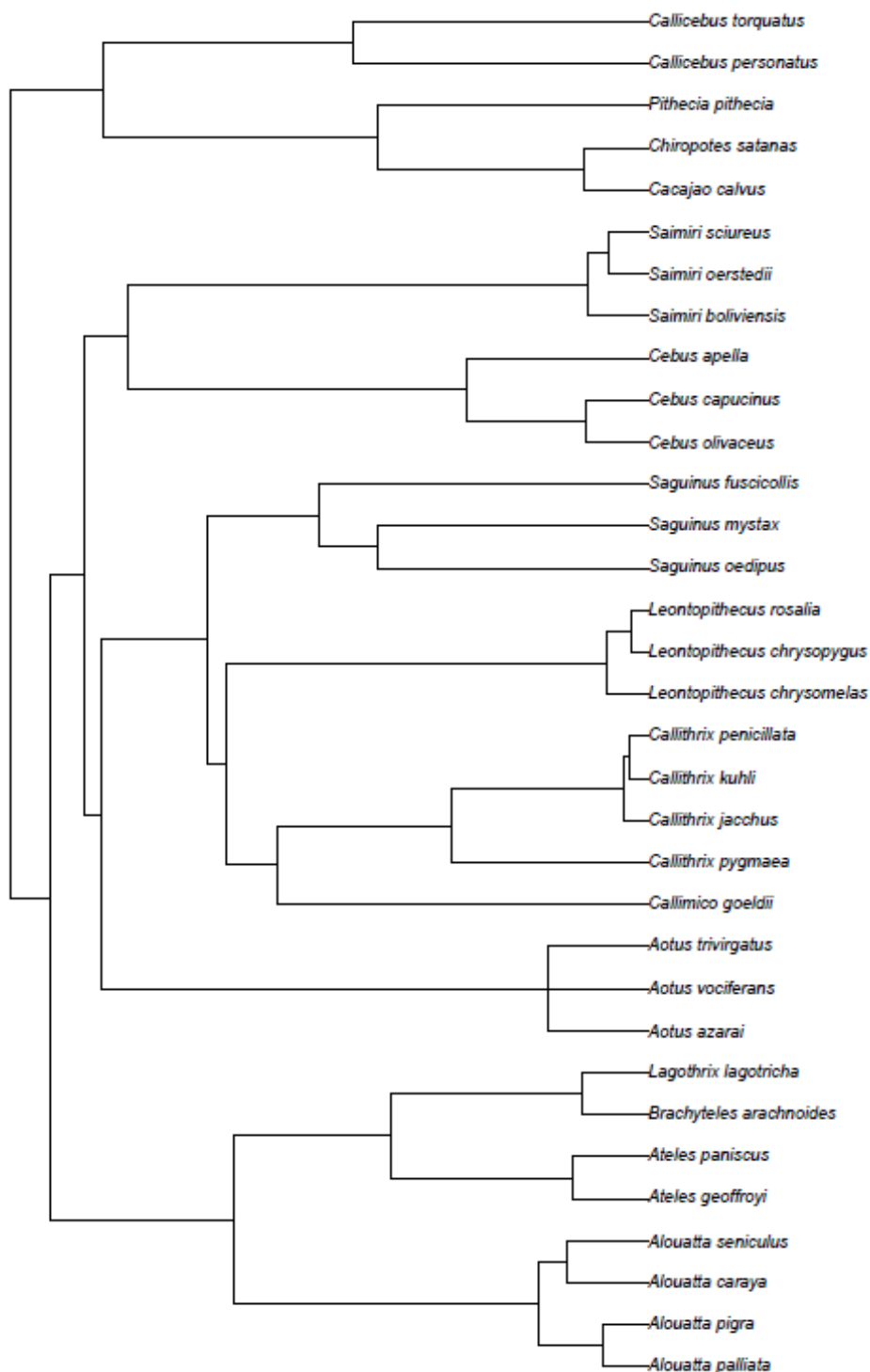


FIGURA 1. Árvore filogenética não enraizada de base molecular para espécies de Platyrrhini, de acordo com a metodologia de ARNOLD; MATTHEWS; NUNN (2010).

3. RESULTADOS

3.1. ANÁLISE DE AGRUPAMENTO

No que diz respeito à análise de agrupamento em sua totalidade (considerando tanto o agrupamento dos terminais quanto a relação entre os nós), foi detectado que o dendrograma obtido como resultado e a árvore filogenética (atualmente proposta) de platirrínios são parcialmente correspondentes (FIGURA 2). Nesse sentido, ao menos no que se refere aos platirrínios como um todo, características de comportamento social tais quais as aqui analisadas não são capazes de caracterizar os níveis taxonômicos mais abrangentes (famílias, por exemplo), ou as relações entre grande parte dos nós desse grupo, do mesmo modo pelo qual é postulado nas atuais propostas filogenéticas. Todavia, no nível das subfamílias percebe-se que em alguns casos os agrupamentos formados apresentam sim certo grau de concordância com as (atuais) relações filogenéticas propostas para estes animais, como no caso de Callitrichinae e do grupo formado por Cebinae e Saimirinae, por exemplo.

A relação entre gêneros irmãos também não se mostrou totalmente coesiva, olhando para platirrínios como um todo. Mais uma vez a maior coesão destaca-se para Callitrichinae (em suas relações internas) e a proximidade de relação entre cebineos e saimiríneos. Em outros agrupamentos, outros gêneros próximos filogeneticamente (como *Ateles* e *Brachyteles* ou *Callicebus* e *Pithecia*) também se colocaram próximos uns dos outros em termos comportamentais. Nota-se ainda que não há uma efetiva comparabilidade entre as distâncias filogenéticas (baseadas em tempo de divergência) propostas para o grupo e a dissimilaridade comportamental (baseada no índice de Gower) encontrada no presente estudo.

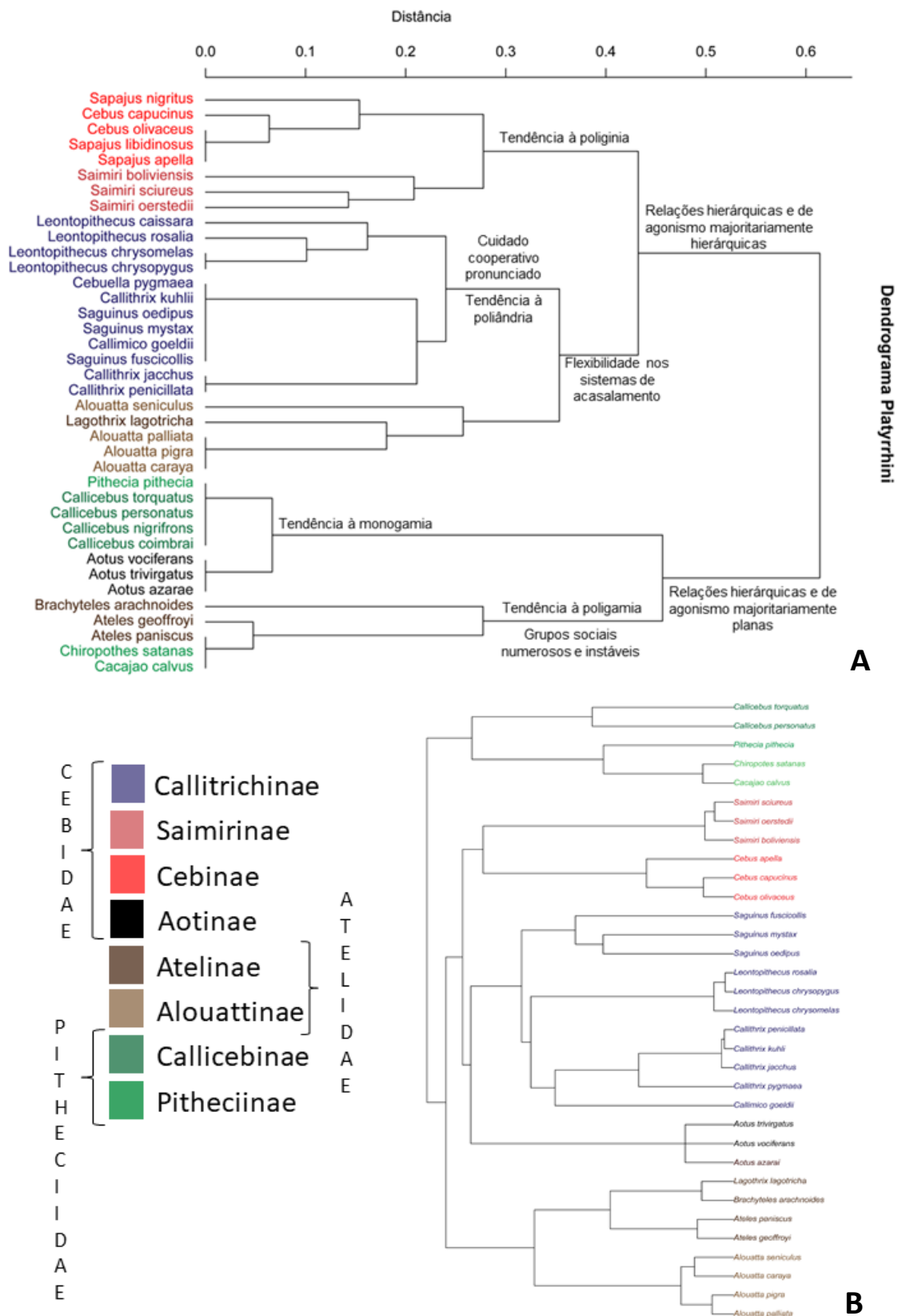


FIGURA 2. Comparação entre o dendrograma suportado por características de comportamento social de platirrínios (A), com terminais coloridos ao nível das subfamílias, e árvore filogenética de base molecular (B) para esse mesmo grupo (ARNOLD; MATTHEWS; NUNN, 2010). As chaves unem as subfamílias em uma mesma família.

3.2. ANÁLISES DE MANTEL

Em relação aos testes de Mantel, pode ser destacado que um dos maiores valores de correlação é o da análise feita para o próprio comportamento social como um todo, na qual todas as características são comparadas a uma matriz de distância filogenética (TABELA 3). A maioria destas, separadamente, apresentou um valor de p significativo, com exceção das relações de hierarquia fêmea-macho, da dispersão, do sistema de acasalamento e da agressão direcionada por fêmeas. Entretanto, por mais que muitas das características tenham esse valor de probabilidade significativo, em sua maioria os valores de correlação são demasiadamente baixos para maiores inferências em termos evolutivos. Nesse contexto valem ser destacados apenas o cuidado cooperativo e as relações de afiliação entre fêmeas, cujos índices de correlação de Mantel são aqueles que mais podem ser suportados (e argumentados) em termos evolutivos.

TABELA 3. Valores obtidos para os testes de Mantel geral (em negrito) e para cada um dos atributos separadamente (em ordem decrescente para o índice de Mantel).

ATRIBUTO ANALISADO	ÍNDICE DE MANTEL	VALOR DE p
Todos os atributos	0.4348	<0.01
Afiliação fêmea-fêmea	0.5317	<0.05
Cuidado cooperativo	0.3474	<0.05
Hierarquia fêmea-fêmea	0.2565	<0.05
Hierarquia macho-macho	0.2344	<0.05
Infanticídio por machos	0.2286	<0.05
Hierarquia macho-fêmea	0.1894	<0.05
Estabilidade dos Grupos	0.1786	<0.05
Afiliação macho-macho	0.1138	<0.05
Dispersão	0.1064	>0.05
Sistema de Acasalamento	0.1060	>0.05
Hierarquia fêmea-macho	0.0421	>0.05
Agressão direcionada por fêmeas	0.0625	>0.05

4. DISCUSSÃO

4.1. DIFICULDADES METODOLÓGICAS E LACUNAS A SEREM PREENCHIDAS

Num primeiro ponto, vale ser destacada a dificuldade em se trabalhar com dados de literatura para o comportamento social em *Macacos do Novo Mundo*. Se comparados a muitos outros grupos, a abundância desse tipo de dado para primatas no geral provavelmente ainda seja consideravelmente grande, na maioria dos casos. Entretanto durante a confecção do presente estudo ficou claro que muitos dos grupos aparentemente “bem conhecidos” ainda precisam de um maior refinamento no que diz respeito ao seu reconhecimento científico. Dentre os platirrínios, particularmente, o destaque negativo fica para os pitecídeos, ainda muito carentes de dados comportamentais. Como destacam BARNETT; BOYLE; THOMPSON, (2015); PINTO et al. (2013), isso se dá muito em função da dificuldade no trabalho de campo com esses animais. Nas devidas proporções, esse mesmo raciocínio também pode ser extrapolado para outros táxons carentes de informação, tal como *Lagothrix* (ATELINAE: ATELIDAE).

Em função da lacuna de dados para muitas espécies, a representatividade na planilha de dados foi desigual, de tal modo que alguns dos testes de Mantel ou até mesmo a análise de agrupamento podem ter sub ou superestimado algumas das relações detectadas entre comportamento social e história evolutiva. Visando a compreender como isso poderia afetar especificamente o agrupamento entre os terminais, uma nova análise foi feita (nos mesmos moldes da anterior) retirando-se as espécies com menor número de dados. Foi observado que a relação entre alguns dos nós mudou, mas os principais agrupamentos foram pouco perturbados (dendrograma disponível no ANEXO II). Além disso, no que diz respeito às análises de Mantel, vale ser ressaltado que algumas das características analisadas apresentaram índices de correlação suficientemente altos e significativos (ver TABELA 3) para se afirmar que dificilmente teriam suas correlações (e inferências a partir delas realizadas) perturbadas por eventuais acréscimos de dados primários ou trocas na metodologia.

Além disso, o fato de definir os comportamentos em categorias restritas ou discretas, considerando que eles se encaixam muito melhor numa visão mais descritiva, obviamente limita em certo ponto a capacidade de incorporação do comportamento no âmbito filogenético (WENZEL, 1992; RENDALL; DI FIORE, 1995). É evidente também que algumas características estão restritas a contextos específicos ou mesmo só podem ser identificadas (e classificadas) em termos de sua base morfológica ou do contexto ambiental na qual estão inseridas. Contudo, o que parece realmente comprometer a utilização desses dados em estudos filogenéticos não é (exclusivamente) sua difícil delimitação ou alta labilidade evolutiva (como bem destaca WENZEL, 1992), mas também sua baixa disponibilidade na literatura – aliada a uma baixa qualidade na descrição dos comportamentos em si. De um modo ou de outro,

como as definições aqui apresentadas foram elaboradas previamente à coleta de dados (e feitas com base em parâmetros específicos prontamente identificáveis na literatura), tentei diminuir ao máximo o impacto de potenciais vieses de categorização dos dados, que, posteriormente, poderiam interferir na interpretação dos resultados.

Nesse sentido, estes fatos por si só não são fundamentalmente capazes de excluir a utilidade filogenética de interpretação do comportamento social. Se muitos comportamentos sem nenhuma correlação estrutural ou morfológica direta apresentam variação, são herdáveis e conferem uma aptidão diferencial aos seus portadores, essas características sem dúvidas são influenciadas pela seleção e, conseqüentemente, guardam consigo algum grau de informação filogenética. Para uma discussão mais pormenorizada sobre esse assunto recomendo DE QUEIROZ; WIMBERGER (1993); RENDALL; DI FIORE, (1995); RENDALL; DI FIORE, (2007).

4.2 *Aotus*, *Callicebus* e *Pithecia*

Neste agrupamento temos uma clara mistura entre fatores filogenéticos (conservação do comportamento) e ecológicos (convergência através de pressões seletivas similares). *Callicebus* e *Pithecia* são ambos pitecídeos (PLATYRRHINI: PITHECIIDAE), enquanto a posição de *Aotus* permanece um tanto quanto incerta, estando atualmente posicionado na base de Cebidae (SCHNEIDER; SAMPAIO, 2015). Para *Callicebus* e *Pithecia*, especificamente, não é equivocado supor que algumas de suas características compartilhadas se devam ao compartilhamento de uma ancestralidade (relativamente recente) em comum. Sabe-se que pitecídeos no geral apresentam uma larga variação comportamental e ecológica (NORCONK, 2011), mas aqui fica claro que algumas de suas características realmente parecem seguir um certo grau de conservadorismo evolutivo.

Num extremo temos *Callicebus*, com indivíduos formando pequenos e coesivos grupos familiares, territórios defendidos pelos adultos e machos extremamente paternalistas, num padrão clássico de monogamia (NORCONK, 2011). *Pithecia*, por sua vez, está numa posição intermediária em termos filogenéticos e comportamentais (NORCONK, 2011; SCHNEIDER; SAMPAIO, 2015), entre *Callicebus* e o clado formado por *Chiropotes* e *Cacajao*. Este posicionamento corresponde à formação de grupos primordialmente monogâmicos e aparentemente coesivos (como em *Callicebus*), mas com um certo grau de fissão (tal como nos dois últimos). *Pithecia*, nesse sentido, efetivamente aparenta possuir uma mistura de características sociais, dentre as quais muitas possivelmente estavam presentes em seu ancestral com *Callicebus* (e, portanto, com os demais pitecídeos), ao passo que outras surgiram apenas a partir de seu ancestral exclusivo com *Chiropotes* e *Cacajao*.

O presente estudo, nesse sentido, é útil na medida em que destaca a existência do contínuo de mudanças ao longo do processo evolutivo também para características de comportamento social. Em Pitheciidae, como exemplo disso, o decaimento da similaridade mostra-se evidente não apenas para atributos morfológicos e ecológicos como já é destacado na literatura (NORCONK, 2011; BARNETT; BOYLE; THOMPSON, 2015), mas também para aspectos do próprio comportamento social das espécies. Do ponto de vista da evolução de tais características, pode ser dito também que a monogamia seria o provável sistema de acasalamento presente no ancestral de toda família, só mudando a partir do ancestral entre *Pithecia* e *Chiropotes* + *Cacajao*.

Além disso, os resultados indicam que o sistema monogâmico é a característica que contribuiu com maior peso para o agrupamento entre as duas espécies de pitecídeos e o gênero *Aotus*. Uma vez que a monogamia se encontra associada, em muitos casos, a uma série de outras características sociais (KAPELLER; VAN SCHAIK, 2002) como relações hierárquicas mais planas, intolerância intrasexual, agonismo intra-grupo menos pronunciado e maior cuidado bi parental, sua influência sobre o presente agrupamento torna-se ainda mais evidente. A conservação evolutiva desse atributo poderia, por conseguinte, estar associada não apenas a pressões evolutivas atuantes diretamente sobre o sistema de acasalamento em si, mas também aos mecanismos seletivos presentes na evolução dessas outras características, sejam elas diretamente de comportamento social ou não. O lado multifatorial do comportamento social é colocado em destaque.

4.3. *Ateles*, *Brachyteles*, *Chiropotes* e *Cacajao*

Aqui temos um caso que demonstra majoritariamente o oposto, mas não inesperado, das propostas de conservação evolutiva do comportamento social. Já são bastante conhecidos os modelos de convergência socioecológica que explicam a evolução das características sociais de três desses gêneros (*Chiropotes*, *Brachyteles* e *Ateles*) em paralelo a determinadas espécies de *Macacos do Velho Mundo* e *Grandes Primatas* (SMUTS et al. 1987; SYMINGTON, 1990). Dentre essas características, que por convergência teriam evoluído em grupos tão distantes filogeneticamente, três merecem um destaque a parte: (1) maior tendência de coalescência e agregação dos indivíduos em multi-grupos (fissão-fusão), (2) similaridade nos padrões de associação espacial/comportamental entre os indivíduos e (3) nas tendências no tamanho, na composição e no sistema de acasalamento das populações.

Como exemplo desse processo de evolução convergente é interessante lembrar que as populações de *Ateles* e *Brachyteles*, guardadas as devidas proporções, podem ser consideradas como equivalentes as do gênero *Pan* – (SMUTS et al. 1987). Uma possível explicação para esse fenômeno seria a existência de uma intermitência temporal/espacial na distribuição e abundância de alimentos. Esse tipo de “parcelamento” seria responsável por gerar graus de competição tão altos dentro dos

grupos (principalmente entre fêmeas) de modo que a estabilidade dos mesmos acabaria se tornando efetivamente inviável (SYMINGTON, 1990). Corroborando essa ideia sabe-se também que para macacos-aranha (*Ateles*) a maioria das interações agonistas entre fêmeas, mesmo que relativamente raras, acontece durante a alimentação (SLATER *et al.*, 2009).

Além disso, a hipótese de competição entre fêmeas proposta para explicar essa convergência também é suportada se considerarmos que tanto em *Ateles* como em *Pan* fêmeas tendem a ser menos gregárias entre si se comparadas a machos (SYMINGTON, 1990). Fato este válido, até certo ponto, também para os gêneros *Chiropotes* e *Cacajao*, no sentido em que a cooperação e afiliação entre os machos desses táxons é apontada como um dos fatores fundamentais para a formação e evolução dos grupos multi-macho e fêmea neles presentes (GREGORY; BOWLER, 2016). Em *Brachyteles* isso é menos evidente, uma vez que fêmeas parecem interagir mais com fêmeas de seu próprio grupo familiar do que com outros indivíduos da comunidade (POSSAMAI, 2013). De qualquer maneira, a não formação de verdadeiras coalizações inter-fêmeas neste e nos demais gêneros, ao menos num modo similar ao ocorrido em alguns cebídeos por exemplo (PERRY, 1996; BOINSKI, 1999), indica que pelo menos até certo ponto tais modelos socioecológicos realmente possuem validade.

No que diz respeito ao gênero *Cacajao*, assim como para a maioria dos outros pitecídeos, sabe-se que ainda estudos descritivos de comportamento social são raros ou carentes de uma maior precisão (BARNETT; BOYLE; THOMPSON, 2015; PINTO *et al.*, 2013). Nesse sentido, a falta de dados para a espécie aqui analisada (além de potenciais mecanismos de evolução convergente) também provavelmente contribuiu para que ela fosse agrupada neste mesmo *cluster*, por mais que realmente exista uma considerável similaridade de comportamento social sua com *Chiropotes*.

4.4. Callitrichinae

A subfamília dos calitriquíneos formou um agrupamento coesivo, para todas as suas espécies analisadas. O próprio número elevado de estudos para o grupo (em comparação a outros platirrínios) pode ter contribuído consideravelmente para isso. Assim mesmo, dados de literatura já suportam essa ideia, postulando até mesmo um possível sistema social ancestral do grupo: pequenos grupos multi-macho e fêmea (com uma ou mais fêmeas reprodutivamente ativas), fêmeas com lactação ancestral, taxa acelerada de crescimento dos infantis no período pós-natal e sistema de acasalamento poligínico (GARBER, 1994). Para os grupos atuais, também já é conhecido que algumas características de estrutura social são consideravelmente conservadas dentro de toda a subfamília (especialmente para o clado *Callitrichini*), dentre as quais se destacam o cuidado cooperativo, a flexibilidade nos sistemas de acasalamento, etc. (FERRARI; FERRARI, 1989; GARBER, 1994; HAIG, 1999).

Apesar da maioria das espécies apresentar essa alta similaridade comportamental, é necessário lembrar que a formação (evolutiva) das bases funcionais de uma determinada estrutura social nem sempre é a mesma (FERRARI; FERRARI, 1989). Ou seja, mesmo que diferentes condições ecológicas ou seletivas atuem sobre o surgimento das características de um dado tipo de estrutura social (ou mesmo de um sistema social como um todo), a história evolutiva compartilhada pelas espécies pode acabar preponderando sobre os contextos ecológico-adaptativos nas quais elas estão inseridas, restringindo a mudança de algumas das suas características ao longo da evolução. Através dos resultados aqui obtidos isso se torna ainda mais evidente, uma vez que a utilização de apenas algumas características de comportamento social já foi capaz de unificar esses animais de maneira coesiva, por mais que as relações dentro do agrupamento não tenha refletido exatamente as atuais propostas filogenéticas para o grupo (SCHNEIDER; SAMPAIO, 2015). É claro que esse padrão de agrupamento também pode ser atribuído (parcialmente) à ausência de dados para algumas das espécies da subfamília. Além disso, pode-se dizer que a própria similaridade comportamental do grupo tende a homogeneizar os terminais de agrupamento. De qualquer maneira, o *cluster* específico aqui encontrado para Callitrichinae é útil no sentido em que demonstra o grau de conservação filogenética nos atributos sociais do grupo como um todo.

Alguns fatores não estritamente sociais também podem ter contribuído para a conservação filogenética de algumas das características analisadas. Por exemplo, o nascimento de gêmeos, característico do grupo (com raras exceções; GARBER, 1994), provavelmente impõe uma forte pressão sobre o tipo de cuidado parental exercido pelos indivíduos (GARBER, 1994). O cuidado cooperativo poderia ser interpretado, nesse sentido, como uma estratégia adotada pelos indivíduos que atua de modo a possibilitar a manutenção dessa peculiar característica reprodutiva. Somado a isso, a reprodução por gêmeos provavelmente acaba também criando outros distúrbios na estrutura social, tais como um aumento nas disputas reprodutiva entre fêmeas e um potencial de extrema importância no sucesso reprodutivo das mesmas (GARBER, 1994). Mecanismos de seleção de parentesco também não podem ser descartados, uma vez que o cuidado cooperativo em alguns casos se dá por membros consanguineamente relacionados, mesmo que muito em função da própria estrutura de agrupamento dos animais, centrada em grupos familiares (SUSSMAN; GARBER, 1986; GARBER, 1994).

4.5. Saimirinae, Cebinae, Alouatinae e *Lagothrix*

Ao menos 15.5 milhões de anos separam as linhagens de *Cebus/Sapajus* e *Saimiri* (SCHNEIDER; SAMPAIO, 2015). Classificações atuais os colocam como grupos irmãos, com cada gênero dentro de sua própria subfamília (Cebinae e Saimirinae, respectivamente). No presente estudo é interessante notar que esses três gêneros também tenham sido agrupados de forma coesiva (a partir de um mesmo nó). As características que provavelmente mais contribuíram nesse sentido, olhando para o levantamento de dados inicial, são o sistema de acasalamento, as relações de hierarquia e o modo de ataque contra a prole.

Os três gêneros são compostos por espécies de populações poligínicas, com fortes relações hierárquicas presentes entre os sexos (PERRY, 1996; BOINSKI, 1999; IZAR et al., 2012). Por mais que neles também exista uma tendência para a poligamia (SMUTS et al. 1987), a poliginia parece ser o sistema prevalente. Então seja pelo sistema poligínico ou pela tendência a poligamia, o agrupamento entre capuchinhos e saimiríneos é sem dúvidas bem caracterizado pela presença desse atributo social. E assim como para calitriquíneos, em *Cebus/Sapajus* e *Saimiri* o sistema de acasalamento, muito marcante em termos de estruturação social, curiosamente parece não ter divergido tanto se considerarmos que temos um intervalo de mais de 15 milhões de anos separando as linhagens.

Segundo alguns dos modelos ecológicos propostos para explicar a evolução do sistema poligínico (VAN SCHAİK, 1989; BOINSKI, 1999), o principal mecanismo de pressão ambiental aí envolvido seria a disputa por alimentos. Sumariamente, é predito que um constante regime de conflitos por alimentos seria capaz de gerar extensivas relações de dominância, coalizões, afiliações, estruturas familiares mais coesivas e vieses nos padrões de dispersão, de modo que variações sazonais na oferta de alimentos também poderiam acarretar em variações na forma que os sistemas sociais estão organizados. Soma-se a isso o fato de interações afiliativas entre machos em espécies organizadas socialmente em torno de muitos machos serem pouco viáveis quando inseridas num sistema de poliginia restrita (SOMMER, 1988). Assim mesmo, apresentando marcantes variações comportamentais interespecíficas (que provavelmente estão associadas a tais aspectos de um cunho mais socioecológico), os gêneros acima mencionados realmente parecem formar um característico padrão de agrupamento social (similares não apenas no que diz respeito ao sistema de acasalamento, mas também às afiliações intra-grupo e aos padrões de agonismo).

É interessante notar ainda, neste mesmo contexto, que no presente agrupamento a poliginia tenha exercido tamanha influência, principalmente considerando que cada um dos táxons nele presentes possa ter estabelecido esse mesmo sistema de diferentes maneiras. O caráter convergente do processo evolutivo neste caso, portanto, se torna mais evidente (por mais que as forças que direcionaram a evolução de cada linhagem também possam ser diferentes entre si). Como bem

aponta CLUTTON-BROCK; HARVEY (1977) percebe-se que a monogamia, paralelamente, é uma característica consideravelmente estável nos gêneros de primatas na qual ela é encontrada. A poliginia dificilmente apresenta esse mesmo padrão. Percebe-se então que uma transição entre esses dois sistemas de acasalamento, por exemplo, é pouco viável em termos evolutivos, sendo o conservadorismo evolutivo um fator de considerável importância. É nesse contexto que o presente estudo se encaixa. Indo além de um panorama exclusivamente ecológico (ou adaptativo). Aqui fica claro que o parentesco evolutivo entre as espécies também exerce uma considerável influência sobre a evolução do comportamento social.

O mesmo raciocínio utilizado para saimiríneos e cebineos, todavia, não pode ser utilizado para o quarto gênero nesta seção discutido: *Alouatta*. Muito da similaridade encontrada entre as espécies de bugios com saimiríneos e cebineos (ou mesmo com calitriquíneos, como é observado no dendrograma aqui obtido) sem dúvidas pode ser melhor explicada em termos de uma provável convergência evolutiva (aliada a ampla distribuição geográfica que todos estes gêneros possuem). De qualquer maneira é válido ressaltar que, fazendo um paralelo com características morfológicas (ROSENBERGER; STRIER, 1989) e moleculares (WILDMAN et al., 2009; SCHNEIDER; SAMPAIO, 2015), *bugios* claramente se distinguem dos outros membros de sua família no que diz respeito à sua estrutura e organização social. Uma vez que *Alouatta* se posiciona na base de Atelidae, independentemente dessa diferença ser atribuída ao seu próprio caminho evolutivo ou à evolução de Atelinae, seu distanciamento evolutivo em relação aos demais gêneros de sua família sem dúvidas também contribui para a distância comportamental aqui demonstrada entre eles.

Especificamente em relação a *Alouatta*, ainda, vale ser lembrado que o sistema de acasalamento de suas espécies é, no geral, mais flexível em comparação a saimiríneos e cebineos, por mais que em ambos os casos, historicamente, uma tendência à poliginia tenha sido atribuída à maioria das espécies de bugios. Para estas, atualmente já existem registros de poligamia, poliginia e monogamia (COATES-ESTRADA, 1999; VALDIVINO; RÍMOLI; FERRARI, 2008; VAN BELLE et al., 2009; KOWALEWSKI; GARBER, 2010). Assim mesmo, em termos gerais, a estrutura social (principalmente no que se refere às suas relações de hierarquia, dominância e agonismo) do gênero é até certo ponto similar àquela encontrada em grupos cuja poliginia é mais restrita, exatamente como *Cebus/Sapajus* e *Saimiri*.

O posicionamento de *Lagothrix* no agrupamento com *Alouatta* (ou mesmo com calitriquíneos), particularmente, é menos coerente. Algumas populações desse gênero são fortemente caracterizadas pelo fato das relações de hierarquia serem lineares tanto entre machos e fêmeas, como dentro dos sexos (DI FIORE; FLEISCHER, 2005; FERNANDEZ-DUQUE, 2007). Além disso, os vieses de dispersão em *Lagothrix* ainda não foram plenamente confirmados (DI FIORE; FLEISCHER, 2005). Neste caso, portanto, é provável que o agrupamento encontrado não seja resulte diretamente da relação

filogenética de *Lagothrix* com as outras espécies, mas sim (sobretudo) de fatores convergentes ou mesmo como um subproduto dos dados faltantes para este táxon.

Por fim, outro fato que é válido de ser destacado é a plasticidade comportamental dos gêneros acima discutidos (com exceção de *Lagothrix*). Em termos evolutivos, é possível levantar a ideia que exatamente este caráter comportamental plástico tenha possibilitado a enorme amplitude, em termos de distribuição geográfica, de suas espécies. Levando em consideração o clado formado por cebineos e saimiríneos, por exemplo, é interessante cogitar que essa mesma plasticidade seja uma característica marcante do grupo como um todo e que, portanto, já estaria presente num possível ancestral comum entre as duas linhagens. É claro que toda essa plasticidade talvez não seja totalmente comportamental, sofrendo também influência de características de cunho ecológico ou mesmo de morfologia das espécies. De qualquer maneira, a plasticidade de todo esse sistema fenotípico é algo que não pode ser descartada como marcante para o agrupamento, ainda mais quando considerado em sua totalidade.

4.6. A HISTÓRIA EVOLUTIVA E O COMPORTAMENTO SOCIAL DE PLATIRRÍNIOS

Análises de Mantel, quando aplicadas no contexto filogenético, tendem a apresentar valores caracteristicamente baixos (HARMON; GLOR, 2010). Ainda assim, elas se mostram úteis na medida em que são capazes de demonstrar (mesmo que numa abordagem primária) a tendência de táxons proximamente relacionados de parecerem uns com os outros em termos de sua similaridade fenotípica. Em determinados casos, os testes de Mantel se mostram até mesmo mais robustos, estatisticamente, do que permutações suportadas pela estatística *K* (HARDY; PAVOINE; 2012).

No presente estudo, observando os resultados dessas análises percebe-se que alguns dos táxons platirrínios apresentam algum grau de correlação entre distância comportamental e distância filogenética. Ou seja, muitas das espécies desse grupo que são menos aparentadas em termos evolutivos também são menos parecidas umas com as outras em termos de suas características de comportamento social, por mais que existam algumas exceções. É claro que esta não é uma análise determinística ao ponto de indicar quais seriam as causas atuantes por trás desse padrão (exatamente pelo fato de indicar apenas a existência de uma correlação), mas neste caso o próprio padrão detectado já nos permite indicar alguns fenômenos interessantes. Não é errôneo supor, nesse sentido, que ao menos parte da variação dos comportamentos sociais encontrada dentro do grupo se deva (ou seja mantida) justamente pela relação existente entre a história evolutiva e os próprios comportamentos. Fica claro que estes (filogenia e comportamento social) não são fatores independentes.

Além disso, por mais que as relações entre os nós do agrupamento aqui encontrado sejam pouco conclusivas, ou pouco reflitam o atual panorama filogenético proposto para explicar a evolução desses animais, determinados aspectos sociais (tais quais os sistemas de acasalamento, o modo de cuidado da prole e as relações de hierarquia entre fêmeas) realmente parecem se encaixar num padrão de conservação evolutivo. Comportamentos como esses, nesse sentido, merecem ser destacados quanto ao seu grau de conservação evolutiva (ou correlação entre distância filogenética e distância de comportamento social), principalmente até o nível das subfamílias. Especificamente no caso dos sistemas de acasalamento, se considerarmos que essa característica além de apresentar um forte componente social também contém uma considerável influência genética, principalmente no que diz respeito às consequências reprodutivas das interações de acasalamento (KAPPELER; SCHAIK, 2002), torna-se ainda mais evidente a importância que um fator como a herança filogenética é capaz de exercer (não para grandes grupos taxonômicos, mas ao menos para gêneros dentro de uma mesma subfamília, por exemplo).

Outro padrão de destaque é o do (baixo) grau de interações afiliativas entre fêmeas de platirrínios (ver TABELA 3). Em certo sentido isto representa um padrão oposto ao encontrado em diversas espécies de *Macacos do Velho Mundo*, especialmente de cercopitecóides (DI FIORE; RENDALL, 1994), cujos comportamentos sociais afiliativos entre fêmeas apresentam um maior nível de conservação evolutiva em relação a outras características de comportamento social. Considerando que naquele grupo os sistemas de acasalamento multi-macho e fêmea, bem como as lineares relações de hierarquia, são mantidos continuamente por agonismo (PLAVCAN; VAN SCHAIK, 1997), o que não acontece em diversas espécies de platirrínios, percebe-se que o resultado aqui encontrado ganha mais consistência. Ademais, já se sabe que a organização social de fêmeas é um dos principais fatores de influência sobre a evolução social em primatas como um todo (LINDENFORS, 2003). Faz total sentido, portanto, que os aspectos de estrutura social presentes neste sexo, justamente como as relações de afiliação e coalizão, também desempenhem um papel fundamental nesta chamada 'evolução social', uma vez que ambos os elementos (organização e estrutura social) podem mudar em conjunto ao longo do processo evolutivo e contribuir de modo similar para a determinação dos diferentes formatos de sistema social.

Nesse mesmo sentido poderia ser dito que o *infanticídio por machos*, por exemplo, poderia estar ligado à história evolutiva dos platirrínios (ver TABELA 3). Contudo, uma explicação de cunho filogenético para esse fenômeno é pouco viável em termos argumentativos. Isto é válido também para os demais casos cujos valores de p sejam significativos, mas que apresentem índices de correlação de Mantel insuficientemente altos para inferências mais robustas. Além disso, um padrão como este também demonstra que mesmo com a presença de uma correlação ou mesmo da formação de um agrupamento de base comportamental, nem sempre a explicação mais plausível será baseada nos princípios de um conservadorismo evolutivo para as características analisadas, como bem aponta HALL (2007).

Mais uma vez, faz-se necessário ressaltar que as análises aqui realizadas não permitem inferências de causalidade direta para a determinação dos sistemas sociais. Para tanto, outros tipos de abordagem estatística seriam mais adequados, considerando até mesmo o efeito direto de variáveis morfológicas e ecológicas sobre a evolução das características de socialidade. De qualquer maneira, o presente estudo se mostra útil principalmente na medida em que melhor delimita esse padrão de distribuição do comportamento social existente na natureza. Isso abre, de certo modo, uma janela para a realização de futuros estudos dentro desse contexto, não apenas com platirrínios, mas com quaisquer animais de comportamento social suficientemente variável (e detectável) para os testes tais como os que foram aqui abordados.

4.7. O COMPORTAMENTO SOCIAL SOB A PERSPECTIVA EVOLUTIVA

O comportamento, como qualquer outro tipo de característica biológica (fisiologia, história de vida, morfologia) é herdável (seja geneticamente ou por aprendizado) e suscetível a ação da seleção natural (STIRLING; RÉALE; ROFF, 2002). Transpondo esse raciocínio para uma maior escala, não é equivocado dizer que ele também acaba ficando sujeito a influência de processos históricos. No que se refere ao comportamento social de platirrínios, primeiramente vale ser destacado ainda que a maneira pela qual muitos dos aspectos comportamentais de suas espécies se relaciona com fatores ecológicos ainda precisa ser melhor esclarecida (KINZEY; CUNNINGHAM, 1994). Uma provável razão para essa ausência de estrita causalidade entre ecologia e aspectos sociais seria o fato de diferentes espécies tenderem a responder, evolutivamente, de diferentes maneiras frente a pressões ambientais similares (CLUTTON-BROCK, 1974).

Nesse sentido, por mais forte que seja a relação entre ecologia e organização social, por exemplo, é provável que a escolha das estratégias de vida e dos sistemas sociais de uma espécie seja restringida por toda uma história evolutiva compartilhada pelos táxons. Isso fica evidente pelos presentes resultados principalmente pelo fato de espécies com marcantes diferenças ecológicas, mas próximas em termos filogenéticos, terem se agrupado de acordo com a similaridade de seus comportamentos. Vale ser destacado, dentro desse contexto, que espécies de saimirínios apresentam marcadas diferenças de comportamento possíveis de ser explicadas tanto por aspectos filogenéticos como ecológicos (BOINSKI, 1999). Até certo o grau, o mesmo pode ser explicado para determinadas espécies de cebineos (IZAR et al., 2012). Entretanto, mesmo com essa variação interespecífica presente em ambas as subfamílias, alguns aspectos de seus sistemas sociais se mostraram suficientemente similares (ou pouco dissimilares) para agrupá-las de maneira coesiva em relação aos demais grupos de platirrínios. Até certo ponto, portanto, fica aqui demonstrado que o conservadorismo

evolutivo do comportamento social pode existir até mesmo em níveis acima do genérico.

O comportamento social de qualquer espécie, dessa maneira, deve ser tratado como uma característica multifatorial, cujas adaptações relacionadas a contextos ambientais específicos acabam se combinando à inércia filogenética intrínseca de cada um dos seus atributos (CHAPMAN; ROTHMAN, 2009). A inter-relação entre essas diferentes classes de variáveis acaba determinando a expressão da característica, de modo que (no caso de estrutura e organização social) tanto fatores ecológicos imediatos quanto filogenéticos (em longo prazo) atuem como parâmetros limitantes (STRUHSAKER, 1969). O próprio andamento da evolução deve fazer, seguindo este raciocínio, com que determinadas características de comportamento social permaneçam relativamente conservadas entre linhagens de parentesco próximo, mesmo que pressões distintas atuem sobre suas populações. Isso é válido no caso dos calitriquíneos, por exemplo, uma vez que várias de suas características de comportamento social parecem ter se mantido relativamente constantes ao longo da evolução da subfamília como um todo, por mais que existam leves diferenças quanto a sua realização (provavelmente refletindo variações nas pressões ambientais).

É evidente que em muitos casos parte dessa conservação evolutiva do comportamento social não se deve apenas à história filogenética de cada linhagem ou à sua correlação com fatores ecológicos, mas também à associação que as características sociais apresentam com aspectos morfológicos ou fisiológicos das próprias espécies (RENDALL; DI FIORE, 2007; DUDA; ZRZAV, 2013). A presença de um sinal filogenético nesse caso não implica necessariamente na presença de um único tipo de restrição na evolução das características que definem a parte de interação dos sistemas sociais. A correlação entre os próprios atributos de comportamento social também não pode ser descartada. No caso de Callitrichinae, por exemplo, a alta variação nos padrões de organização social encontrada no grupo provavelmente acaba refletindo, até certo ponto, na flexibilidade dos seus sistemas de acasalamento e, conseqüentemente, também nas suas características de estrutura social.

De qualquer maneira, deve ser ressaltado que cada uma dessas características, independente de constituir ou não uma homologia, muda ao longo da evolução não apenas como resposta às pressões particulares a si própria, mas também aos micro-eventos evolutivos que se combinam de modo a influenciar na expressão de um sistema fenotípico mais amplo. Isso se torna mais evidente se observarmos a distinção feita entre os dois maiores agrupamentos do dendrograma apresentado acima (FIGURA 2A), um com espécies de tendência poliândrica e poligínica e outro com espécies monogâmicas ou de tendência poligâmica. Percebe-se que o sistema de acasalamento (seja ele qual for) por si só se encontra associado a uma série de outras características de comportamento social (tais quais as relações de hierarquia e de agonismo intra-grupo), formando então todo um sistema social mais amplo que por sua vez é capaz de caracterizar um determinado grupo de espécies. Uma discussão mais aprofundada acerca desse tema pode ser encontrada em TINBERGEN, 1959. É

claro que se interpretarmos o comportamento social como uma característica complexa, no sentido em que agrega todo esse sistema fenotípico mais amplo, podemos dizer também que maior é a sua tendência de inércia ao longo do processo evolutivo (WILSON, 1975).

Em paralelo a tudo isso, temos também que a conservação evolutiva de um comportamento pode estar associada fundamentalmente à sua função e não a todos os detalhes de sua performance ou as estruturas morfológicas a ele associadas (RENDALL; DI FIORE, 2007). Neste caso, portanto, a função dos comportamentos sociais também estaria sujeita a possíveis influências de uma ancestralidade em comum. Esse tipo de *homologia funcional* do comportamento, que não está diretamente ligada a uma estrutura em específico, já é relatada tanto para os *Grande Primatas* (GHIGLIERI, 1987; WRANGHAM, 1987) como (em certo sentido) para *macacos do Velho Mundo* (DI FIORE; RENDALL, 1994). Além disso, vale destacar que a persistência dessas características ao longo do processo evolutivo não diz respeito ao fato delas serem “inatas” ou “adquiridas” em nível do indivíduo, mas sim às condições necessárias para o seu desenvolvimento ao longo da história filogenética de cada linhagem (GRIFFITHS; GRAY, 1994).

Por fim, a partir dos presentes resultados torna-se também necessário ressaltar que os comportamentos sociais de uma espécie não são estáticos. Características de sociabilidade e socialidade mudam ao longo da vida dos indivíduos, ou até mesmo ao longo de várias gerações. Sob um prisma evolutivo, mais abrangente, esse mesmo raciocínio também é válido, uma vez que um determinado comportamento social é capaz agregar novas funções ao longo do tempo (ALEXANDER, 1974; WENZEL, 1992; EARLEY; DUGATKIN, 2010). Novas propriedades podem ser incorporadas a cada uma das qualidades de interação social, dando a ela novas variações de estado e competência, de maneira tal que novas formas de pressão seletiva passem a acompanhar sua evolução. Como bem aponta HALL (2007), numa outra perspectiva, “não é surpreendente” que diferentes pressões seletivas possam desencadear o reaparecimento de características semelhantes (por caminhos de desenvolvimento iguais ou diferentes) em organismos que não compartilhem um antepassado comum recente. Ao longo do tempo tudo isso faz com que, guardadas as devidas proporções, o mesmo contínuo de modificações observado para outras características biológicas também se mostre presente no caso do comportamento social.

5. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Sendo multifatorial, o comportamento social não pode ser analisado do ponto de vista de uma única perspectiva, mas sim considerando que fatores populacionais, ecológicos e evolutivos atuam em conjunto para a sua determinação. Olhando para as características sociais em si, pode ser dito que seus significados funcionais (portanto seus caminhos evolutivos) residem tanto na inter-relação entre os próprios aspectos comportamentais, como também na associação destes com determinadas características de ecologia ou morfologia das espécies. A adaptabilidade conferida pelas características de comportamento social deve ser então entendida como uma propriedade emergente proveniente de todo um sistema fenotípico, próprio ao indivíduo como um todo.

No que se refere à evolução dos platirrínios propriamente dita, pode-se dizer que fatores filogenéticos refletem na similaridade de comportamentos sociais principalmente em níveis abaixo da subfamília, no sentido em que podem restringir a escolha das estratégias de vida dos indivíduos ou das populações. Desse modo, por mais que fatores ecológicos imediatos atuem mais determinadamente em alguns casos, a transição ao longo do processo evolutivo entre diferentes características de comportamento social muito provavelmente não pode ser feita de maneira indiscriminada. Determinadas variações de estado se tornariam, portanto, pouco prováveis de acordo com a evolução de cada linhagem.

REFERÊNCIAS

- ALEXANDER, R. D. The Evolution of Social Behavior. **Annual Reviews of Ecology and Systematics**, v. 5, p.325-383, 1974.
- ARNOLD, C.; MATTHEWS, L. J.; NUNN, C. L. The *10kTrees Website*: A New Online Resource for Primate Phylogeny. **Evolutionary Anthropology**, v. 19, p. 114-118, 2010.
- ARONSON, L. R. Evolution of telencephalic function in lower vertebrates, 1989. In: DE QUEIROZ, A. & WIMBERGER, P. The Usefulness of Behavior for Phylogeny Estimation: Levels of Homoplasy in Behavioral and Morphological Characters. **Evolution**, v. 47, n. 1, p. 46-60, 1993.
- ATZ, J. W. The Application of the Idea of Homology to Behavior. In: ARONSON, L. R. et al. Development and Evolution of Behavior. **Essays in memory of T. C. Scheneirla**, San Francisco (W. H. Freeman and Company), p. 53-74, 1970.
- BARNETT, A. A.; BOYLE, S. A.; THOMPSON, C. L. Pitheciid research comes of age: Past puzzles, current progress, and future priorities. **American Journal of Primatology**, v. 492, n. September 2015, p. 487–492, 2015.
- BLOMBERG, S. P.; GARLAND, T.; IVES, A. R. Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. **Evolution**, v. 57, n. 4, p. 717–745, 2003.
- BOINSKI, S. The social organizations of squirrel monkeys: Implications for ecological models of social evolution. **Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews**, v. 8, n. 3, p. 101–112, 1999.
- CHAPMAN, C. A.; ROTHMAN, J. M. Within-species differences in primate social structure: Evolution of plasticity and phylogenetic constraints. **Primates**, v. 50, n. 1, p. 12–22, 2009.
- CLUTTON-BROCK, T. Primate social organisation and ecology. **Nature**, v. 250, p. 539–542, 1974.
- CLUTTON-BROCK, T. H.; HARVEY, P. H. Primate ecology and social organization. **Journal of Zoology**, v. 183, n. 1, p. 1–39, 1977.
- COFRE, H. L.; BÖHNING-GAESE, K.; MARQUET, P. A. Rarity in Chilean forest birds: Which ecological and life-history traits matter?: Biodiversity research. **Diversity and Distributions**, v. 13, n. 2, p. 203–212, 2007.
- DE QUEIROZ, A. & WIMBERGER, P. The Usefulness of Behavior for Phylogeny Estimation: Levels of Homoplasy in Behavioral and Morphological Characters. **Evolution**, v. 47, n. 1, p. 46-60, 1993.
- DI FIORE, A.; FLEISCHER, R. C. Social behavior, reproductive strategies, and population genetic structure of *Lagothrix poeppigii*. **International Journal of Primatology**, v. 26, n. 5, p. 1137–1173, 2005.
- DI FIORE, A.; RENDALL, D. Evolution of social organization: a reappraisal for primates by using phylogenetic methods. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 91, n. 21, p. 9941–9945, 1994.

- DOBSON, F. The Use of Phylogeny in Behavior and Ecology. **Evolution**, v. 39, n. 6, p. 1384-1388, 1985.
- DUDA, P.; ZRZAV, J. Evolution of life history and behavior in Hominidae: Towards phylogenetic reconstruction of the chimpanzee-human last common ancestor. **Journal of Human Evolution**, v. 65, n. 4, p. 424–446, 2013.
- EISENBERG, J. F.; MUCKENHIRN, N. A.; RU, R. The Relation between Ecology and Social Structure in Primates. **Science**, v. 176, n. 4037, 1972.
- FERNANDEZ-DUQUE, E. Social Monogamy in the Only Nocturnal Anthropoid. **Primates in perspective**, p. 139–185, 2007.
- FERNANDEZ-DUQUE, E.; DI FIORE, A.; HUCK, M. The Behavior, Ecology, and Social Evolution of New World Monkeys. **The Evolution of Primate Societies**, p. 43–62, 2012.
- FERRARI, S. F.; FERRARI, M. A. L. A re-evaluation of the social organisation of the callitrichidae, with reference to the ecological differences between genera. **Folia Primatologica**, 1989.
- FLEAGLE, J.; REED, K. E. Comparing primate communities: a multivariate approach. **Journal of Human Evolution**, v. 30, n. 6, p. 489–510, 1996.
- GARBER, P. A. Phylogenetic Approach To the Study of Tamarin and Marmoset Social-Systems. **American Journal of Primatology**, v. 34, n. 2, p. 199–219, 1994.
- GRIFFITHS, P. E. & GRAY, R. D. Developmental systems and evolutionary explanation. **J. Phil.**, v. 91, p. 277–304, 1994.
- GOULD, S. J.; LEWONTIN, R. C. The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 205, p. 581–598, 1979.
- GREGORY, T.; BOWLER, M. Male-male affiliation and cooperation characterize the social behavior of the large-bodied pitheciids, Chiropotes and Cacajao: A review. **American Journal of Primatology**, v. 78, n. 5, p. 550–560, 2016.
- HAIG, D. What is a marmoset? **American journal of primatology**, v. 49, n. 4, p. 285–296, 1999.
- HALL, B. K. Homoplasy and homology: Dichotomy or continuum? **Journal of Human Evolution**, v. 52, n. 5, p. 473–479, 2007.
- HARDY; PAVOINE. Assessing phylogenetic signal with measurement error: a comparison of Mantel tests, Blomberg et al.'s *K* and phylogenetic distograms. **Evolution**, v. 66, n.8, p. 2614-2621.
- HARMON, L. J.; GLOR, R. E. Poor statistical performance of the mantel test in phylogenetic comparative analyses. **Evolution**, v. 64, n. 7, p. 2173–2178, 2010.
- HODOS, W., 1976. The concept of homology and the evolution of behavior. In: RENDALL, D.; DI FIORE, A. Homoplasy, homology, and the perceived special status of behavior in evolution. **Journal of Human Evolution**, v. 52, n. 5, p. 504–521, 2007.
- IZAR, P. et al. Flexible and conservative features of social systems in tufted capuchin

monkeys: Comparing the socioecology of *Sapajus libidinosus* and *Sapajus nigritus*. **American Journal of Primatology**, v. 74, n. 4, p. 315–331, 2012.

KAMILAR, J. M.; COOPER, N. Phylogenetic signal in primate behaviour, ecology and life history. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 368, n. 1618, p. 20120341–20120341, 2013.

KAPPELER, P. M.; SCHAIK, C. P. Evolution of primate social systems. **International journal of primatology**, v. 23, n. 4, p. 707–740, 2002.

KENNEDY, M.; SPENCER, H. G.; GRAY, R. D. Hop , step and gape : do the social displays of the Pelecaniformes reflect phylogeny? **Animal behavior**, p. 273–291, 1996.

KINZEY, W. G.; CUNNINGHAM, E. P. Variability in Platyrrhine Social-Organization. **American Journal of Primatology**, v. 34, n. 2, p. 185–198, 1994.

KOWALEWSKI, M. M.; GARBER, P. A. Mating Promiscuity and Reproductive Tactics in Female Black and Gold Howler Monkeys (*Alouatta caraya*) Inhabiting an Island on the Parana River, Argentina. **American Journal of Primatology**, v. 748, n. March, p. 734–748, 2010.

LEE, P. L. et al. Does behavior reflect phylogeny in swiftlets (Aves: Apodidae)? A test using cytochrome b mitochondrial DNA sequences. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA**, v. 93, n. 14, p. 7091–7096, 1996.

LINDENFORS, P. et al. Females drive primate social evolution. **Proc. R. Soc. Lond.** v. 271, 2004.

MCLENNAN, D. A. A phylogenetic approach to the evolution of fish behaviour. **Reviews in Fish Biology and Fisheries**, v. 4, n. 4, p. 430–460, 1994.

NORCONK, M. A. Sakis, uakaris, and titi monkeys. **Primates in Perspective**, 2011. Disponível em: <<http://www.personal.kent.edu/~mnorconk/docs/norconk2007a.pdf>>

OSSI, K.; KAMILAR, J. M. Environmental and phylogenetic correlates of Eulemur behavior and ecology (Primates: Lemuridae). **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 61, n. 1, p. 53–64, 2006.

PERRY, S. Female-female social relationships in wild white-faced capuchin monkeys, *Cebus capucinus*. **American Journal of Primatology**, v. 40, n. 2, p. 167–182, 1996.

PINTO, L. P. et al. Why we know so little: the challenges of fieldwork on the Pitheciids. **Evolutionary Biology and Conservation of Titis, Sakis and Uacaris**, p. 145–150, 2013.

PLAVCAN, J. M.; VAN SCHAIK, C. P. Intrasexual competition and body weight dimorphism in anthropoid primates. **American Journal of Physical Anthropology**, v. 103, n. 1, p. 37–68, 1997.

POSSAMAI, C. D. B. Relacionamentos sociais de fêmeas de muriquis-do-norte (*Brachyteles hypoxanthus*, Primates - Atelidae). **Tese de doutorado, Universidade Federal do Espírito Santo**, 2013.

PROCTOR, H. C. Behavioral Characters and Homoplasy: Perception Versus Practice. **Academic Press**, 1994.

- PRUM, R. O. Phylogenetic Analysis of the Evolution of Display Behavior in the Neotropical Manakins (Aves : Pipridae). **Ethology**, v. 231, p. 202–231, 1990.
- RENDALL, D.; DI FIORE, A. The road less traveled: Phylogenetic perspectives in primatology. **Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews**, v. 4, n. 2, p. 43–52, 1995.
- RENDALL, D.; DI FIORE, A. Homoplasy, homology, and the perceived special status of behavior in evolution. **Journal of Human Evolution**, v. 52, n. 5, p. 504–521, 2007.
- ROSENBERGER, A. L.; STRIER, K. B. Adaptive radiation of the ateline primates. **Journal of Human Evolution**, v. 18, n. 7, p. 717–750, 1989.
- SCHNEIDER, H.; SAMPAIO, I. The systematics and evolution of New World primates - A review. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 82, n. PB, p. 348–357, 2015.
- SHULTZ, S.; OPIE, C.; ATKINSON, Q. D. Stepwise evolution of stable sociality in primates. **Nature**, v. 479, n. 7372, p. 219–222, 2011.
- SMUTS, B. B. et al. **Primate Societies**. Chicago and London: The University of Chicago Press, 578p., 1987.
- SOCIETY, I. B. A General Coefficient of Similarity and Some of Its Properties. Autor: J. C. Gower. Revisão e Publicação por: **International Biometric Society**. Stable URL: <http://www.jstor.org/stable/2528823> . v. 27, n. 4, p. 857–871, 2012.
- SOMMER, V. Male competition and coalitions in langurs (*Presbytis entellus*) at Jodhpur, Rajasthan, India. **Hum. Evol.** vol. 3, p. 261–278.
- SPUHLER, J. N.; JORDE, L. B. Primate phylogeny, ecology and social behavior. **J. Anthropol. Res.** , vol. 31, p. 376-405, 1975.
- STIRLING, D. G.; RÉALE, D.; ROFF, D. A. Selection, structure and the heritability of behaviour. **Journal of Evolutionary Biology**, v. 15, n. 2, p. 277–289, 2002.
- STRUHSAKER, T. T. Correlates of ecology and social organization among african Cercopithecines. **Folia Primatologica**, v. 11, p. 80–118, 1969.
- SYMINGTON, M. M. Fission-fusion social organization in Ateles and Pan. **International Journal of Primatology**, v. 11, n. 1, p. 47–61, 1990.
- THIERRY, B.; IWANIUK, A. N.; PELLIS, S. M. The Influence of Phylogeny on the Social Behaviour of Macaques. **Ethology**, p. 602–617, 1999.
- TINBERGEN, N. Behaviour, Systematics, and Natural Selection. **Ibis**, v. 101, n. 3–4, p. 318–330, 1959.
- URBANI, C. B. Phylogeny and behavioral evolution in ants, with a discussion of the role of behavior in evolutionary processes, 1989. In: DE QUEIROZ & WIMBERGER. The Usefulness of Behavior for Phylogeny Estimation: Levels of Homoplasy in Behavioral and Morphological Characters. **Evolution**, v. 47, n. 1, p. 46-60, 1993.
- VAN BELLE et al. Sexual Behavior across Ovarian Cycles in Wild Black Howler Monkeys (*Alouatta pigra*): Male Mate Guarding and Female Mate Choice. **American Journal of Primatology**, v. 164, n. November 2008, p. 153–164, 2009.

WENZEL, J. W. Behavioral Homology and Phylogeny. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 23, p. 361–381, 1992.

WILDMAN, D. E. et al. A fully resolved genus level phylogeny of neotropical primates (Platyrrhini). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 53, n. 3, p. 694–702, 2009.

WILSON, E. O. **Sociobiology: The New Synthesis**. Harvard University Press, Cambridge, 1975.

APÊNDICES

ANEXO I – REFERÊNCIAS UTILIZADAS NA COLETA DE DADOS PRIMÁRIOS

Aotus

FERNANDEZ-DUQUE, E. Social Monogamy in the Only Nocturnal Anthropoid. **Primates in perspective**, p. 139–185, 2007.

ROBINSON, JOHN, G.; WRIGHT, PATRICIA C.; KINZEY, WARREN G. Chapter 5: Monogamous Cebids and Their Relatives: Intergroup Calls and Spacing. In: SMUTS, B. B. et al. **Primate Societies**. Chigago and London: The University of Chigago Press, 578p., 1987.

WRIGHT, P. C. The behavior and ecology of the owl monkey. In: BAER, J. F. WELLER, R. E., KAKOMA, I. (editores). *Aotus: the owl monkey*. **San Diego (CA): Academic Press**, p. 97-112, 1994.

Alouatta

AGUIAR, L. M. et al. Infanticide attempt by a dominant male of *Alouatta caraya* (Humboldt) (Primates, Atelidae) against an extra-group infant due to the influence of the observer. **Revista Brasileira De Zoologia**, v. 22, n. 4, p. 1201–1203, 2005.

CLARKE, M. R. Infant-Killing and Infant Disappearance Following Male Takeovers in a Group of Free-Ranging Howling Monkeys (*Alouatta palliata*) in Costa Rica. **American Journal of Primatology**, v. 5, p. 241-247, 1983.

COATES-ESTRADA, R. Feeding and general activity patterns of a howler *Alouatta palliata* troop living in a forest fragment. **American Journal of Primatology**, vol. 48, 1999.

CROCKETT, CAROLYN M.; EISENBERG, JOHN F. Chapter 6: Howlers: Variations In Group Size and Demography. In: SMUTS, B. B. et al. **Primate Societies**. Chigago and London: The University of Chigago Press, 578p., 1987.

POPE, T. R. Reproductive success increases with degree of kinship in cooperative coalitions of female red howler monkeys (*Alouatta seniculus*). **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 48, n. 4, p. 253-267, 2000.

RÍMOLI, J.; NANTES, R. DOS S.; LÁZARO JÚNIOR, A. É. L. J. Diet and Activity Patterns of Black Howler Monkeys *Alouatta Caraya* (Humboldt, 1812, Primates, Atelidae) in Ecotone Cerrado-Pantanal in the Left Bank of Aquidauana River, Mato Grosso Do Sul, Brazil. **Oecologia Australis**, v. 16, n. 4, p. 933–948, 2012.

VALDIVINO, E. M.; RÍMOLI, J.; FERRARI, S. F. Behavior patterns of a group of black howler monkeys *Alouatta caraya* (HUMBOLDT, 1812) in a forest fragment in Terenos, Mato Grosso do Sul: a seasonal analysis, **Strategy**, v. 9, p. 179–191, 2008.

Ateles

CHAPMAN, C. A. Association patterns of spider monkeys: the influence of ecology and sex on social organization. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 26, n. 6, p. 409–414, 1990.

CROCKETT, CAROLYN M.; EISENBERG, JOHN F. Chapter 7: Capuchins, Squirrel Monkeys, and Atelines: Socioecological convergence with Old World Primates. In: SMUTS, B. B. et al. **Primate Societies**. Chigago and London: The University of Chigago Press, 578p., 1987.

DI FIORE, A.; CAMPBELL, C. J. The atelines: variation in ecology, behavior, and social organization, 2007. In: CAMPBELL, C. J.; FUENTES, A.; MACKINNON, K. C.; PANGER, M.; BEARDER, S. L. (editores). **Primates in perspective**. New York: Oxford U Pr. p 155-85.

FEDIGAN, L. M.; BAXTER, M. J. Sex differences and social organization in free-ranging spider monkeys (*Ateles geoffroyi*). **Primates**, v. 25, n. 3, p. 279–294, 1984.

ROOSMALEN, M. G. M. VAN. Habitat preferences, diet, feeding strategy and social organization of the black spider monkey (*Ateles paniscus paniscus* Linnaeus 1758) in Surinam. **Acta amazônica**, v. 15, 236p. 1985.

SYMINGTON, M. M. et al. Demography, Ranging Patterns, and Activity Budgets of Black Spider Monkeys. **Evolution and Human Behavior**, v. 67, p. 45–67, 1988.

SYMINGTON, M. M. Fission-fusion social organization in *Ateles* and *Pan*. **International Journal of Primatology**, v. 11, n. 1, p. 47–61, 1990.

Brachyteles

DI FIORE, A.; FLEISCHER, R. C. Social behavior, reproductive strategies, and population genetic structure of *Lagothrix poeppigii*. **International Journal of Primatology**, v. 26, n. 5, p. 1137–1173, 2005.

DI FIORE, A.; CAMPBELL, C. J. The atelines: variation in ecology, behavior, and social organization, 2007. In: CAMPBELL, C. J.; FUENTES, A.; MACKINNON, K. C.; PANGER, M.; BEARDER, S. L. (editores). **Primates in perspective**. New York: Oxford U Pr. p 155-85.

MILTON, K. Habitat, diet, and activity patterns of free-ranging woolly spider monkeys (*Brachyteles arachnoides* E. Geoffroy 1806). **International Journal of Primatology**, v. 5, n. 5, p. 491–514, 1984.

STRIER, K. B. New World primates, new frontiers: Insights from the woolly spider monkey, or muriqui (*Brachyteles arachnoides*). **International Journal of Primatology**, v. 11, n. 1, p. 7–19, 1990.

STRIER, K. B. et al. Demography and social structure of one group of muriquis (*Brachyteles arachnoides*). **International Journal of Primatology**, v. 14, n. 4, p. 513–526, 1993.

STRIER, K. B. et al. Social Dynamics of Male Muriquis (*Brachyteles arachnoides hypoxanthus*). **Behaviour**, v. 139, n. 2, p. 315–342, 2011.

Lagothrix

CROCKETT, CAROLYN M.; EISENBERG, JOHN F. Chapter 7: Capuchins, Squirrel Monkeys, and Atelines: Socioecological convergence with Old World Primates. In: SMUTS, B. B. et al. **Primate Societies**. Chicago and London: The University of Chicago Press, 578p., 1987.

DI FIORE, A.; FLEISCHER, R. C. Social behavior, reproductive strategies, and population genetic structure of *Lagothrix poeppigii*. **International Journal of Primatology**, v. 26, n. 5, p. 1137–1173, 2005.

DI FIORE, A.; CAMPBELL, C. J. The atelines: variation in ecology, behavior, and social organization, 2007. In: CAMPBELL, C. J.; FUENTES, A.; MACKINNON, K. C.; PANGER, M.; BEARDER, S. L. (editores). **Primates in perspective**. New York: Oxford U Pr. p 155-85.

Saguinus

GARBER, P. A. Feeding ecology and behaviour of the genus *Saguinus*. In: RYLANDS, A. B. (editor). **Marmosets and tamarins: systematics, behaviour, and ecology**. Oxford (England): Oxford Univ Press, 1993.

GOLDIZEN, A. W. Chapter 4: Tamarins and Marmosets: Communal Care of Offspring. In: SMUTS, B. B. et al. **Primate Societies**. Chicago and London: The University of Chicago Press, 578p., 1987.

SAVAGE, A.; ZIEGLER, T. E.; SNOWDON, C. T. Sociosexual development, pair bond formation, and mechanisms of fertility suppression in female cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus oedipus*). **American Journal Primatology**, v. 14, n. 4, p. 345-59, 1988.

SAVAGE, A.; GIRALDO, L. H.; SOTO, L. H.; SNOWDON; C. T. Demography, group composition, and dispersal in wild cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus*) groups. **American Journal of Primatology**, v. 38, n. 1, p. 85-100, 1996.

Leontopithecus

BAKER, A. J.; DIETZ, J. M.; KLEIMAN, D. G. Behavioural evidence for monopolization of paternity in multi-male groups of golden lion tamarins. **Animal Behaviour**, v. 46, p. 1091–1103, 1993.

DE OLIVEIRA, C. R. et al. Play Behavior in Juvenile Golden Lion Tamarins (Callitrichidae: Primates): Organization in Relation to Costs. **Ethology**, v. 109, p. 593–612, 2003.

DE VLEESCHOUWER, K.; VAN ELSACKER, L.; LEUS, K. Multiple Breeding Females in Captive Groups of Golden-Headed Lion Tamarins (*Leontopithecus chrysomelas*): Causes and Consequences. **Folia Primatologica**, v. 72, n. 1, p. 1–10, 2001.

GOLDIZEN, A. W. Chapter 4: Tamarins and Marmosets: Communal Care of Offspring. In: SMUTS, B. B. et al. **Primate Societies**. Chigago and London: The University of Chigago Press, 578p., 1987.

MORO-RIOS, R. F. Comportamento Social do Mico-Leão de Cara-Preta, *Leontopithecus caissara* Lorini & Persson 1990, no Parque Nacional do Superagui, Guaraqueçaba, Paraná, Brasil. **Dissertação de Mestrado: Universidade Federal do Paraná**, p. 96, 2009.

PAULO, S. et al. A organização social dos saúis-pretos, (*Leontopithecus chrysopygus* Mikan), na reserva em Teodoro Sampaio, São Paulo (Primates: Callitrichidae). **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 6, n. 1821, 1989.

Cebuella

GARBER, P. A. Phylogenetic Approach To the Study of Tamarin and Marmoset Social-Systems. **American Journal of Primatology**, v. 34, n. 2, p. 199–219, 1994.

GOLDIZEN, A. W. Chapter 4: Tamarins and Marmosets: Communal Care of Offspring. In: SMUTS, B. B. et al. **Primate Societies**. Chigago and London: The University of Chigago Press, 578p., 1987.

SOINI, P. Sociosexual behavior of a free-ranging *Cebuella pygmaea* (Callitrichidae, platyrrhini) troop during postpartum estrus of its reproductive female. **American Journal of Primatology**, v. 13, n. 3, p. 223–230, 1987.

Callithrix

DIGBY, L. J. Social organization in a wild population of *Callithrix jacchus*: II. Intragroup social behavior. **Primates**, v. 36, n. 3, p. 361–375, 1995.

GOLDIZEN, A. W. Chapter 4: Tamarins and Marmosets: Communal Care of Offspring. In: SMUTS, B. B. et al. **Primate Societies**. Chigago and London: The University of Chigago Press, 578p., 1987.

FERRARI, S. F.; LOPES FERRARI, M. A. A re-evaluation of the social organization of the Callitrichidae, with reference to the ecological differences between genera. **Folia Primatol** 52: 132-47, 1989.

NUNES, S. et al. Interactions among Paternal Behavior , Steroid Hormones , and Parental Experience in Male Marmosets (*Callithrix kuhlii*). **Hormones and Behavior**, v. 82, p. 70–82, 2001.

STEVENSON, M. F.; RYLANDS, A. B. The marmosets, genus *Callithrix*, 1988. In: MITTERMEIER, R. A.; RYLANDS, A. B.; COIMBRA-FILHO, A. F.; DA FONSECA, G. A. B. (editores). Ecology and behavior of neotropical primates, Volume 2. Washington DC: **World Wildlife Fund**. p 131-222.

Callimico

COIMBRA FILHO, ADELMAR FARIA; MITTERMEIER, RUSSELI A (Coautor). Ecology and behavior of neotropical primates. **Rio de Janeiro: Academia Brasileira de Ciencias**, 1981.

MASATAKA, NOBUO. A field study of the social behavior of Goeldi's monkeys. **Kyoto University overseas research reports of new world monkeys**, vol. 2, p. 23-32, 1981.

PORTER, L. M.; HANSON, A. M.; BECERRA, E. N. Group demographics and dispersal in a wild group of Goeldi's monkeys (*Callimico goeldii*). **Folia Primatol**, v. 72, n. 2, p. 108-10, 2001.

PORTER, L. M.; GARBER, P. A. Chapter 4: Social Behavior of Callimicos: Mating Strategies and Infant Care. In: YOULATOS, D. The Smallest Anthropoids, Developments in Primatology: Progress and Prospects. **World**, n. August 2015, p. 279–297, 2009.

Cebus/Sapajus

CROCKETT, CAROLYN M.; EISENBERG, JOHN F. Chapter 7: Capuchins, Squirrel Monkeys, and Atelines: Socioecological convergence with Old World Primates. In: SMUTS, B. B. et al. **Primate Societies**. Chigago and London: The University of Chigago Press, 578p., 1987.

IZAR, P. et al. Flexible and conservative features of social systems in tufted capuchin monkeys: Comparing the socioecology of *Sapajus libidinosus* and *Sapajus nigritus*. **American Journal of Primatology**, v. 74, n. 4, p. 315–331, 2012.

PERRY, S. Female-female social relationships in wild white-faced capuchin monkeys, *Cebus capucinus*. **American Journal of Primatology**, v. 40, n. 2, p. 167–182, 1996.

PINHA, P. S. Interações sociais em grupos de macaco-prego (*Cebus libidinosus*) no Parque Nacional de Brasília. **Dissertação apresentada ao Departamento de Ecologia da Universidade de Brasília**, p. 1–61, 2007.

TOKUDA, M. Dispersão e estrutura social de macacos-prego (*Sapajus nigritus*) do Parque Estadual Carlos Botelho, São Paulo. **Tese de Doutorado, Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo.**, p. 123, 2012.

Cacajao

BARNETT, ADRIAN A.; BOWLER, MARK; BEZERRA, BRUNA M. Chapter 14: Ecology and behavior of uacaris (genus *Cacajao*). In: **Evolutionary Biology and Conservation of Titis, Sakis and Uacaris**, Ed: VEIGA, LIZA M.; BARNETT, ADRIAN A.; FERRARI, STEPHEN F.; NORCONK, MARILYN A, Cambridge University Press, 2013.

BOWLER, M.; BODMER, R. Social Behavior in Fission – Fusion Groups of Red Uakari Monkeys (*Cacajao calvus ucayalii*). **American Journal of Primatology**, v. 987, n. December 2008, p. 976–987, 2009.

BOWLER, M. et al. Multilevel Societies in New World Primates? Flexibility May Characterize the Organization of Peruvian Red Uakaris (*Cacajao calvus ucayalii*). **International Journal of Primatology**, v. 33, n. 5, p. 1110–1124, 2012.

COIMBRA FILHO, ADELMAR FARIA; MITTERMEIER, RUSSELL A (Coautor). Ecology and behavior of neotropical primates. **Rio de Janeiro: Academia Brasileira de Ciências**, 1981.

GREGORY, T.; BOWLER, M. Male-male affiliation and cooperation characterize the social behavior of the large-bodied pitheciids, Chiropotes and Cacajao: A review. **American Journal of Primatology**, v. 78, n. 5, p. 550–560, 2016.

NORCONK, M. A. Sakis, uakaris, and titi monkeys. **Primates in Perspective**, 2011. Disponível em: <<http://www.personal.kent.edu/~mnorconk/docs/norconk2007a.pdf>>

ROBINSON, JOHN, G.; WRIGHT, PATRICIA C.; KINZEY, WARREN G. Chapter 5: Monogamous Cebids and Their Relatives: Intergroup Calls and Spacing. In: SMUTS, B. B. et al. **Primate Societies**. Chigago and London: The University of Chigago Press, 578p., 1987.

Callicebus

CASELLI, CHRISTINI BARBOSA. Ecologia Alimentar, Padrão de Atividade e Uso de Espaço por *Callicebus nigrifrons* (Primates: Pitheciidae). **Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas**, 2008.

HERSHKOVITZ, PHILIP. Origin, Speciation, and Distribution of South American Titi Monkeys, Genus *Callicebus* (Family Cebidae, Platyrrhini). **Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia**, vol. 140, no. 1, p. 240–272, 1998.

KINZEY, W. G.; WRIGHT, P. C. Grooming behavior in the titi monkey (*Callicebus torquatus*). **American Journal of Primatology**, v. 3, n. 1–4, p. 267–275, 1982.

PRICE, E. C.; PIEDADE, H. M. Ranging behavior and intraspecific relationships of masked titi monkeys (*Callicebus personatus personatus*). **American Journal of Primatology**, v. 53, n. 2, p. 87–92, 2001.

SANTANA, M. M. Comportamento, Dieta e Uso do Espaço em um grupo de guigó de coimbra (*Callicebus coimbrai*, Kobayashi & Langguth 1999) No RVS Mata do Junco. **Dissertação de mestrado ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Universidade Federal de Sergipe**, p. 64, 2012.

TREVELIN, L. L. C. et al. Abundance, habitat use and diet of *Callicebus nigrifrons* Spix (Primates, Pitheciidae) in Cantareira State Park, São Paulo, Brazil. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 24, n. 4, p. 1071–1077, 2007.

ROBINSON, JOHN, G.; WRIGHT, PATRICIA C.; KINZEY, WARREN G. Chapter 5: Monogamous Cebids and Their Relatives: Intergroup Calls and Spacing. In: SMUTS, B. B. et al. **Primate Societies**. Chigago and London: The University of Chigago Press, 578p., 1987.

Chiropotes

BOWLER, M. et al. Multilevel Societies in New World Primates? Flexibility May Characterize the Organization of Peruvian Red Uakaris (*Cacajao calvus ucayalii*). **International Journal of Primatology**, v. 33, n. 5, p. 1110–1124, 2012.

GREGORY, T.; BOWLER, M. Male-male affiliation and cooperation characterize the social behavior of the large-bodied pitheciids, *Chiropotes* and *Cacajao*: A review. **American Journal of Primatology**, v. 78, n. 5, p. 550–560, 2016.

L. M. VEIGA, SILVA. Relatives or just good friends? Affiliative relationships among male southern bearded sakis (*Chiropotes satanas*). **Livro de Resumos, XI Congresso Brasileiro de Primatologia**, Porto Alegre, p. 174, 2005.

MARIA VEIGA, L. Ecologia e comportamento do cuxiu- preto (*Chiropotes satanas*) na paisagem fragmentada da Amazônia oriental. **Tese de Doutorado: Universidade Federal do Pará**, 2006.

NORCONK, M. A. Sakis, uakaris, and titi monkeys. **Primates in Perspective**, 2011. Disponível em: <<http://www.personal.kent.edu/~mnorconk/docs/norconk2007a.pdf>>.

RICHARD, A. F. *Primates in Nature*. **W. H. Freeman and Company**. New York, 320pp. 1985.

ROBINSON, JOHN, G.; WRIGHT, PATRICIA C.; KINZEY, WARREN G. Chapter 5: Monogamous Cebids and Their Relatives: Intergroup Calls and Spacing. In: SMUTS, B. B. et al. **Primate Societies**. Chicago and London: The University of Chicago Press, 578p., 1987.

SILVA, S. S. B.; FERRARI, S. F. Behavior patterns of southern bearded sakis (*Chiropotes satanas*) in the fragmented landscape of eastern Brazilian Amazonia. **American Journal of Primatology**, v. 71, n. 1, p. 1–7, 2009.

Pithecia

COIMBRA FILHO, ADELMAR FARIA; MITTERMEIER, RUSSELL A (Coautor). Ecology and behavior of neotropical primates. **Rio de Janeiro: Academia Brasileira de Ciências**, 1981.

NORCONK, M. A. Sakis, uakaris, and titi monkeys. **Primates in Perspective**, 2011. Disponível em: <<http://www.personal.kent.edu/~mnorconk/docs/norconk2007a.pdf>>.

ROBINSON, JOHN, G.; WRIGHT, PATRICIA C.; KINZEY, WARREN G. Chapter 5: Monogamous Cebids and Their Relatives: Intergroup Calls and Spacing. In: SMUTS, B. B. et al. **Primate Societies**. Chicago and London: The University of Chicago Press, 578p., 1987.

Saimiri

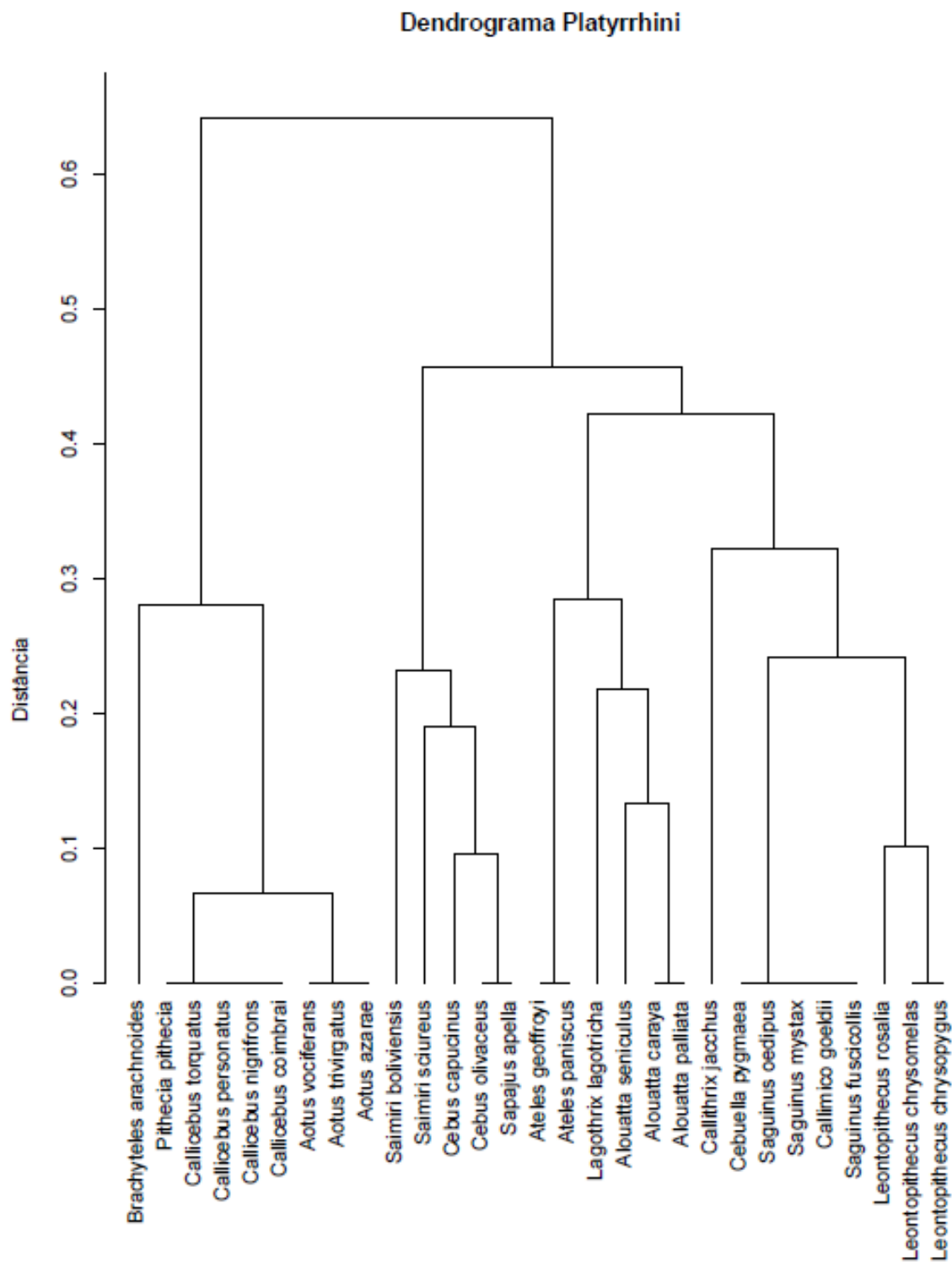
BOINSKI, S. The social organizations of squirrel monkeys: Implications for ecological models of social evolution. **Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews**, v. 8, n. 3, p. 101–112, 1999.

BOINSKI, S. Dispersal patterns among three species of squirrel monkeys (*Saimiri oerstedii*, *S. boliviensis* and *S. sciureus*): III. Cognition. **Behaviour**, v. 142, n. 5, p. 679–699, 2005.

CROCKETT, CAROLYN M.; EISENBERG, JOHN F. Chapter 7: Capuchins, Squirrel Monkeys, and Atelines: Socioecological convergence with Old World Primates. In: SMUTS, B. B. et al. **Primate Societies**. Chicago and London: The University of Chicago Press, 578p., 1987.

MITCHELL, C. L. Migration alliances and coalitions among adult male south american squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*). **Behaviour**, v. 130, 1994.

ANEXO II - ANÁLISE DE AGRUPAMENTO SEM AS ESPÉCIES COM MENOR NÚMERO DE DADOS COLETADOS*.



**Alouatta pigra*, *Cacajao calvus*, *Callithrix kuhlii*, *Callithrix penicillata*, *Chiropotes satanas*, *Lagothrix lagotricha*, *Leontopithecus caissara*, *Saimiri boliviensis*, *Saimiri oerstedii*, *Sapajus libidinosus*, *Sapajus nigritus*.