

COMPORTAMENTO DE DISPERSÃO DOS MICOS-LEÕES-DOURADOS
(*Leontopithecus rosalia*, LINNAEUS, 1766) REINTRODUZIDOS E SEUS
DESCENDENTES NASCIDOS EM VIDA LIVRE

VALÉRIA ROMANO DE PAULA

UNIVERSIDADE ESTADUAL DO NORTE FLUMINENSE

DARCY RIBEIRO – UENF

CAMPOS DOS GOYTACAZES, RJ

JUNHO DE 2013

COMPORTAMENTO DE DISPERSÃO DOS MICOS-LEÕES-DOURADOS
(*Leontopithecus rosalia*, LINNAEUS, 1766) REINTRODUZIDOS E SEUS
DESCENDENTES NASCIDOS EM VIDA LIVRE

VALÉRIA ROMANO DE PAULA

Dissertação apresentada ao Centro de
Biotecnologia e Biociências, da
Universidade Estadual do Norte
Fluminense, como parte das exigências
para obtenção do título de Mestre em
Ecologia e Recursos Naturais.

Orientador: Carlos R. Ruiz-Miranda, Phd

CAMPOS DOS GOYTACAZES, RJ
JUNHO DE 2013

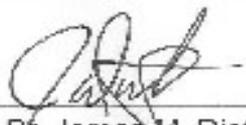
COMPORTAMENTO DE DISPERSÃO DOS MICOS-LEÕES-DOURADOS
(*Leontopithecus rosalia*, LINNAEUS, 1766) REINTRODUZIDOS E SEUS
DESCENDENTES NASCIDOS EM VIDA LIVRE

VALÉRIA ROMANO DE PAULA

Dissertação apresentada ao Centro de
Biociências e Biotecnologia, da
Universidade Estadual do Norte
Fluminense, como parte das exigências
para obtenção do título de Mestre em
Ecologia e Recursos Naturais.

Dissertação aprovada em 04 de junho de 2013.

Comissão Examinadora:



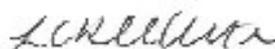
Dr. James M. Dietz

University of Maryland (EUA)



Dr. Sérgio L. Mendes

Departamento de Biologia - UFES



Dr. Leandro R. Monteiro

LCA/CBB – UENF



Dr. Carlos R. Ruiz-Miranda

Orientador – LCA/CBB – UENF

Dedico esta dissertação aos meus pais,
Marta Romano e Gilmar de Paula.

AGRADECIMENTOS

Agradeço ao financiamento para pesquisa da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) e ao apoio estrutural e logístico das instituições UENF e Associação Mico Leão Dourado (AMLD). Sou grata à confiança e orientação do prof. Dr. Carlos Ramón Ruiz-Miranda e aos professores Dr. James Montgomery Dietz (University of Maryland – EUA), Dr. Sérgio Lucena Mendes (UFES) e Dr. Leandro Rabello Monteiro (UENF), que gentilmente aceitaram compor a banca de defesa da dissertação de mestrado. Agradeço ao prof. Dr. Vanner Boere Souza (UFV) pelas valiosas correções desta dissertação e por ser o membro suplente externo da banca examinadora. Da mesma forma, agradeço ao suporte oferecido pela Dr. Maria Cristina Gaglianone (UENF), membro suplente interna da banca.

Muitos pesquisadores contribuíram para o desenvolvimento desta pesquisa e sou grata por cada colaboração direta e indireta. Na UENF, os integrantes do Setor de Etologia, Reintrodução e Conservação de Animais Silvestres (SERCAS) ofereceram um convívio agradável e participaram das discussões nas etapas iniciais da dissertação. Agradeço especialmente à BSc. Roberta Santos e ao Dr. Márcio de Moraes Jr., que participaram da revisão informal do projeto de mestrado e da dissertação, respectivamente. Outros pesquisadores, externos à UENF, também ofereceram suporte ao estudo. Agradeço à Dr. Jennifer Mickelberg (Zoológico de Atlanta – EUA) pelo fornecimento da compilação preliminar dos dados de movimentação dos micos-leões-dourados; ao Dr. Benjamin Beck (Smithsonian - EUA) e Dr. Tara Stoinski (Zoológico de Atlanta – EUA) pelas informações sobre os micos reintroduzidos; ao Dr. Marcus Vinícius Vieira (LabVert – UFRJ) pelo apoio no desenvolvimento da dissertação; à equipe de campo da AMLD pela coleta dos dados demográficos e comportamentais e à coordenadora da equipe, Andréia Martins, pelo auxílio na interpretação e manuseio dos dados brutos.

Por fim, mas de forma não menos importante, agradeço aos amigos e familiares que tornaram o desafio dos últimos dois anos mais leve e proveitoso. Em especial às minhas companheiras de república e de pós-graduação, Cynara Fragoso e Magda Lugon; à Josefina Miranda por sua companhia agradável e auxílio nos estudos da língua inglesa; à minha mãe e amiga, Marta Romano, e ao querido Márcio de Moraes Jr., por seu distinguível companheirismo e afeto.

SUMÁRIO

AGRADECIMENTOS.....	v
SUMÁRIO.....	vi
LISTA DE FIGURAS.....	vii
LISTA DE TABELAS.....	viii
RESUMO.....	ix
ABSTRACT.....	x
1- Introdução.....	1
2- Objetivos e hipóteses.....	6
3- Metodologia	8
3.1- Área e população de estudo.....	8
3.2- Identificação dos indivíduos no campo	8
3.3- Utilização dos dados históricos.....	10
3.3.1- Contextualização da dispersão.....	10
3.3.2- Amostragem comportamental.....	10
3.4- Análises dos dados.....	11
3.4.1- Contexto de dispersão.....	11
3.4.2- Dados comportamentais.....	12
4- Resultados.....	13
4.1- Contexto de dispersão dos micos-leões-dourados.....	13
4.1.1- Ocorrência de dispersão paralela.....	14
4.1.2- Peso corporal.....	16
4.2- Agressividade dirigida.....	17
4.2.1- Mudança dos casais reprodutores.....	17
4.3- Atração por vagas reprodutivas externas.....	17
4.4- Desintegração social.....	19
4.4.1- Orçamento comportamental de machos e fêmeas dispersoras.....	19
4.4.2- Orçamento comportamental de dispersores e não-dispersores.....	23
5- Discussão.....	26
5.1- Comparando as populações de micos selvagens e reintroduzidos.....	27
5.2- Dispersão paralela.....	28
5.3- Peso corporal.....	29
5.4- Causas proximais da emigração.....	29
5.4.1- Agressividade dirigida.....	29
5.4.2- Atração por vagas reprodutivas externas.....	30
5.4.3- Desintegração social.....	31
5.5- Dispersão Voluntária.....	32
5.6- Interpretação geral	33
5.7- Sucesso da reintrodução dos micos-leões-dourados	34
6- Conclusão.....	35
7- Referências Bibliográficas.....	36
8- Apêndices.....	42
Apêndice 1: Representação do número de focais obtidos para os 23 indivíduos do estudo comportamental.....	42

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1: Localização dos fragmentos florestais com os grupos selecionados de micos-leões-dourados reintroduzidos e seus descendentes nascidos em vida livre, na bacia do rio São João, RJ – Brasil. Os fragmentos estão em ordem crescente de tamanho. Matrizes de até 100m foram ignoradas uma vez que o mico-leão-dourado é capaz de transpor barreiras lineares com este comprimento (Ruiz-Miranda,C. comunicação pessoal).....9
- Figura 2: Total de eventos de emigração dos 160 micos-leões-dourados dispersores na bacia do rio São João, RJ, entre os anos 1995 a 2001..... 13
- Figura 3: Diagrama *boxplot* para o peso corporal (g) de 12 machos e 8 fêmeas antes do evento de emigração natal. Os machos dispersores foram significativamente mais pesados do que as fêmeas ($W= 77, p= 0.03$). A linha que divide o *boxplot* nos quartis inferiores e superiores representa a mediana..... 16
- Figura 4: Distribuição mensal dos 100 eventos de emigração natal da população de micos-leões-dourados reintroduzidos e seus descendentes nascidos em vida livre durante os anos 1995 a 2001.....19
- Figura 5: Orçamento comportamental dos 14 machos dispersores entre os períodos peri e pré-dispersão. As atividades sociais foram significativamente maiores no período pré-dispersão ($W= 0, p= 0.01$).....20
- Figura 6: Orçamento comportamental de 9 fêmeas dispersoras entre os períodos peri e pré-dispersão. Assim como os machos dispersores, as fêmeas apresentaram taxas maiores de atividades sociais no período pré-dispersão ($W= 2, p= 0.05$).....21
- Figura 7: Orçamento comportamental de machos e fêmeas dispersoras no período pré-dispersão. As fêmeas participaram significativamente mais em atividades sociais do que os machos dispersores ($W= 18; p= 0.03$).....22
- Figura 8: Proporção da catação recebida e iniciada de machos e fêmeas dispersoras de mico-leão-dourado no período pré-dispersão.....23
- Figura 9: Orçamento comportamental dos machos dispersores e dos indivíduos residentes no período pré-dispersão. Os machos dispersores participaram menos em atividades sociais do que os indivíduos residentes do grupo natal ($W = 37.5; p = 0.05$).....24
- Figura 10: Orçamento comportamental das fêmeas dispersoras e dos indivíduos residentes no período pré-dispersão. Não houveram diferenças significativas entre o orçamento comportamental de micos dispersores e não-dispersores.....25

LISTA DE TABELAS

Tabela 1: Fatores proximais que influenciariam o processo de emigração natal dos micos-leões-dourados (Predições: N- necessária e F- facultativa).....	7
Tabela 2: Frequência do padrão de dispersão observada na população de micos reintroduzidos na bacia do rio São João - RJ. Em parênteses o número de dispersões bem-sucedidas.....	14
Tabela 3: Número de focais obtidos para cada indivíduo de estudo. Os meses estão representados como os 12 últimos meses que antecederam a data estimada de emigração. Múltiplos focais coletados em um único dia foram contabilizados como somente um.....	42

RESUMO

As causas distais e proximais da dispersão têm sido extensivamente estudadas em primatas do Velho Mundo. No entanto, pouco é conhecido sobre os principais mecanismos motivacionais da dispersão em primatas neotropicais monogâmicos. Nós avaliamos as circunstâncias que envolvem a dispersão e investigamos os fatores proximais que mediam o processo de emigração natal nos micos-leões-dourados (*Leontopithecus rosalia*, Linnaeus, 1766) reintroduzidos e seus descendentes nascidos em vida livre. Testamos três hipóteses de causas proximais (agressividade dirigida, atração por vagas reprodutivas externas e desintegração social) e uma hipótese complementar de dispersão voluntária. Nosso estudo foi baseado nos dados comportamentais e demográficos coletados entre os anos 1995 e 2001 de 68 grupos distribuídos em 20 fragmentos florestais na bacia do rio São João, RJ - Brasil. Identificamos a dispersão de 160 indivíduos, sendo que 100 emigraram de seu grupo natal. Os machos dispersaram em torno dos 29 meses e as fêmeas por volta dos 30 meses de idade. Os machos imigraram mais do que as fêmeas ($X^2= 9.68$, $p= 0.01$), ambos os sexos formaram parcerias de dispersão e os machos emigraram com peso superior ao das fêmeas emigrantes ($W= 77$, $p= 0.03$). Nós não encontramos taxas significativas de comportamentos agonísticos no período que antecedia a emigração e observamos que machos e fêmeas emigraram frequentemente durante o período de acasalamento ($X^2= 10.58$, $p= 0.001$) e após alcançar a maturidade sexual ($X^2= 8.91$, $p= 0.01$). Além disso, os machos dispersores participaram significativamente menos em atividades sociais do que os integrantes residentes de seu grupo natal ($W= 37.5$, $p= 0.05$) e do que as fêmeas dispersoras ($W= 70$, $p= 0.03$). Nossos resultados indicam que a agressividade dirigida não é um fator que ocasiona a emigração natal. Por outro lado, a atração por vagas reprodutivas externas media a emigração em ambos os sexos, enquanto a desintegração social influencia a emigração dos machos, mas não das fêmeas. Estas saem voluntariamente de seus grupos natais.

Palavras-chave: dispersão, causas proximais, mico-leão-dourado

ABSTRACT

Although proximate and ultimate causation of dispersal has been extensively studied in Old World primates, little is known about the influence of these factors in neotropical primates' dispersal. We investigated the dispersal patterns and the proximate factors (aggressive eviction, sexual attraction and social integration) on natal emigration of reintroduced and wild-born golden lion tamarins (*Leontopithecus rosalia*, Linnaeus, 1766). Our study was based in behavioural and demographic data collected between 1995 and 2001 from 68 tamarins groups in São João river watershed, RJ, Brazil. Natal dispersers in tamarins occurred at a mean age of 28.98 for males and 30.18 for females. Our investigation not only showed that males emigrated and immigrated ($X^2= 9.68$, $p= 0.01$) proportionally more than females, but that they were heavier ($W= 77$, $p= 0.03$). Parallel dispersal occurs, but it represents only a proportion of all dispersal cases. We found no significant agonism rate by dispersing and non-dispersing tamarins. Both sexes dispersed more frequently during mating seasons ($X^2= 10.58$, $p= 0.001$) and after acquiring sexual maturity ($X^2= 8.91$, $p= 0.01$). Moreover, males had low social integration than non-dispersers ($W= 37.5$, $p= 0.05$) and than female dispersers ($W= 70$, $p= 0.03$). As a process, aggressive eviction did not appear to be important in tamarins' dispersal. On the other hand, sexual attraction influences both sexes emigration, but low social integration causes males dispersers, while females seems to emigrate voluntarily.

Keywords: dispersal, proximate factors, golden lion tamarins

1- Introdução

Dispersão animal é o processo que envolve a movimentação de um ou mais indivíduos de sua região natal ou grupo preexistente para outro grupo ou local de interesse (Shields, 1987; Stenseth & Lidicker Jr, 1992). O processo é composto por três etapas: emigração, movimentação na paisagem e estabelecimento (imigração ou colonização de novas áreas; Mandal, 2010), onde cada etapa é influenciada por fatores ecológicos e evolutivos que se sobrepõem, tais como: disponibilidade e competição por alimentos e oportunidades de acasalamento com indivíduos não aparentados (Bowler & Benton, 2005). Por outro lado, a dispersão é um comportamento arriscado (Bonte et al., 2012). Os indivíduos geralmente exploram novos ambientes onde desconhecem a distribuição dos alimentos e possuem mais chance de serem predados do que aqueles que vivem em grupos (Olupot & Waser, 2001). Assim, a dispersão somente é considerada vantajosa quando o benefício em emigrar (ex.: imigração e reprodução em grupos não-familiares) supera os riscos da movimentação (ex.: inanição; Bowler & Benton, 2005).

De maneira geral, três perguntas são a base de direcionamento nas pesquisas de dispersão animal: 1- Por que o animal dispersa? 2- Quando ele dispersa? 3- Para onde ele dispersa? Na primeira questão, o objetivo principal é compreender quais são os fatores motivacionais da dispersão. A escolha entre residir e dispersar depende do balanço entre os custos da dispersão (ex.: exposição a predadores) e os custos da residência (ex.: acasalamento entre parentes – endogamia; Stenseth & Lidicker Jr, 1992). Na segunda questão, pretende-se entender em qual estágio de vida os indivíduos emigram. A maioria dos mamíferos, por exemplo, dispersa quando juvenis (van Vuren, 2010). A terceira e última pergunta engloba, basicamente, a decisão de estabelecimento em novo local. Esta decisão depende da percepção do indivíduo sobre a disponibilidade de recursos no ambiente, seja explorando diferentes manchas de habitat ou percebendo pistas ambientais, tais como a presença de indivíduos da mesma espécie (atração coespecífica; Blumstein & Fernández-Juricic, 2010).

A primeira questão, que engloba os fatores motivacionais da dispersão, tem despertado um crescente interesse nos últimos anos, especialmente porque a dispersão animal é um processo importante na dinâmica da população (Bowler & Benton, 2005), seu fluxo gênico (Munshi-South, 2008) e está diretamente relacionada ao padrão de distribuição das espécies (van Vuren, 2010). Entender os

mecanismos que norteiam a dispersão é importante para melhorar as práticas de manejo e conservação (Ronce, 2007) assim como para o aprimoramento de modelos que preveem a movimentação dos indivíduos em uma escala espacial (Bowler & Benton, 2005). A maior parte das espécies de primatas habita atualmente paisagens fragmentadas, cuja transposição das matrizes pode ser prevista pelo entendimento da ecologia e comportamento das espécies. Nesse sentido, é possível identificar estratégias que cada espécie utiliza para minimizar os custos relacionados à dispersão (Bowler & Benton, 2005).

Dentre as diversas estratégias da dispersão animal (Bowler & Benton, 2005), nós destacamos a dispersão paralela e a aquisição de peso corporal limiar. A dispersão paralela, ou seja, a emigração e/ou imigração com indivíduos aparentados, favorece os indivíduos mais novos aumentando-lhes a chance de imigração e os beneficiando com ganho de aptidão indireta (Pusey & Packer, 1987; Handley & Perrin, 2007). Além disso, os indivíduos mantêm os benefícios da sociedade enquanto dispersam (ex.: vigilância adicional de predadores e aumento da habilidade competitiva em situações de brigas com indivíduos não aparentados; Pusey & Packer, 1987). Outra estratégia de dispersão seria a obtenção de um peso corporal adequado, em muitas espécies identificado como o peso corporal adulto (Bowler & Benton, 2005). O peso corporal estaria relacionado à capacidade do indivíduo em superar os riscos da dispersão, entre eles, os prováveis períodos de inanição relacionados à dificuldade de encontrar as novas fontes alimentares (Bonte et al., 2012). Neste contexto, o peso seria um subproduto da condição geral do indivíduo.

Mas, sendo a dispersão um comportamento arriscado, por que os animais dispersam? No estudo do comportamento animal, podemos explorar a causa de um comportamento por quatro fatores intrinsecamente relacionados: a fisiologia, ontogenia, origem e o valor adaptativo do comportamento. Essas quatro áreas principais compõem os dois níveis de análise causais formulados por Tinbergen: causas imediatas e causas distais (Tinbergen, 1963 apud Alcock, 2011). De maneira geral, as explicações proximais ou imediatas buscam entender o desenvolvimento e a causa do comportamento, enquanto as explicações últimas ou distais visam compreender sua utilidade adaptativa e sua história evolutiva (de Freitas & Nishida, 2006; Alcock, 2011). Estas explicações não são mutuamente exclusivas, ou seja, uma explicação não elimina a outra (Alcock, 2011).

Uma extensa literatura tem apresentado as principais explicações distais da dispersão natal, que geralmente são a prevenção da endogamia e a seleção por parentesco (Pusey, 1987; Silk, 2002; Ronce, 2007). Mas, as causas proximais têm recebido menos atenção, sobretudo relacionadas aos processos de dispersão dos primatas neotropicais. Poucos estudos exploraram as causas imediatas da dispersão neste grupo de primatas (ex.: Macaco-prego (*Cebus capucinus*, Linnaeus, 1758), Jack & Fedigan, 2004; micos-de-cheiro (*Saimiri* spp., Voigt, 1831): Boinski et al., 2005). Essa escassez bibliográfica pode ser decorrente da necessidade de estudos de campo em longo prazo para entender as causas de emigração e, na América Central e do Sul, poucos primatas possuem um monitoramento contínuo e duradouro (Ferrari, 2003).

Diversos fatores imediatos podem motivar a emigração natal, entre eles: a supressão fisiológica e competição entre coespecíficos (Shields, 1987), densidade populacional, razão sexual e disponibilidade de alimentos (Bowler & Benton, 2005). Mas, três principais fatores têm mediado o processo de dispersão nos primatas (Ekernas & Cords, 2007): 1- atração coespecífica; 2- agressividade dirigida (Pusey & Packer, 1987); e 3- ausência de forte conexão entre os indivíduos do grupo.

A atração por potenciais parceiros, ou vagas reprodutivas externas influencia a emigração natal de muitas espécies (Pusey & Packer, 1987). A dispersão ocorre pela atração por indivíduos extragrupais (animais satélites ou que estão na periferia do grupo vizinho) e/ou por indivíduos que estão prestes a sair de seu grupo natal, ou seja, as vagas externas de reprodução podem gerar a dispersão e a emigração de um integrante do grupo pode apressar a emigração dos indivíduos mais jovens (Pusey & Packer, 1987). Se as emigrações ocorrem devido à atração por vagas reprodutivas externas, então espera-se que os indivíduos saiam de seus grupos natais quando maduros sexualmente e durante a fase de acasalamento, em espécies com padrão reprodutivo sazonal. Em grupos de macaco-prego (*Cebus capucinus*, Linnaeus, 1758), a emigração natal dos machos foi caracterizada pela dispersão paralela em 82% das dispersões, indicando que a atração por coalizões influencia a emigração natal da espécie. Por outro lado, os indivíduos não dispersaram frequentemente durante os picos de acasalamento, revelando que a atração por fêmeas externas não é o principal fator motivacional da dispersão dos machos (Jack & Fedigan, 2004).

A intensa agressividade de coespecíficos pode gerar a emigração de um ou mais indivíduos. Os casos mais comuns de agressividade dirigida são em grupos com um único macho, onde a disputa pela vaga reprodutiva entre o atual reprodutor e o imigrante podem gerar brigas intensas (Pusey & Packer, 1987). Casos de disputa em grupos contendo múltiplos machos não são comuns, mas já foram relatados. Geralmente as agressões ocorrem no contexto de substituição dos reprodutores e os indivíduos são expulsos pelos indivíduos do próprio grupo ou pelos imigrantes sem parentesco (Pusey & Packer, 1987). Da mesma forma, a agressividade das fêmeas também pode gerar a emigração de coespecíficos. Em grupos de bugio (*Alouatta seniculus*, Linnaeus, 1766), a agressividade entre fêmeas, como consequência da disputa pela vaga reprodutiva natal, culminou na emigração das fêmeas mais jovens (Crockett, 1984). Se a agressividade dirigida é um fator que motiva a emigração natal, então os dispersores receberão mais comportamentos agonísticos do que os residentes, e as emigrações ocorrerão durante a troca dos indivíduos reprodutores.

A emigração em algumas espécies de primatas ocorre devido à ausência de forte conexão intragrupal (Henzi & Lucas, 1980; Colvin, 1983). Os integrantes de um grupo social apresentam vínculos afiliativos com seus companheiros e a manutenção da coesão grupal ocorre através das interações sociais, principalmente pelo comportamento de catação (Lazaro-Perea et al., 2004). A catação pode gerar benefícios diretos ao indivíduo sendo catado, como a remoção de ectoparasitas, redução da tensão intragrupal, aumento da sensação de bem-estar e benefícios indiretos, como o compartilhamento posterior de alimentos e suporte na formação de coalizões (Hutchins & Barash, 1976; Lazaro-Perea et al., 2004). A diminuição nas interações sociais pode indicar o desprendimento do indivíduo ao seu grupo, o que culminaria em sua emigração. Se a desintegração social causa a emigração, então os dispersores participarão menos em atividades sociais do que seus coespecíficos residentes. Em grupos de macaco azul (*Cercopithecus mitis stuhlmanni*, Wolf, 1922), a desintegração social é considerada uma condição necessária, mas não suficiente, para a emigração dos machos juvenis. De maneira geral, os machos dispersores possuem motivações sociais diferentes das fêmeas não-dispersoras, que foi representada pelo nível e assimetria da catação (Ekernas & Cords, 2007).

O conhecimento adquirido sobre os fatores proximais na dispersão dos primatas se baseia em estudos com diversas espécies poligâmicas que apresentam

viés de dispersão (Pusey & Packer, 1987). Este estudo é inovador porque implicará sobre as causas proximais da emigração natal em uma espécie predominantemente monogâmica (Baker et al., 1993; Dietz & Baker, 1993), que vive em unidades familiares e ambos os sexos dispersam (Baker et al., 2002; Coelho, 2009). O mico-leão-dourado (*Leontopithecus rosalia*, Linnaeus, 1766) apresenta um sistema social hierárquico e cooperativo, é uma espécie territorialista (Kleiman et al., 1988; Peres, 1989), vivem em grupos com média de sete indivíduos (Kleiman, 1983) e possuem dois eventos reprodutivos ao longo do ano (Dietz et al., 1994), nascendo gêmeos a cada gestação. A espécie não apresenta dimorfismo sexual, as fêmeas dominantes inibem o estro das outras fêmeas em uma unidade familiar (French et al., 2008) e o cuidado parental é demarcado por um elevado investimento dos machos. Os indivíduos submissos em um grupo natal possuem duas opções reprodutivas: (1) aguardar uma vaga reprodutiva no grupo enquanto são favorecidos indiretamente ao cuidar da prole mais nova de seus pais (aptidão indireta) ou (2) emigrar em buscas de novas oportunidades de acasalamento. Se emigram, se deparam com os custos associados à dispersão, mas se bem-sucedidos são beneficiados pelo ganho de aptidão direta.

Estudos com a população selvagem de micos indicam que os machos dispersam em média aos 27.5 meses de idade, enquanto as fêmeas dispersam na idade média de 24.1 meses (Baker et al., 2002). Há uma tendência dos machos imigrarem mais do que as fêmeas, geralmente acompanhados pelo pai ou irmãos (Baker & Dietz, 1996). Essa tendência é explicada por um padrão de herança feminina da vaga reprodutiva, oferecendo mais oportunidades de imigração masculina do que feminina. Além disso, os machos poderiam criar oportunidades de imigração ao expulsar agressivamente os machos residentes (Baker et al., 2002). Ambos os sexos podem assumir posições de ajudantes no grupo, mas as fêmeas seriam bem-sucedidas ao aguardar uma vaga reprodutiva em seu grupo natal. Estes dados indicam que machos e fêmeas possuem opções reprodutivas diferentes, mas os fatores proximais relacionados e que mediam a emigração natal dos micos-leões-dourados ainda permanecem desconhecidos.

O enfoque deste estudo será a população de micos reintroduzidos e seus descendentes na bacia do rio São João, RJ. Atualmente, 97% dos micos-leões-dourados que compõem esta população nasceram na natureza (Procópio-de-Oliveira et al., 2008) e grande parte destes indivíduos tem sido monitorada por mais

de 20 anos. Estudos anteriores demonstraram que os indivíduos nascidos em vida livre são mais eficientes do que seus progenitores nascidos em cativeiro em atividades diretamente relacionadas à sobrevivência e reprodução (forrageio e locomoção: Stoinski et al., 2003; Stoinski & Beck, 2004). Nós observaremos o comportamento de dispersão da população reintroduzida entre os anos 1995 a 2001.

2- Objetivos e hipóteses

Neste trabalho nós avaliamos o contexto de dispersão e exploramos as bases comportamentais do processo de dispersão natal nos micos-leões-dourados. Consideramos a influência de três fatores proximais na emigração natal: a agressividade dirigida, a atração por vagas reprodutivas externas e a perda da força de integração social entre os indivíduos do grupo (Tabela 1).

Cada uma das hipóteses proximais gera uma série de predições, aqui detalhadas como necessárias e facultativas. Consideramos as predições necessárias como as que obrigatoriamente devem ocorrer para não rejeitar a hipótese. Se as hipóteses possuírem várias predições necessárias, é suficiente que somente uma não ocorra para rejeitar a mesma. As predições facultativas podem arbitrariamente acontecer, contudo, se não cumpridas, elas não são significativas para a rejeição da hipótese. Estas hipóteses não são mutuamente exclusivas, ou seja, consideramos que um ou mais fatores podem influenciar a emigração natal dos micos-leões-dourados.

As predições são ponderadas de acordo com o grau de influência de cada uma na emigração natal dos micos-leões. Por exemplo, o aumento da taxa de forrageio e/ou alimentação antes da emigração indicaria uma estratégia energética do indivíduo a fim de aumentar o seu peso corporal e diminuir os riscos relacionados à dispersão (ex.: inanição e agressividade de indivíduos não aparentados). Nesta fase, geralmente os indivíduos exploram novos ambientes e desconhecem a localização das fontes alimentares. Por outro lado, se um peso corporal limiar já foi previamente adquirido, os animais não necessariamente forrageariam ou se alimentariam mais do que os integrantes residentes de seu grupo. Portanto, esta predição é considerada facultativa.

Tabela 1: Fatores proximais que influenciariam o processo de emigração natal dos micos-leões-dourados (Predições: N- necessária e F- facultativa).

Fatores	Predições
Agressividade Dirigida	<p>Indivíduos dispersores recebem mais comportamentos agonísticos do que os indivíduos não-dispersores (N)</p> <p>A agressividade é iniciada por indivíduos adultos e são dirigidas aos indivíduos dispersores do mesmo sexo (F)</p> <p>Dispersões são mais frequentes após mudança dos casais reprodutores (F)</p>
Atração por Vagas Reprodutivas Externas	<p>Indivíduos dispersam predominantemente durante o período de acasalamento (N)</p> <p>Indivíduos dispersam após atingir sua maturidade sexual (N)</p> <p>Indivíduos dispersores gastam mais tempo forrageando e/ou se alimentando do que os indivíduos não-dispersores (F)</p>
Desintegração Social	<p>Indivíduos dispersores gastam menos tempo em atividades sociais do que indivíduos não-dispersores (N)</p> <p>Indivíduos dispersores gastam menos tempo em atividades sociais no período que antecede a dispersão (F)</p> <p>Indivíduos dispersores gastam mais tempo forrageando e/ou se alimentando do que os indivíduos não-dispersores (F)</p>

Além das três hipóteses proximais, consideramos a hipótese de dispersão voluntária dos micos-leões-dourados como hipótese complementar. Nesta perspectiva, nenhum fator comportamental aparente estaria influenciando diretamente a emigração dos indivíduos. Assim, se micos-leões-dourados saem voluntariamente de seus grupos natais, esperamos que o orçamento comportamental de dispersores e não-dispersores não seja significativamente distinto. Predição esta considerada suficiente para a não rejeição da hipótese de dispersão voluntária.

3- Metodologia

3.1- Área e população de estudo

A área de estudo está localizada na bacia do rio São João, no Centro-Norte do estado do Rio de Janeiro - Brasil, e engloba um conjunto de remanescentes florestais característicos de Mata Atlântica (Ruiz-Miranda et al., 2008). Os fragmentos estão isolados por uma matriz predominantemente de pastagem, culturas de subsistência, áreas de regeneração natural e alguns são delimitados por uma rodovia federal, a BR-101. As populações de micos-leões-dourados estão inseridas neste mosaico florestal e utilizam, predominantemente, as florestas de brejo, evitando as pastagens e florestas de encosta (Dietz et al., 1997).

Em alguns dos fragmentos florestais na bacia do rio São João, habitam micos provenientes de um programa de reintrodução da espécie (Kierulff et al., 2012). Em 28 fragmentos localizados nos municípios Rio Bonito e Silva Jardim - RJ, 153 micos-leões-dourados foram reintroduzidos ao longo dos anos 1984 a 2000 (Procópio-de-Oliveira et al., 2008). Atualmente, a população reintroduzida e seus descendentes nascidos na natureza representam um terço de toda a população selvagem dos micos leões, estimada em 1700 indivíduos. Os dados deste estudo são provenientes do acompanhamento entre 1995 a 2001 de 68 grupos habituados à presença de humanos e distribuídos em 20 fragmentos florestais (Figura 1).

3.2- Identificação dos indivíduos no campo

Desde o primeiro evento de reintrodução em 1984, uma grande parte da população reintroduzida de micos-leões-dourados foi monitorada semanalmente, permitindo a checagem da composição grupal e identificação das eventuais emigrações, morte, nascimentos e desaparecimentos. As folhas de composição grupal resultantes deste monitoramento eram atualizadas mensalmente ou semestralmente, enquanto os diários de campo ofereciam informações dos dias úteis de trabalho.

Os micos eram periodicamente capturados (geralmente duas vezes ao ano, ou quando eventualmente necessário) e então coletados os dados de morfometria e condição física de cada indivíduo, que possuíam marcações permanentes (tatuagens) na parte interna da coxa. No campo, os animais eram identificados pela interpretação de códigos provisórios causados pelo tingimento de regiões específicas do corpo com tinta Nyanzol D e uma solução de peróxido de hidrogênio.

Além disso, um indivíduo de cada grupo, geralmente um indivíduo adulto, recebia um colar de telemetria para o rastreamento e localização dos indivíduos no campo. A mesma metodologia de marcação e captura foi utilizada para o monitoramento da população selvagem de micos-leões-dourados localizada na Reserva Biológica de Poço das Antas (Baker et al., 1993; Baker et al., 2002).

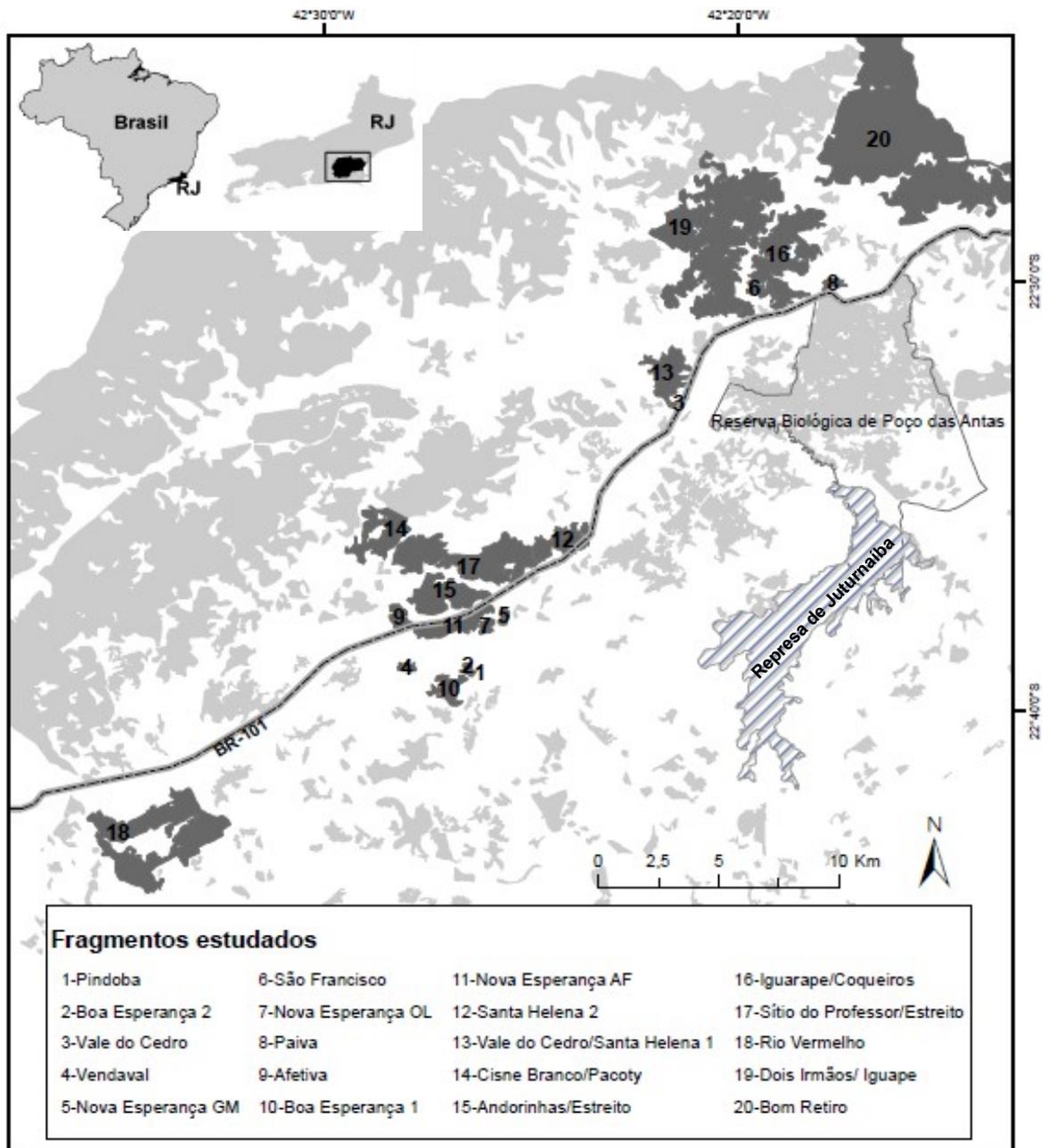


Figura 1: Localização dos fragmentos florestais com os grupos selecionados de micos-leões-dourados reintroduzidos e seus descendentes nascidos em vida livre, na bacia do rio São João, RJ – Brasil. Os fragmentos estão em ordem crescente de tamanho. Matrizes de até 100m foram ignoradas uma vez que o mico-leão-dourado é capaz de transpor barreiras lineares com este comprimento (Ruiz-Miranda, C. comunicação pessoal).

3.3- Utilização dos dados históricos

3.3.1- Contextualização da dispersão

As informações sobre os micos dispersores (idade, sexo, grupo de origem e grupo de destino) foram extraídas das fichas de composição grupal e dos diários de campo referentes aos anos 1995 - 2001 cedidas por Andréia Martins (coordenadora da equipe de campo da AMLD). Os dados sobre os micos reintroduzidos e seus descendentes, tais como: data de reintrodução, data de nascimento em cativeiro e em vida livre e identificação dos progenitores foram obtidos pelas planilhas de monitoramento fornecidas pelo Dr. Benjamin Beck e pela Dr. Tara Stoinski. Além disso, as eventuais translocações foram identificadas pelas planilhas de registro cedidas pela Dr. Jennifer Mickelberg. Nem todos os grupos contaram com sete anos de amostragem, visto que alguns deles foram formados ao longo deste período.

A partir da triagem destes dados qualquer mudança na localização do indivíduo foi considerada como dispersão, sendo esta subdividida em casos bem-sucedidos (caracterizados com a imigração em grupo não-natal e pela formação de novos grupos), desaparecimentos e permanência no fragmento como indivíduo satélite. Consideramos todos os casos de desaparecimento como dispersão por duas razões. Primeiro, a maioria dos indivíduos desaparecidos foi observada posteriormente pela equipe de campo. Segundo, não existiram evidências de injúrias ou morte dos indivíduos. Além disso, nós comparamos todas as possíveis movimentações com os casos de translocação e excluimos estes eventos da amostragem. Estimamos a idade de dispersão como a data de última observação do indivíduo no seu grupo natal e consideramos a primeira observação do indivíduo em grupo externo como a data estimada de imigração. Emigração e/ou imigração de indivíduos aparentados em datas similares foram identificadas como dispersão paralela.

3.3.2- Amostragem comportamental

A equipe de campo da AMLD coletou periodicamente os dados comportamentais de micos reintroduzidos e seus descendentes nascidos na natureza durante vários dias da semana ao longo de todos os meses dos anos 1995 a 2001. A análise para identificação da confiabilidade da amostragem

comportamental resultou em um aproveitamento maior do que 90% (Ruiz-Miranda, C. comunicação pessoal), indicando que os integrantes da equipe de campo coletavam os dados em concordância. Além disso, houve pouca modificação na composição da equipe ao longo dos anos de estudo, variando entre seis e oito integrantes (Stoinski & Beck, 2004). A coleta de dados comportamentais, no entanto, não foi contínua para todos os grupos. Assim, após a identificação dos indivíduos dispersores, nós selecionamos aqueles que possuíam dados comportamentais no período que antecedia a data estimada de dispersão (N= 23, machos:14, fêmeas:9). Os 23 indivíduos selecionados nasceram na natureza e são provenientes de onze grupos sociais distribuídos em dois fragmentos florestais (Fazenda Rio Vermelho e Sítio Cisne Branco; Figura 1).

A equipe de campo conduziu amostragens comportamentais de indivíduo focal com registro instantâneo para as atividades sociais (catação e sentar junto) e distância ao vizinho mais próximo. Os dados de proximidade superior à 6m foram utilizados como medida de afastamento do dispersor aos integrantes de seu grupo natal. Os focais duravam 10min com os dados sendo coletados a cada 60s (Altmann, 1974). Estes dados foram sumarizados como uma porcentagem do total de observações instantâneas amostradas.

Os comportamentos de alimentação, forrageio, catação e brigas foram obtidos pela amostragem de todas as ocorrências por atividade comportamental (Altmann, 1974). O comportamento agonístico incluiu unicamente as brigas intragrupais. Nós consideramos cada ocorrência um evento e para estes, calculamos taxas (eventos/tempo amostrado). Em relação aos comportamentos catação e brigas, houve o reconhecimento dos participantes desta interação social, quem inicia e a quem é direcionado o comportamento. A quantidade mensal de focais obtidos para cada animal pode ser encontrada no Apêndice 1.

3.4- Análises dos dados

3.4.1- Contexto de dispersão

Comparamos a idade de dispersão, assim como o peso corporal entre machos e fêmeas dispersoras utilizando o teste de Wilcoxon. Além disso, os dados de proporção foram comparados com o teste Binomial.

3.4.2- Dados comportamentais

Separamos os dados em meses e quantificamos os comportamentos nos doze meses que antecederam o evento estimado de emigração natal. Nos casos onde múltiplas observações foram feitas em um único dia, calculamos uma média diária para cada comportamento. Uma taxa média mensal foi então calculada para cada animal dispersor. Esta mesma triagem de dados foi aplicada para os indivíduos remanescentes e não-dispersores do grupo natal de cada dispersor. Respeitamos as datas estimadas de emigração e calculamos a média comportamental do grupo natal no mesmo período que antecedia o evento de emigração do indivíduo dispersor.

Nós dividimos o período que antecedia a dispersão em dois a fim de identificar mudanças comportamentais ao longo do tempo. O primeiro, chamado período peri-dispersão, refere-se a três meses contínuos de dados extraídos entre o intervalo de doze e sete meses antes da emigração. O segundo, chamado período pré-dispersão, refere-se aos três últimos meses antes da data estimada de emigração. Este período foi determinado de acordo com estudos anteriores que demonstraram que o orçamento comportamental dos indivíduos dispersores mudou 100 dias antes da data estimada de emigração (Smuts, 1985). As taxas que compunham os dois períodos de cada comportamento (atividades sociais, forrageio, distância ao vizinho mais próximo superior à 6m e alimentação) foram comparadas utilizando o teste de Wilcoxon pareado.

Comparamos o orçamento comportamental de machos (N=14) e fêmeas dispersoras (N=9) a fim de identificar padrões motivacionais divergentes entre os sexos. Além disso, o comportamento dos dispersores machos (N= 13) e fêmeas (N=5) foi comparado com a média comportamental dos indivíduos residentes de seus respectivos grupos. Em ambos os casos, consideramos o orçamento comportamental dos três últimos meses que antecederam a emigração e aplicamos o teste de Wilcoxon a ambos. As diferenças foram significativas quando $p < 0.05$ e os testes estatísticos foram realizados no software R (R Version 2.15.1, The R Development Core Team, 2012).

4- Resultados

4.1- Contexto de dispersão dos micos-leões-dourados

Cento e sessenta micos-leões-dourados dispersaram entre os anos 1995 e 2001, sendo 16 indivíduos provenientes de cativeiro, 140 nascidos em vida livre e 4 de origem desconhecida. A maioria dos indivíduos (N=137) emigrou uma única vez durante os sete anos de amostragem, 22 indivíduos emigraram duas vezes e um indivíduo emigrou quatro vezes, totalizando 185 movimentações (Figura 2). Dentre estas, 110 foram consideradas bem-sucedidas, com 55 eventos de emigração ocasionando a formação de novos grupos e 55 imigrações em grupos estabelecidos. Por outro lado, 68 indivíduos foram declarados desaparecidos (27 machos, 27 fêmeas e 14 indivíduos com sexo desconhecido), seis indivíduos permaneceram como satélites nos fragmentos de origem e uma morte foi confirmada.

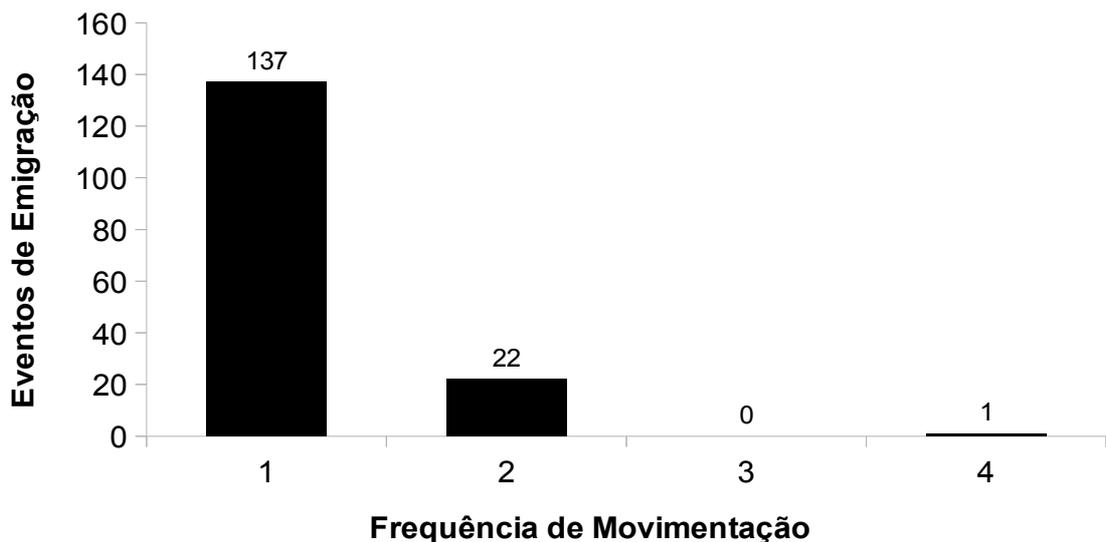


Figura 2: Total de eventos de emigração dos 160 micos-leões-dourados dispersores na bacia do rio São João, RJ, entre os anos 1995 a 2001.

Dos 160 dispersores, 62.5% emigraram de seu grupo natal (N= 100; machos: 57; fêmeas: 43). Os machos dispersaram com idade média de 28.98 meses (intervalo de variação: 12 – 70 meses) e as fêmeas em média com 30.18 meses (intervalo de variação: 13 – 69 meses). A idade de dispersão, no entanto, não foi substancialmente distinta entre os sexos ($W= 939.5$, $p= 0.81$). Nós ainda detectamos algumas dispersões por indivíduos jovens (intervalo de variação: 7 - 10 meses; N= 11), mas não as consideramos no cálculo da idade média de dispersão. Embora a maioria destes indivíduos (N=9) tenha sido vista posteriormente em outros grupos, consideramos estas movimentações excepcionais. A idade mínima de dispersão

anteriormente detectada na população selvagem de micos-leões-dourados foi de 12 meses para os machos e 16 meses para as fêmeas (Baker et al., 2002).

Os machos (N= 87) da população reintroduzida emigraram 1.48 vezes a mais do que as fêmeas (N= 59 e 14 indivíduos com sexo desconhecido). O sucesso de dispersão, aqui considerado como a imigração em grupos estabelecidos e/ou pela formação de novos grupos, foi significativamente maior para os machos ($X^2= 9.68$, $p= 0.01$). Dos 87 machos emigrantes, 85.05% obtiveram êxito na dispersão (74 machos), enquanto das 59 fêmeas emigrantes, 61.01% foram bem-sucedidas (36 fêmeas). A proporção sexual de imigração foi tendenciosa, com 56.76% dos machos e 33.33% das fêmeas entrando em grupos estabelecidos ($X^2= 4.42$, $p= 0.03$). Por outro lado, a proporção de fêmeas que participaram da formação de novos grupos foi significativamente superior à dos machos (machos: 43.24%; fêmeas: 66.67%; $X^2= 4.43$, $p= 0.03$).

4.1.1- Ocorrência de dispersão paralela

Do total de indivíduos dispersores com sexo e parentesco conhecido (N=146), 64 indivíduos emigraram/imigraram em companhia de um ou mais parceiros de seu grupo em períodos similares. Destes, 57 micos dispersaram em companhia de indivíduos com elevado grau de parentesco (pais e/ou irmãos). A Tabela 2 sumariza a frequência do padrão observado.

Tabela 2: Frequência do padrão de dispersão observada na população de micos reintroduzidos na bacia do rio São João - RJ. Em parênteses o número de dispersões bem-sucedidas.

Padrão de dispersão	Número de observações
Dispersão com membros do grupo	71*
Dispersão com indivíduos não aparentados	12 (10)
Dispersão com parentes	59 (42)

* 5 indivíduos dispersaram 2 vezes e 1 indivíduo dispersou 3 vezes em parceria.

A dispersão paralela pode ocorrer de duas formas. A primeira quando indivíduos aparentados emigram juntos e, a segunda, quando dispersores entram em grupos que contêm indivíduos aparentados (van Hooff, 2000). Neste trabalho nós consideramos como medida da dispersão paralela a emigração e/ou imigração de indivíduos aparentados em datas similares. Cinquenta e nove eventos foram

identificados como dispersão paralela. Dentre estes, 18 eventos ocasionaram a formação de novos grupos, 24 resultaram na imigração em grupos estabelecidos e 17 indivíduos foram declarados desaparecidos, ou seja, aproximadamente 71% dos eventos de dispersão paralela foram bem-sucedidos. As parcerias de dispersão foram compostas por duplas (doze duplas masculinas, sete femininas e sete duplas de machos e fêmeas), trios (um trio feminino) e unidades maiores (três machos e uma fêmea). A seguir o resultado destas parcerias:

Duplas masculinas (N= 24): dois desaparecimentos, onze imigrações em grupos estabelecidos (cinco duplas com mesmo grupo de destino) e onze formações de novos grupos (quatro duplas com mesmo grupo de destino). Dez casos de movimentação para fragmento próximo e doze casos de permanência no fragmento de origem.

Duplas femininas (N= 14): sete desaparecimentos e sete formações de novos grupos (três duplas no mesmo grupo de destino). Dois casos de movimentação para fragmentos próximos e cinco casos de permanência no fragmento de origem.

Duplas mistas (N= 14): três desaparecimentos (um macho e duas fêmeas), cinco imigrações em grupos estabelecidos (quatro machos e uma fêmea; uma dupla no mesmo grupo de destino) e seis formações de novos grupos (dois machos e quatro fêmeas; uma dupla no mesmo grupo de destino). Seis casos de movimentação para fragmento próximo e cinco casos de permanência no fragmento de origem.

Trios e unidades maiores (N= 7): cinco desaparecimentos (um macho e quatro fêmeas), duas imigrações em grupos estabelecidos (dois machos). Dois casos de movimentação para fragmento próximo.

De maneira geral, observamos que a dispersão paralela representou 38,18% (N= 42 eventos) das 110 dispersões consideradas bem-sucedidas e que ambos os sexos formaram parcerias de dispersão. No entanto, não existiu evidências a favor da dispersão paralela como um fator restrito que ocasione uma dispersão bem-sucedida para ambos os sexos. Dos 59 eventos de dispersões paralelas, 29 machos e 13 fêmeas foram bem-sucedidos enquanto dos 95 indivíduos que dispersaram sozinhos, 36 machos e 17 fêmeas imigraram em grupos estabelecidos ou formaram novos grupos. A proporção de indivíduos bem-sucedidos não foi distinta entre as dispersões paralelas e individuais (machos: $X^2= 1.46$, $p= 0.23$; fêmeas: $X^2= 0.18$, $p=$

0.67). Nestas análises nós desconsideramos as coalizões entre indivíduos não aparentados e com parentesco desconhecido (N= 15).

4.1.2- Peso corporal

Nossos resultados revelaram que 81% dos indivíduos com dados de peso (N= 36) emigraram de seus grupos com peso corporal de adultos, que é por volta de 550g (Baker et al., 1993). Ao considerarmos somente o peso corporal dos dispersores natais (N= 20), observamos que 70% dos indivíduos dispersaram com peso de adultos. De maneira geral, os machos dispersores (N= 24) foram significativamente mais pesados do que as fêmeas dispersoras (N= 12; $W= 83$, $p= 0.04$) e, igualmente este padrão foi observado entre machos (N= 12) e fêmeas (N= 8) que emigraram de seu grupo natal ($W= 77$, $p= 0.03$; Figura 3).

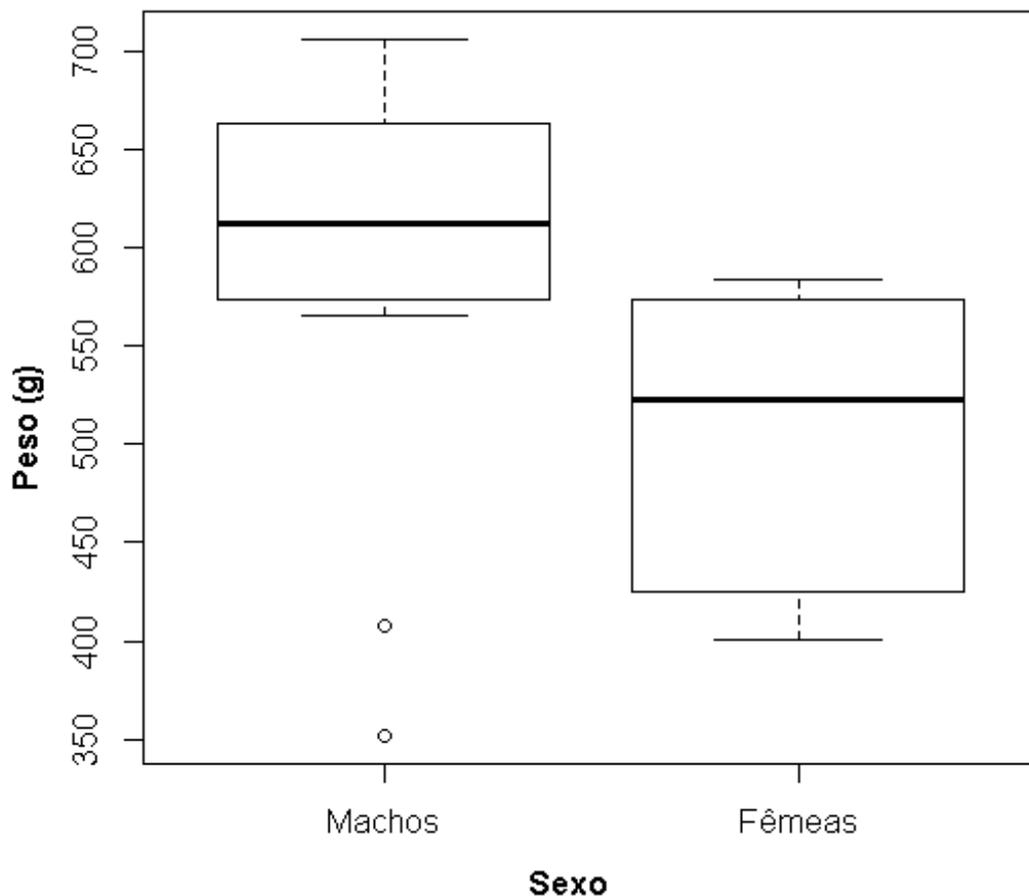


Figura 3: Diagrama *boxplot* para o peso corporal (g) de 12 machos e 8 fêmeas antes do evento de emigração natal. Os machos dispersores foram significativamente mais pesados do que as fêmeas ($W= 77$, $p= 0.03$). A linha que divide o *boxplot* nos quartis inferiores e superiores representa a mediana.

4.2- Agressividade dirigida

Nos três meses que antecederam o evento estimado de emigração (período pré-dispersão), não houve nenhum evento de briga entre as fêmeas dispersoras (N=9) e os integrantes não-dispersores e remanescentes de seus grupos. Dos 14 machos dispersores, no entanto, detectamos uma única briga no período pré-dispersão. O indivíduo ST13, uma fêmea adulta não-reprodutora, iniciou a briga com o indivíduo ST24, um macho sub-adulto. Aproximadamente três meses depois, os dois indivíduos saíram do grupo. ST13 imigrou sozinho em um grupo vizinho e, o indivíduo ST24, junto com outros quatro micos, formaram um novo grupo no fragmento natal, um caso identificado como fissão grupal.

O comportamento agonístico também foi raro para os indivíduos não-dispersores. Um único evento de briga foi detectado. A fêmea reprodutora MA9 brigou com o macho adulto não-reprodutor TR6. MA9 e TR6 (indivíduos não-aparentados) teriam imigrado juntos no grupo, mas somente MA9 teria alcançado o posto de indivíduo reprodutor.

4.2.1- Mudança dos casais reprodutores

Nossos resultados indicam que a alteração dos casais reprodutores não é suficiente para incitar a emigração. Dos 100 indivíduos que emigraram de seu grupo natal, 76% dispersaram durante períodos sem a mudança dos indivíduos alfa. Esta proporção foi significativamente superior à dos emigrantes em tal contexto ($X^2=52.02$, $p<0.001$). Além disso, observamos que uma proporção similar de machos (0.5) e fêmeas (0.5) saíram de seus grupos durante a mudança dos indivíduos dominantes (machos e fêmeas: 12 de 24 dispersões), enquanto os machos dispersaram mais do que as fêmeas durante períodos sem troca do casal reprodutor (machos: 60.53%; fêmeas: 39.47%; $X^2=5.92$, $p=0.01$).

4.3- Atração por vagas reprodutivas externas

A emigração natal dos micos-leões-dourados se estende por todos os meses do ano com dois picos de emigração, nos meses maio e dezembro (Figura 4). O mês de dezembro concentra a maior quantidade de emigrantes, com 29 indivíduos saindo de seus grupos neste mês. Observamos que os machos e as fêmeas emigraram em proporções similares durante a estação seca (machos: 29 de 57

emigrantes; fêmeas: 16 de 43 emigrantes; $X^2= 1.34$, $p= 0.25$) e estação chuvosa (machos: 28 de 57 emigrantes; fêmeas: 27 de 43 emigrantes; $X^2= 1.34$, $p= 0.25$). Mas, considerando somente as emigrações femininas, as fêmeas emigraram mais durante o período de maior pluviosidade. Sessenta e três por cento das 43 emigrações femininas ocorreram na estação chuvosa ($X^2= 4.65$, $p= 0.03$). No geral, a proporção de emigrações não foi significativamente distinta entre as duas estações ($X^2= 1.62$; $p= 0.20$).

Nós observamos que a maioria dos indivíduos emigrou durante os períodos de acasalamento (62 de 100 emigrações ocorrendo em abril, maio, junho, outubro, novembro e dezembro; $X^2= 10.58$, $p= 0.001$) e que uma proporção similar de machos e fêmeas emigraram nestas fases (machos: 33 de 57 dispersores; fêmeas: 29 de 43 dispersoras; $X^2= 0.59$, $p= 0.44$). O período de cópula dos micos-leões-dourados ocorre predominantemente entre os meses abril e junho, com o maior número de concepções ocorrendo neste período (French et al., 2008). Um novo período reprodutivo se inicia em outubro, logo após o nascimento da primeira prole (Dietz et al., 1994).

A proporção de machos e fêmeas que emigrou após alcançar a maturidade sexual foi similar entre os sexos (machos: 34 de 57 emigrações; fêmeas: 32 de 43 emigrações; $X^2= 1.77$, $p= 0.18$). De maneira geral, a maioria dos indivíduos emigrou de seu grupo natal aptos a se reproduzir (66 indivíduos de 100 dispersores natais; $X^2= 8.91$, $p= 0.01$). De acordo com French et al., 2008, as fêmeas alcançam a puberdade em torno dos 18 meses enquanto os machos, por volta dos dois anos de idade.

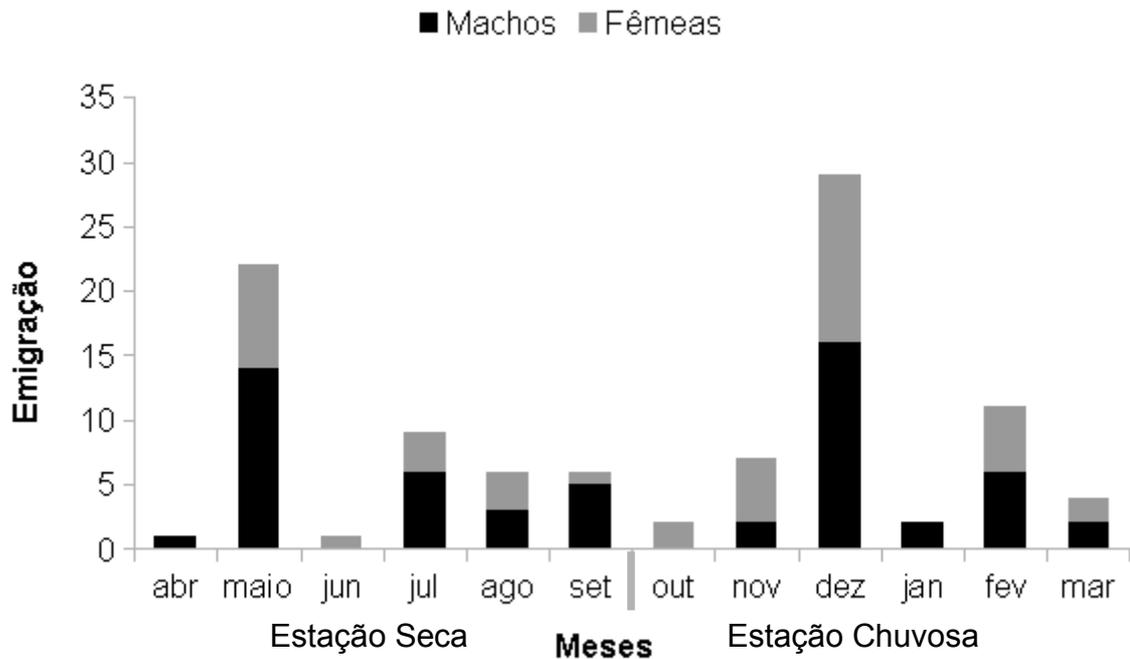


Figura 4: Distribuição mensal dos 100 eventos de emigração natal da população de micoleões-dourados reintroduzidos e seus descendentes nascidos em vida livre durante os anos 1995 a 2001.

4.4- Desintegração social

4.4.1- Orçamento comportamental de machos e fêmeas dispersoras

O tempo gasto em atividades sociais por machos e fêmeas dispersoras foi significativamente maior no período pré-dispersão do que no período peri-dispersão (machos: $W= 0$, $p= 0.01$; fêmeas: $W= 2$, $p= 0.05$). No entanto, as atividades de forrageio (machos: $W= 34$, $p= 0.97$; fêmeas: $W= 16$, $p= 0.84$), alimentação (machos: $W= 18$, $p= 0.58$; fêmeas: $W= 19$, $p= 0.94$) e proximidade ao vizinho mais próximo superior à 6m ($W= 26$, $p= 0.92$, fêmeas: $W= 18$, $p= 0.26$) não foram significativamente distintas entre os períodos peri e pré-dispersão para cada sexo (Figuras 5 e 6).

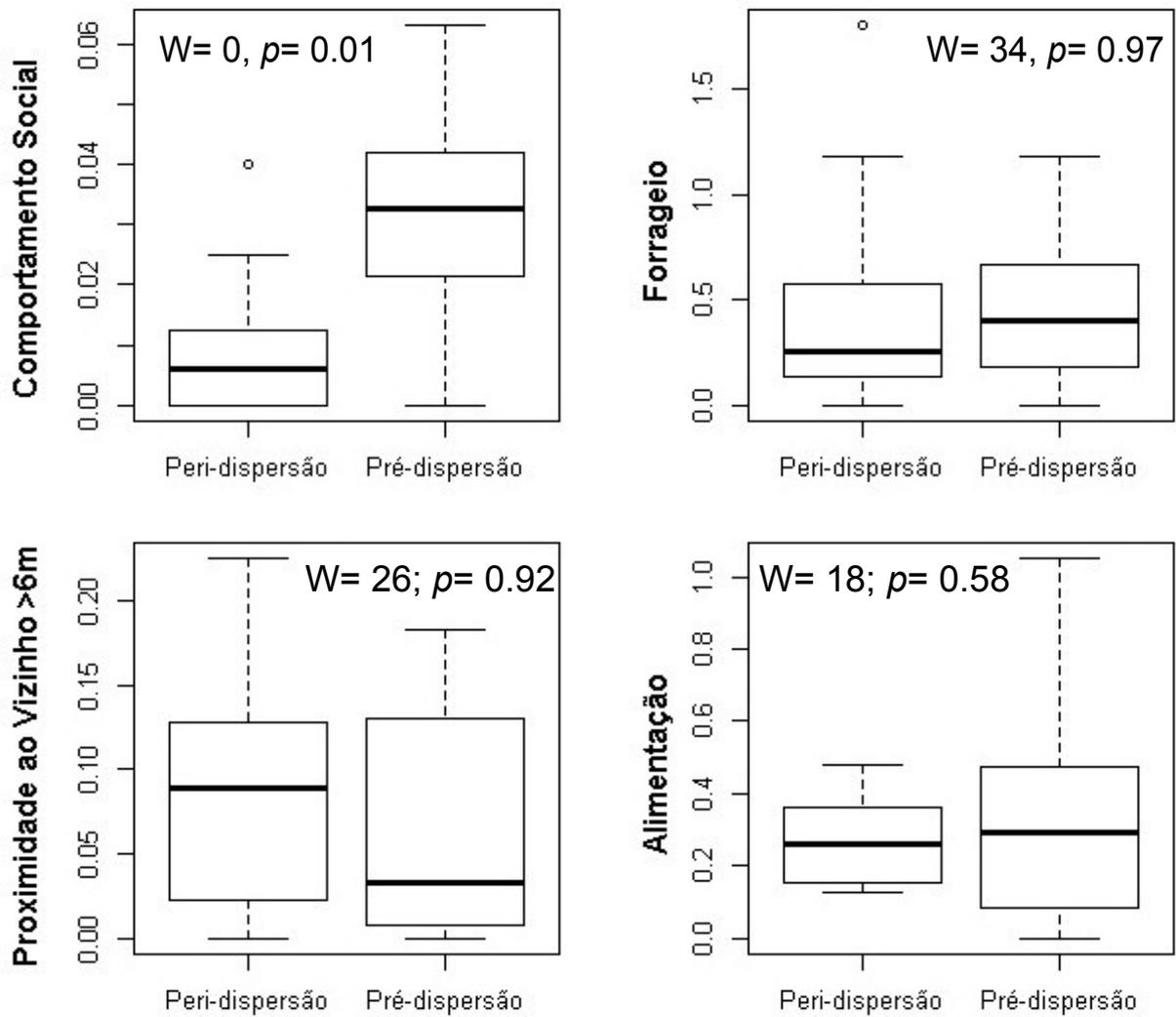


Figura 5: Orçamento comportamental dos 14 machos dispersores entre os períodos peri e pré-dispersão. As atividades sociais foram significativamente maiores no período pré-dispersão ($W = 0, p = 0.01$).

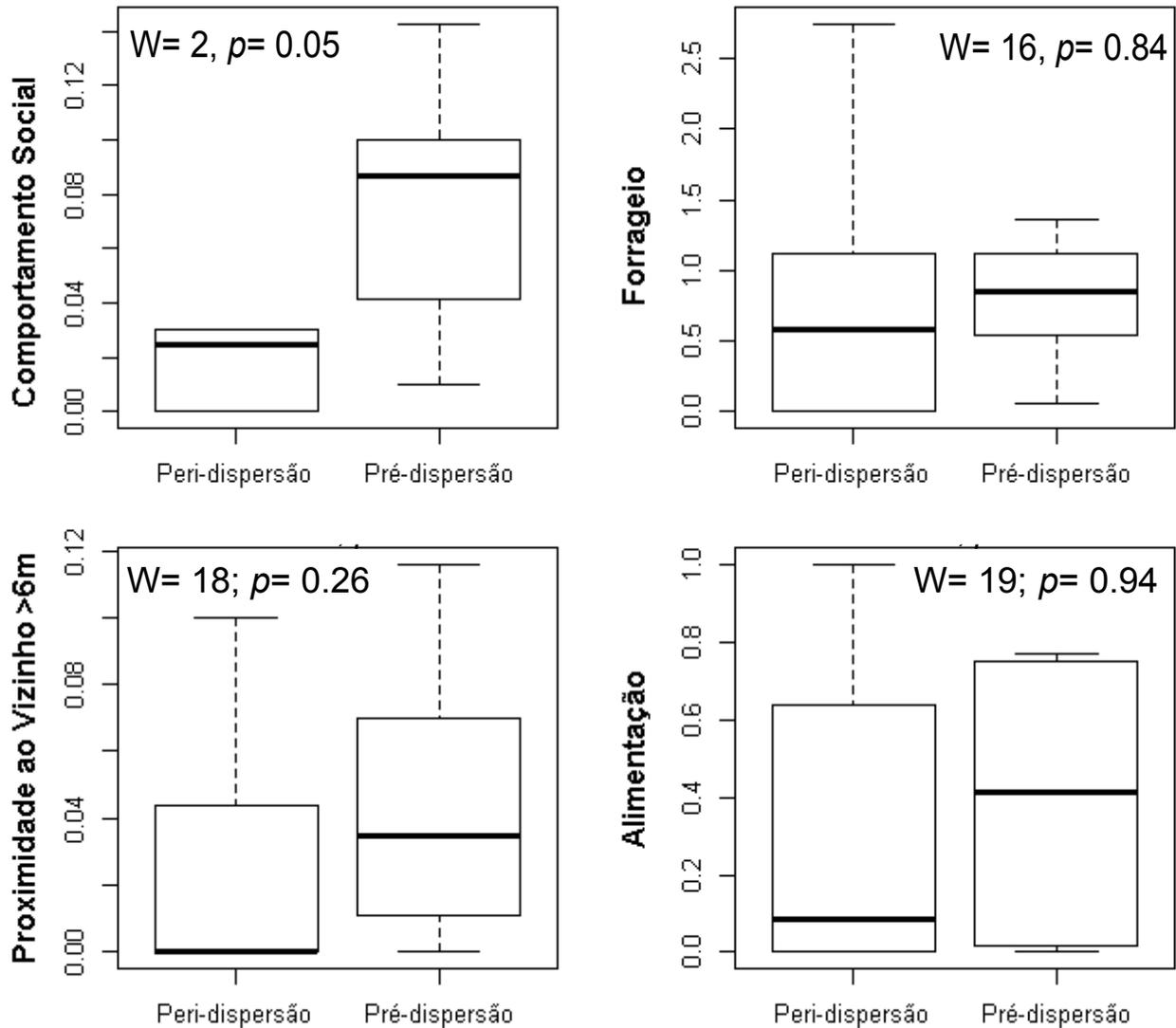


Figura 6: Orçamento comportamental de 9 fêmeas dispersoras entre os períodos peri e pré-dispersão. Assim como os machos dispersores, as fêmeas apresentaram taxas maiores de atividades sociais no período pré-dispersão ($W=2, p=0.05$).

Quando comparamos o orçamento comportamental de machos e fêmeas dispersoras, observamos que estas gastaram significativamente mais tempo em atividades sociais ($W=18, p=0.03$) do que os machos nos últimos três meses antes da emigração (Figura 7). Especificamente, as fêmeas participaram do comportamento de catação ($W=89, p=0.01$) e foram catadas ($W=24, p=0.05$) mais frequentemente do que os machos. Porém, ambos os sexos foram responsáveis por iniciar uma proporção similar de catação ($W=32.5, p=0.24$). Se levarmos em consideração a proporção de catação recebida pela iniciada, observamos que as fêmeas reprodutoras possuem uma participação positiva nesta interação social ($W=20, p=0.02$; Figura 8).

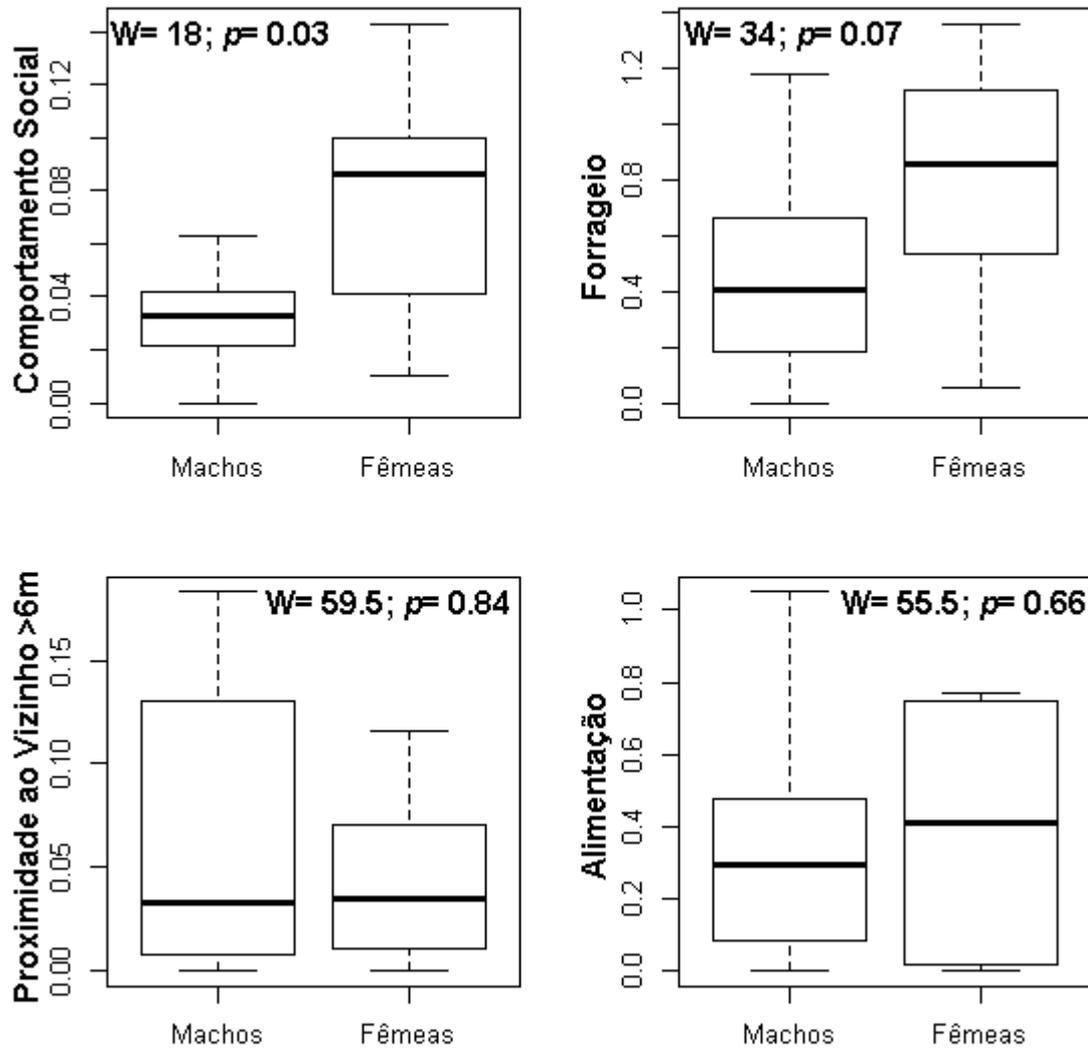


Figura 7: Orçamento comportamental de machos e fêmeas dispersoras no período pré-dispersão. As fêmeas participaram significativamente mais em atividades sociais do que os machos dispersores ($W=18; p=0.03$).

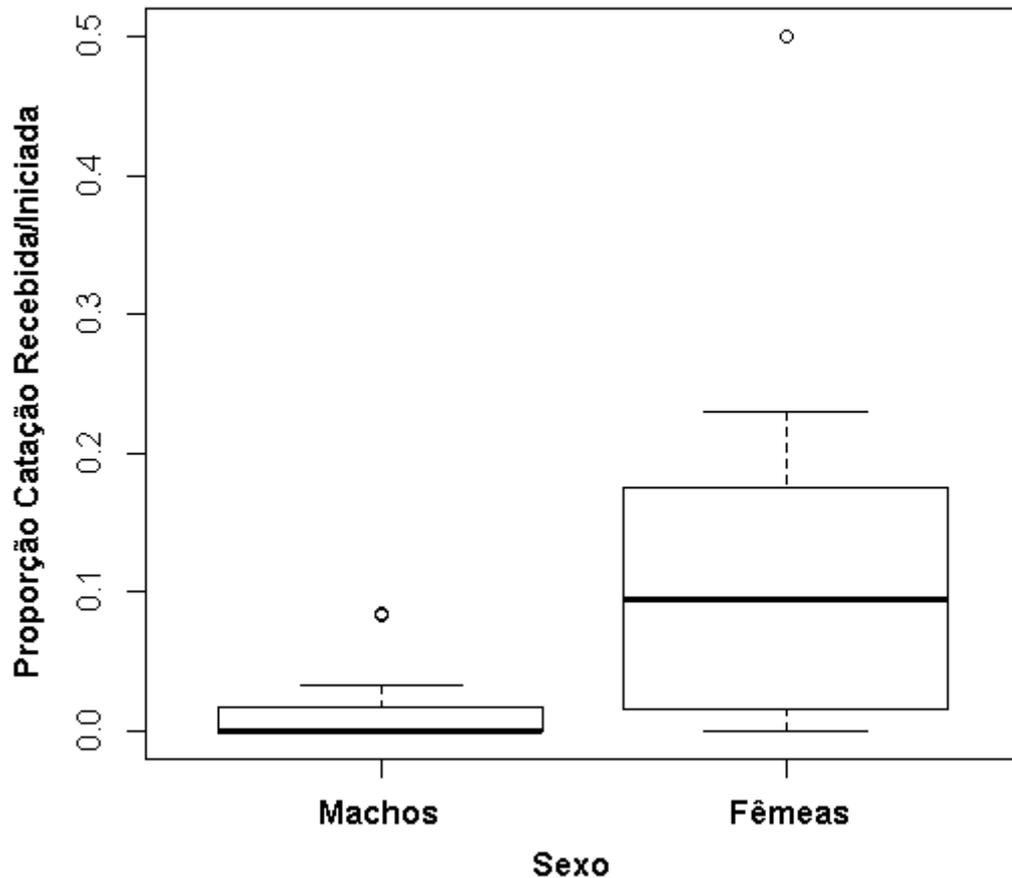


Figura 8: Proporção da catação recebida e iniciada de machos e fêmeas dispersoras de mico-leão-dourado no período pré-dispersão.

4.4.2- Orçamento comportamental de dispersores e não-dispersores

Ao compararmos o orçamento comportamental dos micos dispersores e não-dispersores, observamos que os machos dispersores participaram significativamente menos em atividades sociais do que os indivíduos residentes de seu grupo natal ($W= 37.5, p= 0.05$; Figura 9). Por outro lado, este padrão não foi observado para as fêmeas dispersoras. O orçamento comportamental das fêmeas não diferiu significativamente do comportamento dos indivíduos não-dispersores (Figura 10).

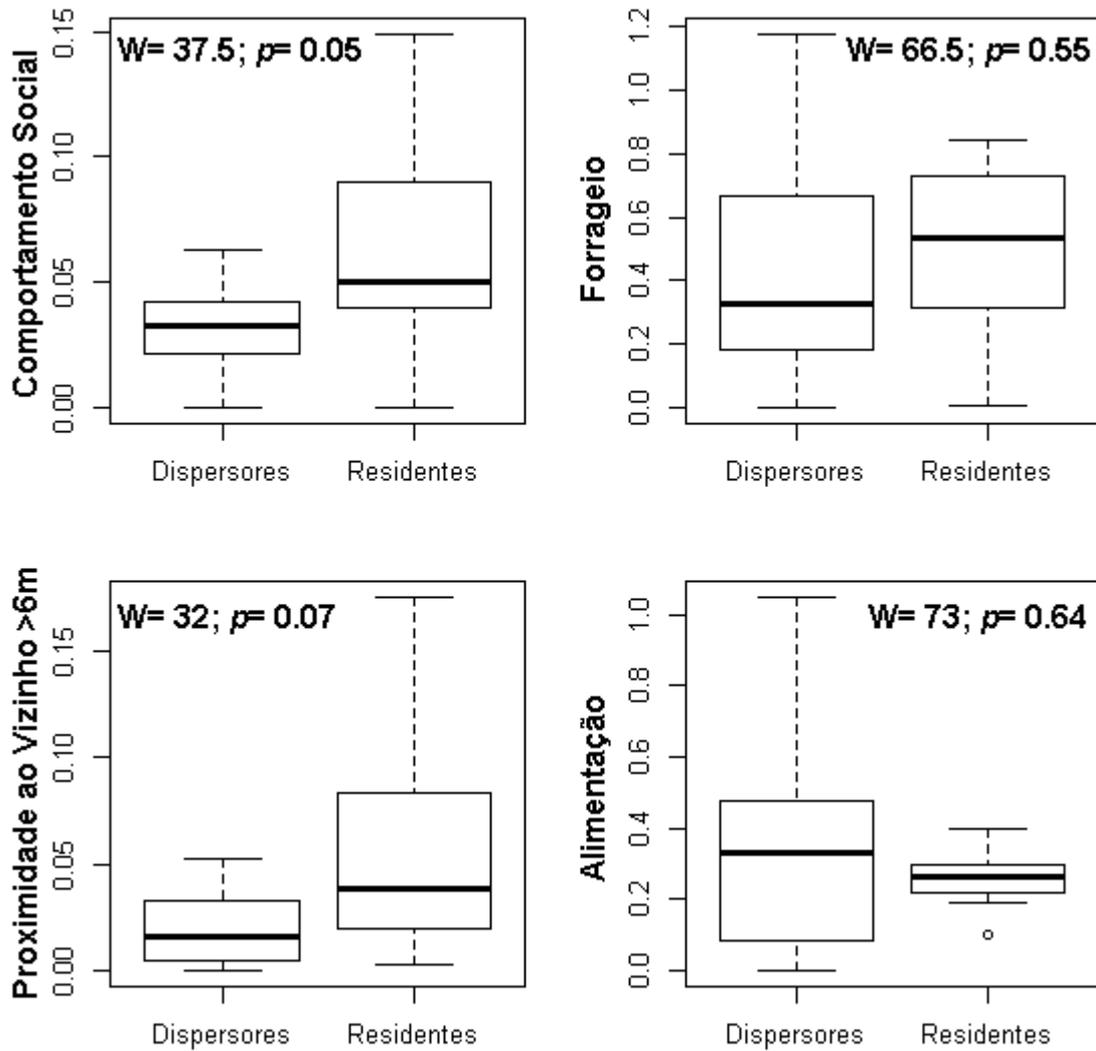


Figura 9: Orçamento comportamental dos machos dispersores e dos indivíduos residentes no período pré-dispersão. Os machos dispersores participaram menos em atividades sociais do que os indivíduos residentes do grupo natal ($W = 37.5; p = 0.05$).

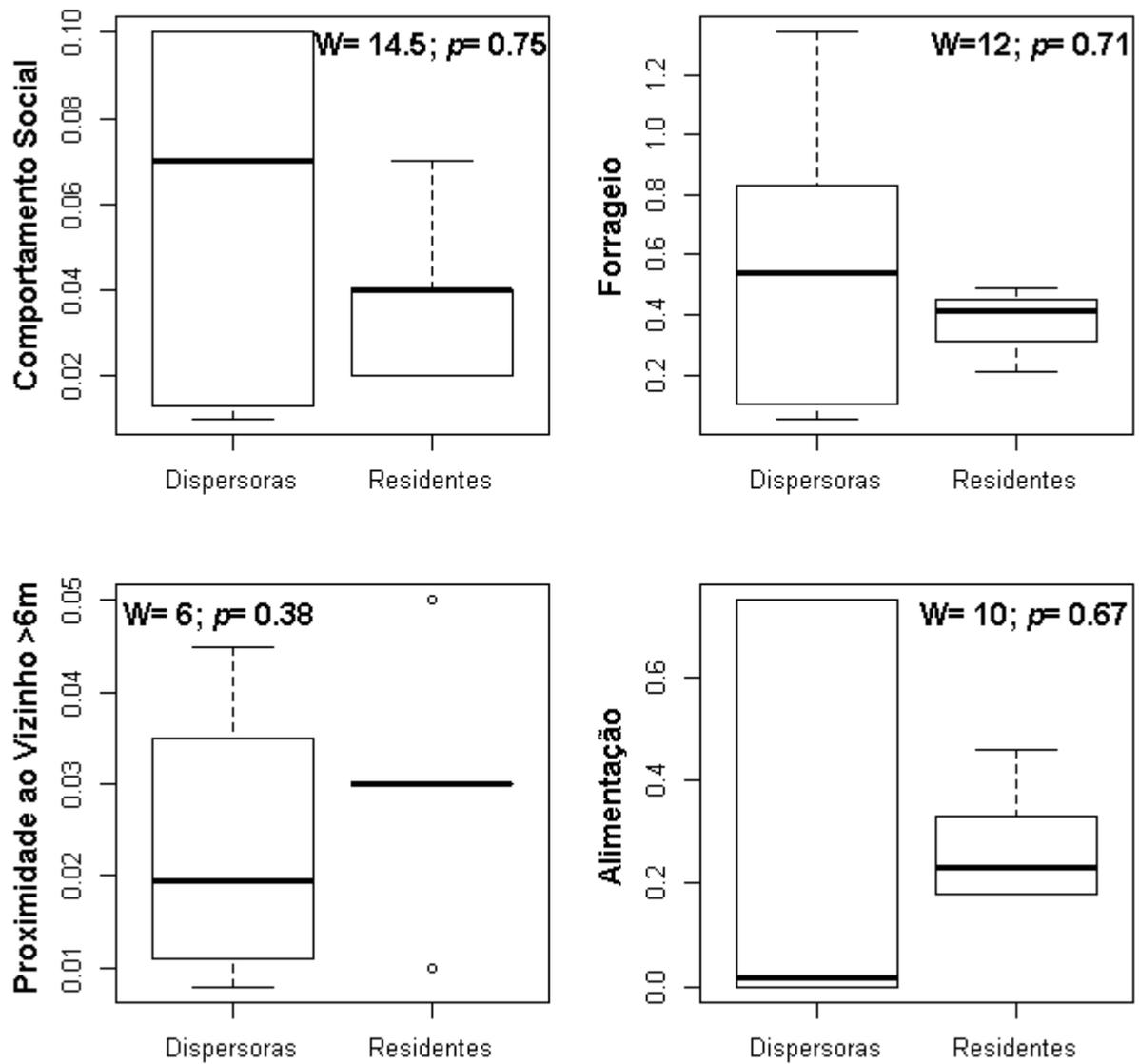


Figura 10: Orçamento comportamental das fêmeas dispersoras e dos indivíduos residentes no período pré-dispersão. Não houveram diferenças significativas entre o orçamento comportamental de micos dispersores e não-dispersores.

5- Discussão

Neste trabalho nós apresentamos as circunstâncias que envolvem a dispersão dos micos-leões-dourados e inferimos sobre as causas imediatas da emigração natal. Examinamos três hipóteses extraídas da literatura (agressividade dirigida, atração coespecífica e desintegração social) e propusemos uma hipótese complementar, a de dispersão voluntária. Estas hipóteses têm sido usualmente testadas em primatas com sistema de acasalamento poligâmico e viés de dispersão, ou seja, quando um dos sexos, predominantemente, dispersa (Pusey & Packer, 1987; Jack & Fedigan, 2004; Ekernas & Cords, 2007).

A dispersão de *Leontopithecus rosalia* se parece em muitos aspectos com o processo de dispersão dos primatas poligâmicos. A dispersão dos micos-leões-dourados parece ser facultativa para as fêmeas e obrigatória para os machos, padrão evidenciado pela intensidade de emigração e imigração de ambos os sexos (corrente estudo). As hipóteses de causas proximais testadas em muitas espécies poligâmicas podem ser aplicadas às espécies monogâmicas e demonstram que apesar de distintos sistemas sociais, processos similares influenciam a emigração natal das espécies.

Sugerimos que esta similaridade ocorra devido à proporção diferenciada de imigração e em consequência das distintas oportunidades de reprodução de machos e fêmeas dos micos-leões-dourados. Apesar de ambos os sexos dispersarem (corrente estudo; Baker & Dietz, 1996; Coelho, 2009), existe uma tendência significativa dos machos emigrarem e imigrarem mais do que as fêmeas. Isto tem sido explicado na literatura por duas principais razões: padrão de herança feminina e criação de vagas reprodutivas externas (Baker et al., 2002).

Para as fêmeas, parece ser vantajoso aguardar uma vaga reprodutiva em seu grupo natal, processo conhecido como herança feminina (Baker et al., 2002). Na maioria das vezes após a morte da fêmea reprodutora, o macho reprodutor (pai da fêmea residente) emigrou do grupo concedendo espaço para a imigração de novos machos. A filha, portanto, "herdava" a posição de reprodutora de sua mãe. Alternativamente, a fêmea pode aguardar a entrada de um novo macho reprodutor e se reproduzir como segunda fêmea, levando ao caso de poliginia. Uma situação documentada para a população de Rio Vermelho (Coelho, 2009). Por outro lado, os machos órfãos não herdavam a posição após a morte de seu pai (Baker et al., 2002). Para os machos, acredita-se que o sucesso da dispersão seja decorrente da

expulsão dos residentes de grupos sociais externos. Machos seriam capazes de entrar em grupos com um indivíduo reprodutor do mesmo sexo e criar oportunidades de imigração, enquanto as fêmeas não. A maioria das imigrações femininas detectadas foi em grupo com vagas reprodutivas, ou seja, quando a fêmea reprodutora anterior houvesse morrido (Baker et al., 2002). Consequentemente, estas diferenças afetam o comportamento de dispersão dos micos-leões-dourados.

5.1- Comparando as populações de micos selvagens e reintroduzidos

A maior população de micos-leões-dourados selvagens está localizada na Reserva Biológica de Poço das Antas, no município de Silva Jardim, RJ (Ruiz-Miranda et al., 2008). Os estudos sobre a ecologia e comportamento de *L. rosalia* nesta localidade começaram na década de 80, seguindo com o monitoramento regular de alguns dos grupos que ali habitavam (Baker et al., 2002). Um extenso estudo sobre a dinâmica de emigração e imigração dos grupos de micos-leões-dourados selvagens nos forneceu as primeiras informações teóricas sobre o assunto (Baker, 1991; Baker & Dietz, 1996; Baker et al., 2002).

Muitas das observações da população reintroduzida de micos são consistentes com as conclusões obtidas sobre a dinâmica de grupos dos micos selvagens. Em ambas as populações, os machos imigraram mais do que as fêmeas, a maioria das emigrações ocorreu a partir de grupos natais e, ambos os sexos formaram coalizões para dispersar (corrente estudo; Baker & Dietz, 1996; Baker et al., 2002). Notamos que a idade de dispersão natal não foi significativamente distinta entre os sexos para ambas as populações, mas, machos e fêmeas da população reintroduzida dispersaram mais tarde do que os dispersores selvagens. Em Poço das Antas, os machos dispersaram, em média, com 27.5 meses e as fêmeas com 24.1 meses (Baker et al., 2002). Nos fragmentos onde habitam micos reintroduzidos e seus descendentes, os machos dispersaram em torno dos 29 meses e as fêmeas por volta dos 30 meses de idade (corrente estudo). Essa diferença pode ser resultado de que micos provenientes de cativeiro aguardem mais tempo para dispersar devido às restrições de locomoção e navegação em vida livre (Castro et al., 1998; Stafford et al., 1996; Stoinski & Beck, 2004).

Uma vez considerado que micos selvagens e reintroduzidos (e seus descendentes nascidos na natureza) possuam padrões similares de dispersão, podemos então generalizar as causas proximais e distais que influenciariam a

dispersão natal dos micos-leões-dourados. Antes de nos aprofundarmos neste assunto, trataremos de aspectos específicos da dispersão animal.

5.2- Dispersão paralela

A dispersão paralela pode ser interpretada como uma forma de mitigar os riscos da dispersão (exs.: proteção à predadores e busca otimizada de recursos; Pusey & Packer, 1987) e como um benefício para a imigração de indivíduos juvenis em grupos externos, aumentando-lhes a chance de conquistar uma vaga em grupo estabelecido. Os indivíduos que dispersam juntos mantêm as relações familiares e podem aumentar os benefícios da aptidão indireta. Muitos primatas imaturos sexualmente possuem elevado ganho de aptidão quando dispersam com o parente dominante (Handley & Perrin, 2007). Em grupos de macaco-prego (*Cebus capucinus*, Linnaeus, 1758), por exemplo, as coalizões masculinas são, em sua maioria, na presença do irmão mais velho e conferem proteção adicional e ganho indireto de aptidão ao parceiro dispersor (Jack & Fedigan, 2004). Diversos fatores podem facilitar a formação de parcerias masculinas nos primatas: formação de coalizões, sistema social, grau de parentesco, viés de dispersão e sazonalidade reprodutiva. No entanto, a dispersão paralela pode representar uma parte de todas as dispersões, o que limitaria o entendimento dos fatores relacionados a ela (Schoof et al., 2009).

Observamos que aproximadamente um terço dos micos-leões-dourados dispersaram com parceiros com elevado grau de parentesco (pais e/ou irmãos). As parcerias mais representativas foram as duplas masculinas culminando em 22 dispersões bem-sucedidas. Fêmeas também dispersaram juntas, mas metade destas desapareceram e a outra parte participou da formação de novos grupos. A dispersão com irmãos do sexo masculino traz vantagem ao parceiro dispersor já que os machos são capazes de criar vagas reprodutivas ao expulsar agressivamente o macho reprodutor residente (Baker et al., 2002). Acompanhar os machos mais velhos pode ser uma chance de entrar em um grupo estabelecido. Neste estudo, observamos que aproximadamente 71% dos casos de dispersão paralela foram bem-sucedidos, ou seja culminaram na imigração em grupo estabelecido ou na formação de um novo grupo, que envolve a conquista e estabelecimento de novo território. Apesar da dispersão paralela não ter sido observada como fator restrito

que ocasione uma dispersão bem-sucedida, é evidente que as parcerias de dispersão tragam benefícios aos dispersores.

5.3- Peso corporal

A obtenção de um peso corporal adequado está relacionada à preparação e capacidade do indivíduo em transpor as dificuldades da dispersão (Bonte et al., 2012). A maioria dos micos-leões-dourados emigrou após alcançar o peso corporal adulto, que é em torno de 550g, mas, não podemos especular que este seja o peso limiar para a dispersão natal nesta espécie. A idade e peso corporal são duas características relacionadas (Dietz et al., 1994). Para eliminar o efeito de uma e entender as causas diretas da outra, seria necessário a aplicação de análises refinadas, que não foram executadas neste trabalho.

5.4- Causas proximais da emigração

5.4.1- Agressividade dirigida

Quando a agressividade dirigida causa a emigração natal, espera-se que os dispersores recebam mais comportamentos agonísticos do que os residentes de seu grupo natal e que estas agressões sejam iniciadas por um indivíduo adulto do mesmo sexo. Além disso, as emigrações ocorreriam durante o período de mudança do casal reprodutor, um período notoriamente instável para o grupo social (Kleiman, 1983) quando os machos podem emigrar com seu pai, as fêmeas herdaram a posição de reprodutora de sua mãe ou disputam por esta posição (Baker et al., 2002).

Nossos resultados sugerem que a briga é um evento raro na população reintroduzida de micos. Sabemos que os nossos dados não abrangem todo o conjunto de comportamentos agonísticos (ameaças, distanciamento com a aproximação de coespecíficos, emissão de vocalizações submissas), mas acreditamos que se as emigrações ocorressem após longos períodos de agressividade, as brigas teriam sido detectadas.

Os poucos eventos de dispersão testemunhados por Baker (1991) sugerem que alguns micos selvagens seriam expulsos de seus grupos natais. Posterior à emigração, alguns indivíduos reapareceram próximos ao grupo mas eram intimidados por indivíduos residentes do mesmo sexo e impedidos de retornar ao

grupo natal (Baker, 1991). De maneira geral, as brigas entre machos adultos foram identificadas como comportamento raro e breve, usualmente envolvendo uma investida pelo agressor e uma recuada pelo indivíduo-alvo (Baker, 1991; Baker et al., 1993). Nós não desconsideramos que a emigração natal possa ser desencadeada por um pico de agressividade recebida, mas é improvável que seja em consequência do aumento da agressividade ao longo dos meses que precedem a emigração.

Estudos em cativeiro com mico-leão-dourado ressaltam que os picos de agressividade são difíceis de serem previstos e resume os principais contextos com elevada taxa de agonismo, entre eles durante mudanças no status reprodutor das fêmeas. Os comportamentos agonísticos parecem ser raros após o estabelecimento do grupo, ou seja, após a determinação dos indivíduos reprodutores (Kleiman, 1983; Kleiman et al., 1988). Por outro lado, a instabilidade no grupo poderia ser detectada pelo aumento da exibição de postura arqueada e não por comportamentos evidentes de submissão (Kleiman et al., 1988).

5.4.2- Atração por vagas reprodutivas externas

A atração por vagas reprodutivas externas causa a emigração de machos e fêmeas de micos-leões-dourados. Embora a poligamia já tenha sido observada nos micos-leões (Baker et al., 2002; Coelho, 2009), os indivíduos subordinados do grupo possuem duas principais opções reprodutivas: 1- ajudar no cuidado da prole enquanto aguardam uma vaga reprodutiva ou 2- dispersar. A disparidade na oportunidade de acasalamento no grupo natal pode incitar a procura por novas vagas reprodutivas e tem sido comumente relatada como causa proximal da emigração em primatas (ex.: macaco-japonês (*Macaca fuscata*, Blyth, 1875): Matsumura, 1993; macaco-prego: Jack & Fedigan, 2004; macaco-pata (*Erythrocebus patas*, Schreber, 1775): Rogers & Chism, 2009).

Quando a dispersão é motivada pela atração por indivíduos extragrupais, espera-se que o momento de emigração natal coincida com o período de acasalamento (Pusey & Packer, 1987; Jack & Fedigan, 2004). Dentre os calitriquídeos, os micos-leões-dourados apresentam o mais notável padrão sazonal de reprodução, em diferentes condições ambientais na natureza (Dietz et al., 1994) ou em cativeiro (Kleiman & Mack, 1977; French et al., 1996). A variação reprodutiva sazonal é explicada por fatores comportamentais e pelas variações na função reprodutiva dos machos (French et al., 2008). Os micos possuem dois períodos com

pico de acasalamento. O primeiro ocorre na estação seca, entre os meses abril e junho, e é o período com o maior número de concepções (Dietz et al., 1994; French et al., 2008). Os filhotes nascem durante a estação chuvosa, onde a abundância de alimentos nos trópicos é maior. O segundo pico de acasalamento ocorre após o nascimento da primeira prole, em outubro (Dietz et al., 1994; French et al., 1996).

Nossos dados sugerem que a atração por vagas reprodutivas externas é um fator que motiva a emigração de ambos os sexos. Os micos-leões-dourados dispersaram durante todos os meses do ano, mas as emigrações foram mais prováveis de ocorrer durante o período de acasalamento. Dentre as emigrações que ocorreram no período seco e chuvoso, as fêmeas emigraram mais no período chuvoso, que englobou o segundo pico de acasalamento. Dispersar durante períodos com abundância de alimentos pode diminuir o risco da inanição e proporcionar o estabelecimento de um novo território já que o acesso facilitado aos recursos alimentares favoreceria o reabastecimento da energia gasta para demarcar a nova área de uso.

A emigração na estação chuvosa é uma estratégia que pode estar relacionada ao sucesso de dispersão dos micos-leões-dourados. Os estudos com micos selvagens revelaram que dentre 30 dias após a emigração, mais da metade dos machos já teriam imigrado, enquanto uma baixa proporção de fêmeas tiveram o mesmo destino (Baker et al., 1993; Baker et al., 2002). Isto indica que os micos-leões, especialmente as fêmeas, passam um longo período expostos aos riscos da dispersão (ex. exposição à predadores e inanição) e dispersar durante a estação chuvosa pode diminuir um desses riscos, a inanição, e facilitar o estabelecimento de novos territórios.

Nossa segunda predição referia-se à idade da emigração natal. Supomos que se os micos-leões-dourados fossem atraídos por vagas reprodutivas externas, então a emigração ocorreria após os indivíduos alcançarem a maturidade sexual, que é por volta dos 18 meses para as fêmeas e após os 24 meses para os machos (French et al., 2008). Esta predição foi igualmente confirmada. Nossos dados revelam que a maioria dos indivíduos dispersaram após alcançar a puberdade.

5.4.3- Desintegração social

Nossos dados sugerem que a emigração natal dos machos seja em consequência do enfraquecimento dos laços sociais entre o dispensor e os

indivíduos de seu grupo natal. Apesar dos machos participarem mais em atividades sociais no período pré-dispersão, eles participaram menos em atividades sociais do que os membros residentes de seus grupos. Além disso, os machos dispersores possuíam vínculos sociais mais fracos do que as fêmeas dispersoras e assim, talvez eles tenham menos motivos para ficar no grupo. Nossos dados demonstram que os machos gastam menos tempo em atividades sociais e catando do que as fêmeas. Estas diferenças sexuais permanecem quando a taxa de catação recebida foi calculada.

A catação é a forma mais importante de atividade social entre os membros familiares (Kleiman et al., 1988) e têm sido utilizada como principal medida quantitativa da força de interação social entre os membros do grupo (Silk et al., 2006). A diminuição na participação em atividades sociais pode indicar o desprendimento do indivíduo ao seu grupo natal, em consequência do desinteresse do próprio indivíduo ou dos companheiros de seus grupos. Inicialmente, não podemos afirmar se os machos estão desinteressados ou se os residentes o ignoram.

Nós ainda predizemos que machos e fêmeas dispersoras forrageariam ou se alimentariam mais do que seus coespecíficos residentes durante o período pré-dispersão. Ambas as hipóteses de atração por vagas reprodutivas externas e de desintegração social possuem esta predição como facultativa. Sugerimos inicialmente que o aumento das atividades de forrageio e alimentação estaria relacionado à preparação do indivíduo para dispersar. Mas, não observamos um aumento significativo do forrageio ou alimentação de machos e fêmeas dispersoras durante os meses que antecederam a emigração, o que indicaria que a dispersão dos micos-leões-dourados não está relacionada às oportunidades de forrageio e alimentação no grupo natal.

5.5- Dispersão Voluntária

A emigração das fêmeas de mico-leão-dourado não é marcada por nenhuma diferença significativa nas categorias comportamentais analisadas. Aparentemente, as fêmeas simplesmente saem de seus grupos. Alguns estudos buscaram entender as causas da dispersão voluntária em mamíferos. Fatores como densidade e atratividade sexual foram testadas para diversas espécies (Wolff, 1994). Neste

trabalho observamos que as fêmeas mantêm sua coesão social com os integrantes de seu grupo natal e são atraídas por vagas reprodutivas externas.

Mickelberg (2011) testou outros fatores relacionados à movimentação (considerada como dispersões bem-sucedidas) dos micos-leões-dourados, e demonstrou que o tamanho do fragmento e a densidade populacional não estão relacionados à movimentação dos micos-leões. Estes resultados indicam que os micos evitariam a imigração em áreas desconhecidas e que a densidade populacional pode não ser o fator que em primeira instância afete a emigração dos micos reintroduzidos e seus descendentes (Mickelberg, 2011), embora as oportunidades reprodutivas dos micos-leões estejam inversamente relacionadas à densidade populacional (Baker & Dietz, 1996). No geral, a emigração dos micos-leões pode estar sendo dificultada pelas restrições causadas pela fragmentação. Coelho (2009) demonstrou que o grau de isolamento influencia a dispersão dos micos-leões-dourados. Na fazenda Rio Vermelho, um remanescente florestal grande e isolado, os micos tenderam a permanecer no local, enquanto nos pequenos fragmentos eles saíram (Coelho, 2009). Sugerimos que a interação entre o isolamento do fragmento e a percepção de oportunidades para reprodução podem influenciar o padrão de dispersão dos micos-leões-dourados.

5.6- Interpretação geral

Os processos que direcionam a dispersão de machos e fêmeas de *L. rosalia* parecem ser parcialmente distintos. Observamos que o nível de atividades sociais das fêmeas dispersoras não diferiu significativamente dos indivíduos residentes de seu grupo natal mas, foi superior no período pré-dispersão, o que indicaria a manutenção de um relacionamento social. Por outro lado, os machos dispersores participaram significativamente menos em atividades sociais do que as fêmeas dispersoras e do que os integrantes residentes de seu grupo natal. Nossos resultados demonstram que os machos perderiam aos poucos seus laços de integração social e as fêmeas sairiam voluntariamente do grupo. A dispersão de ambos os sexos, no entanto, também é motivada pela atração por vagas reprodutivas externas. Ambos os sexos emigraram mais durante o período de acasalamento e após alcançar sua maturidade sexual.

Nós sugerimos que o enfraquecimento dos laços sociais possua um efeito acumulativo mas não suficiente para estimular a emigração dos micos de uma

unidade familiar. A emigração ocorreria quando um limiar fosse alcançado e este, poderia ser representado por uma briga e consequente expulsão do indivíduo do grupo. Um evento agressivo pontual, que pode não ter sido detectado na amostragem comportamental deste trabalho, mas que foi sugerido nas pesquisas de Baker (1991). Outros fatores como a atração por vagas reprodutivas externas poderiam influenciar simultaneamente a emigração de ambos os sexos.

Dispersão animal é um processo complexo que pode variar entre espécies, sexo e indivíduos da mesma espécie (Bowler & Benton, 2005). Nossas conclusões são restritas a uma generalização do processo de dispersão natal para machos e fêmeas de *Leontopithecus rosalia* reintroduzidos e seus descendentes nascidos em vida livre, mas consideramos que fatores distintos podem influenciar a emigração de cada indivíduo, ou seja, um indivíduo pode dispersar por uma ou mais razões que foram exploradas neste estudo.

5.7- Sucesso da reintrodução dos micos-leões-dourados

As populações reintroduzidas de micos-leões-dourados foram foco de estudos ecológicos e comportamentais (Faria, 2005; Coelho, 2009; Mickelberg, 2011). Estudos anteriores demonstraram que indivíduos nascidos na natureza são mais eficientes do que seus pais (nascidos em cativeiro) em comportamentos diretamente relacionados à sobrevivência e reprodução (Ruiz-Miranda et al., 1999; Stoinski et al., 2003; Stoinski & Beck, 2004). A dispersão é um processo ecológico que garante a diversificação genética e que, portanto, influencia diretamente o ganho de aptidão direta e indireta e, está relacionado com a persistência da população (van Vuren, 2010). Neste trabalho observamos que ambos os micos provenientes de cativeiro e nascidos na natureza dispersam. Provavelmente, a quantidade de micos de cativeiro que dispersaram foi menor, pois a maioria das reintroduções era de casais reprodutores, previamente unidos e estabelecidos em cativeiro e que ao longo dos anos representavam cada vez menos a população total de micos reintroduzidos e seus descendentes nascidos em vida livre (Procópio-de-Oliveira et al., 2008).

Supomos que o sucesso do programa de reintrodução dos micos-leões-dourados, entre outros motivos, deve-se à manutenção deste processo ecológico tão importante para a persistência e manutenção da população. Neste mesmo sentido, outras pesquisas demonstraram a relevância destas movimentações para a diversificação genética dos micos-leões-dourados e para a persistência da

população na paisagem fragmentada que habitam (Mickelberg, 2011). Além disso, a população reintroduzida e a população de micos selvagens residentes em Poço das Antas apresentam padrões similares de dispersão (corrente estudo). Nós sugerimos que em atividades futuras de conservação, o manejo da metapopulação de micos-leões-dourados considere somente os mecanismos de conectividade da paisagem, não tendo que considerar a origem das populações.

6- Conclusão

Nós exploramos as circunstâncias que envolveram a dispersão de uma população de micos reintroduzidos e seus descendentes nascidos em vida livre e destacamos que distintos fatores proximais influenciam a emigração natal de machos e fêmeas. Observamos que ambos os sexos dispersam, os machos emigram de seu grupo natal em torno dos 29 meses de idade e as fêmeas por volta dos 30 meses. A proporção de emigração e imigração é tendenciosa, com os machos emigrando e imigrando mais dos que as fêmeas. Ambos os sexos formam parcerias de dispersão, mas as dispersões paralelas representam pouco dos eventos de dispersão. Machos e fêmeas dispersam após alcançar seu peso corporal adulto.

Em relação às causas proximais da emigração natal, é evidente que um único fator não explica a dispersão dos micos-leões-dourados. Nós destacamos a agressividade dirigida, a atração por vagas reprodutivas externas e a desintegração social como fatores proximais e, a dispersão voluntária, como hipótese complementar. Observamos que a atração por oportunidades externas de reprodução parece mediar a dispersão de ambos os sexos, mas a emigração dos machos também é direcionada pelo enfraquecimento dos laços sociais com os integrantes de seu grupo natal. As fêmeas, no entanto, parecem dispersar voluntariamente de seus grupos natais.

7- Referências Bibliográficas

- Alcock, J. (2011). Uma Abordagem Evolucionista do Comportamento Animal. *In*: Alcock, J. (ed). *Comportamento Animal: Uma Abordagem Evolutiva*. 9ed. Porto Alegre: Artmed. p.3-28.
- Altmann, J. (1974). Observational study of behavior: sampling methods. *Behavior*. 49:(3/4). p.227-267.
- Baker, A.J. (1991). *Evolution of the social system of the golden lion tamarin (Leontopithecus rosalia): mating system, group dynamics, and cooperative breeding*. Tese (Doutorado em Filosofia), Maryland – EUA. University of Maryland, College Park. 179p.
- Baker, A.J., Bales, K., Dietz, J.M. (2002). Mating system and group dynamics in golden lion tamarins (*Leontopithecus rosalia*). *In*: Kleiman, D.G. & Rylands, A.B. (eds), *Lion Tamarins: Biology and Conservation*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC. p.188-212.
- Baker, A.J. & Dietz, J.M. (1996). Immigration in wild groups of golden lion tamarins (*Leontopithecus rosalia*). *American Journal of Primatology*. 38. p.47-56.
- Baker, A.J., Dietz, J.M., Kleiman, D.G. (1993). Behavioural evidence for monopolization of paternity in multi-male groups of golden lion tamarins. *Animal Behaviour*. 46:1091-1103.
- Blumstein, D.T. & Fernández-Juricic, E. (2010). Understanding habitat selection for conservation and management. *In*: Blumstein, D.T. & Fernández-Juricic, E. (eds). *A primer of conservation behavior*. Sinauer Associates. p.55-79.
- Boinski, S., Kauffman, L., Ehmke, E., Schet, S., Vreedzaam, A. (2005). Dispersal patterns among three species of squirrel monkeys (*Saimiri oerstedii*, *S. boliviensis* and *S. sciureus*): I. Divergent costs and benefits. *Behaviour*. 142(5):525-632.
- Bonte, D., Van Dyck, H., Bullock, J.M., Coulon, A., Delgado, M., Gibbs, M., Lehouck, V., Matthysen, E., Mustin, K., Saastamoinen, M., Schtickzelle, N., Stevens, V.M., Vandewoestijne, S., Baguette, M., Barton, K., Benton, T.G., Chaput-Bardy, A., Clobert, J., Dytham, C., Hovestadt, T., Meier, C.M., Palmer, S.C.F., Turlure, C., Travis, J.M.J. (2012). Costs of dispersal. *Biological Reviews*. 87:290-312.
- Bowler, D.E. & Benton, T.G. (2005). Causes and consequences of animal dispersal strategies: relating individual behaviour to spatial dynamics. *Biological Reviews*. 80:205-225.

- Castro, M.I., Beck, B.B., Kleiman, D.G., Ruiz-Miranda, C.R., Rosenberger, A.L. (1998). Environmental enrichment in a reintroduction program for golden lion tamarins (*Leontopithecus rosalia*). In: Sheperdson, D.J., Mellen, J.D., Hutchins, M. (eds). *Second Nature: Environmental Enrichment for Captive Animals*. Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press. p.97-128.
- Coelho, A.S. (2009). *Reintrodução do mico-leão-dourado, Leontopithecus rosalia, em fragmentos: sucesso reprodutivo, interações intergrupais em corredores e conflito social*. Tese (Doutorado em Ecologia e Recursos Naturais), Campos dos Goytacazes – RJ. Universidade Estadual do Norte Fluminense – UENF. 127p.
- Colvin, J.D. (1983). Influences of the social situation on male emigration. In: Hinde, R.A. (ed). *Primate Social Relationships*. Oxford: Blackwell. p.160-170.
- Crockett, C.M. (1984). Emigration by female red howler monkeys and the case for female competition. In: Small, M.F. (ed). *Female primates: studies by women primatologists*. New York. p.159-173.
- de Freitas, E.G. & Nishida, S.M. (2006). Métodos do estudo do comportamento animal. In: Yamamoto, M.E. & Volpato, G.L. (eds). *Comportamento animal*. Natal: EDUFRN – Editora da UFRN. p.39-64.
- Dietz, J.M. & Baker, A.J. (1993). Polygyny and female reproductive success in golden lion tamarins, *Leontopithecus rosalia*. *Animal Behaviour*. 46. p.1067-1078.
- Dietz, J.M., Baker, A.J., Miglioretti, D. (1994). Seasonal variation in reproduction, juvenile growth, and adult body mass in Golden Lion Tamarins (*Leontopithecus rosalia*). *American Journal of Primatology*. 34:115-132.
- Dietz, J.M., Peres, C.A., Pinder, L. (1997). Foraging ecology and use of space in wild golden lion tamarins (*Leontopithecus rosalia*). *American Journal of Primatology*. 41:289-305.
- Ekernas, L.S. & Cords, M. (2007). Social and environmental factors influencing natal dispersal in blue monkeys, *Cercopithecus mitis stuhlmanni*. *Animal Behaviour*. 73:1009-1020.
- Faria, G.V. (2005). *Comportamento de forrageio, padrão de atividades de micos-leões-dourados (Leontopithecus rosalia, LINNEAUS, 1766) e tamanho do fragmento florestal*. Dissertação (Mestrado em Biociências e Biotecnologia). Campos dos Goytacazes – RJ. Universidade Estadual do Norte Fluminense – UENF. 35p.

- Ferrari, S. (2003). Comportamento de primatas. *In: Del-Claro, K. & Prezoto, F. (eds). As distintas faces do comportamento animal.* Natal: EDUFRN – Editora da UFRN. p.175-200.
- French, J.A., Pissinatti, A., Coimbra-Filho, A.F. (1996). Reproduction in captive lion tamarins (*Leontopithecus*): seasonality, infant survival, and sex ratios. *American Journal of Primatology.* 39:17-33.
- French, J.A., Vleeschouwer, K., Bales, K., Heistermann, M. (2008). Biologia reprodutiva do mico-leão. *In: Kleiman, D.G. & Rylands, A.B. (eds). Micos Leões: biologia e conservação.* Brasília: Smithsonian. p.186-215.
- Handley L.J.L. & Perrin, N. (2007). Advances in our understanding of mammalian sex-biased dispersal. *Molecular Ecology.* 16:1559-1578.
- Henzi, S.P. & Lucas, J.W. (1980). Observations of their inter-troop movement of adult vervet monkeys. *Folia Primatologica.* 33:220-235.
- Hutchins, M. & Barash, D.P. (1976). Grooming in primates: implications for its utilitarian function. *Primates.* 17(2):145-150.
- Jack, K.M. & Fedigan, L.M. (2004). Male dispersal patterns in white-faced capuchins, *Cebus capucinus*: Part 1: patterns and causes of natal emigration. *Animal Behaviour.* 67:(4).761-769.
- Kierulff, M.C.M., Ruiz-Miranda, C.R., Procópio-de-Oliveira, P., Beck, B.B., Martins, A., Dietz, J.M., Rambaldi, D.M., Baker, A.J. (2012). The Golden lion tamarin *Leontopithecus rosalia*: a conservation success story. *International Zoo Yearbook.* 46:36-45.
- Kleiman, D.G. (1983). The behavior and conservation of the golden lion tamarin, *Leontopithecus r. rosalia*. *In: de Mello, M.T. (ed). A Primatologia no Brasil.* Anais do 1º Congresso Brasileiro de Primatologia. Belo Horizonte – MG. p.35-53.
- Kleiman, D.G., Hoage, R.J., Green, K.M. (1988). The lion tamarins, genus *Leontopithecus*. *In: Mittermeier, R.A., Rylands, A.B., Coimbra-Filho, A.F. Ecology and Behavior of Neotropical Primates.* New York: World Wildlife Fund. p.299-347.
- Kleiman, D.G. & Mack, D.S. (1977). A peak in sexual activity during mid-pregnancy in the golden lion tamarin, *Leontopithecus rosalia*, Primates: Callitrichidae. *Journal of Mammalogy.* 58:657-660.

- Lazaro-Perea, C., Arruda, M.F., Snowdon, C.T. (2004). Grooming as a reward? Social function of grooming between females in cooperatively breeding marmosets. *Animal Behaviour*. 67:627-636.
- Mandal, F.B. (2010). Behavioural ecology and conservation biology. In: Mandal, F.B. (ed). *Textbook of Animal Behaviour*. New Delhi: PHI Learning Private Limited. p.215-230.
- Matsumura, S. (1993). Intergroup affiliative interactions and intergroup transfer of young male Japanese Macaques (*Macaca fuscata*). *Primates*. 34(1):1-10.
- Mickelberg, J.L. (2011). *Understanding and managing isolation in a fragmented population of golden lion tamarins, Leontopithecus rosalia*. Tese (Doutorado em Filosofia). Fairfax – EUA. George Mason University. 186p.
- Munshi-South, J. (2008). Female-biased dispersal and gene flow in a behaviorally monogamous mammal, the large Treeshrew (*Tupaia tana*). *Plos One*. 3(9): e3228 doi: 10.1371/journal.pone0003228.
- Olupot, W. & Waser, P.M. (2001). Activity patterns, habitat use and mortality risks of mangabey males living outside social groups. *Animal Behaviour*. 61(6):1227-1235.
- Peres, C.A. (1989). Costs and benefits of territorial defense in wild golden lion tamarins, *Leontopithecus rosalia*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 25:227-233.
- Procópio-de-Oliveira, P., Kierulff, M.C.M., Lapenta, M.J., Martins, A.F., Beck, B.B. (2008). Técnicas de manejo para a conservação do mico-leão-dourado. In: Procópio-de-Oliveira, P., Grativol, A.D., Ruiz-Miranda, C.R. (eds). *Conservação do Mico-Leão-Dourado: Enfrentando os desafios de uma paisagem fragmentada*. Campos dos Goytacazes: Universidade Estadual do Norte Fluminense. p.118-135.
- Pusey, A.E. (1987). Sex-biased dispersal and inbreeding avoidance in birds and mammals. *Trends in Ecology and Evolution*. 2:295-299.
- Pusey, A.E. & Packer, C. (1987). Dispersal and Philopatry. In: Smuts, B.B., Cheney, D.L., Seyfarth, R.R., Wrangham, R.W., Struhsaker, T.T. (eds). *Primate Societies*. Chicago: The University of Chicago Press. p.250-266.
- R Development Core Team (2012). R: A language and environment for statistical computing. *R Foundation for Statistical Computing*. Austria. ISBN: 3900051-07-0. URL <http://www.R-project.org>

- Rogers, W. & Chism, J. (2009). Male dispersal in patas monkey (*Erythrocebus patas*). *Behaviour*. 146:657-676.
- Ronce, O. (2007). How does it feel to be like a rolling stone? Ten questions about dispersal evolution. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 38:231-53.
- Ruiz-Miranda, C.R., Kleiman, D.G., Dietz, J.M., Moraes, E., Grativol, A.D., Baker, A.J., Beck, B.B. (1999). Food transfers in wild and reintroduced golden lion tamarins, *Leontopithecus rosalia*. *American Journal of Primatology*. 48:305-320.
- Ruiz-Miranda, C.R., Grativol, A.D., Procópio-de-Oliveira, P. (2008). A espécie e sua situação na paisagem fragmentada. In: Procópio-de-Oliveira, P., Grativol, A.D., Ruiz-Miranda, C.R. (eds). *Conservação do Mico-Leão-Dourado: Enfrentando os desafios de uma paisagem fragmentada*. Campos dos Goytacazes: UENF. p.6-13.
- Schoof, V.A.M., Jack, K.M., Isbell, L.A. (2009). What traits promote male parallel dispersal in primates? *Behaviour* 146:701-726.
- Shields, W.M. (1987). Dispersal and mating systems: Investigating their causal connections. In: Chepko-Sade, B.D. & Halpin, T. (eds). *Mammalian dispersal patterns: the effects of social structure on population genetics*. Chicago: The University of Chicago Press. p.3-24.
- Silk, J.B. (2002). Kin selection in primate groups. *International Journal of Primatology*. 23:(4), 849 – 875.
- Silk, J.B., Altmann, J., Alberts, S.C. (2006). Social relationships among adult female baboons (*Papio cynocephalus*). I. Variation in the strength of social bonds. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 61:183-195.
- Smuts, B.B. (1985). *Sex and friendship in baboons*. Hawthorn, New York: Aldine Transaction. 319p.
- Stafford, B.J., Rosenberg, A.L., Baker, A.J., Beck, B.B., Dietz, J.M., Kleiman, D.G. (1996). The effects of foraging adaptations and substrate characteristics on locomotor behaviour. *Adaptive Radiation of Neotropical Primates*. p.111 - 132.
- Stenseth, N. & Lidicker Jr, W.Z. (1992). The study of dispersal: a conceptual guide. In: Stenseth, N. & Lidicker Jr, W.Z. (eds). *Animal dispersal: small mammals as a model*. Chapman & Hall. p.1-20.

- Stoinski, T. & Beck, B.B. (2004). Changes in locomotor and foraging skills in captive born, reintroduced golden lion tamarins (*Leontopithecus rosalia rosalia*). *American Journal of Primatology* 62.p.1–13.
- Stoinski, T., Beck, B.B., Bloomsmith, M.A., Maple, T.L. (2003). A behavioral comparison of captive-born, reintroduced golden lion tamarins and their wild-born offspring. *Behaviour*. 140:137-160.
- Tinbergen, N. (1963). On the aims and methods of ethology. *Zeitschrift fur Tierpsychologie*. 20:410-433. apud Alcock, J. (2011). Uma Abordagem Evolucionista do Comportamento Animal. In: Alcock, J. (ed). *Comportamento Animal: Uma Abordagem Evolutiva*. 9ed. Porto Alegre: Artmed. p.3-28.
- Van Hooff, J.A.R.A.M. (2000). Relationships among non-human primate males: a deductive framework. In: Kappeler, P.M. (ed). *Primate males: causes and consequences of variation in group composition*. Cambridge: Cambridge University Press. p.183-191.
- van Vuren, D. (2010). Mammalian dispersal and reserve design. In: Blumstein, D.T. & Fernández-Juricic, E. (eds). *A primer of conservation behavior*. Sinauer Associates. p.369- 385.
- Wolff, J.E. (1994). More on juvenile dispersal in mammals. *Oikos*. 71(2): 349-352.

8- Apêndices

Apêndice 1: Representação do número de focais obtidos para os 23 indivíduos do estudo comportamental.

Tabela 3: Número de focais obtidos para cada indivíduo de estudo. Os meses estão representados como os 12 últimos meses que antecederam a data estimada de emigração. Múltiplos focais coletados em um único dia foram contabilizados como somente um.

Indivíduos	Sexo	12	11	10	9	8	7	6	5	4	3	2	1
AS1	M	9	10	7	13	8	-	1	-	7	12	-	11
E10	M	3	-	2	3	5	-	1	-	-	-	-	1
E11	M	-	-	-	-	-	-	-	2	2	1	2	2
MA10	M	-	8	8	5	-	1	-	1	-	-	-	3
MA12	M	-	-	3	9	-	1	-	1	-	4	7	5
MA3	M	8	-	4	3	4	3	-	7	7	6	6	4
RV4	M	2	-	-	-	-	-	-	-	1	1	5	2
ST10	M	1	4	5	4	-	-	2	-	-	-	2	6
ST12	M	-	-	-	-	5	9	9	9	9	7	2	3
ST24	M	-	-	-	-	-	1	-	-	-	7	10	5
TR4	M	-	1	-	4	-	-	7	2	1	2	7	2
TR6	M	-	-	-	-	2	4	-	6	6	2	-	4
TR8	M	1	2	6	2	-	-	-	2	5	1	-	1
TR11	M	2	2	4	-	-	-	-	2	4	1	-	1
E17	F	-	2	3	3	-	1	-	-	-	-	2	2
MA9	F	-	-	3	-	-	9	-	-	-	-	1	6
MA11	F	-	-	4	9	-	1	-	7	-	7	6	4
PT3	F	-	2	-	-	-	-	2	2	-	1	1	1
ST13	F	1	-	-	-	1	-	-	-	6	7	4	1
ST20	F	7	1	-	-	-	1	-	-	-	5	8	4
ST21	F	2	1	-	-	-	1	-	-	-	7	10	3
ST22	F	2	1	-	-	-	1	-	-	-	6	8	4
ST23	F	-	-	-	-	-	1	-	-	-	6	9	4