

Programa de Pós Graduação em Ecologia e Conservação
Instituto de Biociências
Universidade Federal de Mato Grosso Do Sul

Inferindo relações sociais de onças-pintadas (*Panthera onca*) durante o consumo de carcaças no Pantanal-MS

Mariana Branco Ribeiro



Campo Grande- MS
Fevereiro 2025

Inferindo relações sociais de onças-pintadas (*Panthera onca*) durante o consumo de carcaças no Pantanal-MS

Mariana Branco Ribeiro

Relatório apresentado como requisito para a obtenção do título de Mestre em Ecologia, pelo Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação, Universidade Federal de Mato Grosso do Sul

Orientador: Dr. Luiz Gustavo Oliveira dos Santos

Co-orientadora: Dra. Aline da Silva Giroux

Co-orientador: Dr. Fernando Rodrigo Tortato

Índice

Resumo.....	2
Introdução.....	3
Objetivo.....	6
- Objetivo Geral	6
- Objetivos Específicos.....	7
Métodos.....	7
- Área de Estudo.....	7
- Delineamento e Coleta de Dados.....	10
- Análise de Dados.....	11
- Pergunta 1	11
- Pergunta 2.....	11
- Pergunta 3.....	12
- Pergunta 4.....	12
Resultados.....	13
- Exploração dos Dados.....	13
- Pergunta 1	20
- Pergunta 2.....	22
- Pergunta 3.....	24
- Pergunta 4.....	26
Discussão.....	28
Literatura citada.....	32
Cronograma de execução do projeto.....	47

Resumo

A onça-pintada (*Panthera onca*) é tradicionalmente considerada um carnívoro solitário, apresenta interações sociais complexas, especialmente no contexto do compartilhamento de alimentos. Investigamos como a massa média da presa, o sexo dos indivíduos e o grau de parentesco entre eles influenciam as formas de consumo das carcaças (solo, síncrono e assíncrono). Entre 2012 e 2022, foram monitoradas 1097 carcaças na Caiman Pantanal, Miranda, Mato Grosso do Sul, Brasil, e foram identificadas 152 onças-pintadas por meio de armadilhas fotográficas e observações diretas. Embora o consumo solo tenha sido o mais frequente (49,4%), observamos que, a cada acréscimo de 100kg na massa média da presa, o número de indivíduos envolvidos no consumo aumentou em 11% e a probabilidade de consumo síncrono, em comparação ao assíncrono, aumentou 24%. Fêmeas formaram a maior parte das díades de consumo síncrono (90,8%), sendo o único grupo com influência estatisticamente significativa. Além disso, o aumento no grau de parentesco entre as onças-pintadas esteve associado a uma maior probabilidade de consumo síncrono. Esses resultados sugerem que a disponibilidade de alimento e a presença de fêmeas aparentadas favorecem a formação de agrupamentos rudimentares durante o consumo da carcaça, o que contribui no comportamento social e desenvolvimento de um sistema social matrilinear.

Palavras-chave: compartilhamento de alimento, carnívoro solitário, sistema matrilinear, felino.

Introdução

O comportamento social de uma espécie é determinado pelo tipo e a frequência das interações entre os indivíduos (Shizuka & Johnson, 2020). Por sua vez, as interações sociais são influenciadas pela capacidade cognitiva (Dukas, 2004; Lefebvre et al., 2004; Tello-Ramos et al., 2019), fatores fisiológicos, ecológicos (Twining et al., 2024) e pela diversidade nos laços sociais. Isto é, o comportamento social é uma estratégia adaptativa na qual as interações se moldam entre díades ou mais indivíduos e mesmo entre espécies solitárias pode haver uma organização e estrutura com interações repetidas, não-aleatórias e temporalmente estáveis (Siracusa et al., 2021; Makuya & Schradin, 2024).

Consequentemente, a dinâmica e a seleção de interações sociais é facilitada pela familiaridade entre vizinhos formando grupos sociais (Siracusa et al., 2021; Walmsley et al., 2023; Leimar & Bshary, 2024; Makuya & Schradin, 2024).

O recurso alimentar desempenha um papel crucial no desenvolvimento do comportamento social (Wrangham, 1980; Melis et al., 2006; Boyd & Richerson, 2009), uma vez que promove encontros que favorecem coalizões com o intuito de maximizar o uso do recurso (Carter, 2021; Kramer, 2023). Dessa maneira, a gestão do compartilhamento de alimento (Boehm, 1999) favorece a coesão, confiança, reciprocidade (Trivers, 1971; Colzato et al., 2013; Jaeggi & Gurven, 2013; Silk & House, 2011; Smith, 2014; Alger et al., 2020; Plana et al., 2023), sobrevivência em condições ambientais adversas (Kaplan et al., 2005; Twining et al., 2024), acasalamento (Hardy & Van Vugt, 2006; Gavrillets, 2012), desenvolvimento de juvenis (Gurven, 2004; Kaplan et al., 2000; Kramer & Ellison, 2010; Wijaya et al., 2021), *status* e hierarquia (De Waal, 1989). Portanto, o ato de compartilhar ocorre em contextos de reciprocidade (Feistner & McGrew, 1989; Smith, 1990; Winterhalder, 2001; Gurven et al., 2015; Leimar & Bshary, 2024) e na tentativa de minimizar e/ou evitar os custos de defesa de assediadores na fonte de alimento (Stevens & Gilby, 2004).

Desse modo, ao compartilhar um alimento pode resultar no desenvolvimento da tolerância entre indivíduos e na formação de redes de apoio (Marlowe, 2007; Silk & House, 2011). Contudo, características a nível de sexo, parentesco (Smith et al., 2023), idade (Jordan et al., 2022), *status* reprodutivo (Kulahci & Quinn, 2019; Melzheimer et al., 2020; Sosa et al., 2020), disponibilidade, abundância, distribuição e acesso a recursos (Lucchesi et al., 2020; Twining et al., 2024) contribuem na partição espacial dos indivíduos, na taxa de encontros e tamanho dos grupos (Adams, 2003; Lucchesi et al., 2020). Além disso, a estrutura sociocultural, como o aprendizado durante as interações sociais, e fatores ambientais afetam quais indivíduos estão disponíveis para consumir os recursos presentes no ambiente (Rendell et al., 2019).

De acordo com Eisenberg (1972), o comportamento social em espécies solitárias pode evoluir durante fases específicas, como: no acasalamento, em função do monopólio e da competição entre machos pelo acesso às fêmeas férteis (Emlen, 1977; Andersson, 1994; Payne et al., 2003; Majolo et al., 2005); no cuidado parental, que assegura recursos essenciais para os descendentes (Lawson Handley & Perrin, 2007; Rampim et al., 2020); e na filopatria, definida como a permanência ou retorno ao local de nascimento (Greenwood, 1980). Esses fatores, associados ao cuidado parental e ao processo de aprendizagem, favorecem a formação de sistemas sociais matrilineares, nos quais fêmeas geneticamente relacionadas mantêm laços sociais e permanecem próximas a área natal, formando agregações estáveis ao longo do tempo (Prox & Farine, 2020; Pereira et al., 2023). Esse tipo de organização é comum em espécies em que os machos tendem a se dispersar e há dependência de presas grandes e/ou abundantes (Holekamp & Sawdy, 2019).

Os felinos exibem a característica de estrutura social matrilinear (Verschueren et al., 2023), com interações intraespecíficas tendenciosas para concentração de fêmeas e a massa média de presas (Jedrzejewski et al., 2022). A onça-pintada (*Panthera onca*) possui uma

estimativa de densidade que varia de 4 indivíduos (Devlin et al., 2023) até 12,4 indivíduos por 100 km² (Eriksson et al., 2021) no Pantanal norte, enquanto que no Pantanal sul esse número é de 6,5 a 7,0 indivíduos por 100 km² (Soisalo & Cavalcanti, 2006; Azevedo & Murray, 2007). As fêmeas são filopátricas (Kantek et al., 2021; Fragoso et al., 2023), defendem espaços menores (Cavalcanti & Gese, 2009), com a densidade e a taxa de movimentação significativamente alta em propriedades privadas (Morato et al., 2018; Devlin et al., 2023), optando por se agregar perto do recurso (Cavalcanti & Gese, 2010) garantindo a sobrevivência, reprodução (Rampim et al., 2020), familiaridade e melhores cuidados parentais (Lawson Handley & Perrin, 2007). Enquanto que, os machos se dispersam para fora de sua área natal (Crawshaw Jr & Quigley 1991; Bernal-Escobar et al., 2015; Kantek et al., 2021; Devlin et al., 2023; Fragoso et al., 2023).

Diante desse contexto, como se desenvolvem e são distribuídas as interações intraespecíficas durante o consumo da carcaça pelas onças-pintadas ainda está pouco esclarecido (Jedrzejewski et al., 2022). Para isso, este estudo teve como objetivo investigar as interações sociais entre as onças-pintadas durante o consumo de carcaças no Pantanal. Foram avaliadas a influência da massa média da presa, o sexo das onças-pintadas e o grau de parentesco entre elas no tipo de consumo. Consideramos consumo solo quando a carcaça foi consumida por um único indivíduo, enquanto o consumo compartilhado de carcaças por dois ou mais indivíduos ao mesmo tempo foi categorizado como síncrono e em tempos diferentes como assíncrono.

Investigamos a influência da (I) massa média da presa na probabilidade dos tipos de consumo da carcaça e (II) no número de onças-pintadas participando, uma vez que se espera que mesmo em animais solitários o aumento da disponibilidade e abundância do recurso podem implicar no aumento da tolerância (Macdonald, 1983; Lucchesi et al., 2020; Twining et al., 2024). Sendo assim, espera-se que, no consumo assíncrono, apenas presas de grande

porte e permanência no ambiente por tempo suficiente influenciam o número de indivíduos participantes. Nesse caso, o aumento da massa média da presa favorece a presença de mais indivíduos, mas de maneira não linear, ou seja, o número de onças-pintadas não cresce proporcionalmente ao aumento da massa da presa. Já no consumo síncrono, o aumento da massa média da presa influencia positivamente a participação de mais indivíduos de forma mais equilibrada (proporcional), mas o acréscimo no número de onças-pintadas ocorre de maneira mais lenta em comparação ao consumo assíncrono. Também investigamos a influência da (III) composição de díades de sexo de onças-pintadas na probabilidade de compartilhamento, uma vez que diferenças comportamentais entre os sexos afetam a dinâmica desse processo (Emlen & Oring, 1977; Andersson, 1994; Smith et al., 2023). Especificamente, espera-se que as fêmeas tenham maior tendência ao consumo síncrono devido à filopatria (Kantek et al., 2021; Fragoso et al., 2023) e à familiaridade com vizinhos estáveis (Verschueren et al., 2023). Por fim, analisamos como o (IV) grau de parentesco influencia na probabilidade de compartilhamento. De acordo com a hipótese do parentesco (Hamilton, 1964) indivíduos geneticamente relacionados tendem a se agregar, pois a cooperação entre familiares traz benefícios que favorecem a transmissão de seus genes. Assim, espera-se que, quanto maior a proximidade genética entre as fêmeas, maior seja a probabilidade de consumo síncrono e menor a de assíncrono.

Objetivo

- Objetivo Geral

Compreender o papel do recurso alimentar no comportamento social de uma espécie predominantemente solitária. Para isso, investigamos como a massa média da presa (variável ambiental), o sexo das onças-pintadas e o grau de parentesco entre elas (variáveis sociais)

influenciam as interações sociais durante o consumo de carcaças, considerando três categorias de consumo: solo, síncrono e assíncrono.

- *Objetivos Específicos*

(I) Avaliar a influência da massa média da presa na probabilidade dos tipos de consumo solo, síncrono e assíncrono;

(II) Avaliar a influência da massa média da presa no número de onças-pintadas presentes na carcaça em diferentes categorias de compartilhamento (síncrono e assíncrono);

(III) Investigar a influência da formação de díades de sexo das onças-pintadas (FF- fêmea-fêmea, FM- fêmea-macho e MM-macho-macho) na probabilidade de compartilhamento de carcaças (síncrono e assíncrono);

(IV) Investigar a influência do grau de parentesco entre as onças-pintadas na probabilidade de compartilhamento de carcaças (síncrono e assíncrono).

Métodos

- *Área de Estudo*

O Pantanal é uma das maiores áreas úmidas continentais do mundo (Tomas et al., 2019), caracterizado por uma dinâmica hidrológica complexa com períodos sazonais de inundação. O clima da região, de acordo com a classificação de Köppen, é do tipo tropical de savana (Aw), com temperaturas médias diárias de 23,8°C, umidade relativa de 70,26% e

precipitação média anual de 1.197 mm, com verão chuvoso e inverno seco (Alvares et al., 2013).

A área de estudo, Caiman Pantanal (Figura 1), é uma propriedade privada com uma área total estimada em 53.000 hectares entre os municípios de Miranda e Aquidauana, Mato Grosso do Sul, Brasil (19°57'02"S, 56°18'14"W). A maior parte da fazenda é plana, com altitude média de 110 m acima do nível do mar e inundações durante o período chuvoso. Cerca de 72% é de vegetação nativa, composta por campos, capões, cordilheiras e brejos, onde não há atividade pecuária, e pouco mais de 26% da propriedade é ocupada por pastagem exótica (*Brachiaria* sp.) para criação de gado de corte no modelo extensivo.

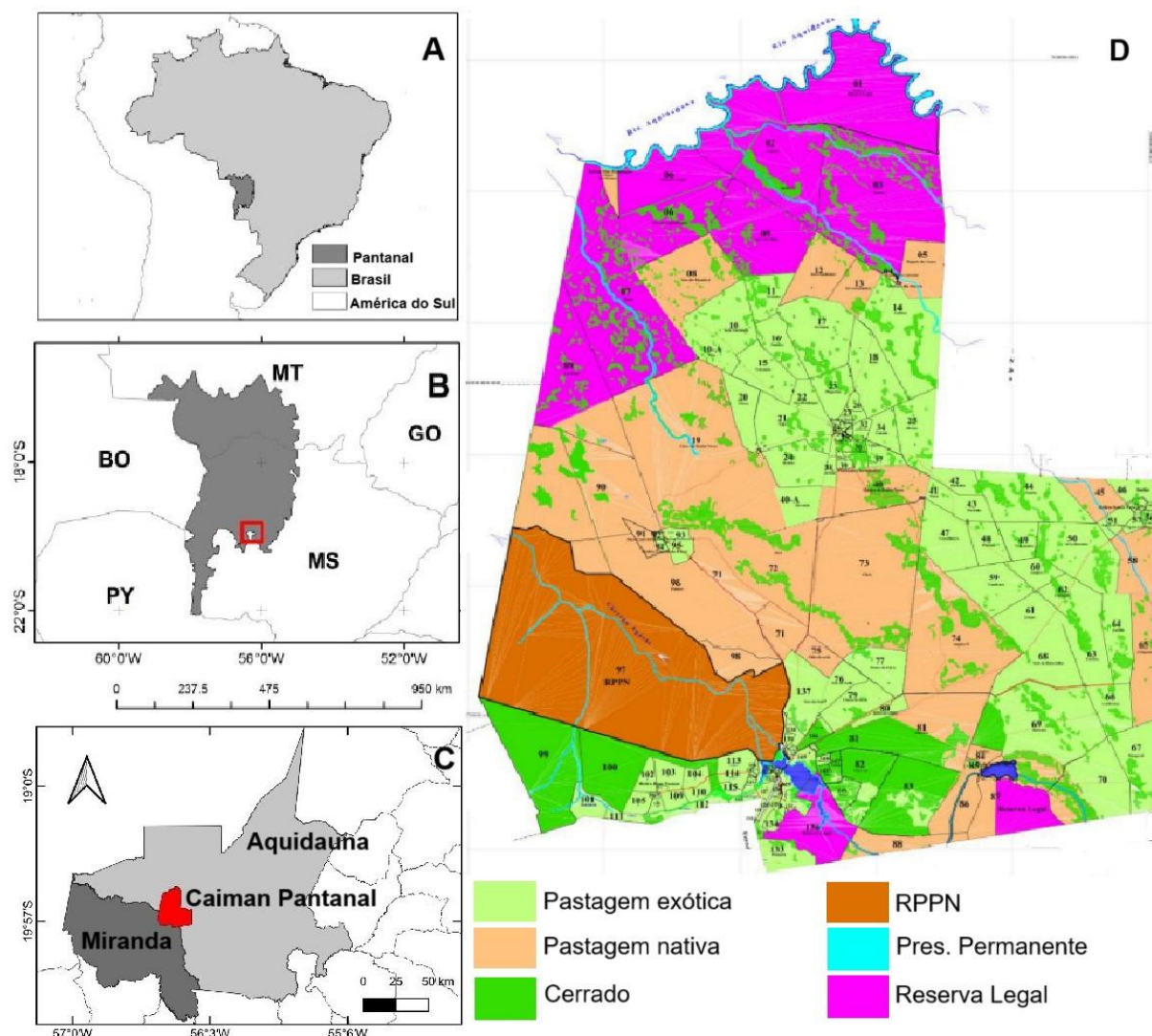


Figura 1 - **A)** Localização do Bioma Pantanal no Brasil. **B)** Localização da Caiman Pantanal, no sul do Pantanal - Mato Grosso do Sul, Brasil (PY = Paraguai; BO = Bolívia; MT = Mato Grosso; GO= Goiás; MS = Mato Grosso do Sul). **C)** Localização da Caiman Pantanal entre as cidades Aquidauana e Miranda - Mato Grosso do Sul. **D)** Mapa de uso e ocupação do solo da Caiman Pantanal, Brasil.

As atividades incluem ecoturismo e manejo comercial de pecuária de corte extensiva, cria e recria de bovinos da raça Nelore (*Bos indicus*). O ecoturismo passou a ser uma das atividades da fazenda em 1987, além de apoiar projetos de conservação, como o Instituto Arara Azul, Instituto Tamanduá, Projeto Papagaio Verdadeiro e a Associação Onçafari. Esta última atua desde 2011, focada na interface entre a pesquisa científica, com monitoramento de fauna via armadilha fotográfica (AF) e radiotelemetria, e a habituação de onças-pintadas para o ecoturismo.

- *Delineamento e Coleta de Dados*

Os dados foram coletados pela equipe do Onçafari no período de 2012 a 2022, totalizando 11 anos de amostragem. As carcaças foram localizadas através de três métodos: busca ativa pela equipe durante atividades de monitoramento em campo, muitas vezes usando a concentração de aves carniceiras como indicador da presença de carcaças; na checagem dos aglomerados de pontos GPS (*clusters*) obtidos via satélite através dos colares GPS das onças-pintadas; e por meio de relatos de funcionários da fazenda, em especial do setor de pecuária e ecoturismo sobre a presença de carcaças na propriedade.

A onça-pintada possui padrões únicos de rosetas, possibilitando a individualização de cada animal. Em caso de carcaças frescas e/ou pouco consumidas, foram instaladas AF's, que são câmeras fotográficas ativadas automaticamente por sensores de calor e movimento. As AF's foram instaladas em árvores ou estacas de madeira a cerca de 40 cm do solo e entre 3 a 5 metros das carcaças de maneira a possibilitar o registro do maior número possível de animais se alimentando. O equipamento foi configurado para registrar vídeos de 30 segundos com intervalo de um segundo entre cada registro, geralmente permanecendo no local até que a carcaça fosse completamente consumida. Os vídeos foram então triados e as onças-pintadas individualizadas.

Para a análise, nós consideramos as informações como a data de consumo da carcaça, espécie da presa consumida, identificação e sexo da(s) onça-pintada(s). A partir da identificação da espécie da presa, nós criamos uma planilha com a quantidade de carcaças de cada espécie, proporção da espécie de cada carcaça em relação ao total e o intervalo de massa média da presa (em kg). Para a obtenção das informações de parentesco, nós criamos uma planilha baseada na história natural a partir de observações de campo previamente coletadas informando a linhagem materna das onças-pintadas, com colunas de identificação do indivíduo, ano de nascimento e identificação da mãe.

- *Análises de Dados*

- *Pergunta 1:*

Como a massa média da presa (variável preditora) influencia a probabilidade de consumo da carcaça nas categorias solo, síncrono e assíncrono (variável resposta)? Foi realizada análise de Regressão Logística Multinomial, utilizando o pacote R Nnet (Venables & Ripley, 2002; R Core Team, 2024). A massa média da presa foi calculada a partir do intervalo da massa média de cada espécie e as presas que não possibilitaram a identificação a nível de espécie foram descartadas.

- *Pergunta 2*

Qual a influência da massa média da presa (variável preditora) no número de indivíduos que a consomem (variável resposta), considerando os tipos de consumo síncrono e assíncrono (fator de interação categórico)? Utilizamos uma análise de covariância (ANCOVA) com distribuição Poisson.

- *Pergunta 3*

Qual a influência da composição das díades de sexo das onças-pintadas (variável categórica preditora) na probabilidade de consumo síncrono e assíncrono da carcaça (variável resposta)? Para isso o sexo de cada indivíduo presente foi identificado em M (macho) ou F (fêmea) e, em seguida, as composições das díades foram formadas, agrupando os indivíduos em FF, FM e MM. Além disso, levou-se em consideração não apenas o sexo, mas também o número de onças-pintadas em cada carcaça. Aqueles indivíduos que possuíam sexo como indeterminado (ex: filhotes muito pequenos, cujo sexo não foi posteriormente descoberto) foram descartados. Feita esta classificação, foi utilizada a análise de Regressão Logística. Esse modelo permitiu estimar a probabilidade de ocorrência do consumo síncrono ou assíncrono, considerando as diferentes composições de díades de sexo (FF, FM, MM) por carcaça.

- *Pergunta 4*

Qual a influência do grau de parentesco (variável preditora) em relação à probabilidade de consumo síncrono e assíncrono da carcaça (variável resposta)? Para esta pergunta foi aplicada a análise de Regressão Linear considerando apenas as onças-pintadas que possuíam informações de familiares maternas disponíveis. Foi considerada apenas a linhagem materna devido à promiscuidade em fêmeas, com uma média de acasalamento com seis machos diferentes por fêmea e a idade média de independência dos filhotes de 17.6 ± 0.98 meses (Fragoso et al., 2023).

Portanto, na planilha de parentesco, onde já havia colunas de identificação do indivíduo, ano de nascimento e identificação da mãe, foi adicionada uma coluna representando a identificação do pai. Para esta coluna, foi adotada a seguinte lógica: indivíduos com a mesma mãe e ano de nascimento receberam a mesma identificação de pai,

assumindo que são meio-irmãos por parte de mãe. Já para aqueles sem informações adicionais para determinar o pai ou sem irmãos do mesmo ano, a identificação do pai foi representada como "desconhecido", recebendo uma identificação diferente de pai. Essa abordagem permitiu a construção de uma matriz de parentesco simplificada, utilizando apenas a linhagem materna e assumindo possíveis irmãos por coorte. Com essas informações, foi possível calcular o grau de parentesco entre as onças-pintadas usando o pacote R Kinship2 (Therneau et al., 2020; R Core Team, 2024) e realizar a análise estatística para explorar a relação entre parentesco e os modos de consumo de carcaças.

Resultados

- Exploração dos Dados

Durante o período de estudo, monitoramos 1097 carcaças, das quais 948 apresentaram características de predação pelo felino, 135 não foram predadas mas foram consumidas de forma oportunista por onças-pintadas e em 14 não foi possível determinar se a carcaça foi predada ou não. Observou-se variação de monitoramento ao longo dos anos e meses (Figura 2 - A e B), envolvendo 26 espécies de presas diferentes. Em apenas 19 carcaças não foi possível chegar a nível de espécie. Em relação ao consumo, 49,4% das carcaças foram consumidas de forma solo, seguida pelo consumo síncrono, com 44,3% com até 7 indivíduos registrados na carcaça, e apenas 6,19% de consumo assíncrono, com até 5 indivíduos registrados na mesma carcaça (Tabela 1).

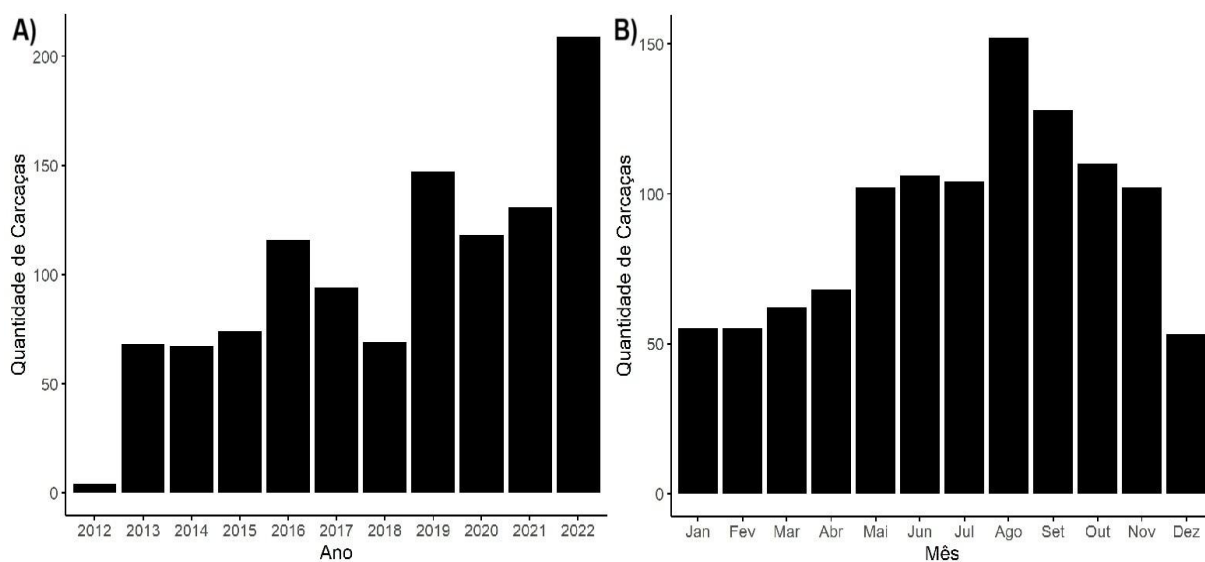


Figura 2 - Número de carcaças monitoradas que foram consumidas por onças-pintadas (*Panthera onca*) por **A)** ano e por **B)** mês entre os anos de 2012 a 2022 realizadas na Caiman Pantanal, Mato Grosso do Sul, Brasil.

Tabela 1 - Informações gerais relacionadas às carcaças monitoradas que foram consumidas por onça-pintada (*Panthera onca*) durante o período de 2012 a 2022 na Caiman Pantanal, Mato Grosso do Sul, Brasil.

Espécie da Presa	Massa Média da Presa (kg)	Solo	Síncrono	Assíncrono
Cágado (<i>Acanthochelys macrocephala</i>)	0,32	1 (1)	0	0
Saracura-três-potes (<i>Aramides cajaneus</i>)	0,54	1 (1)	0	0
Lobo-guará (<i>Chrysocyon brachyurus</i>)	0,75	1 (1)	0	0
Teiú (<i>Tupinambis teguixin</i>)	4,25	0	1 (2)	0
Tatu-galinha (<i>Dasypus novemcinctus</i>)	4,5	2 (1)	4 (2)	0
Quati (<i>Nasua nasua</i>)	5	9 (1)	2 (2)	0
Tatu-peba (<i>Euphractus sexcinctus</i>)	5	11 (1)	4 (2)	0

Lobinho (<i>Cerdocyon thous</i>)	6,25	3 (1)	2 (2)	0
Tamanduá-mirim (<i>Tamandua tetradactyla</i>)	6,7	2 (1)	0	0
Lontra (<i>Lontra longicaudis</i>)	10	0	0	1 (2)
Jaguaririca (<i>Leopardus pardalis</i>)	11,25	0	1 (2)	0
Jabuti (<i>Chelonoidis</i> sp.)	13	1 (1)	0	0
Veado-catingueiro (<i>Mazama gouazoubira</i>)	18	1 (1)	0	0
Cateto (<i>Dicotyles tajacu</i>)	21,5	2 (1)	0	0
Veado-campeiro (<i>Ozotoceros bezoarticus</i>)	31	2 (1)	3 (3)	0
Veado-mateiro (<i>Mazama americana</i>)	32	0	2 (2)	0
Queixada (<i>Tayassu pecari</i>)	32,5	13 (1)	14 (4)	1 (2)

Ema (<i>Rhea americana</i>)	33,2	0	1 (3)	0
Tamanduá-bandeira (<i>Myrmecophaga tridactyla</i>)	34	4 (1)	1 (2)	0
Jacaré-do-pantanal (<i>Caiman yacare</i>)	36	56 (1)	34 (4)	3 (2)
Capivara (<i>Hydrochoerus hydrochaeris</i>)	50,5	24 (1)	24 (4)	2 (3)
Porco-monteiro (<i>Sus scrofa</i>)	80	6 (1)	6 (6)	0
Equino (<i>Equus caballus</i>)	200	10 (1)	13 (4)	2 (2)
Anta (<i>Tapirus terrestris</i>)	225	1 (1)	1 (3)	0
Bovino (<i>Bos indicus</i>)	225	385 (1)	362 (7)	59 (5)
Total		535	475	68

*Legenda: Os valores nas colunas “Solo”, “Síncrono” e “Assíncrono” representam o número de carcaças consumidas sob cada tipo de consumo. Entre parênteses, está indicado o número máximo de indivíduos registrados.

Foram registrados 152 indivíduos de onças-pintadas ao longo do estudo, sendo que em 1061 carcaças foi possível determinar o sexo das onças-pintadas, totalizando 145 indivíduos (80 F e 65 M). Das 1097 carcaças, 525 foram consumidas de forma solo, com 426 consumidas unicamente por F e 99 por M. Já em consumo compartilhado, das 476 carcaças da categoria síncrona, a maior quantidade foi consumida por díades de FF, com 356 carcaças, seguida por díades de FM, com 225 carcaças e, por fim, em menor quantidade, por díades de MM, com 47 carcaças. O consumo assíncrono foi registrado em 60 carcaças, das quais 36 foram de díades FF, 28 FM e 8 MM (Figura 3).

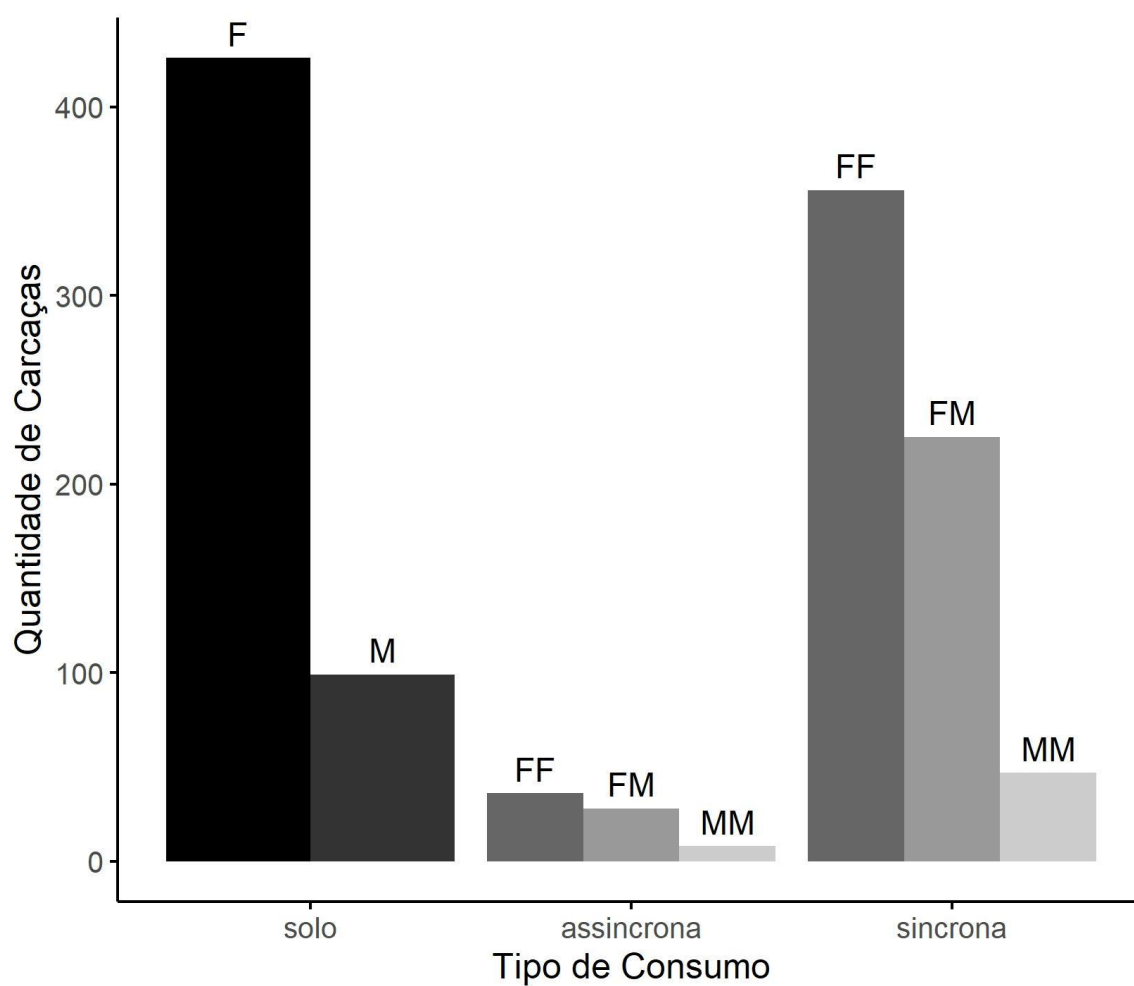


Figura 3 - Distribuição da quantidade das categorias de consumo da carcaça (solo, assíncrono e síncrono) em relação ao sexo: fêmea (F) e macho (M), e às díades de sexo: fêmea-fêmea (FF), fêmea-macho (FM) e macho-macho (MM) de onças-pintadas (*Panthera onca*) entre os anos de 2012 a 2022 na Caiman Pantanal, Mato Grosso do Sul, Brasil.

Identificamos o grau de parentesco em 113 onças-pintadas monitoradas, considerando até a quinta geração. Portanto, na análise da influência do parentesco nas interações do consumo alimentar foram selecionadas 975 carcaças das quais 485 foram da categoria do consumo solo, 446 de consumo síncrono e 44 de consumo assíncrono.

- *Pergunta 1*

Na investigação sobre como a massa média das presas (kg) influencia a probabilidade de cada tipo de consumo, consideramos o consumo solo como categoria de referência. Na categoria assíncrona, o coeficiente do intercepto foi de -3,195 (erro padrão = 0,458), e o coeficiente associado ao intervalo de massa média foi de 0,00591 (erro padrão = 0,00216), indicando que o aumento na massa média das presas está positivamente associado ao consumo assíncrono. Na categoria síncrona, o intercepto foi de -0,411 (erro padrão = 0,155) e o coeficiente para o intervalo de massa média foi de 0,00162 (erro padrão = 0,00079), também sugerindo uma associação positiva. Os valores de p indicam que o intervalo de massa média é um preditor significativo para ambas as categorias em relação ao consumo solo. Para o consumo assíncrono, o valor de p foi de 0,00623 e para o consumo síncrono foi de 0,0388. Esses resultados sugerem que à medida que a massa média das presas aumenta, a probabilidade de consumo assíncrono e síncrono também aumenta e a probabilidade de consumo solo diminui (Figura 4).

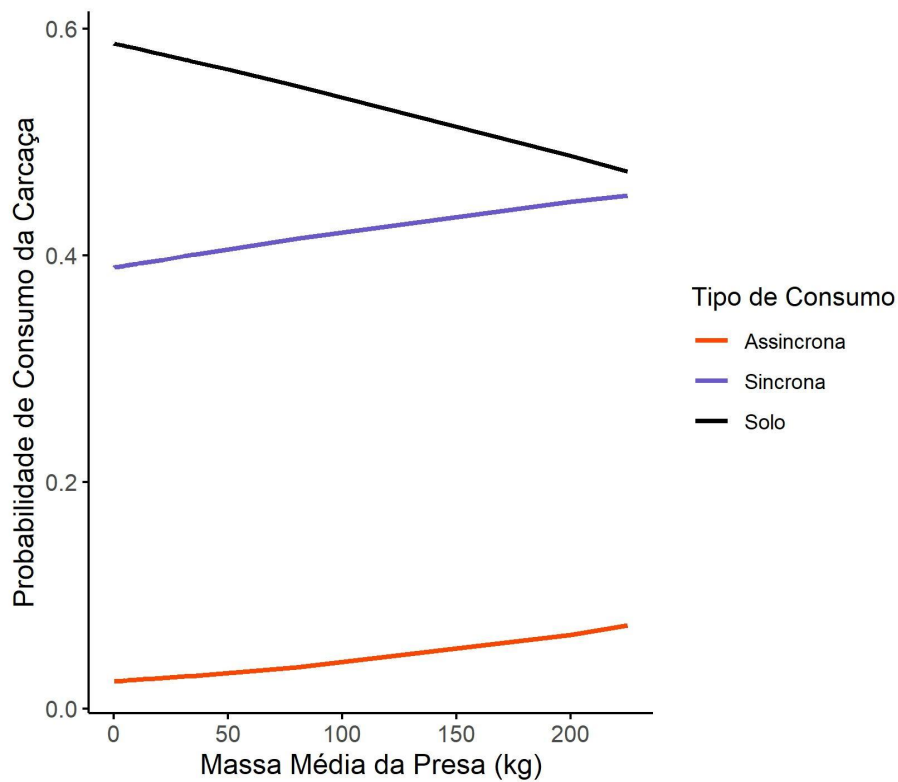


Figura 4 - Probabilidade de consumo da carcaça nos tipos solo, síncrono e assíncrono em função da massa média da presa (kg) entre os anos de 2012 a 2022 na Caiman Pantanal, Mato Grosso do Sul, Brasil. As linhas representam a relação entre a massa média da presa e a probabilidade de ocorrência de cada tipo de consumo, com base em uma análise de Regressão Logística Multinomial.

- *Pergunta 2*

Para a analisar a influência da massa média da presa no número de indivíduos de onças-pintadas que a consomem em dois tipos de consumo (síncrono ou assíncrono), o intercepto do modelo apresentou um coeficiente estimado de 0,61 (Erro padrão = 0,11, $p < 0,001$), indicando que, na ausência de outras variáveis, o número médio de onças-pintadas estimado consumindo cada carcaça é 1,83 ($\exp(0,61)$). A variável “tipo de consumo” apresentou um coeficiente estimado de 0,22 (Erro padrão = 0,084, $p = 0,010$), o que sugere que, para situações de consumo síncrono, há um aumento significativo no número de onças-pintadas presentes em comparação com o consumo assíncrono. Mais especificamente, a estimativa da presença de onças-pintadas é cerca de 24% maior em casos de consumo síncrono ($\exp(0,22) \approx 1,24$).

Além disso, a massa média da presa mostrou um efeito positivo sobre o número de onças-pintadas presentes (coeficiente = 0,0011; Erro padrão = 0,00037, $p = 0,0019$). Isso significa que, para cada aumento de 1 kg na massa média da presa, espera-se um aumento de aproximadamente 0,11% no número de onças-pintadas presentes ($\exp(0,0011) \approx 1,0011$) (Figura 5).

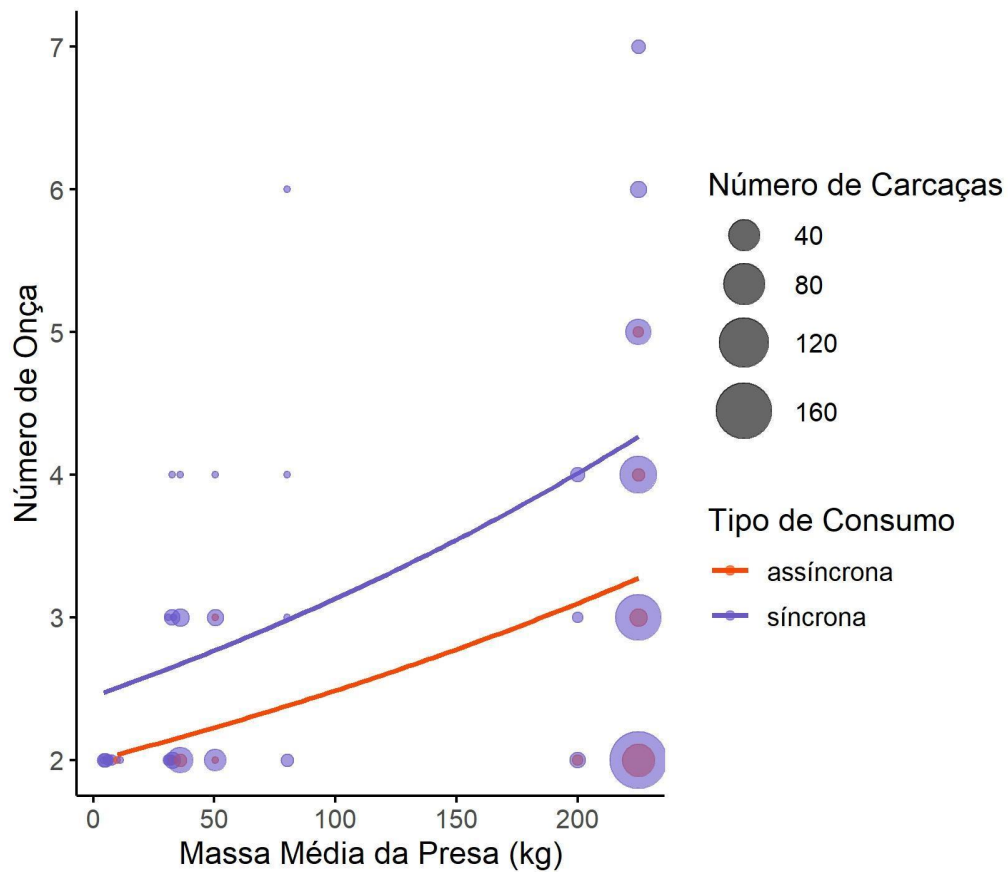


Figura 5 - Influência da massa média da presa (kg) no número de onças-pintadas (*Panthera onca*) presentes na carcaça nos tipos de consumo síncrono (representada em roxo) e assíncrono (representada em laranja), entre os anos de 2012 a 2022 na Caiman Pantanal, Mato Grosso do Sul, Brasil. Os pontos no gráfico demonstram o número de carcaças observadas para cada intervalo de massa média, com o tamanho dos pontos indicando a quantidade de carcaças, em análise de covariância (ANCOVA) com distribuição Poisson.

- *Pergunta 3*

Em relação às díades de sexo e à probabilidade do tipo de consumo da carcaça, o intercepto do modelo (2.2914; $p < 0.001$) representa a probabilidade estimada de consumo síncrono para o grupo de referência, que são as díades FF. Os coeficientes associados às díades FM (-0.2075; $p = 0.435$) e MM (-0.5207; $p = 0.216$) não foram significativos. Isso indica que não há evidências de que a probabilidade de consumo síncrono difira significativamente entre as díades FF, FM e MM. Ou seja, as diferenças observadas nos coeficientes não refletem variações reais na probabilidade de consumo síncrono devido à composição das díades.

O modelo apresentou um valor de desvio residual de 462.17 com 697 graus de liberdade, e o AIC foi de 468.17. Apesar de as probabilidades estimadas para o consumo síncrono sejam de 90,8% para díades FF, 87,2% para díades FM e 79,4% para díades MM, essas diferenças não podem ser interpretadas como relevantes do ponto de vista estatístico, dado que os coeficientes associados às comparações não foram significativos. Assim, os resultados indicam que, estatisticamente, a probabilidade de consumo síncrono é semelhante independentemente da composição das díades. (Figura 6).

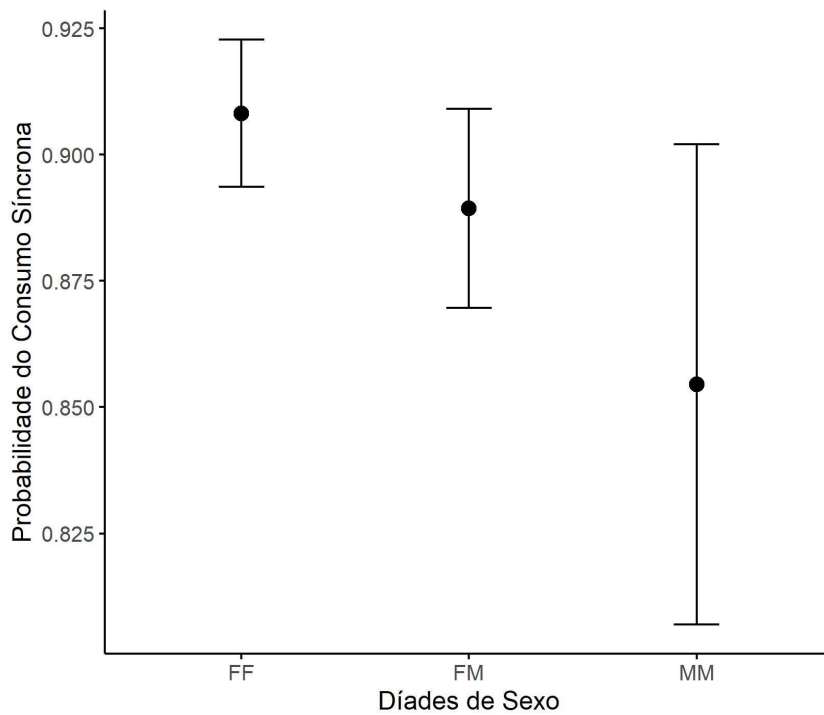


Figura 6 - Probabilidades estimadas de consumo síncrono das carcaças nas composições de díades de sexo fêmea-fêmea (FF), fêmea-macho (FM) e macho-macho (MM) de onças-pintadas (*Panthera onca*) durante os anos de 2012 a 2022 na Caiman Pantanal, Mato Grosso do Sul, Brasil.

- *Pergunta 4*

Os resultados do modelo que analisa a influência do grau médio de parentesco entre as onças-pintadas em relação à probabilidade de consumo da carcaça para cada tipo de consumo (síncrono e assíncrono) indicaram que à medida que o grau de parentesco entre os indivíduos aumenta, a probabilidade de consumo síncrono também aumenta. O coeficiente da variável grau médio de parentesco por carcaça foi positivo ($\beta = 4.4065$, $p < 0.001$) para o consumo síncrono. O intercepto do modelo foi de 0.8186 ($p = 0.00264$), indicando que, mesmo na ausência de influência do grau de parentesco, há uma probabilidade considerável de ocorrer consumo síncrono.

Além disso, foi calculada a probabilidade predita de consumo síncrono para cada observação. Utilizou-se um ponto de corte de 0.5 para classificar as observações em consumo síncrono ou assíncrono, com o modelo prevendo corretamente a maior parte dos eventos de consumo síncrono, mas com desempenho mais limitado na previsão de eventos de consumo assíncrono. A análise da curva ROC (Característica Operacional do Receptor) revelou uma área sob a curva (AUC- Área Sob a Curva) de 0.6859, sugerindo uma capacidade moderada do modelo em discriminar entre os modos de consumo da carcaça (síncrono e assíncrono) (Figura 7).

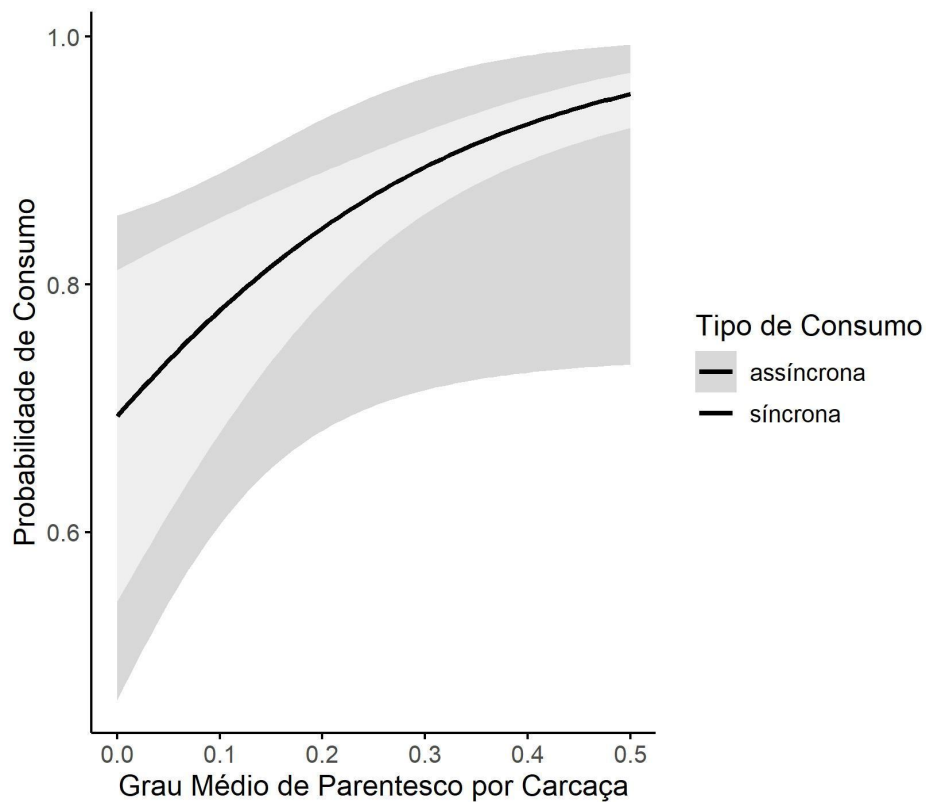


Figura 7 - Relação entre o grau médio de parentesco por carcaça e a probabilidade de consumo síncrono e assíncrono por onças-pintadas (*Panthera onca*) durante os anos de 2012 a 2022 na Caiman Pantanal, Mato Grosso do Sul, Brasil. A linha representa o ajuste do modelo de regressão logística e as áreas sombreadas indicam o intervalo de confiança com base no erro padrão. As categorias de consumo síncrono (em branco) e assíncrono (em cinza) foram separadas utilizando um ponto de corte de 0.5.

Discussão

Espécies solitárias podem apresentar organizações e estruturas sociais complexas (Pontier & Natoli, 1996; Say et al., 1999; Naidenko & Hupe, 2002; Say et al., 2002) em que a filopatria e o cuidado parental, com viés feminino, contribuem para o desenvolvimento do aprendizado nas interações e influenciando no compartilhamento de alimentos (Holekamp & Sawdy, 2019; Carter et al., 2021; Stibbard-Hawkes et al., 2022). Encontramos que, entre as onças-pintadas, a massa média da presa é um fator determinante no número de indivíduos e como se consome a carcaça, ou seja, maior disponibilidade de recurso influencia tanto o aumento no número de indivíduos (Figura 5) quanto a probabilidade de compartilhamento (Figura 4 e 5). No geral, o sexo não foi um fator determinante para os tipos de consumo. Porém, interações entre fêmeas aparentadas demonstraram maior tendência do consumo síncrono (Figura 6 e 7). Isso sugere que, o ato de compartilhar o alimento entre as onças-pintadas é multifatorial e que a disponibilidade de recurso e a proximidade genética pode desempenhar um papel importante no desenvolvimento de tolerância social. Esses comportamentos podem favorecer interações entre coespecíficos, promovendo a formação de agrupamentos rudimentares de sociedades matrilineares mais complexas (Holekamp & Sawdy, 2019), caracterizadas por formas significativas de apoio social (Power & Ready, 2019).

O monitoramento das carcaças no Pantanal foi registrado durante todo ano com influência de predação entre o período de seca e cheia, como demonstrado em outras pesquisas (Figura 2; Cavalcanti & Gese, 2010). Embora o consumo solo tenha sido o mais registrado, observamos um grande número de compartilhamentos de carcaças, principalmente de forma síncrona (Figura 3). Encontramos que, o aumento da massa média da presa tem um efeito positivo significativo tanto no número de onças-pintadas quanto no compartilhamento.

Cada acréscimo de 100 kg na massa média da presa resulta em um aumento estimado em 11% no número de indivíduos presentes, com um impacto 24% maior na probabilidade de consumo síncrono em comparação ao assíncrono (Tabela 1; Figura 4; Figura 5).

Esses resultados indicam que a massa média da presa é uma variável chave na determinação dos tipos de consumo, influenciando significativamente a probabilidade de compartilhamento. Presas menores são consumidas mais rapidamente por um único indivíduo, devido à necessidade de suprir rapidamente as demandas energéticas individuais (Twining et al., 2024), reduzindo o tempo de permanência, intervalo entre abates e a taxa de retorno ao alimento (Cavalcanti & Gese, 2010; Guilder et al., 2015). Esse padrão diminui as chances de interação entre os indivíduos, favorecendo o consumo solo. Por outro lado, presas maiores oferecem uma quantidade de recurso e tempo suficiente para sustentar múltiplos indivíduos, aumentando a probabilidade de consumo síncrono e interações sociais, sendo este um pré-requisito para o desenvolvimento da tolerância e agrupamento de indivíduos (Macdonald 1983; Rodrigues et al., 2023; Twining et al., 2024). Nesses casos, a formação de grupos podem aumentar a eficiência na proteção da carcaça contra competidores (Macdonald 1983; Guilder et al., 2015).

Conjuntamente, fatores sociais podem influenciar na complexidade e dinâmica das interações (Benson et al., 2006; Dahle & Swenson, 2003; Le Roex et al., 2022). A probabilidade estimada de consumo síncrono foi de 90,8% para díades formada por fêmeas (FF), 87,2% para díades mistas (FM) e 79,4% para díades formadas por machos (MM)(Figura 3 e 6). No entanto, apenas a composição de díades entre fêmeas apresentou significância estatística, enquanto as diferenças entre as demais composições não foram significativas. Isso pode ser explicado, em parte, pela distribuição dos dados em que díades FF representaram 74,8% do total de eventos de consumo síncrono, enquanto FM corresponderam a 47,3% e

MM apenas 9,9%. Assim, a menor ocorrência de díades MM pode ter reduzido o poder estatístico da comparação entre os grupos. Dessa forma, os resultados sugerem que o sexo dos indivíduos, por si só, não influencia diretamente a probabilidade de compartilhamento da carcaça, e que outros fatores, como disponibilidade de recurso e relações sociais prévias, podem ter um papel mais relevante no comportamento alimentar das onças-pintadas.

Em contrapartida, o parentesco teve um efeito significativo, demonstrando que quanto maior a proximidade genética, maior a probabilidade do compartilhamento síncrono da carcaça (Figura 7). Isso ocorre devido às características ecológicas-comportamentais da espécie, como filopatria (Kantek et al., 2021; Fragoso et al., 2023), sobreposição espacial (Rabinowitz & Nottingham, 1986), comportamento de cuidado parental e os custos energéticos da reprodução como gestação, lactação, proteção, alimentação e socialização (Holekamp & Sawdy, 2019; Stibbard-Hawkes et al., 2022). Por essa razão, o parentesco atua como um facilitador na formação de grupos (West et al., 2021), promovendo hierarquias de dominância (Kilham & Spotila, 2022). Além disso, o comportamento altruísta em estrutura de parentesco cada vez mais modulares (Rendell et al., 2019) desencadeia funções que impactam o desenvolvimento cerebral (Byers & Walker, 1995; Champagne & Curley, 2005; Patterson et al., 2022), a transmissão de informações socialmente aprendidas (Pyke et al. 1977; Kopps et al., 2014; Carroll et al., 2015 Wooldridge et al., 2019), a priorização e o acesso ao alimento para os filhotes dependentes (Kruuk, 1972; Mech 1999; Wijaya et al., 2021; Jordan et al., 2022). Isso reflete em maior sobrevivência, sucesso reprodutivo e familiaridade com vizinhos (Moses & Millar 1994; Støen et al. 2005; Lutermann et al. 2006; Ashbury et al. 2020; Siracusa et al., 2021; Hansen et al., 2022).

Esse comportamento molda o ambiente social e influencia diretamente o modo de consumo da carcaça. Para as fêmeas, a disponibilidade de alimentos (Sandell, 1989) e a

presença de outras fêmeas são fatores determinantes nas decisões de ocupação da área, pois evitam e minimizam as interações com machos (Kanda et al., 2019; Kantek et al., 2021; Hansen et al., 2022). A presença de machos, por sua vez, pode representar riscos e estresse para as fêmeas (Erofeeva et al., 2023), devido ao canibalismo (Azevedo et al., 2010; Kanda et al., 2019) e ao infanticídio (Soares et al., 2006; Tortato et al., 2017; Fragoso et al., 2023). Todavia, mesmo que seja raro, os machos podem formar coalizões estratégicas com o objetivo de concentrar, acessar e defender as fêmeas, adaptando-se a condições que favorecem sua reprodução (Macdonald, 1983; Sandell, 1989; Caro, 1994; Mosser & Packer, 2009; Jędrzejewski et al., 2022; Kanda et al., 2019).

Ainda assim, o compartilhamento de alimento é pertinente pela reciprocidade criando e mantendo vínculos sociais através do desenvolvimento de uma rede de apoio (Trivers 1971; Smith, 1990; Winterhalder, 2001; Gurven et al., 2015; Elbroch et al., 2017; Leimar & Bshary, 2024). A tolerância é favorecida quando os benefícios de manter interações superam os custos de monopolização do recurso, com padrões de reciprocidade, sobreposição espacial e/ou parentesco também visto em outros grande felinos, como pumas (*Puma concolor*) (Elbroch et al., 2017), tigres (*Panthera tigris*) (Carter et al., 2023) e leões (*Panthera leo*) (Borrego, 2020). Em nossos resultados, isso se confirma na medida que o compartilhamento também ocorre em menor proporção e sem significância estatística entre sexos diferentes e não-aparentados (Figura 3), necessitando de uma escala de tempo mais longa para a manutenção de nichos sociais que apoiam oportunidades de reprodução (Elbroch et al., 2017). Dentre os benefícios, o compartilhamento pode expandir a rede social, reduzir os riscos de não receberem ajuda no futuro (Carter & Wilkinson, 2015; Leimar & Bshary, 2024) e garantem a guarda da parceria reprodutiva para os machos e proteção contra infanticídio e predadores para as fêmeas (Wrangham et al., 1999; Alger et al., 2023).

Em conclusão, este estudo demonstra que, nas onças-pintadas, em condições de alta disponibilidade de recurso alimentar, aliado a filopatria e o cuidado parental feminino, há tendência para a formação de grupos rudimentares entre fêmeas geneticamente próximas, beneficiando as formas de uso de um recurso alimentar. A complexidade e a flexibilidade das interações sociais é considerada como uma estratégia adaptativa em dinâmicas de fissão-fusão (Rendell et al., 2019), nas quais os indivíduos transitam entre filiações menores e maiores (Kummer, 1971), em que o parentesco pode atuar como facilitador dessas interações. Embora sejam necessárias mais pesquisas, há condições favoráveis para o desenvolvimento de um sistema social matrilinear entre as onças-pintadas, semelhante ao documentado em populações de ursos (*Ursus* sp.), com estrutura social flexível entre fêmeas aparentadas, tolerância em períodos de alta disponibilidade de alimento, interações mãe-filha e compartilhamento de áreas (Støen et al., 2005; Hansen et al., 2022; Kilham & Spotila, 2022). Esses achados abrem caminho para uma compreensão mais profunda das dinâmicas sociais das onças-pintadas e sua adaptação ao ambiente, e ressaltam a necessidade de estudos futuros para investigar mais detalhadamente as implicações ecológicas e comportamentais desse sistema social.

Literatura citada

- Adams ES, & Mesterton-Gibbons M. 2003. Lanchester's attrition models and fights among social animals. *Behavioral Ecology*, 14(5), 719-723.
- Alger I, Hooper PL, Cox D, Stieglitz J, & Kaplan HS. 2020. Paternal provisioning results from ecological change. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 117(20), 10746-10754.

- Alger I, Dridi S, Stieglitz J, & Wilson ML. 2023. The evolution of early hominin food production and sharing. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 120(25), e2218096120.
- Alvares CA, Stape JL, Sentelhas PC, Gonçalves JDM, Sparovek G. 2013. Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische zeitschrift*, 22(6), 711-728;
- Andersson M. 1994. Sexual Selection. *Princeton University Press*.
- Ashbury AM, Willems EP, Utami Atmoko SS, Saputra F, van Schaik CP, & van Noordwijk MA. 2020. Home range establishment and the mechanisms of philopatry among female Bornean orangutans (*Pongo pygmaeus wurmbii*) at Tuanan. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 74, 1-21.
- Azevedo FC, & Murray DL. 2007. Evaluation of potential factors predisposing livestock to predation by jaguars. *The Journal of Wildlife Management* 71: 2379-2386;
- Azevedo FC, Costa RL, Concone HV, Pires-da Silva A, & Verdade LM. 2010. Cannibalism among jaguars (*Panthera onca*). *The Southwestern Naturalist*, 597-599.
- Benson JF, Chamberlain MJ, & Leopold BD. 2006. Regulation of space use in a solitary felid: population density or prey availability?. *Animal Behaviour*, 71(3), 685-693.
- Bernal-Escobar A, Payán E, & Cordovez JM. 2015. Sex dependent spatially explicit stochastic dispersal modeling as a framework for the study of jaguar conservation and management in South America. *Ecological modelling*, 299, 40-50.
- Boehm C. 1999. The natural selection of altruistic traits. *Human Nature*, 10(3), 205–252.

Borrego N. 2020. Socially tolerant lions (*Panthera leo*) solve a novel cooperative problem. *Animal Cognition*, 23(2), 327-336.

Boyd R, & Richerson PJ. 2009. Culture and the evolution of human cooperation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 364(1533), 3281–3288.

Byers JA, & Walker C. 1995. Refining the motor training hypothesis for the evolution of play. *The American Naturalist*, 146(1), 25-40.

Carter GG, & Wilkinson GS. 2015. Social benefits of non-kin food sharing by female vampire bats. *Proceedings of the Royal Society B*, 282, 20152524.

Carter GG. 2021. Co-option and the evolution of food sharing in vampire bats. *Ethology*, 127(10), 837-849.

Carter NH, Wilson EC, & Gurung B. 2023. Social networks of solitary carnivores: The case of endangered tigers and insights on their conservation. *Conservation Science and Practice*, 5(8), e12976.

Caro TM. 1994. Cheetahs of the Serengeti Plains: group living in an asocial species. *University of Chicago press*.

Carroll EL, Baker CS, Watson M, Alderman R, Bannister J, Gaggiotti OE, ... & Harcourt R. 2015. Cultural traditions across a migratory network shape the genetic structure of southern right whales around Australia and New Zealand. *Scientific reports*, 5(1), 16182.

Cavalcanti SMC, & Gese EM. 2009. Spatial ecology and social interactions of jaguars (*Panthera onca*) in the southern Pantanal, Brazil. *Journal of Mammalogy*.

Cavalcanti SM, & Gese EM. 2010. Kill rates and predation patterns of jaguars (*Panthera onca*) in the southern Pantanal, Brazil. *Journal of Mammalogy*, 91(3), 722-736.

Champagne FA, & Curley JP. 2005. How social experiences influence the brain. *Current opinion in neurobiology*, 15(6), 704-709.

Colzato LS, Steenbergen L, de Kwaadsteniet EW, Sellaro R, Liepelt R, & Hommel B. 2013. Tryptophan promotes interpersonal trust. *Psychological science*, 24(12), 2575-2577.

Crawshaw Jr P. & Quigley H. 1991. Jaguar spacing, activity and habitat use in a seasonally flooded environment in Brazil. *Journal of Zoology* 223:357–370.

Dahle B, & Swenson JE. 2003. Home ranges in adult Scandinavian brown bears (*Ursus arctos*): effect of mass, sex, reproductive category, population density and habitat type. *Journal of Zoology*, 260(4), 329-335.

Devlin AL, Frair JL, Crawshaw Jr PG, Hunter LT, Tortato FR, Hoogesteijn R, ... & Quigley HB. 2023. Drivers of large carnivore density in non-hunted, multi-use landscapes. *Conservation science and practice*, 5(1), e12745.

De Waal FB. 1989. Food sharing and reciprocal obligations among chimpanzees. *Journal of Human Evolution*, 18(5), 433-459.

Dukas R. 2004. Evolutionary biology of animal cognition. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 35(1), 347-374.

Eisenberg JF, Muckenhirn NA, & Rundran R. 1972. The relation between ecology a social structure in primates. *Science*, 176(4037), 863-874.

Elbroch LM, Levy M, Lubell M, Quigley H, & Caragiulo A. 2017. Adaptive social strategies in a solitary carnivore. *Science Advances*, 3(10), e1701218.

Emlen ST, & Oring LW. 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science*, 197(4300), 215-223.

Eriksson CE, Kantek DL, Miyazaki SS, Morato RG, dos Santos-Filho M, Ruprecht JS, ... & Levi T. 2022. Extensive aquatic subsidies lead to territorial breakdown and high density of an apex predator.

Erofeeva MN, Vasilieva NA, Ananyeva MS, Klyuchnikova PS, & Naidenko SV. 2023. Meeting with a male can lead to stress: female reaction to a pairing with a partner in Felidae. *Behavioural Processes*, 208, 104876.

Feistner A, McGrew WC. 1989. Food-sharing in primates: a critical review. In: Seth, P.K., Seth, S. (Eds.), *Perspectives in Primate Biology*. Today & Tomorrow's Printers and Publishers, New Dehli, pp. 21–36.

Fragoso CE, Rampim LE, Quigley H, Buhrke Haberland M, Ayala Espíndola W, Cabral Araújo V, ... & May Júnior JA. 2023. Unveiling demographic and mating strategies of *Panthera onca* in the Pantanal, Brazil. *Journal of Mammalogy*, 104(2), 239-251;

Gavrilets S. 2012. Human origins and the transition from promiscuity to pair-bonding. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(25), 9923-9928.

Greenwood PJ. 1980. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal behaviour*, 28(4), 1140-1162.

Guilder J, Barca B, Arroyo-Arce S, Gramajo R, & Salom-Pérez R. 2015. Jaguars (*Panthera onca*) increase kill utilization rates and share prey in response to seasonal fluctuations in

nesting green turtle (*Chelonia mydas mydas*) abundance in Tortuguero National Park, Costa Rica. *Mammalian Biology*, 80, 65-72.

Gurven M. 2004. To give and to give not: The behavioral ecology of human food transfers. *Behavioral and Brain Sciences*, 27(4), 543-560.

Gurven M, Jaeggi AV, Von Rueden C, Hooper PL, & Kaplan H. 2015. Does market integration buffer risk, Erode traditional sharing practices and increase inequality? A test among Bolivian forager-farmers. *Human Ecology*, 43, 515–530.

Hamilton, WD. 1964. The genetical evolution of social behaviour. *Journal of Theoretical Biology*, 7(1), 17–52.

Hansen JE, Hertel AG, Frank SC, Kindberg J, & Zedrosser A. 2022. Social environment shapes female settlement decisions in a solitary carnivore. *Behavioral Ecology*, 33(1), 137-146.

Hardy CL, & Van Vugt M. 2006. Nice guys finish first: The competitive altruism hypothesis. *Personality and Social Psychology Bulletin*, 32(10), 1402-1413.

Holekamp KE, & Sawdy MA. 2019. The evolution of matrilineal social systems in fissioned carnivores. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 374(1780), 20180065.

Jaeggi AV, & Gurven M. 2013. Natural cooperators: food sharing in humans and other primates. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 22(4), 186-195.

Jordan NR, Golabek KA, Behr DM, Walker RH, Plimpton L, Lostrom S, ... & McNutt JW. 2022. Priority of access to food and its influence on social dynamics of an endangered carnivore. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 76, 1-15.

- Jędrzejewski W, Hoogesteijn R, Devlin AL, Tortato F, Concone HVB, Azevedo F, ... & Schmidt K. 2022. Collaborative behaviour and coalitions in male jaguars (*Panthera onca*): evidence and comparison with other felids. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 76(9), 121.
- Kanda CZ, Oliveira-Santos LGR, Morato RG, De Paula RC, Rampim LE, Sartorello L, ... & Cezar Ribeiro M. 2019. Spatiotemporal dynamics of conspecific movement explain a solitary carnivore's space use. *Journal of Zoology*, 308(1), 66-74.
- Kantek DLZ, Trinca CS, Tortato F, Devlin AL, de Azevedo FCC, Cavalcanti S, ... & Eizirik E. 2021. Jaguars from the Brazilian Pantanal: low genetic structure, male-biased dispersal, and implications for long-term conservation. *Biological Conservation*, 259, 109153.
- Kaplan H, Hill K, Lancaster J, & Hurtado AM. 2000. A theory of human life history evolution: Diet, intelligence, and longevity. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews: Issues, News, and Reviews*, 9(4), 156-185.
- Kaplan H, Gurven M, Hill K, & Hurtado AM. 2005. The natural history of human food sharing and cooperation: a review and a new multi-individual approach to the negotiation of norms. *Moral sentiments and material interests: The foundations of cooperation in economic life*, 6, 75-113.
- Kilham B, & Spotila JR. 2022. Matrilinear hierarchy in the American black bear (*Ursus americanus*). *Integrative zoology*, 17(1), 139-155.
- Kramer KL. 2023. Female cooperation: evolutionary, cross-cultural and ethnographic evidence. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 378(1868), 20210425.

- Kramer KL, & Ellison PT. 2010. Pooled energy budgets: Resituating human energy-allocation trade-offs. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 19(4), 136-147.
- Kruuk H. 1972. The spotted hyena: a study of predation and social behavior. University of Chicago Press, Chicago.
- Köppen W, & Geiger R. 1928. *Klima der Erde*. Gotha: Verlag Justus Perthes.
- Kopps AM, Ackermann CY, Sherwin WB, Allen SJ, Bejder L, & Krützen M. 2014. Cultural transmission of tool use combined with habitat specializations leads to fine-scale genetic structure in bottlenose dolphins. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1782), 20133245.
- Kulahci IG, & Quinn JL. 2019. Dynamic relationships between information transmission and social connections. *Trends in ecology & evolution*, 34(6), 545-554.
- Kummer H. 2017. Primate societies: Group techniques of ecological adaptation. *Routledge*.
- Lawson Handley LJ, & Perrin N. 2007. Advances in our understanding of mammalian sex-biased dispersal. *Molecular ecology*, 16(8), 1559-1578.
- Leimar O, & Bshary R. 2024. Social bond dynamics and the evolution of helping. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 121(11), e2317736121.
- Lefebvre L, Reader SM, & Sol D. 2004. Brains, innovations and evolution in birds and primates. *Brain Behavior and Evolution*, 63(4), 233-246.

Le Roex N, Mann GKH, Hunter LTB, & Balme GA. 2022. Big competition for small spots? Conspecific density drives home range size in male and female leopards. *Journal of Zoology*, 316(3), 178-187.

Lucchesi S, Cheng L, Janmaat K, Mundry R, Pisor A, & Surbeck M. 2020. Beyond the group: how food, mates, and group size influence intergroup encounters in wild bonobos. *Behavioral Ecology*, 31(2), 519-532.

Lutermann H, Schmelting B, Radespiel U, Ehresmann P, & Zimmermann E. 2006. The role of survival for the evolution of female philopatry in a solitary forager, the grey mouse lemur (*Microcebus murinus*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1600), 2527-2533.

Macdonald DW. 1983. The ecology of carnivore social behaviour. *Nature*, 301(5899), 379-384.

Majolo B, Ventura R, & Koyama NF. 2005. Sex, rank and age differences in the Japanese macaque (*Macaca fuscata yakui*) participation in intergroup encounters. *Ethology*, 111(5), 455-468.

Makuya L, & Schradin C. 2024. Costs and benefits of solitary living in mammals. *Journal of Zoology*, 323(1), 9-18.

Marlowe, FW. 2007. Hunter-gatherers and human evolution. *Evolutionary Anthropology*, v. 14, p. 54-67, 2005.

Mech LD. 1999. Alpha status, dominance, and division of labor in wolf packs. *Canadian journal of zoology*, 77(8), 1196-1203.

- Melis AP, Hare B, & Tomasello M. 2006. Engineering cooperation in chimpanzees: Tolerance constraints on cooperation. *Current Biology*, 16(7), 647–650.
- Melzheimer J, Heinrich SK, Wasiolka B, Mueller R, Thalwitzer S, Palmegiani I, ... & Wachter B. 2020. Communication hubs of an asocial cat are the source of a human–carnivore conflict and key to its solution. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 117(52), 33325-33333.
- Morato RG, Connette G, Stabach J, De Paula RC, Ferraz KM, Kantek D, ... & Leimgruber P. 2018. Resource selection in an apex predator and variation in response to local landscape characteristics. *Biological Conservation*, 228, 233-240.
- Moses RA, & Millar JS. 1994. Philopatry and mother-daughter associations in bushy-tailed woodrats: space use and reproductive success. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 35, 131-140.
- Mosser A, & Packer C. 2009. Group territoriality and the benefits of sociality in the African lion, *Panthera leo*. *Animal Behaviour*, 78(2), 359-370.
- Naidenko SV, & Hupe K. 2002. Seasonal changes in home range use in feral tomcats in Solling, central Germany. *Зоологический журнал*, 81(11), 1371-1381.
- Patterson SK, Strum SC, & Silk JB. 2022. Early life adversity has long-term effects on sociality and interaction style in female baboons. *Proceedings of the Royal Society B*, 289(1968), 20212244.
- Payne HF, Lawes MJ, & Henzi SP. 2003. Fatal attack on an adult female *Cercopithecus mitis erythrarchus*: implications for female dispersal in female-bonded societies. *International Journal of Primatology*, 24, 1245-1250.

- Pereira AS, De Moor D, Casanova C, & Brent LJ. 2023. Kinship composition in mammals. *Royal Society Open Science*, 10(7), 230486.
- Plana F, Pérez J, & Abeliuk A. 2023. Modularity of food-sharing networks minimises the risk for individual and group starvation in hunter-gatherer societies. *Plos one*, 18(5), e0272733.
- Pontier D, & Natoli E. 1996. Male reproductive success in domestic cat (*Felis catus* L.): a case history. *Behav Proc* 37:85–88
- Power EA, Ready E. 2019. Cooperation beyond consanguinity: post-marital residence, delineations of kin and social support among South Indian Tamils. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 374, 20180070.
- Prox L, Farine D. 2020. A framework for conceptualizing dimensions of social organization in mammals. *Ecol. Evol.* 10, 791–807.
- Pyke GH, Pulliam HR, & Charnov EL. 1977. Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *The quarterly review of biology*, 52(2), 137-154.
- Rampim LE, Sartorello LR, Fragoso CE, Haberfeld M, & Devlin AL. 2020. Antagonistic interactions between predator and prey: mobbing of jaguars (*Panthera onca*) by white-lipped peccaries (*Tayassu pecari*). *acta ethologica*, 23(1), 45-48.
- R Core Team. 2024. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.r-project.org/>.
- Rendell L, Cantor M, Gero S, Whitehead H, & Mann J. 2019. Causes and consequences of female centrality in cetacean societies. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 374(1780), 20180066.

- Rodrigues AM, Barker JL, & Robinson EJ. 2023. The evolution of intergroup cooperation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 378(1874), 20220074.
- Rabinowitz AR, & Jr Nottingham B. 1986. Ecology and behaviour of the jaguar (*Panthera onca*) in Belize, Central America. *Journal of Zoology*, 210(1), 149-159.
- Sandell M. 1989. The mating tactics and spacing patterns of solitary carnivores. In: *Carnivore behavior, ecology, and evolution* (pp. 164-182). Boston, MA: Springer US.
- Say L, Pontier D, Natoli E. 1999. A genetic analysis of male reproductive success in two contrasted environments in the domestic cat (*Felis catus* L.). *Proceedings of the Royal Society of London B* 266:2071–2074.
- Say L, Devillard S, Natoli E, & Pontier D. 2002. The mating system of feral cats (*Felis catus* L.) in a sub-Antarctic environment. *Polar Biology*, 25, 838-842.
- Shizuka D, & Johnson AE. 2020. How demographic processes shape animal social networks. *Behavioral Ecology*, 31(1), 1-11.
- Silk JB, & House BR. 2011. The evolution of altruistic social preferences in human groups. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366(1566), 1137–1148.
- Siracusa ER, Boutin S, Dantzer B, Lane JE, Coltman DW, & McAdam AG. 2021. Familiar neighbors, but not relatives, enhance fitness in a territorial mammal. *Current Biology*, 31(2), 438-445.
- Smith JM. 1990. The Y of human relationships. *Nature*, 344, 591–592.

- Smith JE. 2014. Hamilton's legacy: kinship, cooperation and social tolerance in mammalian groups. *Animal Behaviour*, 92, 291-304.
- Smith JE, Jaeggi AV, Holmes RK, & Silk JB. 2023. Sex differences in cooperative coalitions: a mammalian perspective. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 378(1868), 20210426.
- Soisalo MK, Cavalcanti SMC. 2006. Estimating the density of a jaguar population in the Brazilian Pantanal using camera traps and capture–recapture sampling in combination with GPS radio-telemetry. *Biological Conservation* 129, 487–496.
- Stevens JR, Gilby IC. 2004. A conceptual framework for non-kin food sharing: timing and currency of benefits. *Anim. Behav.* 67, 603–614.
- Stibbard-Hawkes DN, Smith K, & Apicella CL. 2022. Why hunt? Why gather? Why share? Hadza assessments of foraging and food-sharing motive. *Evolution and Human Behavior*, 43(3), 257-272.
- Støen OG, Bellemain E, Sæbø S, & Swenson JE. 2005. Kin-related spatial structure in brown bears *Ursus arctos*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 59, 191-197.
- Soares TN, Telles MP, Resende LV, Silveira L, Jácomo ATA, Morato RG, ... & Brondani C. 2006. Paternity testing and behavioral ecology: a case study of jaguars (*Panthera onca*) in Emas National Park, Central Brazil. *Genetics and Molecular Biology*, 29, 735-740.
- Sosa S, Sueur C, & Puga-Gonzalez I. 2020. Network measures in animal social network analysis: Their strengths, limits, interpretations and uses. *Methods in Ecology and Evolution*, 12, 10–21.

Tello-Ramos MC, Branch CL, Kozlovsky DY, Pitera AM, & Pravosudov VV. 2019. Spatial memory and cognitive flexibility trade-offs: to be or not to be flexible, that is the question. *Animal Behaviour*, 147, 129-136.

Therneau T, Sinnwell J, Atkinson E, & Schaid D. 2020. *kinship2: Pedigree Functions*. R package version 1.8.5. URL <https://CRAN.R-project.org/package=kinship2>.

Trivers RL. 1971. The evolution of reciprocal altruism. *The Quarterly review of biology*, 46(1), 35-57.

Twining JP, Sutherland C, Zalewski A, Cove MV, Birks J, Wearn OR, ... & Powell RA. 2024. Using global remote camera data of a solitary species complex to evaluate the drivers of group formation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 121(12), e2312252121.

Tomas WM, de Oliveira Roque F, Morato RG, Medici PE, Chiaravalloti RM, Tortato FR, ... & Junk WJ. 2019. Sustainability agenda for the Pantanal wetland: perspectives on a collaborative interface for science, policy, and decision-making. *Tropical Conservation Science*, 12: 1-30.

Tortato FR, Devlin AL, Hoogesteijn R, Júnior JAM, Frair JL, Crawshaw PG, ... & Quigley HB. 2017. Infanticide in a jaguar (*Panthera onca*) population—does the provision of livestock carcasses increase the risk?. *Acta ethologica*, 20, 69-73.

Venables WN, & Ripley BD. 2002. *Modern Applied Statistics with S* (4th ed.). Springer.

Verschueren S, Fabiano EC, Nghipunya EN, Cristescu B, & Marker L. 2023. Social organization of a solitary carnivore, the leopard, inferred from behavioural interactions at marking sites. *Animal Behaviour*, 200, 115-124.

- Walmsley SF, Boutin S, Dantzer B, Lane JE, Coltman DW, & McAdam AG. 2023. Benefits of living closer to kin vary by genealogical relationship in a territorial mammal. *Proceedings of the Royal Society B*, 290(1990), 20221569.
- West SA, Cooper GA, Ghoul MB, & Griffin AS. 2021. Ten recent insights for our understanding of cooperation. *Nature ecology & evolution*, 5(4), 419-430.
- Winterhalder B. 2001. The behavioural ecology of hunter-gatherers. In C. Panter-Brick, R. H. Layton, & P. Rowley-Conwy (Eds.), *Hunter-gatherers: An interdisciplinary perspective* (pp. 12–38). Cambridge: Cambridge University Press.
- Wijaya KP, Chavez JP, Pochampalli R, Rockenfeller R, Aldila D, Goetz T, & Soewono E. 2021. Food sharing and time budgeting in predator-prey interaction. *Communications in Nonlinear Science and Numerical Simulation*, 97, 105757.
- Wooldridge RL, Foster RJ, & Harmsen BJ. 2019. The functional role of scent marking in the social organization of large sympatric neotropical felids. *Journal of Mammalogy*, 100(2), 445-453.
- Wrangham RW. 1980. An ecological model of female-bonded primate groups. *Behaviour*, 262-300.
- Wrangham RW, Jones JH, Laden G, Pilbeam D, & Conklin-Brittain N. 1999. The raw and the stolen: cooking and the ecology of human origins. *Current anthropology*, 40(5), 567-594.

Cronograma de execução do projeto

	2023		2024		2025
Atividades	1º SEM	2º SEM	1º SEM	2º SEM	1º SEM
Matérias	X	X	X		
Revisão Bibliográfica	X	X	X	X	X
Análise de Dados		X	X	X	
Redação da Dissertação		X	X	X	X
Entrega da Dissertação					X
Defesa da Dissertação					X