



UNIVERSIDADE ESTADUAL DE SANTA CRUZ – UESC

DEPARTAMENTO DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS E AMBIENTAIS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIA ANIMAL

RAIMUNDO NOVAES ALENCAR JUNIOR

RANKING DE DOMINÂNCIA EM QUEIXADAS (*Tayassu pecari*) E SUA
RELAÇÃO COM O USO DA COMUNICAÇÃO MULTIMODAL E
PERSONALIDADE DOS INDIVÍDUOS

ILHÉUS – BAHIA

2022

29

30

31

32

Raimundo Novaes Alencar Junior

33

34

35

36 **RANKING DE DOMINÂNCIA EM QUEIXADAS (*Tayassu pecari*) E SUA**

37 **RELAÇÃO COM O USO DA COMUNICAÇÃO MULTIMODAL E**

38

PERSONALIDADE DOS INDIVÍDUOS

39

40

41

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciência Animal da Universidade Estadual de Santa Cruz-UESC como parte dos requisitos, para obtenção do título de Doutor em Ciência Animal, sob orientação da Prof^ª Dr^a Selene Siqueira da Cunha Nogueira e co-orientação do Prof. Dr. Sérgio Luiz Gama Nogueira-Filho.

42

43

44

45

46

47

48

49

50

51

52

53

54

55

56

57

ILHÉUS – BAHIA

58

2022

F

A368

Alencar Junior, Raimundo Novaes.

Ranking de dominância em queixadas (*Tayassu pecari*) e sua relação com o uso da comunicação multimodal e personalidade dos indivíduos / Raimundo Novaes Alencar Junior. – Ilhéus, BA: UESC, 2022.

133f. : il.

Orientadora: Selene Siqueira da Cunha Nogueira
Tese (Doutorado) – Universidade Estadual de Santa Cruz. Programa de Pós-Graduação em Ciência Animal – PPGCA.

Inclui referências.

1. Comunicação animal. 2. Coesão de grupo. 3. Estrutura social. 4. Dominância animal. 5. Temperamento. I. Título.

CDD 591.594

59
60
61
62
63
64
65
66
67
68
69
70
71
72
73
74
75
76
77
78
79
80
81
82
83
84
85
86
87
88
89
90
91
92
93
94

RAIMUNDO NVAES ALENCAR JUNIOR

**RANKING DE DOMINÂNCIA EM QUEIXADAS (*Tayassu pecari*) E SUA
RELAÇÃO COM O USO DA COMUNICAÇÃO MULTIMODAL E
PERSONALIDADE DOS INDIVÍDUOS**

Ilhéus – BA, 28/04/2022

Aline Cristina Sant'Anna – Dra
UFJF

Arrilton Araújo – Dr
UFRN

Luiz Carlos Pinheiro Machado Filho - Dr
UFSC

Rogério Grassetto Teixeira da Cunha - Dr
UNIFAL

Selene Siqueira da Cunha Nogueira - Dra
UESC/ DCB
(Orientador)

**ILHÉUS – BAHIA
2022**

95
96
97
98
99
100
101
102
103
104
105
106
107
108
109
110
111
112
113
114
115
116
117
118
119
120
121
122
123
124

Dedicatória

Esta obra é inteiramente dedicada à minha parceira de construção de vida, Marilsa Machado e aos animais silvestres.

Agradecimentos

125

126

127 À minha orientadora, Prof. Dra. Selene Siqueira da Cunha Nogueira;

128 Ao meu Co-orientador Prof. Dr. Sérgio Luiz da Gama Nogueira Filho;

129 À Marilsa Machado, minha parceira de vida, de lutas e conquistas a quem

130 dedico cada vitória;

131 À minha mãe e irmãos pelo apoio fraterno;

132 Ao grande parceiro de Labet, que cuida dos animais com toda a dedicação,

133 que faz toda a manutenção dos recintos e é imprescindível no manejo e no

134 cotidiano do laboratório, o Sr. Edenilson (Deni), “valeu parceiro”;

135 À Dra. Stella Lima pelas conversas oportunas e pelas observações na

136 revisão de literatura;

137 Aos colegas de laboratório e aqui a ordem de citação não se relaciona ao

138 grau de importância, pois todos foram grandes parceiros, Alisson (por todas as

139 conversas, as vezes em sábados e domingos à noite rs), à Vanessa Altino (me

140 ajudou desde encontrar um lugar para morar na nova cidade), Vanessa R.

141 Santana, Juliete Silva, Stella Lima, Lucas Rossini, Vitória, aos alunos da turma

142 de veterinária e biologia pela ajuda nos primeiros manejos e com certeza esqueci

143 de alguém e de antemão espero estar perdoado (rs);

144 Ao Prof. Dr. José Geraldo do departamento de Física da UESC, pela

145 amizade e por todas as conversas que tivemos;

146 Aos amigos de sempre (Paulo Ishimaru, Guilbeter Lima e Esteban

147 Gajardo) pela torcida, mensagens e imprescindível amizade;

148 Agradeço à Universidade Estadual de Santa Cruz e todos os funcionários

149 da Secretaria de Pós-graduação em Ciência Animal por todo o suporte para a

150 materialização desse trabalho;

151 Por fim agradeço a Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado da Bahia

152 (FAPESB) pelo fomento da bolsa de estudos.

153

154

155 **RANKING DE DOMINÂNCIA EM QUEIXADAS (*Tayassu pecari*) E SUA**
156 **RELAÇÃO COM O USO DA COMUNICAÇÃO MULTIMODAL E**
157 **PERSONALIDADE DOS INDIVÍDUOS**

158
159 **Resumo**

160 Entre os mecanismos envolvidos na manutenção da coesão social, destaca-se a
161 hierarquia de dominância. O estabelecimento do ranking social evita a ocorrência
162 de confrontos físicos nas disputas por recursos limitados, reduzindo a possibilidade
163 de ferimentos graves e/ou dispersão, por exemplo. Este mecanismo ainda requer
164 estudos para melhor compreender como a dinâmica de manutenção da dominância
165 de um indivíduo é mantida sobre os demais. Os sinais ritualizados fazem parte
166 desse processo, que é complexo e permite que os animais possam estabelecer uma
167 comunicação por meio dos sinais emitidos. Esses sinais são percebidos por canais
168 sensoriais do seu receptor, tais como visual, tátil, sonoro e olfativo/químico. O
169 emprego desses canais pode ocorrer de forma isolada (unimodal ou
170 unicomponente) ou simultânea (multimodal ou multicomponente). O uso da
171 comunicação multimodal foi descrito para várias espécies, mas pouco há na
172 literatura sobre sua relação com a manutenção do ranking dos indivíduos.
173 Adicionalmente, estudos recentes sugerem que a personalidade pode influenciar
174 no comportamento social dos animais e possivelmente em seu ranking. Desta
175 forma, o presente estudo teve como objetivo analisar o papel da comunicação e da
176 personalidade de queixadas (*Tayassu pecari*) em seu ranking. Para isso testamos
177 as seguintes hipóteses: 1) o ranking dos indivíduos dos grupos de queixadas está
178 relacionado com o uso dos canais de comunicação (visual, auditivo e tátil) isolados
179 (unimodal) ou combinados (bi- ou multimodal) (estudo I) e 2) a personalidade dos
180 indivíduos dos grupos de queixadas estudados está relacionada com o ranking dos
181 indivíduos (estudo II). Primeiramente, foi analisado o ranking social de dois
182 grupos de queixadas (G1: cinco fêmeas e oito machos; G2: quatro fêmeas e quatro
183 machos) mantidos no Laboratório de Etologia Aplicada da Universidade Estadual
184 de Santa Cruz. Durante esta análise também foram registrados os canais de
185 comunicação usados pelos animais emissores das interações afiliativas e
186 agonísticas. Os dados foram coletados em um período de 60 dias não consecutivos.
187 Posteriormente, para o estudo II, acessamos os traços da personalidade dos
188 indivíduos nas dimensões de agressividade, exploração e sociabilidade. Em ambos
189 os grupos, o índice de linearidade corrigido de Landau (h') apresentou estrutura
190 social caracterizada por uma única hierarquia linear de dominância que incluía
191 tanto os machos quanto as fêmeas (G1: $h'=0,82$, $P<0,001$; G2: $h'=0,96$, $P=0,001$).
192 Nossos dados mostram que houve interação do ranking dos indivíduos tanto com
193 o uso da comunicação bimodal ($F_{1,16} = 45,07$; $R^2 = 0,75$; $P < 0,001$) e multimodal
194 ($F_{1,10} = 9,88$; $R^2 = 0,52$; $P = 0,012$), quanto com a duração do uso dos sinais de
195 comunicação, mostrando que quanto maior o ranking do indivíduo, maior a

196 duração do uso dos sinais bimodais para expressar dominância (média: 3,2s,
197 EP=0,8). No entanto, quando os subordinados, usaram a comunicação bi-
198 (F_{1,34} = 46,13; R² = 0,58, P < 0,001) e multimodal (F_{1,33} = 54,32; R² = 0,63,
199 P < 0,001) o fizeram com maior duração para expressar submissão. No estudo II,
200 encontramos efeito significativo nas dimensões agressividade e exploração no
201 ranking social dos queixadas (F_{1,17} = 21,11, P < 0,001; F_{1,17} = 7,72, P = 0,013).
202 Quanto mais agressivos os queixadas, mais dominantes eles são (F_{1,17} = 24,42, R²
203 = 0,56, P = 0,001, n = 21), por outro lado, quanto mais exploradores os indivíduos,
204 mais baixa foi sua classificação no ranking social (F_{1,17} = 7,82, R² = 0,29, P =
205 0,011, n = 21). O modelo não revelou relações significativas na dimensão
206 sociabilidade após aplicada a correção para comparações múltiplas ($\alpha = 0,017$).

207

208 **Palavras-chave:** coesão social; comunicação animal; estrutura social; hierarquia
209 de dominância; temperamento.

210

211 **DOMINANCE RANKING IN WHITE-LIPPED PECCARY (*Tayassu***
212 ***pecari*) AND THEIR RELATIONSHIP WITH MULTIMODAL**
213 **COMMUNICATION AND INDIVIDUAL PERSONALITY**

214

215 **Abstract**

216 Among the mechanisms involving maintenance of social cohesion, we highlighted
217 the social dominance hierarchy. The establishment of social rank avoid
218 occurrences of physical confronts in disputes for limited resources, reducing
219 injuries and/or dispersion of individuals. This mechanism still require more studies
220 to better understand on how the dominance of one individual is established and
221 maintained over others. The ritualized signals take place in this process which is
222 complex and allows the animals to establish communication through the signals
223 emitted. These signs are perceived for sensory channels by the receptor, such as
224 visual, tactile, sonorous and olfactive. The employed of these channels can occur
225 isolated (unicomponent or unimodal) or simultaneously (multicomponent or
226 multimodal). The use of multimodal communication was described for several
227 species, however there is little in the literature about their relationship with the
228 individual ranking. Additionally recent studies have suggested that the personality
229 can influence the animals' social behaviours and possibly their rank. Therefore,
230 we aimed to evaluate the relationship between communication, personality and
231 ranking of white-lipped peccary (*Tayassu pecari*). To this end we test the
232 following hypothesis: 1) the individual ranking in the groups of white-lipped
233 peccary is related with the use of communication channels (visual, auditory, and

234 tactile) isolated (unimodal) or combination (bi- or multimodal) (study I), and 2)
235 the individual personality of white-lipped peccaries (WLP) are related to
236 individual ranking (study II). First, we analysed the social ranking of two groups
237 of WLP (G1: five females and eight males; G2: four females and four males) kept
238 in the Applied Ethology laboratory at Universidade Estadual of Santa Cruz. We
239 also registered the communication channels used by the emitter in the affiliative
240 and agonistic interactions. We collected data for both studies during 60 non-
241 consecutive days. Following, we accessed the personality traits of individuals in
242 the dimensions - aggressivity, exploration, and sociability. In both groups the
243 Landau's corrected linearity index (h') showed social structure characterized as an
244 unique linear dominance hierarchy that include males and females (G1: $h'=0.82$,
245 $P<0.001$; G2: $h'=0.96$, $P=0.001$). Our data shows that individual ranking had
246 interacted with the type of communication usage (bimodal: $F_{1,16} = 45,07$;
247 $R^2 = 0.75$; $P < 0,001$ and multimodal: $F_{1,10} = 9.88$; $R^2 = 0.52$; $P = 0.012$), and also
248 with the duration of the communication signals usage, showing that as higher the
249 ranking of individual are as higher the duration of expression dominant signals will
250 be (mean: 3,2s, $SE=0,8$) related to submission (mean: 2,0s, $SE=0,2$). On the other
251 hand, the dominant individuals used bi- and multimodal communication with
252 shorter duration than submissive animals. In the turn, the submissive animals,
253 when used the bimodal communication ($F_{1,34} = 46,13$; $R^2 = 0,58$, $P < 0,001$) and
254 the multimodal communication ($F_{1,33} = 54,32$; $R^2 = 0,63$, $P < 0,001$), do it for
255 longer. In our second study, we found significative effect in the dimensions
256 aggressivity and exploration for the social ranking of peccaries ($F_{1,17} = 21,11$,
257 $P < 0,001$; $F_{1,17} = 7,72$, $P = 0,013$). The more aggressive the WLP, more dominant
258 he is ($F_{1,17} = 24,42$, $R^2 = 0,56$, $P = 0,001$, $n = 21$), The more explorative the
259 animals, more lower their score in the social ranking ($F_{1,17} = 7,82$, $R^2 = 0,29$, $P =$
260 $0,011$, $n = 21$). In turn, after applied correction of multiples comparisons, the
261 statistic model do not show significative relationship between sociability
262 dimension ($\alpha = 0,017$).

263

264 **Key-words:** social cohesion; animal communication; social structure; dominance
265 hierarchy; temperament.

266 Sumário

267	2	Objetivos	14
268	2.1	Objetivo geral	14
269	2.2.	Objetivos específicos.....	14
270	3	Revisão de literatura.....	15
271	3.1	Estrutura social.....	15
272	3.2	Métodos para acessar o ranking social	19
273	3.3	Comunicação multimodal e hierarquia de dominância social	23
274	3.4	Personalidade e hierarquia de dominância social	28
275	3.5	Características da espécie	33
276		Artigo Científico I submetido ao periódico internacional Plos One.....	40
277	5,	Capítulo 2	83
278		Diferenças interindividuais nos traços de personalidade afetam o ranking social de	
279		queixadas (<i>Tayassu pecari</i>)	83
280			
281			

282 **1 Introdução**

283 A vida em sociedade pode ser vantajosa em vários aspectos para os
284 integrantes do grupo social, como por exemplo, a redução de risco de predação,
285 maior sucesso em encontrar áreas de forrageamento, maior disponibilidade de
286 parceiros para reprodução e cuidado parental e/ou a combinação desse fatores
287 (LODÉ et al., 2020; BONABEAU et al., 1999). No entanto, apesar das vantagens
288 da vida em sociedade, os integrantes do grupo também disputam para terem acesso
289 a determinados recursos que podem ser limitados. Alguns mecanismos que podem
290 evitar que ocorra uma escalada de conflitos e eventual desagregação do grupo
291 social, são comuns a alguns animais sociais, como por exemplo o estabelecimento
292 de hierarquias de dominância social. A hierarquia de dominância é uma forma de
293 estrutura social comum a vários taxa que vivem em sociedade (GAUTHEREAUX,
294 1978; BERSTEIN, 1981; BONABEAU et al., 1999; BEACHAM, 2003), como por
295 exemplo peixes zebra (*Metricaclima zebra*, CHASE et al., 2002), pukeko
296 (*Porphyrio menolatus menolatus*, DEY & QUINN, 2014), cabras-da-montanha
297 (*Oreamnos americanos*, LÔDÉ, 2000), babuíños selvagens (*Papio sp*, FRANZ et
298 al., 2015) entre outros. Esse tipo de organização pode exercer grande importância
299 na vida desses animais (ROWELL, 1974; LIGNEUL, 2018) uma vez que por meio
300 do estabelecimento da hierarquia de dominância é possível regular as interações,
301 minimizando os conflitos gerados pela competição por recursos limitados (ex.
302 alimentação e parceiro reprodutivo) (ROWEL, 1974; BERNSTEIN, 1981; WANG
303 et al., 2014). Este mecanismo inicialmente pode se estabelecer por confrontos
304 físicos (GAUTHEREAUX, 1978). A partir do momento em que a hierarquia se
305 estabelece, os conflitos se restringem às exibições de comportamentos ritualizados
306 que indicam o *status* social do indivíduo, evitando dessa forma a escalada na
307 agressividade que poderia incorrer em ferimentos graves e/ou desagregação do
308 grupo (BONABEAU et al., 1999). Dessa forma, a troca de sinais de comunicação
309 pode ser essencial para a estabilidade do grupo.

310 É comum que a comunicação se baseie em múltiplos canais, tanto para
311 encontros intraespecíficos quanto interespecíficos (FROMMEM, 2020). O uso
312 simultâneo de diferentes canais de comunicação, que caracteriza a

313 multimodalidade, pode servir para reforçar uma mensagem (CANDOLIN, 2003;
314 PARTAN; MARLER, 2005). Bro-Jorgensen; Beeston (2015) observaram o
315 reforço da dominância em machos de antílopes (*Tragelaphus orix*) por meio da
316 comunicação multimodal. Neste estudo, a ornamentação facial (comunicação
317 visual passiva) soma-se a emissões sonoras do tipo *clicks* produzidos com a
318 articulação do joelho para estabelecer ou reforçar a dominância no grupo. As
319 fêmeas do lêmure de cauda anelada (*Lemur catta*), por exemplo, depositam urina
320 e levantam a cauda para reforçar sua dominância e defender seu território na
321 presença de indivíduos que não pertencem ao seu grupo (PALAGI; NORCIA,
322 2009). Animais que vivem em grupos se valem do uso de sinais de comunicação
323 para manter sua sociabilidade e quanto maior o grupo, mais complexo pode ser
324 esse sistema de comunicação (FREEBERG et al., 2012). Tal complexidade diz
325 respeito não apenas a variedade de sinais por canal sensorial, mas também ao uso
326 simultâneo de dois ou mais canais. Essas combinações de diferentes canais
327 comunicativos podem potencializar ou enriquecer a informação quando
328 comparada ao uso de apenas um canal (CANDOLIN, 2003; PARTAN; MARLER,
329 2005; SMITH & EVANS, 2013). Dessa forma, o uso de canais sensoriais múltiplos
330 ou multimodalidade na comunicação, que ocorrem em diferentes tipos de
331 interações (PARTN; MAERLER, 1999; CANDOLIN, 2003; PARTAN;
332 MARLER, 2005) podem estar envolvidos na sinalização da posição social de um
333 dado indivíduo em seu grupo social, como forma de potencializar a mensagem de
334 dominância ou subordinação, evitando-se confrontos físicos e, com isso,
335 promovendo a estabilidade e consequentemente coesão do grupo.

336 A hierarquia de dominância também pode ser influenciada pelas
337 características comportamentais individuais ou traços de seu temperamento. O
338 temperamento ou personalidade pode ser definido como diferenças individuais
339 comportamentais que se mantêm consistentes ao longo do tempo e em diferentes
340 situações (RÉALE et al., 2007). A personalidade é uma parcela geneticamente
341 herdada dessas diferenças interindividuais no comportamento (BUSS, 1991;
342 FINKEMEIER et al., 2018), mas pode sofrer influência das dinâmicas de
343 mudanças ambientais (LOFTUS et al., 2021). A personalidade/ temperamento

344 pode ser descrito em escalas dimensionais, variando por exemplo, de tímido a
345 ousado e/ou de não agressivo a agressivo (RÉALE et al., 2007; FINKEMEIER et
346 al., 2018). Essas dimensões podem influenciar o papel do indivíduo no ranking
347 social do grupo (GOSLING; JOHN, 1999), pois indivíduos dominantes podem
348 influenciar o comportamentos dos demais (GOSLING, 1999).

349 Para estudar a influência desses mecanismos (comunicação e
350 personalidade) sobre a hierarquia de dominância social, usamos como modelo o
351 queixada (*Tayassu pecari*), devido às características de seu comportamento já
352 conhecidos na literatura, tais como repertório acústico (PEREIRA-NETO, 2014;
353 NOGUEIRA et al., 2016), presença de hierarquia de dominância social em
354 cativeiro (NOGUEIRA-FILHO et al., 1999; DUBOST, 2001) e os diferentes tipos
355 de personalidade na composição dos grupos (NOGUEIRA et al., 2015). Os
356 queixadas são mamíferos neotropicais que vivem em grupos grandes e coesos com
357 até centenas de indivíduos (FRAGOSO, 1998; ALTRICHTER; ALMEIDA, 2002;
358 CARRILLO et al., 2002; KEUROGHLIAN et al, 2004). Em cativeiro, a espécie
359 apresenta hierarquia de dominância linear expressa por meio de posturas corporais
360 ritualizadas (NOGUEIRA-FILHO, 1997; DUBOST, 2001). Mais recentemente,
361 foi descrito que, além das posturas corporais, os indivíduos mais submissos
362 comunicam seu *status* com o emprego simultâneo de sinais acústicos
363 (NOGUEIRA et al., 2016). Adicionalmente, foi verificado que em uma população
364 da espécie houve diversidade de traços de temperamento (NOGUEIRA et al.,
365 2015).

366 Desta forma, no presente estudo foi testada a hipótese (H1) de que *o ranking*
367 *dos queixadas está relacionado com o uso dos canais de comunicação dos*
368 *indivíduos*. Como os queixadas submissos usam vocalizações associadas à
369 submissão (NOGUEIRA et al., 2016) ao mesmo tempo em que exibem posturas
370 corporais de submissão (NOGUEIRA-FILHO et al., 1999), espera-se que os
371 indivíduos que ocupam os *rankings* mais baixos usem mais de um canal sensorial
372 de comunicação (comunicação bi- e/ ou multimodal) para expressar submissão.
373 Adicionalmente, como foi sugerido que o *ranking* está relacionado com
374 características de personalidade de dominância (GOSLING, 1999), outra hipótese

375 (H2) testada neste estudo foi a de que *o ranking de queixadas está relacionado*
376 *com os traços individuais de comportamento dos indivíduos*. Assim, espera-se que
377 os animais com personalidade mais ousada/agressiva ocupem postos hierárquicos
378 mais elevados, enquanto os indivíduos mais tímidos devem ocupar ranking mais
379 baixo em seu grupo. As dimensões de personalidade, agressividade e sociabilidade
380 podem estar relacionadas com a manutenção dos postos na composição hierárquica
381 favorecendo a estabilidade da coesão dos grupos. Adicionalmente, como animais
382 mais dominantes tendem a ser mais ousados (SIH et al., 2004), e este traço está
383 associado ao comportamento exploratório (RÉALE et al., 2007), espera-se que os
384 queixadas mais dominantes estejam relacionados a dimensão exploratória da
385 personalidade.

386 Esta tese está dividida em três seções. Na primeira, é apresentada uma
387 revisão de literatura geral sobre a espécie e temas que dão suporte às hipóteses
388 testadas. Em seguida, são apresentados dois capítulos, redigidos em formato de
389 artigos. O primeiro é intitulado “Multimodal communication used in asserting
390 social dominance in white-lipped peccary (*Tayassu pecari*)”, submetido ao
391 periódico *Plos-One* e o segundo “Relação entre os traços de personalidade com o
392 ranking de queixadas (*Tayassu pecari*)” que será submetido ao periódico *Acta*
393 *Ethologica*.

394

395

Hipóteses:

396

H1: O ranking nos grupos de queixada (*Tayassu pecari*) está relacionado com o uso de canais de comunicação (visual, auditivo e tátil) isolados (unimodal) ou combinados (bi -ou multimodal)

397

398

399

H2: O tipo de personalidade dos indivíduos de queixadas está relacionado com seu ranking.

400

401 **2 Objetivos**

402 **2.1 Objetivo geral**

403

O presente estudo teve como objetivo analisar o papel da comunicação e

404

da personalidade de queixadas em seu ranking.

405 **2.2. Objetivos específicos**

406

407

1) Analisar a relação entre o uso dos canais de comunicação e o ranking dos indivíduos;

408

409

2) Analisar se há relação entre os traços de personalidade e o ranking dos indivíduos.

410

411

412 **3 Revisão de literatura**

413 **3.1 Estrutura social**

414 A vida em grupo traz benefícios/ vantagens para os indivíduos, mas também
415 aspectos negativos/ desvantagens. Quando os benefícios obtidos por um indivíduo
416 por meio da imposição física são inferiores ao compartilhamento de recursos
417 chaves com membros da mesma espécie a vida em grupo é favorecida (KOENIG
418 et al., 1992; HATCHWELL & KONDEUR, 2000) ou quando há restrições
419 ecológicas para a reprodução (HATCHWELL & KONDEUR, 2000). Muitas
420 características apontando as vantagens de se viver em grupo podem ser observadas,
421 mas os principais fatores são maiores possibilidades de forrageamento e redução
422 do risco de predação (CLUTTON-BROCK et al, 2001; CLUTTON-BROCK ,
423 2002). Todavia, a sociabilidade pode incorrer em maior risco de doença e
424 parasitismos (DREWE, 2010). Viver em grupo também pode acarretar maior
425 consanguinidade na prole ou competição agressiva para encontrar parceiro dentro
426 do grupo e criar filhotes gerando infanticídio em mães concorrentes (LODÉ,
427 2020). Grandes grupos são mais susceptíveis a serem detectados por predadores e
428 colocar maior pressão sobre recursos tróficos, levando a alimentação desigual e
429 aumento da agressão entre os animais (CLUTTON-BROCK et al., 2001). Para que
430 a vida em grupo seja viável e ecologicamente vantajosa é preciso que existam
431 mecanismos comportamentais que permitam a coesão social e sua manutenção
432 (KING; COWLISHAW, 2009; TIBBETTS et al., 2022). Esses mecanismos podem
433 estar ligados a relações de parentesco (MÖLLER et al., 2006;), interações
434 afiliativas (SEYFARTH, 1977; DUNBAR, 1991; (WISZNIEWSKI, et al., 2009) e
435 compartilhamento de recursos (WISZNIEWSKI, et al., 2009; SAMUNI et al.,
436 2018). A hierarquia de dominância é também um importante mecanismo de
437 controle social (DREWS, 1993). Diferentes tipos de hierarquia podem ser
438 estabelecidas em animais que vivem em grupo. Sasaki et al. (2018) apontam a
439 ocorrência de estruturas hierárquicas lineares, despóticas e compartilhadas. Em
440 estruturas de hierarquia linear, cada membro do grupo ocupa um posto, aqueles
441 classificados acima dele são os dominantes e os classificados abaixo são os

442 subordinados (CHASE; SEITZ, 2011). Em hierarquias despóticas, um único
443 indivíduo monopoliza o poder sobre um grupo de subordinados (KINSEY, 1976;
444 DESLIPPE et al., 1990) e nas organizações de dominância compartilhadas vários
445 indivíduos ocupam uma única posição (HARCOURT; DE WAAL, 1992). Esse
446 tipo de organização é comumente encontrada em animais sociais, como primatas
447 (*Papio cynocephalus anubis*, HARCOURT; DE WAAL, 1992), leões (*Panthera*
448 *leo*, PACKER et al, 1991), golfinhos (*Tursiops aduncus*, CONNOR et al., 2001).

449 A hierarquia de dominância é encontrada entre os membros de animais de
450 vida social de uma ampla variedade de grupos taxonômicos (BERSTEIN, 1981;
451 BONABEAU et al., 1999; SÁNCHEZ-TOJAR et al., 2018). Os estudos que
452 buscam compreender os aspectos de dominância dentro dos grupos sociais
453 remontam aos anos de 1920 com os trabalhos de Schjelderup-Ebbe caracterizando
454 a hierarquia em populações de galinhas. Segundo Rowell (1974), a dominância
455 exerce grande importância na vida de animais sociais, direcionando suas interações
456 sociais, o deslocamento do grupo, quando e onde descansam, o que comem e com
457 que sucesso se reproduzem. A cooperação dentro do grupo social pode facilitar o
458 exercício dessas atividades melhorando a aptidão de todos os membros do grupo
459 (LAHN, 2020) e facilitando a manutenção da ordem social. A hierarquia social
460 fornece benefícios a longo prazo para todos os indivíduos envolvidos na
461 composição do grupo (EMLEN; ORING, 1977; GRAVES et al., 1985; BUSTON,
462 2003). DeDeo et al. (2010) relatam que conflitos podem desagregar o grupo social,
463 mas também entendem que esses podem ter papel central no desenvolvimento da
464 organização social. Nesse contexto, indivíduos com diferentes postos na
465 classificação são importantes para manter a coesão dos grupos, promovendo
466 associações que podem ser essenciais na resolução de conflitos (LEONARDO et
467 al., 2021).

468 De fato, a dominância se estabelece em encontros diádicos definidos como
469 um atributo do padrão de interações agressivas entre dois indivíduos (DREWS,
470 1993) e é caracterizada por um desfecho em favor de um ou outro indivíduo
471 envolvido na contenda. Nesse desfecho, o vencedor da interação é o animal
472 dominante e o perdedor o subordinado/submisso (APPLEBY, 1983; JACKSON,

473 1988, CÔTÉ, 2000). Embora as interações agressivas não sejam a forma exclusiva
474 de se estabelecer dominância, esta dinâmica reforça a característica de que, em
475 muitas espécies, a dominância pode se dar pela capacidade individual de luta
476 (MAYNARD SMITH; PARKER, 1976). No entanto, em fêmeas de macacos
477 (*Macaca spp*), por exemplo, a dominância está relacionada a linhagem matrilinear
478 sem que haja a necessidade de exibições de agressividade (KAWAMURA, 1965;
479 MISSAKIAN, 1972; FURUICH, 1983; TAKAHATA, 1991), assim como em
480 hienas pintadas (*Crocuta crocuta*) (FRANK, 1986), bem como pode ocorrer em
481 zebras (*Macaca fascicularis* VAN NOORDWIJK; VAN-SCHAIK, 1987), zebras
482 (*Equus zebra zebra* RASA; LLOYD, 1994) e Juncos (*Junco hyemalis*, CRISTOL
483 et al., 1990; HILBERTON et al., 1990; WILEY, 1990). Em geral, o entendimento
484 das características que tornam um indivíduo dominante sobre o outro é marcado
485 principalmente pela aceitação de que atributos morfológicos (ex: massa corporal,
486 tamanho de corpo, tamanho e exposição de dentes, tamanho de chifres) são as
487 principais características que determinam a dominância de um indivíduo, a
488 exemplo das renas (*Rangifer tarandus* e *R. tarandus caribou*) (BARRETE &
489 VANDAL, 1986; KOJOLA, 1997). Por outro lado, não apenas aspectos
490 morfológicos estão relacionados aos fatores de dominância social, mas também
491 aspectos de natureza fisiológica (WILLIAMSON et al., 2016). Nos roedores (*Mus*
492 *musculus*), os indivíduos com maiores concentrações do hormônio testosterona no
493 plasma sanguíneo, por exemplo, apresentaram maior dominância sobre os
494 indivíduos que apresentaram concentrações menores de testosterona em seu
495 plasma (WILLIAMSON et al., 2016).

496 O ranking social refere-se à posição de um indivíduo em uma hierarquia em
497 um determinado momento (CHASE, 1974; APPLEBY, 1983a; JACKSON &
498 WINNEGRAD, 1988). O estabelecimento da hierarquia de dominância revela uma
499 organização social estável e reduz o custo de lutas que podem incorrer em lesões
500 graves (CÔTÉ, 2000; MOOSA et al., 2011). A classificação de um sujeito dentro
501 de uma dada hierarquia pode ser caracterizada pela quantificação de seu acesso aos
502 vários recursos, como território, parceiro, ração, água, área de forrageamento
503 (FULENWIDER et al., 2021), mas também pela exibição de comportamentos

504 agressivos que podem conferir a obtenção de maiores porções de tais recursos por
505 animais de maior classificação (DREWS, 1993; CHASE; SEITZ, 2011). Esses
506 comportamentos agressivos podem ser exibidos aos subordinados do mesmo grupo
507 ou ainda a intrusos (FULENWIDER et al, 2021). Os indivíduos envolvidos em
508 uma díade agonística, devem “recordar” o resultado de lutas anteriores (MOOSA;
509 UD-DEAN, 2011) e assim podem limitar-se a uma avaliação das habilidades de
510 luta do oponente sem que haja um efetivo combate (CÔTÉ, 2000) promovendo a
511 estabilidade social (MOOSA; UD-DEAN, 2011) e evitando injurias severas
512 (CÔTÉ, 2000; MOOSA; UD-DEAN, 2011). Embora a literatura seja vasta em
513 associar comportamentos agressivos para definir a classificação de um indivíduo
514 como dominante em uma hierarquia (DREWS, 1993; CHASE; SEITZ, 2011), não
515 apenas esse dado deve ser levado em consideração para compreendermos as
516 possibilidades de manutenção do posto de dominância e demais posições dentro
517 do ranking de um grupo (DREWS, 1993). Em roedores (*Mus musculus*), por
518 exemplo, os animais se valem de marcas de cheiro, uso de vocalizações
519 ultrassônicas para comunicar sua posição social, refletindo no aumento do acesso
520 ao território e a parceiras reprodutivas (HURST, 1990; ROZENFELD;
521 RASMONT, 1991; JAMIOLO et al., 1992; HOME; YOLONEN, 1996;1998;
522 NEVISON et al., 2000; DRICKAMER, 2001; WANF al., 2011; FUXJAGERM et
523 al., 2015; KIM et al., 2015; LARRIEU et al., 2017;). Em machos de *root voles*
524 (*Microtus oeconomus*), displays químicos e visuais, marcação de urina e posição
525 de flancos também são usados como medidores de dominância social
526 (BOROWISK et al., 2014). A taxa de marcação nesses roedores reflete o ranking
527 dos indivíduos, sendo que quanto maior a taxa de marcação, mais dominante é o
528 indivíduo (FULENWIDER et al., 2021). Machos dominantes de ratos de
529 laboratório, cujo domínio foi determinado por comportamentos agressivos,
530 emitiram mais chamados ultrassônicos de 70 kHz quando comparados aos
531 subordinados (NYBY et al., 1976; PORTFORS, 2007). Dessa forma os chamados
532 ultrassônicos de 70 kHz para ratos podem servir de medida de domínio social
533 (FULENWIDER et al., 2021). Ratos subordinados em encontros agonísticos
534 emitem ultrassom de 22 kHz quando derrotados e essas medidas também pode

535 servir de potencial de classificação social (PORTFORS, 2007). Os roedores
536 demonstram uso de diferentes sinais comunicativos que podem informar sua
537 classificação no ranking social e organizar as formas de explorar o ambiente
538 (FULENWIDER et al, 2021). A maioria dos trabalhos sobre hierarquia de
539 dominância se debruçam sobre características físicas e fisiológicas, observando a
540 aptidão. Porém, os estudos com roedores abordaram a questão da comunicação que
541 pode estar relacionada ao *status* social, principalmente por parte do dominante
542 (NYBY et al., 1976; FULENWIDER et al., 2021). O antílope (*Tragelaphus orix*)
543 também comunica sua dominância por meio de cliques produzidos com a
544 articulação do joelho, os indivíduos dominantes apresentaram maior taxa desse
545 sinal quando comparado ao submisso em período reprodutivo (BRO-
546 JORGENSEN; BESTON, 2015). Compreender como e quais canais de
547 comunicação são utilizados de maneira individual ou simultânea, por indivíduos
548 que ocupam diferentes posições no ranking social, pode significar um grande passo
549 para o entendimento dos mecanismos envolvidos na hierarquia de dominância e
550 consequente manutenção da coesão em grupos sociais não humanos.

551

552 **3.2 Métodos para acessar o ranking social**

553

554 Diferentes métodos podem ser aplicados para acessar a classificação
555 dos indivíduos em um dado sistema de organização social. Aqui pretendemos
556 apenas descrever os métodos disponíveis para acessar a classificação dos
557 indivíduos dentro de uma hierarquia. Não é objetivo discutir suas qualidades ou
558 deficiências, embora implicitamente tenhamos observado os critérios para suas
559 aplicações. A questão é que a entrada de dados para se determinar a classificação
560 de um animal dentro de uma hierarquia, embora seja ponto passível de que devem
561 ser registros de interações diádicas, não há ainda diretrizes de quantas interações
562 de dominância são necessárias para inferir hierarquias (SANCHES-TOJAR et al.,
563 2018) e a busca para o estabelecimento dessas diretrizes diante das peculiaridades
564 dos grupos sociais de diferentes espécies ainda são desafiadoras. .

565 O estudo da hierarquia de dominância social é fundamental para entender a
566 organização social de muitos táxons animais (VILETTE et al., 2020). Em linhas
567 gerais alguns métodos são baseados no sistema de pontuação de David (*David's*
568 *score*) que compreende matrizes de interações entre os indivíduos (DAVID, 1987;
569 VILETTE et al., 2020) ou baseadas no sistema ELO rating de classificação que
570 fornece estimativas sequenciais das forças de dominância (ALBERTS; DE
571 VRIES, 2000). Essas diferenças básicas foram caracterizadas por Vilette et al.
572 (2020) como sendo pertencentes a duas famílias de métodos, uma baseada em
573 matrizes de interações e outra que eles caracterizaram como métodos sequenciais
574 (VILETTE et al., 2020).

575 O método de pontuação de David (*David's score*) baseia-se no sucesso das
576 interações diádicas. Uma matriz é produzida na qual a força relativa dos oponentes
577 é levada em consideração, já que as assimetrias de vitórias e derrotas. Essas
578 assimetrias são levadas em consideração pelo uso do cálculo de proporções das
579 dominâncias diádicas (GRAMMEL et al., 2003). Os métodos estatísticos assumem
580 implicitamente relações diádicas estáveis para gerar um resultado significativo e o
581 ranking obtido depende diretamente do número de indivíduos presentes na matriz
582 (DAVID, 1987; GRAMMEL et al., 2017; VILETTE et al., 2020). O método de
583 David busca fornecer uma medida adequada dos sucesso geral individual
584 determinado pela ponderação de cada medida de sucesso geral do oponente e da
585 qual uma ordem de classificação é gerada (VILETTE et al., 2020). Do método de
586 pontuação de David derivam o método de inconsistências e força das
587 inconsistências (em inglês, *Inconsistencies and Strength of Inconsistencies method*
588 (I & SI))(DE VRIES, 1998). O termo inconsistência é definido como a propriedade
589 de uma díade em relação a algum ranking e deve-se encontrar uma ordenação em
590 que o número de inconsistências seja mínimo (DE VRIES, 1998). O SI trata a
591 diferença absoluta entre as categorias de dois indivíduos envolvidos em uma
592 inconsistência. Nesse caso a tarefa é encontrar uma ordenação em que essa força
593 seja minimizada (DE VRIES, 1998).

594 Na natureza nem todas as hierarquias de dominância obedecem a critérios
595 de linearidade (DOUGLAS et al., 2017). Para lidar com essa falta ou imprecisão

596 da linearidade dentro das hierarquias, o método de percolação e condutância (*Perc*)
597 oferece uma maneira de caracterizar díades que não interagem. Assim *Perc* tem o
598 poder de categorizar explicitamente as incertezas da classificação (McCOWAN et
599 al., 2022). Assim a Percolação atende a critérios onde um estrutura que não seja
600 linear surja por meio de estimativas de consistência direcional de rede no fluxo de
601 interações de dominância (FUJII et al., 2015). A técnica utiliza caminho dentro da
602 rede agonística para gerar a probabilidade de um indivíduo vencer todos os outros
603 indivíduos e mede a consistência do fluxo através da rede (em: [https://cran.r-](https://cran.r-project.org/web/packages/Perc/index.html)
604 [project.org/web/packages/Perc/index.html](https://cran.r-project.org/web/packages/Perc/index.html)).

605 Uma segunda família para os métodos de classificação de hierarquias é
606 baseada no método ELO (VILETTE et al., 2020). O método ELO rating (ELO,
607 1978) fornece estimativas sequenciais das forças de dominância com base na
608 sequência de interações de dominância, o que Vilette et al. (2020) chamou de
609 método sequencial. Sendo, portanto, a observação das sequencias em que ocorrem
610 as interações com vitórias e derrotas dos indivíduos (NEWTON-FISHER, 2017;
611 VILETTE et al., 2020). O método baseia-se na suposição de que a chance de um
612 indivíduo A ganhar de B é uma função das diferenças nas classificações atuais dos
613 dois competidores. O método ELO *rating* tem a vantagem de apresentar
614 independência com relação ao número de competidores (indivíduos do grupo), que
615 pode variar ao longo do tempo (NEWTON-FISHER, 2017). ELO *rating* possui
616 duas variantes (VILETTE et al., 2020), o método Bayesiano (GOFFE et al., 2018)
617 e o ELO *Rating* modificado (NEWTON-FISHER, 2017). O método Bayesiano
618 introduziu ao ELO rating uma estimativa pontual com base em verossimilhança.

619 O método de inferência Bayesiano (BI do inglês *Bayesian Inference*)
620 permite estimar as classificações iniciais e o coeficiente de deslocamento
621 vencedor/ perdedor na classificação ELO (k), estimando tanto a ordem de
622 classificação mais provável, quanto a ordem posterior dessa classificação (GOFFE
623 et al., 2018; VILETTE et al., 2020). O ELO *rating* modificado apresenta duas
624 características agregadas ao ELO, a incorporação da história dos indivíduos e o
625 reconhecimento das diferentes intensidade de agressão nas interações agonísticas
626 (VILETTE et al, 2020). Newton-Fisher (2017) questionou uma deficiência no

627 método ELO denominada *burn-in* inicial, momento no qual todos vencedores e
628 perdedores das interações são equivalentes na trajetória de classificação. Com a
629 função modificada incorpora-se ao método conhecimentos de níveis de
630 dominância e intensidades variadas de agressão, eliminando o período *burn-in*
631 (NEWTON-FISHER, 2017).

632 Por fim, ainda baseado em relações hierárquicas não lineares é aplicável o
633 método ADAGIO. Esse método é aplicável para qualquer espécie e é indiferente
634 ao tamanho do grupo e ao grau de linearidade que esse grupo possa exibir
635 (DOUGLAS et al., 2017). ADAGIO possui pontuação ordinal (SANCHES-
636 TOJAR et al., 2018) semelhante a I&SI (DE VRIES, 1998). A principal
637 característica de ADAGIO é que permite desvios em uma ordem estritamente
638 linear. A classificação é obtida por meio de gráficos acíclicos direcionados, aos
639 quais as díades cíclicas são retiradas da rede durante a computação (DOUGLAS et
640 al., 2017; NEUMANN et al., 2018). Tríades em que A é dominante sobre B, B
641 sobre C e C sobre A podem ser removidas. As arestas de interações A e B, B e C
642 e C e A são removidas da rede e assim classificações ordinais podem ser atribuídas
643 a todos indivíduos (NEWMANN et al., 2018).

644 Todos os métodos aqui descritos são passíveis de fornecer uma medida
645 confiável para se determinar o tipo de hierarquia, se linear ou não, e a ordem de
646 classificação. A escolha do método será determinada pela pergunta a ser feita para
647 o trabalho e pelo tempo de coleta de dados. Se o autor estiver pensando em
648 observar a dinâmica de mudanças na ordem de classificação ou não consegue
649 acessar visualmente determinadas díades, provavelmente sua escolha enveredará
650 pelos métodos sequenciais da família ELO *rating*. Por outro lado, caso essas
651 características estejam ausentes e o pesquisador estiver trabalhando com animais
652 em cativeiro, sem que haja problemas na visualização das díades e com tempo de
653 coleta previsto para se determinar a hierarquia sem que a dinâmica de mudança na
654 classificação seja o objeto do estudo, o método de pontuação de *David* poderá ser
655 sua opção.

656 3.3 Comunicação multimodal e hierarquia de dominância social

657

658 A troca de sinais de comunicação é de fundamental importância para
659 sobrevivência e viabilidade de muitas indivíduos pertencentes a diferentes espécies
660 de animais (SEYFARTH et al., 2010; HEBETS et al., 2016), por isso em vários
661 organismos os processos adaptativos selecionaram mecanismos de comunicação
662 que se desenvolveram e lhes conferiram melhor adaptação e sucesso reprodutivo,
663 como por exemplo em aranhas *Schizocosa rovnerei* e *S. ocreata* em que os machos
664 utilizam exibições visuais e sísmicas para atrair as fêmeas (UETZ et al., 2009).
665 Para que se estabeleça um processo de comunicação, é necessário que haja um
666 emissor/sinalizador que envie um sinal e provoque alguma alteração ou resposta
667 no comportamento do receptor (BRADBURRY; VEHENCAMP, 1998).

668 Os canais comunicativos que podem ser usados pelos vertebrados são o
669 visual, olfativo/químico, sonoro e tátil, que podem ser usados de forma isolada ou
670 concomitante. A maior parte dos estudos, contudo, focaram na análise de apenas
671 um desses canais por vez para descrever inúmeros aspectos do comportamento tais
672 como a sociabilidade (GOUZOLEZ et al., 1984; EVANS; EVANS, 1999), a
673 reprodução (MOY, 1970) e a defesa territorial (OWINGS & MANSER, 1984;
674 ZUBERBUHLER et al., 1999; MANSER et al., 2001; TEMPLETON et al., 2005).
675 Um dos canais mais usados em mamíferos é o canal olfativo/químico. O uso da
676 sinalização por meio da ‘marcação de cheiro’, por exemplo, é comum a vários
677 mamíferos (*Canis latrans*, GESE; RUFF, 1997; *Meles meles*, KRUUK et al., 1984;
678 *Panthera tigris*, SMITH et al., 1989; *Proteles cristatus*, RICHARDSON, 1991;
679 *Hydropotes inermis*, SUN et al., 1994; *Castor fiber*, HOHWIELER et al, 2018), e
680 podem carregar uma série de informações sobre o animal sinalizador, tais como
681 estado de saúde, distância, sexo, período reprodutivo, entre outros que influenciam
682 as tomadas de decisão do animal receptor; seja ele da mesma espécie ou não
683 (GOSLING; ROBERTS, 2001). Gosling e Roberts (2001) evidenciam a
684 importância da comunicação olfativa/química em mamíferos, não apenas no que
685 se refere a competição intrasexual, mas também na defesa de território, assim
686 como são importantes para o encontro de parceiro reprodutivo e detecção de

687 predadores ou presas (SEIFARTH et al., 2010). Em antílopes (*Antilocarpa*
688 *americana*), observou-se que a glândula subauricular parece estar relacionada com
689 os picos de atividade testicular nos machos dessa espécie, indicando que os odores
690 exalados pelos componentes voláteis dessa glândula são um importante
691 componente reprodutivo e pode servir de reconhecimento e estimulação sexual
692 (MOY, 1970). Já no caso do marsupial (*Antidorcas marsupialis*), foi observado
693 que os rituais de urinar e defecar são elementos conspícuos do comportamento
694 territorial dos machos (BIGALKE, 1972). Para camundongos (*Mus domesticus*), o
695 uso dos sinais olfativos também está relacionado à marcação territorial e nesse
696 caso parece informar sobre o status social do animal marcador (HORST, 1990,
697 1992; FULENWIDER et al., 2021).

698 A comunicação sonora, por sua vez, é amplamente usada por vários táxons
699 desde invertebrados a vertebrados. Os sinais sonoros oferecem a possibilidade de
700 carregar uma riqueza de informações de maneira muito rápida e extremamente
701 eficiente (GRIER; BURK, 1992). Em mamíferos, o canal sonoro é possivelmente
702 o principal canal sensorial de comunicação, principalmente para animais de
703 hábitos diurnos. Roedores podem apresentar um repertório vocal surpreendente
704 para a manutenção de seus grupos sociais. Lima et al. (2018), por exemplo,
705 testaram a hipótese da existência da relação entre complexidade social e
706 complexidade vocal sugerida por Freeberg et al. (2012), a qual preconiza que
707 quanto maior o grupo social maior será a complexidade acústica do táxon. Neste
708 estudo, Lima et al. (2018) analisaram o repertório vocal de roedores histricognatos.
709 Os autores confirmaram a hipótese de Freeberg et al. (2012) de que quanto maior
710 o grupo social, maior o repertório sonoro de roedores histricognatos. Foi atribuído
711 ao repertório acústico do mocó (*Kerodon rupestris*), 13 chamados distintos
712 (MONTICELLI; ALENCAR-JR, 2021). Os quatis (*Nasua nasua*) apresentam um
713 repertório vocal constituído por 15 chamados distintos intermediando sua
714 sociabilidade (GASCO et al., 2018) e primatas são exemplos do quão complexo é
715 o sistema de comunicação acústica intermediando suas sociedades (CHENEY &
716 SEYFARTH, 1990; HSU et al., 2005; ARNOLD & ZUBERBUHLER, 2006;
717 GROUS-LOUIS et al., 2008; HOBAITER et al., 2017).

718 Os canais sonoros e visuais são dois dos sistemas de comunicação mais
719 usados entre os animais (ROSENTHAL; RYAN, 2000), e possivelmente se somam
720 em comunicações a curta distância (HOBATER et al., 2017). Muitos traços
721 morfológicos e cromáticos são expressos de maneira contínua, independente da
722 motivação do sinalizador ou do contexto ambiental (ROSENTHAL & RYAN,
723 2000). Por outro lado, muitos sinais visuais são produzidos de forma ativa, como
724 nas dinâmicas de mudanças de posturas corporais e expressões faciais bastante
725 comuns em cães (SINISCALCHI et al., 2018) primatas (HOBATER & BYRNE,
726 2011; HOBATER et al., 2017) e gatos (*Felis catus*) (DEPUTTE, et al., 2021).
727 Darwin (2009), no livro, “*As expressões das emoções no homem e nos animais*” já
728 argumentava que uma série de atos comportamentais, como posturas, gestos,
729 expressões faciais, movimentações de corpo e de partes de corpo que indicavam,
730 como o autor colocava à época “*diferentes estados de espírito*”. Em suas
731 expressões gestuais os animais esboçavam uma forma de comunicar ao receptor
732 esse “*estado de espírito*”. Hobaiter & Byrne (2011) e Hobaiter et al. (2017)
733 observaram uma série de expressões faciais intermediando a sociabilidade de
734 grupos de chimpanzés (*Pan troglodytes*). Os filhotes têm na comunicação visual
735 seu principal canal de comunicação e a frequência do uso desse canal sensorial
736 diminui conforme aumenta a faixa etária, com exceção do macho que ocupa o
737 ranking mais elevado (macho *alfa*) (HOBATER et al, 2017). Os chimpanzés
738 possuem aproximadamente 66 tipos de expressões faciais distintas que se
739 manifestam em suas relações sociais que são usadas em diferentes contextos e de
740 forma intencional (HOBATER & BYRNE, 2011).

741 Dentro da abordagem dos canais comunicativos e suas funções, a
742 comunicação tátil é bastante comum em mamíferos sociais, e muitos aspectos da
743 composição do grupo e da posição do indivíduo dentro do grupo podem ter no
744 sistema tátil como um dos intermediadores (WEBER,1973; DE WALL, 1989). A
745 catação social, o abraço, o contato labial, os toques no ombro e na base de cauda,
746 entre outros praticados são testemunhos de que esse canal sensorial de
747 comunicação intermedeia a sociabilidade do langur indiano (*Presbytes entellus*),
748 por exemplo, ajudando na manutenção da estrutura do grupo, sendo que alguns

749 sinais indicam ainda a ordem social (WEBER, 1973). Elefantes africanos
750 (*Loxodonta africana* e *L. cyclotis*) e elefantes asiáticos (*Elephas maximus*) também
751 possuem uma série de comportamentos táteis que auxiliam na interação dos
752 animais (LANGBAUER-JR, 2000). Para as espécies de elefantes de ambos os
753 gêneros esses comportamentos estão relacionados a encontros afiliativos, como o
754 entrelaçar de trombas e verificação de boca (MOSS, 1983). Nos encontros
755 agonísticos, os machos mais jovens principalmente, se envolvem em lutas usando
756 as trombas (POOLE; MOSS, 1981). Os elefantes também se valem de
757 comportamentos táteis (bater com tronco, cutucar, chutar e empurrar) para à
758 imposição de disciplina aos filhotes por parte das mães ou fêmeas mais velhas
759 (LEE, 1986). Em primatas não humanos, por sua vez, os comportamentos táteis,
760 como a limpeza/catação social (*allogrooming*), parecem estar relacionados à
761 manutenção da coesão social (DUNBAR, 1991; 2010), por meio do
762 estabelecimento de coalizões (SEIFARTH, 1977; DUNBAR, 1991) ou
763 apaziguamento entre os indivíduos (SEYFARTH, 1977; DUNBAR, 1991).
764 Seyfarth (1977) ao investigar a catação social em quatro espécies de primatas não
765 humanos (*Macaca mulatta*, *Theropithecus gelada*, *Papio ursinus* e *M. arctioides*)
766 preconizou que este comportamento serve para cultivar alianças benéficas com
767 colegas mais poderosos no grupo. Em uma análise de metadados, Dunbar (1991)
768 verificou que o tempo investido em *allogrooming* de 44 espécies de primatas do
769 velho mundo (Catarrinos) possui função proeminentemente social. Embora para
770 os primatas do novo mundo (Platirrinos), tenha sido atribuído como tendo função
771 essencialmente de higienização corporal, hoje é sabido que esse comportamento
772 também tem função social (PARR et al., 1997; TIDDI et al., 2012; PFOH et al.,
773 2021). Também há relatos de que interações afiliativas pós-conflitos com co-
774 específicos em chimpanzés são realizadas com contato físico para reduzir o
775 estresse (FRASER et al., 2008).

776 Os estudos aqui levantados mostram a importância da comunicação para as
777 interações dos indivíduos dentro de seus grupos e em diferentes espécies
778 (SEIFARTH et al., 2010; HEBETS et al., 2016). Em muitos casos os contextos são
779 sugestivos do uso simultâneo de diferentes canais de comunicação (MOSS, 1983;

780 SEYFARTH, 1977; DUNBAR, 1991; FRASER et al., 2008), como por exemplo
781 em grooming que envolve minimamente canais táteis e visuais. O uso simultâneo
782 de diferentes canais sensoriais pode enriquecer e/ou potencializar a transmissão da
783 informação quando comparado ao uso de um único canal de comunicação
784 (SMITH; EVANS, 2013). Partan e Marler (2005) definem que a comunicação
785 multicanal ou multimodal é a “comunicação via sinais enviados por meio de mais
786 de um canal sensorial simultaneamente”. O uso simultâneo de diferentes canais
787 sensoriais de comunicação é visto em várias espécies de mamíferos e em diferentes
788 contextos. Por exemplo, fêmeas do prossímio (*Lemur catta*) depositam urina para
789 marcação territorial (canal olfativo/químico) e, quando há a presença de indivíduos
790 extragrupo, soma-se à deposição o levantamento da cauda (canal visual) para a
791 defesa do território (PALAGI; NORSCIA, 2009).

792 Muitas das exhibições/posturas corporais que são usadas na defesa territorial
793 são comportamentos que também podem servir como exhibições em rituais de corte
794 e seleção de parceiro (CANDOLIN, 2003; UETZ et al., 2009; PALAGI;
795 NORSCIA, 2009; VAN STADEEN; SMITH, 2011; BUTLER; MARUSKA,
796 2015; VERZOLA et al., 2021), esses trabalhos embora demonstrem implicitamente
797 essa relação não o fizeram de maneira sistemática. A maioria dos estudos que
798 tratam da multimodalidade na comunicação têm por objetivo compreender a sua
799 função na aptidão ecológica (*ecological fitness*: sobrevivência ou reprodução),
800 nesse caso por meio da defesa territorial e seleção de parceiros reprodutivos
801 (CANDOLIN, 2003; UETZ et al., 2009). No entanto, há escassez de estudos sobre
802 o uso simultâneo de canais sensoriais de comunicação usados na hierarquia de
803 dominância, o que talvez esclareça como alguns membros do grupo social
804 ascendem no ranking e se mantêm em determinado status social, possibilitando
805 assim a coesão do grupo social. Embora alguns trabalhos, em que foi estudada a
806 dominância social, relatem o uso da multimodalidade na comunicação entre
807 dominantes e subordinados (PALAGI; NORSCIA, 2009; BUTLER; MARUSKA,
808 2015; BRO-JORGENSEN; BEESTON, 2015), esse não foi o foco de seus autores.

809 Hobaiter et al. (2017) observaram que chimpanzés usam simultaneamente
810 canais sensoriais visuais e sonoros para a comunicação e manutenção da estrutura

811 social. Ambos os canais podem ser empregados de forma isolada ou combinada a
812 depender da situação, como por exemplo, em contextos de alimentação onde há o
813 maior uso do canal visual por meio de gestos e expressões faciais ou em contextos
814 afiliativos onde ambos os canais visuais e sonoros são usados simultaneamente e
815 em proporções similares por diferentes membros do grupo (HOBATER et al.,
816 2017). No entanto, esses autores não discutem o papel do uso desses canais
817 sensoriais de forma isolada ou concomitante na manutenção da estrutura social do
818 grupo. A informação carregada por meio do canal visual somada às fornecidas por
819 outros canais sensoriais pode constituir um repertório de atos comportamentais
820 com uma série de funções comunicativas elaboradas (KLEISER; MARON, 2014).
821 Por exemplo, em diferentes espécies de equídeos, embora a comunicação sonora
822 seja considerada pobre e haja pouco conhecimento sobre a comunicação química
823 (olfativa), há sinais visuais e táteis que comunicam a classificação do dominante e
824 de indivíduos submissos (FEH, 2005). Peckre et al. (2019) sugerem que em grupos
825 sociais grandes, essa complexidade na comunicação pode se estabelecer
826 orientando o sistema de ranking dentro dos grupos. Por esse motivo, o uso
827 concomitante de canais sensoriais diversos pode estar relacionado com o ranking
828 dos indivíduos e participar da manutenção e coesão do grupo social.

829

830 **3.4 Personalidade e hierarquia de dominância social**

831

832 Os mecanismos que envolvem o estabelecimento e a manutenção do status
833 social de um indivíduo em seu grupo social têm sido um tema que sempre surge
834 na literatura em diversos taxa (FOERSTER et al. 2016; BRENT, 2015; BUSH et
835 al., 2016), inclusive em humanos (REDHEAD et al., 2019). Destacamos acima a
836 importância da comunicação para sinalizar o ranking ocupado por um determinado
837 indivíduo e a seguir vamos discorrer se os traços de temperamento de um indivíduo
838 podem de alguma forma influenciar no mecanismo de formação e manutenção da
839 hierarquia de dominância social.

840 O temperamento ou personalidade em animais não humanos pode ser
841 descrito como *"As características dos indivíduos que descrevem e são*
842 *responsáveis por padrões temporalmente estáveis de afeto, cognição e*
843 *comportamento"* (GOSLING, 2008). As variações interindividuais no
844 comportamento, ou seja, seus traços de temperamento, são persistentes não apenas
845 temporalmente, mas também em situações e contextos distintos (GOSLING;
846 JOHN, 1999; GOSLING, 2001; LOCURTO, 2007; RÉALE et al., 2007). As
847 diferenças interindividuais no comportamento já foram entendidas como
848 exclusivamente humanas e, neste caso, foi mais empregado o termo personalidade
849 para descrever tais diferenças (FINKEMEIER et al., 2018). O termo temperamento
850 *"abrange as características geneticamente transmitidas, que surgem cedo na vida*
851 *do indivíduo e continuam ao longo de sua vida e servem como a fundação da*
852 *personalidade"* (GOSLING, 2008). Estudos com animais não humanos
853 expandiram esse conceito que, para evitar antropomorfismo, usam frequentemente
854 o termo temperamento (BUIRSK, PLUTICHIK; KELLERMAN, 1978;
855 GOSLING, 2001; LOCURTO, 2007, NOGUEIRA et al., 2015). O temperamento
856 pode ser considerado como a subclasse de traços da personalidade (BUSS, 1991)
857 que seria produto de diferenças genéticas (STRELAU, 1987; BUSS, 1991; WEISS
858 et al., 2000; BELL, 2005; VAN OERS et al., 2005; DINGEMANSE et al., 2009;
859 WEISS et al, 2009; FINKEMEIER et al., 2018). Corroborando esse conceito,
860 Weiss et al. (2000) encontraram forte indício de que os traços do temperamento de
861 dominância são herdáveis em chimpanzés. Por outro lado, a personalidade é mais
862 compreendida como um estilo de resposta comportamental a uma série de
863 estímulos ou situações e se refere a indivíduos (MAC KAY; HASKELL, 2015).
864 Os estudos que tratam a personalidade buscam acessar dimensões de
865 personalidade, tais como agressividade, exploração, sociabilidade e ousadia
866 (RÉALE et al., 2007; FINKEMEIER et al., 2018), que são encontradas em
867 populações ou espécies (MAC KAY; HASKELL, 2015). Dessa forma ao longo
868 desse trabalho trataremos como personalidade todos os elementos das diferenças
869 individuais, independentemente de terem origem genética ou não.

870 Dois métodos têm sido empregados mais frequentemente para
871 avaliação/descrição do temperamento em animais não humanos: o método de
872 análise subjetiva (*trait rating*), no qual os animais são submetidos a testes de
873 neofobia e juízes classificam seus traços de comportamento em uma escala
874 contínua ou categórica (VAZIRE et al., 2007) e o método etológico tradicional
875 (*behavior coding*), no qual as proporções de tempo em que os indivíduos executam
876 determinados comportamentos, como exploração do ambiente, interações
877 agonísticas e afiliativas, são usadas para classificá-los em diferentes dimensões do
878 temperamento como agressividade, exploração e sociabilidade (RÉALE et al.,
879 2007; VAZIRE et al., 2007). Os métodos fornecem informações distintas dos
880 traços individuais do temperamento e podem ser usados de forma isolada ou
881 conjunta (CAPITÂNEO et al., 1999; VAZIRE et al., 2007), uma vez que revelam
882 dimensões existentes da personalidade.

883 Como já revisado em seções anteriores os animais que ocupam posições
884 mais elevadas dentro de uma hierarquia gozam de determinados privilégios dentro
885 de um grupo social (EMLEN & ORING, 1977; GRAVES et al., 1985; BUSTON,
886 2003; FULENWIDER et al., 2021). Os estudos da personalidade dos animais têm
887 demonstrado ser este aspecto do comportamento de grande importância para
888 compreender papéis ecológicos, saúde individual (CAPITANIO, 2011; COSTA et
889 al., 2020), especialização de nichos (SCHIMMER et al., 2019), dispersão e
890 organização social (RÉALLE et al., 2007; KUCZAJ et al., 2012), aptidão (RÉALE
891 et al., 2007; SMITH & BLUMSTEIN, 2008; DINGEMANSE et al., 2009),
892 influência da pressão de predadores sobre a seleção (RÉALE & FESTA-BIANCH,
893 2003; DINGEMANSE et al., 2009), conservação e soltura de espécies (SMITH &
894 BLUMSTEIN, 2008; PAULINO et al, 2018). Muitas característica relacionadas
895 aos benefícios de ocupar um *status* social mais elevado podem ser observadas
896 nesses estudos. Por exemplo, um das consequências relacionadas a dominância
897 social é maior sucesso reprodutivo (DREWS, 1993; CHASE; SEITZ, 2011;
898 FULENWIDER et al., 2021) Há evidências de que os machos mais ousados (uma
899 das dimensões da personalidade (ver: RÉALE et al., 2007) parecem ter maior
900 sucesso reprodutivo (SMITH; BLUMSTEIN, 2008; COLLETER & BROWN,

901 2011), ainda que essa característica possa estar relacionada a menor chance de
902 sobrevivência quando correlacionada positivamente à exploração, outra dimensão
903 da personalidade (RÉALE et al., 2007; SMITH; BLUMSTEIN, 2008).

904 Como observado em relações diádicas, indivíduos maiores com
905 determinados atributos morfológicos tendem a serem bem-sucedidos na disputa
906 por dominância (BARRETE & VANDAL, 1986; KOJOLA, 1997; DREWS,
907 1993). Nas relações sociais, os indivíduos com dimensões de personalidade mais
908 agressivas e/ou ousadas parecem ser mais propensos a ocupar a dominância nos
909 seus grupos (DREWS, 1993; COLLETER & BROWN, 2011; DAVID et al.,
910 2011). Colléter & Brown (2011) encontraram variação nas dimensões de
911 personalidade, tais como agressividade, atividade e ousadia, covariando com a
912 posição do macho no ranking de peixes arco-íris (*Melanotaenia doboulayi*). Essas
913 características estavam diretamente relacionadas ao sucesso reprodutivo, sendo
914 que os peixes dominantes também foram significativamente maiores em tamanho
915 em relação aos mais subordinados. Já em tentilhões (*Taenopygea guttata*) fêmeas,
916 os traços de personalidade ousadia e a exploração foram os mais
917 significativamente correlacionados com a dominância e os autores sugerem que o
918 temperamento pode ser um fator que influencia a hierarquia dentro do grupo
919 (DAVID et al., 2011). Em elefantes asiáticos (*Elaphas maximus*) a personalidade
920 agressiva foi altamente correlacionada com dominância, principalmente entre
921 macho no período de acasalamento (SELTMANN et al., 2019). Nos passeriformes
922 canoros chekadees da montanha (*Poecile gambeli*) as aves menos exploradoras
923 foram dominantes em relação as aves mais exploradoras (FOX et al., 2009).

924 A composição de uma sociedade é constituída por animais com diferentes
925 perfis dentro das dimensões de personalidade. Em muitos casos animais
926 dominantes podem ser marcadamente mais ousados e/ ou agressivos
927 (COLLETER; BROWN, 2011; DAVID et al., 2011). Os indivíduos ranqueados
928 em postos mais elevados podem apresentar taxa reprodutiva maior e isso pode se
929 relacionar com a prioridade ao acesso a recursos limitados – no caso as fêmeas
930 receptivas (YOUNG et al., 2010). Sapolsky (1990) buscou relacionar a
931 classificação no ranking social com traços de temperamento e medidas fisiológicas

932 em babuínos (*Papio anubis*). O autor, porém, não encontrou correlações entre os
933 traços de temperamento com a liberação de hormônios, revelando apenas que os
934 indivíduos dominantes estavam positivamente correlacionados com baixos níveis
935 de cortisol (SAPOLSKY, 1990). Alguns estudos apontam diferentes estratégias
936 para obter sucesso reprodutivo e menor estresse fisiológico. Por exemplo em
937 babuínos (*Papio anubis*) machos subordinados parecem retardar o
938 desenvolvimentos de caracteres sexuais secundários preservando características
939 juvenis até que o macho alfa deixe seu posto (VIRGIN; SAPOLSKY, 1997). Esse
940 retardo no desenvolvimento dos caracteres secundários parece ser mais uma
941 estratégia alternativa dentro do grupo por indivíduos subordinados do que uma
942 patologia induzida por estresse (SAPOLSKY, 2005). Em estudo realizado com
943 macacos (*Macaca fascicularis*) cativos antes de serem colocados em regime social
944 indicam que perfis fisiológicos não predizem sua classificação subsequente
945 (MORGAN et al, 2000). É possível que traços de temperamento sejam mais
946 propensos a predizer liderança e subordinação.

947 A vida em grupo pode acentuar a variação comportamental entre os
948 integrantes de grupo (JAGER et al., 2019; LOFTUS et al., 2021). A ação coletiva
949 pode ser facilitada pela variação individual dentro dos grupos por meio do
950 polimorfismo dominante (seguido) e seguidor (subordinado) (APLIN et al., 2014).
951 No chapim (*Parus major*) os indivíduos mais tímidos acompanham os movimentos
952 coletivos, as decisões de movimento do grupo (ARGANDA et al., 2012; APLIN
953 et al., 2014) e os proativos tendem a se deslocar e se alimentar na periferia do
954 bando se afastando de áreas com alta densidade (APLIN et al., 2013; 2014). Aplin
955 et al. (2014) argumentam que enquanto os dominantes podem garantir a aquisição
956 eficiente de recursos os seguidores garantem a coesão. Esse argumento subsidia a
957 teoria da heterose social, que aponta que os grupos sociais são mais bem sucedidos
958 quando a variação genética produz, maior variabilidade tanto morfológica quanto
959 comportamental (NONACS; KAPHEIN, 2007). Há evidências de que indivíduos
960 mais ousados influenciam nas decisões do grupo, exercendo um papel de liderança.
961 Em gansos (*Branta leucopsis*) submetido a um teste de labirinto, indivíduos
962 classificados como mais ousados direcionam mais vezes o caminho exercendo o

963 papel de dominante, do que os mais tímidos que esperavam mais vezes a quem
964 seguir (KURVERS et al., 2011), exercendo o papel de submisso. Esse mesmo
965 padrão ocorre nos peixes esgana-gato (NAKAYAMA et al., 2009). Paulino et al.
966 (2018) estudando a influência do temperamento em um programa para reabilitação
967 e reintrodução de papagaios chauá (*Amazona rhodocotytha*), sugerem que os
968 animais podem ter mais sucesso de sobrevivência se os grupos de papagaios a
969 serem soltos forem compostos por animais com diferentes tipos de temperamento.
970 Em um estudo de metanálise, Smith e Blumstein (2008) observaram que em
971 programas de soltura optar por grupos constituídos por animais mais tímidos pode
972 ter um leve aumento na taxa de sobrevivência, mas pode incorrer em impacto
973 negativo no sucesso reprodutivo. Esses resultados sugerem que é importante
974 observar não apenas a importância da natureza heterogênea quanto ao
975 temperamento dos animais que vivem em grupo, mas também observar o sistema
976 de organização que se estabelece nesses grupos. Animais mais proativos, assim
977 como os mais ousados e/ ou os mais agressivos podem ter a capacidade de
978 dominância podendo ainda desempenhar o papel de liderança nos grupos, bem
979 como animais mais reativos, assim como os mais tímidos e/ ou os menos
980 agressivos podem estar associados a submissão e serem importantes no papel de
981 manter a coesão e vigilância no grupo. Relacionar características de temperamento
982 com a manutenção da organização dos grupos abre espaço para a compreensão não
983 apenas para a formação e manutenção dos grupos, mas também para a discussão
984 do sucesso ecológico desses grupos.

985

986 **3.5 Características da espécie**

987

988 Os queixadas (*Tayassu pecari*) são mamíferos da ordem Cetartiodactyla
989 (PRICE et al., 2005), pertencente à família Tayassuidae (KEUROGHLIAN et al.,
990 2013). A família é representada atualmente por três espécies classificadas em
991 gêneros distintos (*T. pecari*, *Catagonus wagneri* e *Dicotyles tajacu*). A glândula
992 dorsal localizada próxima à região da cauda, é uma das características principais

993 que levou à classificação desses animais em uma família distinta da dos porcos que
994 são classificados na família *Suidae*. A distribuição de queixadas ocorre desde o sul
995 do México ao norte da Argentina, ocorrendo em todos os países da América do Sul
996 com exceção do Chile (SOWLS, 2013; KEUROGHLIAN et al., 2013). O taguá
997 (*C. wagneri*) habita a região semiárida do Chaco, localizada entre Paraguai,
998 Bolívia e Argentina (SOWLS, 1997). Já o cateto, também conhecido por caititu
999 (*D. tajacu*) tem distribuição simpátrica da dos queixadas em quase toda sua
1000 distribuição (SOWLS, 2013). Originalmente, considerava-se como pertencentes à
1001 ordem Artiodactyla os mamíferos que surgiram no Eoceno na América do Norte e
1002 Europa (HERRING, 1972), divididos nas subordens Suiformes, Hippopotamidae
1003 e Tylopidae (MARGARIDO, 2001). Recentemente, no entanto, os cetáceos foram
1004 agrupados aos artiodátilos, originando a ordem Cetartiodactyla a qual pertencem
1005 os Tayassuidae (PRICE et al., 2005).

1006 Queixadas possuem a pelagem quase toda negra e a mandíbula branca,
1007 característica que origina seu nome em inglês *white-lipped peccary*, sob sua
1008 pelagem a região dorso caudal apresentam uma glândula que quando friccionada
1009 exala um cheiro almiscarado (SOWLS, 1997). Seus caninos superiores e inferiores
1010 se sobrepõem, promovendo uma oclusão que evita que os animais desloquem a
1011 mandíbula quando mordem frutos duros de palmeiras (KILTIE, 1981b). O peso
1012 dos adultos pode variar entre 18 e 51 kg (MAYER; WETZEL, 1987; FRAGOSO,
1013 1999; MARGARIDO, 2001). Vivem em grupos que podem ser integrados por até
1014 centenas de indivíduos, compostos por machos e fêmeas adultos, além de jovens e
1015 filhotes (KILTIE; TERBORG, 1983; ALTRICHTER; ALMEIDA, 2002;
1016 CARRILLO et al., 2002; KEUROGHLIAN, 2004).

1017 Em queixadas não há dispersão de indivíduos do grupo, ao contrário dos
1018 caititus, cujos grupos se dividem em períodos de escassez de alimentos, para
1019 depois se agregam em épocas de abundância (fissão/fusão); os grupos de queixadas
1020 deslocam-se em conjunto na busca por fontes alimentares podendo se deslocar por
1021 até 10 km diários (FRAGOSO, 1998). Dessa forma, grupos de queixadas
1022 caracterizam-se por formarem uma unidade coesa, na qual os indivíduos
1023 alimentam-se, locomovem-se e descansam juntos, independente de sexo, idade ou

1024 ranking (SOWLS, 1997; DUBOST, 2001). Uma possível razão para essa coesão
1025 forte pode ser o fato de que os indivíduos nos grupos de queixadas apresentam um
1026 grau de parentesco entre eles (BIONDO et al., 2011). Ocupam florestas úmidas,
1027 preferencialmente, mas em seus deslocamentos em busca de recursos, podem ser
1028 encontrados em habitats mais secos, inclusive em áreas litorâneas
1029 (KEUROGHLIAN et al., 2013). Atualmente, ao nível global, são classificados
1030 como vulneráveis a extinção pela União Internacional para Conservação da
1031 Natureza (IUCN) e no Brasil estão sob ameaça mesmo em áreas protegidas
1032 (KEUROGHLIAN et al., 2013).

1033 Queixadas desempenham papel ecológico fundamental para a
1034 sobrevivência das florestas em virtude de seu comportamento alimentar, composto
1035 principalmente por frutos, tubérculos e sementes (KILTIE; TERBORG, 1983;
1036 KEUROGHLIAN; EATON, 2009). A força mandibular dos queixadas faz com
1037 que quebrem a dormência de sementes duras e promovam sua germinação e
1038 dispersão, sendo, portanto, fundamentais para a manutenção e conservação de
1039 florestas úmidas (KEUROGHLIAN; EATON, 2009; BECK, 2005, 2006; VILLAR
1040 et al, 2021). Os alagados formados por grupos de queixadas no solo também
1041 favorecem a reprodução de anuros, cuja função ecológica como bioindicadores,
1042 também é de grande importância para o equilíbrio das florestas (RINGLER et al.,
1043 2015; BECK, et al., 2010). Queixadas também são importantes para a subsistência
1044 de comunidades da bacia amazônica, que dependem de proteínas alternativas às
1045 comercializadas em áreas urbanas para sua sobrevivência (KEUROGHLIAN et al.,
1046 2013). Por outro lado, o efeito conjunto da caça sem controle somado ao
1047 desmatamento e fragmentação de seus habitats resultam no declínio populacional
1048 e, até mesmo, à extinção local da espécie (KEUROGHLIAN et al., 2013).

1049 Esta espécie também pode ser criada em cativeiro para atender uma
1050 demanda por proteína de origem não tradicional em áreas urbanas. Em cativeiro, a
1051 estrutura social dos grupos de queixadas é caracterizada pela hierarquia de
1052 dominância linear, que inclui tanto os machos quanto as fêmeas e que é mantida
1053 por meio de comportamentos ritualizados que indicam o ranking dos indivíduos
1054 (NOGUEIRA-FILHO, 1997; NOGUEIRA-FILHO et al., 1999; DUBOST, 2001).

1055 Os indivíduos de seus grupos estão continuamente se comunicando, por meio de
1056 diferentes canais de comunicação (SOWLS, 2013, PEREIRA NETO, 2014;
1057 NOGUEIRA et al., 2016; LEONARDO et al., 2021). Quando queixadas
1058 forrageiam, os indivíduos podem se distanciar uns dos outros e o ambiente denso
1059 da floresta tropical úmida, que é seu principal hábitat, requer que os membros do
1060 grupo apresentem mecanismos eficientes de comunicação a curtas e médias
1061 distâncias para garantir sua coesão (PEREIRA-NETO, 2014). Adicionalmente,
1062 apresentam um vasto repertório comportamental que incluem comportamentos de
1063 limpeza social (*allogrooming*), esfregamento mútuo e unilateral e o contato naso-
1064 corporal que são comportamentos afiliativos que podem estar relacionados com a
1065 manutenção da coesão em seus grupos (KILTIE; TERBORG, 1983; SOWLS,
1066 2013; NOGUEIRA-FILHO et al., 1999; DUBOST, 2001). SOWLS (2013) sugere
1067 que a forte coesão nos grupos de queixadas foi selecionada para a defesa conjunta
1068 contra felinos de grande porte (*Panthera onca* e *Puma concolor*), considerados
1069 como seus principais predadores.

1070 Os machos dominantes parecem ser os indivíduos que mais recebem
1071 comportamentos afiliativos (NOGUEIRA et al., 2011), como o contato naso-
1072 corporal e esfregamento que em geral são promovidos por fêmeas com rankings
1073 mais elevados (DUBOST, 2001). Por outro lado, os machos dominantes são os que
1074 mais manifestam comportamentos agressivos, principalmente para a comunicação
1075 de seu ranking (NOGUEIRA-FILHO et al., 1999; DUBOST, 2001). Nos atos
1076 agonísticos, os dominantes exibem comportamentos como o eriçamento de pelos
1077 e o balançar da cabeça com a boca aberta para exibir seus caninos, que podem ser
1078 considerados como sinais de intimidação (NOGUEIRA-FILHO et al., 1999). Por
1079 sua vez, os mais subordinados exibem o comportamento de ‘reclinar’, que consiste
1080 em se ajoelhar com os membros anteriores em meio às pernas do oponente,
1081 podendo bater levemente a sua cabeça na mandíbula do dominante ao mesmo
1082 tempo em que emitem a vocalização de grunhido para sinalizar sua submissão
1083 (NOGUEIRA-FILHO et al., 1999; NOGUEIRA et al., 2016).

1084 Queixadas ainda apresentam a intervenção de conflitos também conhecida
1085 como *policing*, descrita pela primeira vez por Nogueira-Filho (1997) e

1086 recentemente mais detalhada por Leonardo et al. (2021). Na intervenção de
1087 conflito, um indivíduo ao observar uma disputa entre outros dois indivíduos de seu
1088 grupo, intervém encerrando o conflito, ao se interpor entre os dois ou ao se aliar a
1089 um dos competidores originais dependendo de seu ranking e/ou do grau de
1090 parentesco entre eles (LEONARDO et al, 2021). Outro fato que chama a atenção
1091 na espécie é a expressão do comportamento de brincadeira mesmo entre adultos
1092 (NOGUEIRA et al., 2011). Nogueira et al. (2011) observaram que, após a
1093 introdução dos objetos desconhecidos pelos animais dentro do recinto dos
1094 queixadas para enriquecimento ambiental, os animais dominantes se apropriavam
1095 dos objetos e estimulavam a brincadeira social a qual foi associada pelos autores a
1096 um mecanismo de coesão do grupo social.

1097 Em sua comunicação intraespecífica, queixadas podem usar canais visuais,
1098 auditivos, táteis e olfativos de forma isolada (unimodal) ou simultânea (bi- ou
1099 multimodal). Um exemplo de comunicação multimodal ocorre durante os
1100 comportamentos de esfregamento mútuo e unilateral (BERNIRSCJKE et al., 1989;
1101 SOWLS, 2013; NOGUEIRA-FILHO et al, 1999; DUBOST, 2001), nos quais estão
1102 envolvidos os canais visuais, táteis e olfativos. Nesses atos, dois animais olham
1103 um para o outro e param com seus corpos paralelos um ao outro e em direções
1104 opostas e esfregam ativamente a glândula dorsal um do outro simultaneamente
1105 (esfregamento mútuo) ou, um animal esfrega ativamente a glândula de outro
1106 indivíduo que pode permanecer imóvel (esfregamento unilateral). Quando isso
1107 ocorre, um aroma almiscarado muito intenso invade o ambiente (BENIRSCHKE
1108 et al., 1989; SOWLS, 2013), o que pode ser veículo de informações químicas tanto
1109 para co-específicos quanto para indivíduos de outras espécies. Esses
1110 comportamentos podem estar relacionados com o reconhecimento individual e
1111 fortalecer a união dos indivíduos do grupo, por isso, descritos como afiliativos
1112 (NOGUEIRA- FILHO et al., 1999). Esses comportamentos também ocorrem de
1113 forma frequente, principalmente, após uma breve separação ou na percepção de
1114 alguma ameaça eminente (SOWLS, 2013).

1115 Outros sinais visuais também podem acompanhar as interações sociais, tais
1116 como elevar ou abaixar a cabeça ao se aproximar de um oponente, eriçamento dos

1117 pelos da crina, balançar a cabeça e exibição dos caninos, em conjunto com sinais
1118 sonoros compostos por fungadas altas, grunhidos, batida de dentes e guinchos de
1119 adultos, bem como os gritos de jovens (KILTIE; TERBORG, 1983;
1120 HERNANDEZ et al., 1995; SOWLS, 2013; PEREIRA-NETO, 2014); além do
1121 odor forte produzido pela secreção de sua glândula dorsal (BENIRSCHKE et al.,
1122 1989; SOWLS, 2103) são recorrentes. O conjunto desses comportamentos parece
1123 funcionar como um facilitador para a coesão do grupo (DUBOST, 2001).

1124 Já o repertório acústico dos queixadas é composto por oito tipos de sinais
1125 acústicos distribuídos em cinco categorias: agressão, submissão, contato, alarme e
1126 isolamento (PEREIRA-NETO, 2014). Entre os sinais acústicos usados por
1127 queixadas destaca-se o estalar de dentes, que é usado em situações diversas tanto
1128 como ameaça, seja por co-específicos ou potenciais predadores, quanto como sinal
1129 de manutenção de contato ao se deslocarem pelo recinto que estavam abrigados
1130 (PEREIRA-NETO, 2014). Na ameaça, o estalar de dentes é caracterizado por três
1131 batidas rápidas dos dentes do emissor em sequência, que podem ou não se repetir.
1132 Para manutenção de contato, o autor emite uma única batida seguida por outras
1133 mais espaçadas no tempo em comparação com o estalar de dentes usado na ameaça
1134 (NOGUEIRA-FILHO, comunicação pessoal).

1135 Entre as vocalizações, o rosnado baixo (*low rumble*) parece ser a principal
1136 vocalização envolvida na manutenção de contato, enquanto o guincho (*squeal*)
1137 parece ser exclusivo dos indivíduos que ocupam os rankings mais baixos na
1138 hierarquia. Nogueira et al. (2016) investigaram o grunhido (*grunt*) emitido nas
1139 interações entre queixadas e registraram que indivíduos que ocupam os rankings
1140 mais baixos foram os emissores mais frequentes desse tipo de vocalização,
1141 enquanto o indivíduo que ocupa o ranking mais elevado (*alfa*) não a emite tal
1142 vocalização. Observou-se ainda que as emissões de grunhido diferem nos
1143 parâmetros acústicos de acordo com o ranking: enquanto o grunhido dos animais
1144 mais subordinados é caracterizado por apresentar frequência mínima média mais
1145 alta, ou seja, mais agudo, o grunhido dos dominantes possui frequência mínima
1146 média mais baixa (NOGUEIRA et al., 2016). Após a emissão do grunhido pelo
1147 animal mais submisso, o ataque tende a cessar por parte do agressor e, por isso,

1148 Nogueira et al. (2016) sugerem que essa vocalização pode estar envolvida na
1149 manutenção da estabilidade e coesão do grupo de queixadas.

1150 No que se refere aos estudos de personalidade com Tayassuidae ,
1151 Bonnemaïson et al. (2021) buscando correlacionar personalidade com
1152 comportamentos defensivos em caititus (*Dycoteles tajacu*), realizaram uma bateria
1153 de testes e observaram que indivíduos exibiam variação individuais ao longo do
1154 eixo ousadia/ timidez. Os caititus mais exploradores foram também considerados
1155 mais ousados neste estudo. A variabilidade na personalidade tanto de caititus,
1156 quanto de queixadas também foi observado por Nogueira et al. (2015a). Esses
1157 pesquisadores buscaram avaliar a variabilidade do temperamento dentro e entre as
1158 duas espécies e para isso utilizaram o método *Quantitative Behavior Assesment*
1159 (QBA) para acessar a personalidade dos indivíduos (ver NOGUEIRA et al. 2015
1160 para maior detalhamento dos testes). Eles observaram que os queixadas
1161 apresentaram características de personalidade mais reativa e agressiva quando
1162 comparado com os caititus, no entanto, ambas as espécies apresentaram variação
1163 de personalidade intraespecífica (NOGUEIRA et al. 2015a; 2017). Queixadas
1164 parecem ter características fenotípicas mais ousada enquanto espécie
1165 (NOGUEIRA et al. 2015a; 2015b) e é possível que essa característica também
1166 possa influenciar na classificação de um indivíduo dentro do seu grupo.

1167

1168

4. Capítulo 1.

1169

Artigo Científico I submetido ao periódico internacional Plos One.

PLOS ONE

**Multimodal communication used in asserting social dominance in white-lipped peccary
(Tayassu pecari)
--Manuscript Draft--**

Manuscript Number:	
Article Type:	Research Article
Full Title:	Multimodal communication used in asserting social dominance in white-lipped peccary (Tayassu pecari)
Short Title:	Multimodal signals and social dominance in white-lipped peccary
Corresponding Author:	Selene SC Nogueira, PhD Universidade Estadual de Santa Cruz Ilhéus, Bahia BRAZIL
Keywords:	animal communication; cohesion maintenance; dominance hierarchy; multimodal signals; sensory channels
Abstract:	The dominance hierarchy is a mechanism associated with social cohesion that still requires studies to understand how the social status of an individual is established and/or maintained. Thus, we aimed here to test the hypothesis that there is a

1170

1171

1172

1173

1174 **Multimodal communication used in asserting social**
1175 **dominance in white-lipped peccary (*Tayassu pecari*)**

1176
1177

1178 Raimundo Novaes Alencar-Jr,^{1¶}, Sérgio Luiz Gama Nogueira-Filho^{1¶}, Selene

1179 Siqueira da Cunha Nogueira^{1*}

1180 ¹Laboratório de Etologia Aplicada, Universidade Estadual Santa Cruz

1181
1182
1183
1184

1185 **Short-title:** Multimodal signals and social dominance in white-lipped peccary

1186

1187

1188 **Abstract**

1189 The dominance hierarchy is a mechanism associated with social cohesion that
1190 still requires studies to understand how the social status of an individual is
1191 established and/or maintained. Thus, we aimed here to test the hypothesis that
1192 there is a relationship between the use of signals that engage the receiver's
1193 sensory communication channels (visual, auditory, and tactile), either alone
1194 (unimodality) or in combination (bi- or multimodality), and the individuals'
1195 dominance status of in a social species using the white-lipped peccary (*Tayassu*
1196 *pecari*) as a model. To this end, we determined the social rank of 21 white-lipped
1197 peccaries living in two captive groups. Additionally, we quantified the
1198 occurrences and duration of the use of unimodal, bi- or multimodal
1199 communication in agonistic interactions (threatening and submissive behavioral
1200 patterns) of each individual during feeding time – when there is a disturbance in
1201 social stability. As expected, linear dominance hierarchy, which included both
1202 males and females, described the social structure of the groups. Our results also
1203 showed that the more subordinate white-lipped peccaries reinforce the signaling
1204 of their subordination using bi- and multimodal communication channels more
1205 and for longer, by displaying submissive behavioral patterns, and thereby
1206 avoiding the escalation of aggression during the competition for limited
1207 resources. In their turn, the top-ranking animals reinforced their social status
1208 through the higher usage of bi- and multimodal communication channels when
1209 signaling a threat. Our findings support the idea of a relationship between
1210 multimodal communication usage and the senders' dominance status in this

1211 species, allowing us to suggest that the communicative and social function of
1212 multiple signal emission could have a key role in minimizing conflicts and thus
1213 promoting group cohesion among white-lipped peccaries.

1214

1215 **Keywords:** animal communication, cohesion maintenance, dominance hierarchy,
1216 multimodal signals, sensory channels.

1217 **Introduction**

1218 Animal communication occurs through the use of signals or a combination
1219 of them, coming from distinct sensory modalities [1]. When sending a signal that
1220 employs only one sensory modality of the receptor (visual, auditory or tactile),
1221 the communication is named unicomponent or unimodal. However, when the
1222 sender emits signals that engage the receiver's sensory communication channels
1223 in combination, the communication is named multicomponent or multimodal [2].
1224 Each sensory channel can also have a backup function and so ensure the signal
1225 transmission – the 'redundant signals' hypothesis [2], [3], [4], [5], [6].
1226 Alternatively, by providing different cues through different channels, the use of
1227 multiple signals can allow the transfer of independent information, such as the
1228 size of the sender and its intention, leading to refinement or even a modification
1229 of its content – the 'non redundancy' or 'multiple message' hypothesis [7], [8],
1230 [9], [10].

1231 Animals that live in societies may show a wide variety of signals in their
1232 communication repertoire [11], [12]. Studies have shown that the larger the
1233 social group, the more complex its communication is [13], [14], [15]. In societies
1234 composed of many members, the potential for conflict increases and makes
1235 individual recognition a challenging activity (e.g. *Tragelaphus orix* [16]. Then,
1236 the engagement of the sender in more than one sensory communication channel
1237 of the receiver seems to play an important role in the secure interpretation of the
1238 information (e.g. *Pongo abeli* and *P. pygmaeus* [17]; *Pan paniscus* [9], and *P.*
1239 *trogodytes* [18]), as well as in partner selection [3], social group dynamics [19],

1240 adaptation of individuals to environments with higher or lower risk (e.g.
1241 *Cuniculus paca* [14]), and territorial defense (e.g. *Astatotilapia burtoni* [20]).
1242 However, from these studies, only a few have analyzed the relationship between
1243 multimodal communication usage and the assertion of the sender's social
1244 dominance [16], [18]. Therefore, in order to clarify the communicative and social
1245 function of multiple signal emission, it is necessary to systematically study the
1246 use of multimodal communication for signaling the individuals' position in the
1247 social hierarchy.

1248 The competition for resources in large societies can generate conflict
1249 among group members, making it necessary to use mechanisms that avoid the
1250 escalation of aggression, such as dominance hierarchy [21], [22], [23]. This
1251 mechanism is common in animal species that live in groups [24], [25], [26], [27],
1252 in which dominant individuals have priority access to limited resources to
1253 minimize conflicts within the group caused by competition [28], [29]. In general,
1254 there is a consensus that dominance is associated with individual physical
1255 attributes, such as horn size (e.g. *Rangifer tarandus* [30] and *R. tarandus caribou*
1256 [31]), or is associated with the individual testosterone titers (e.g. *Mus musculus*
1257 [32]); for a full review see Tibbets et al. [33]. However, little is known about
1258 behavioral factors related to the maintenance of hierarchy stability [34], such as
1259 the possibility of using multimodal communication to signal the sender's
1260 submission, and even less was verified among white-lipped peccaries (*Tayassu*
1261 *pecari*) [35].

1262 White-lipped peccaries (WLPs) are distributed from Mexico to Northern
1263 Argentina [36], where they primarily inhabit humid tropical forest,
1264 predominantly consuming palm fruits [37], [38], [39], [40]. The species, which
1265 shows no sexual dimorphism [36], is a good model to investigate the relationship
1266 between social status and communication mainly because it lives in mixed-sex
1267 herds that are relatively stable and composed of hundreds of individuals in
1268 Amazon regions [41], [42]. In the wild, the group-living style is an important
1269 antipredator strategy for WLPs, which collectively can counterattack predators
1270 such as jaguar (*Panthera onca*) and puma (*Felis concolor*) [36]. Thus, it seems
1271 that the social behavior of the WLPs has evolved to minimize conflicts within the
1272 group and promote herd cohesion. One of these social strategies is the unique
1273 linear dominance hierarchy presented by captive peccaries, which includes both
1274 males and females [44], [45], [46], [47], [48]. In addition, the species shows a
1275 variety of communication skills, such as a range of calls in its acoustic repertoire
1276 [35], [43] and the presence of a dorsal gland in both males and females that
1277 participates in their olfactory communication [36]. These peccaries exhibit social
1278 life complexity similar to that observed in cognitively sophisticated non-human
1279 primates, which involve social play interactions, with not only young but also
1280 adults [46], and they also express third-party conflict interventions [47].
1281 Moreover, during disputes, peccaries show body postures that indicate threat and
1282 submission [45], [46], together with the grunt call vocalization, which is
1283 modulated by the sender to reinforce its subordination to a dominant animal [35].
1284 Therefore, herein we aimed to investigate the relationship between the

1285 multimodal communication usages and the sender's dominance status using the
1286 white-lipped peccary as a model. Based on the hypothesis of 'redundant signals'
1287 [2], [3], [4], as well as by observing the behavioral patterns of WLPs, we
1288 predicted that, when more conflicts occur leading to a disruption in social
1289 stability [45] (here we chose feeding time), individuals that occupy a lower social
1290 rank, i.e. more submissive animals, use the bi- and multimodal communication
1291 channels more and for longer to increase the effectiveness of the emitted signals
1292 and thus emphasize their subordination.

1293

1294 **Methods**

1295 **Ethics Statement**

1296 This work followed the Brazilian laws and was approved by the Animal Use
1297 Ethics Committee (CEUA) of the Universidade Estadual de Santa Cruz-UESC
1298 (protocol # 01/2019). Additionally, the scientific wild animals breeding center of
1299 UESC, used in this study, was registered at the Brazilian Environmental Agency
1300 (IBAMA #1/29/2001/00022-7).

1301

1302 **Study site and animals**

1303 We observed 21 adult white-lipped peccaries (WLPs): 12 females and nine
1304 males, living in two groups maintained in two out-door facilities of the
1305 Laboratório de Etologia Aplicada (Labet), located at Universidade Estadual de
1306 Santa Cruz, Ilhéus, Bahia, Brazil (14°47'39.8" S, 39°10'27.7" W). Group 1 (G1)
1307 was composed of 13 WLPs (eight females and five males), housed in a 451 m²

1308 paddock. Group 2 (G2) was composed of eight WLPs (four females and four
1309 males), housed in a 400 m² paddock. The two paddocks were not contiguous,
1310 with 20m of distance between them. Both paddocks had a dirt floor, bushes and
1311 several trees that provided natural shade. All WLPs were born and raised in
1312 captivity, aged between 3 and 10 years old, and were identified with plastic ear
1313 tags (6.0 cm x 4.5 cm) of different shapes. Thirty days before the beginning of
1314 the behavioral observations, we weighed the animals and started a habituation to
1315 minimize observer effects on WLP behavior.

1316 During the study, food was provided twice a day at 8:00 am and 4:00 pm,
1317 totaling 700 g in dry matter basis per animal and day. The diet was composed of
1318 a mixture of corn grain and soybean meal mixed with mineral salt, furnishing
1319 120 g/kg of gross protein and 14.5 MJ/kg of digestible energy in dry matter,
1320 which meets the nutritional needs for WLP adults [48]. Seasonal fruits and
1321 Napier grass (*Pennisetum purpureum*) were occasionally provided. The caretaker
1322 offered the food in feeders distributed in the proportion of one feeder for every
1323 three animals, while water was available *ad libitum* from a concrete drinking
1324 fountain.

1325

1326 **Data collection**

1327 For data collection, an observer was positioned approximately 5 m from the
1328 fence, and he/she video-recorded (JVC camcorder, GZ-HD500, Tokyo - Japan)
1329 the animals for subsequent analysis. The animals were observed for 60 non-
1330 consecutive days (January to March, 2019) between 8:00 am and 9:00 am and

1331 between 4:00 pm and 5:00 pm, which corresponds to feeding periods. We chose
1332 this observation period because the highest number of disputes usually occur
1333 during feeding, and thus we could observe disruptions in social stability more
1334 often [44]. Using the continuous focal animal sampling method [49], the observer
1335 recorded the threatening and submissive behaviors (details below) to determine
1336 the individuals' social rank in the dominance hierarchy of each group, as well as
1337 determining the sensory communication channels used in these social
1338 interactions. Each focal observation lasted 10 min/animal, totalizing 38.5 hours
1339 of data collected.

1340 We randomized the observation of groups G1 and G2, and attained 110
1341 minutes of data collection per individual with the same focal number in the
1342 morning and in the afternoon. We finished the observations when at least three
1343 dyadic agonistic interactions with a clear outcome, i.e. winners and losers clearly
1344 recognized, between all possible dyads of each group, had been recorded.
1345 Thereafter, we analyzed the video footage to identify winner and loser
1346 individuals of the agonistic interactions (threatening and submissive behaviors).
1347

1348 **Use of communication channels (uni-, bi- and multimodal)**

1349 We also analyzed the video footages to count and to determine the duration of
1350 the use of the communication channels (visual, auditory, and tactile), either alone
1351 (unimodal) or in combination (bi- or multimodal) during the agonistic
1352 interactions according to the behavioral patterns (threatening and submissive). To
1353 determine the duration of different channels usage, we considered the beginning

1354 of each threatening or submissive behavior involving one or more sensory
1355 channels until its completion, when the focal animal started to show a new
1356 threatening or submissive behavior or walked away from the opponent. To each
1357 analysis we identified the sender of the communication acts (interaction author),
1358 the type of behavior (threatening or submissive), the engagement of the
1359 receiver's sensory communication channels (visual, sonorous or tactile), either
1360 alone (unimodal) or in combination of two (bimodal) or more than two receiver's
1361 channels (multimodal). We excluded from the analyses all interactions that could
1362 not be determined with certainty which sensory communication channels were
1363 used.

1364

1365 **Data and statistical analyses**

1366 To analyze the social structure, we selected only agonistic interactions in which
1367 the winner and loser were clearly defined, after disregarding interactions
1368 (N = 23) in which the outcome of the dispute was not clear. We analyzed these
1369 data using the software package SocProg 2.9 [50] to determine the Landau
1370 corrected linearity index (h') [51]. This index ranges from zero (non-linear
1371 hierarchy) to 1.0 (complete linear hierarchy), and the statistical significance of h'
1372 is provided by a re-sampling procedure using 1000 randomizations. The same
1373 software released the directional consistency index (DCI), which measures the
1374 direction of dominance within the hierarchy and also ranges from zero from zero
1375 (equal exchange of dominance acts) to 1.0 (complete uni-directionality) [52].
1376 Thereafter, we calculated modified David's scores (MDS) [53], to determine the

1377 individuals' social rank in the dominance hierarchy of each group using software
1378 DomiCalc v. 1.0 [54].

1379 To test the hypothesis of a relationship between the multimodal
1380 communication usage and the sender's dominance status, we summed the total
1381 use of signals that engage the receiver's sensory communication channels (visual,
1382 auditory, and tactile), either alone (unimodal) or in combination (bi- or
1383 multimodal) during the 38.5 hours of video-recording of both groups. We used
1384 these measures to compare the unimodal, bimodal, and multimodal
1385 communication usage according to animals' social rank through the general
1386 linear mixed-effects models (GLMMs – one model per communication modality
1387 used). The models included the behavioral patterns (threatening and submissive)
1388 as a fixed factor, the individuals' dominance scores (MDS) as co-variable, and all
1389 their potential interactions. Individual identity and groups were included as
1390 random factors to account for repeated observations of the same individuals.
1391 When an interaction was significant, we performed further *post hoc* linear
1392 regression analyses. As white-lipped peccary males and females do not exhibit
1393 sexual dimorphism [36], individuals of both sexes compete for resources in
1394 similar ways and are part of the same social dominance hierarchy [44], [45], and
1395 as age is also not correlated with dominance status in this species [47], we
1396 included neither the sex of the individuals nor their age in the models as fixed
1397 factors. We used the same models to test the relationship between the duration of
1398 use of the different communication modalities and the sender's dominance status.
1399 We graphically checked the residuals of every model for normal distribution and

1400 homoscedasticity, and we used logarithmic transformations for all parameters to
1401 satisfy these assumptions. For the GLMM analyses we used Minitab v. 19.1
1402 (Minitab Inc., State College, PA) and applied Bonferroni corrections for multiple
1403 comparisons in $\alpha = 0.017$ (three comparisons – uni-, bi-, and multimodal
1404 communication; $\alpha = 0.05/3$).
1405

1406 **Results**

1407 **Social structure analysis**

1408 From the analysis of the clearly decided dyadic agonistic interactions in both
1409 groups (G1=225 and G2=184), we determined highly linear hierarchies (G1:
1410 $h' = 0.82$, $P < 0.001$; G2: $h' = 0.96$, $P = 0.001$). Additionally, the directional
1411 consistency indexes (DCI) were 1.0, meaning a complete uni-directionality of
1412 dominance within the hierarchy in both groups. Moreover, the individuals'
1413 dominance scores (MDS) showed that in both groups one male was the top-
1414 ranking individual (highest MDS) followed by two (G1) or three females (G2),
1415 while the lowest social ranks were occupied by another male in the group (G1) or
1416 by two males and one female (G2) (Table 1).

1417

1418 **Table 1. Sex and modified dominance David's scores (MDS) of the**
 1419 **individuals of two captive white-lipped peccary groups (G1: N = 13; G2:**
 1420 **N = 8).**

G1			G2		
Code	Sex	MDS	Code	Sex	MDS
M1	Male	63.6	M1	Male	23.9
F2	Female	47.0	F2	Female	16.0
F3	Female	39.3	F3	Female	8.2
M4	Male	11.8	F4	Female	-2.2
F5	Female	13.4	M5	Male	-5.1
F6	Female	-3.7	M6	Male	-10.3
F7	Female	-10.9	F7	Female	-13.1
M8	Male	-9.6	M8	Male	-17.4
M9	Male	-19.5			
M10	Male	-21.2			
M11	Male	-24.6			
M12	Male	-41.8			
M13	Male	-43.2			

1421

1422

1423 **Relationship between usage of the communication modalities**
 1424 **and the sender's dominance status**

1425 During the observations, we recorded 408 agonistic interactions in both groups,
1426 which involved the display of 208 threatening and 200 submissive behavioral
1427 patterns in which it was possible to identify the use of signals that engage the
1428 receiver's sensory communication channels (visual, auditory, and tactile) either
1429 alone (unimodal) or in combination (bi- or multimodal) (Table 2).

1430 **Table 2. Total occurrences of use for each communication category (uni-, bi- or multimodal) using the receiver's sensory**
 1431 **channels (visual – V, sonorous – S, and tactile – T) during agonistic interactions of white-lipped peccaries by displaying**
 1432 **threatening or submissive behavioral patterns.**

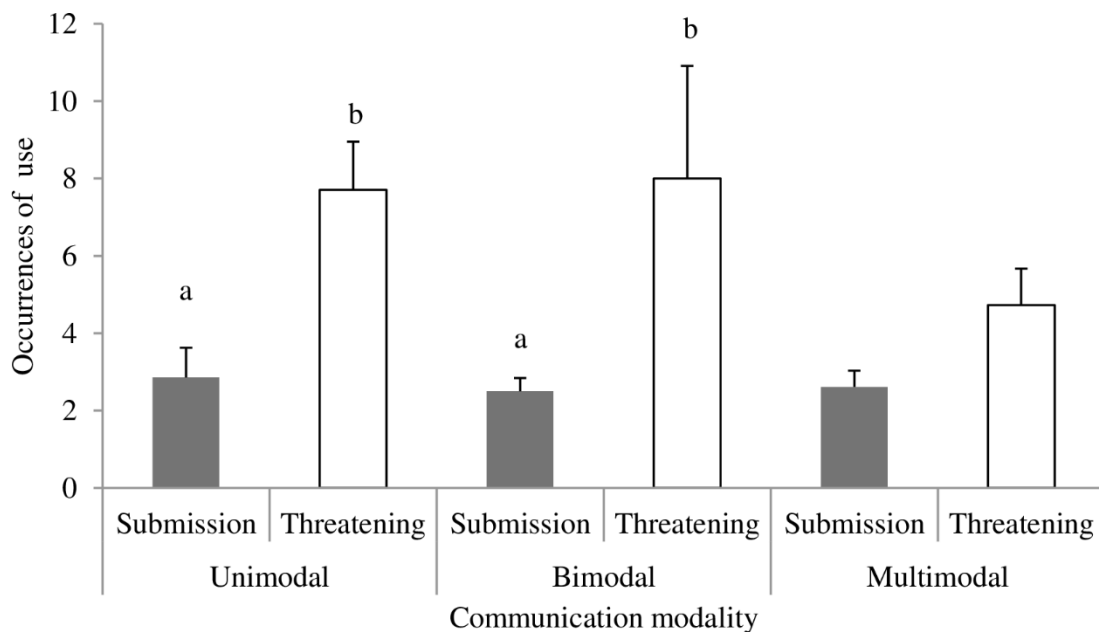
Occurrences	Communication category (sensory channel)	Behavioral pattern (threatening or submissive)	Description*
131	Unimodal (V)	Face (threatening)	An animal, approached by or having approached another, with erect dorsal bristles, stood with all four legs squarely planted, and the head held level. The head was not lowered, and the ears may or may not have been held back.
20	Unimodal (V)	Lower head (submissive)	The individual approached by or having approached another, lowers its head with its ears turned back.

86	Bimodal (V and S)	Facing while vocalizing (threatening)	The individual raises its head to face another, raising dorsal bristles and vigorously exhaling air through the snout or emitting a snarl and/or a vocalization similar to intense snoring.
50	Bimodal (V and T)	Push (threatening)	An animal shoves another, most frequently with its shoulder, and more rarely with its head.
35	Bimodal (V and S)	Lower head while vocalizing (submissive)	An individual lowers its head with its ears turned back while emitting the grunt call.
54	Multimodal (V, S, and T)	Facing while vocalizing, and pushing the	An individual raises its head with erect dorsal bristles, pushes the opponent while emitting a snarl and/or a vocalization similar to intense snoring.

		opponent	
		(threatening)	
32	Multimodal	Reclining while	An individual lowers its head or reclines, kneeling on its forelimbs
	(V, S, and T)	vocalizing and	emitting grunt calls and touching the opponent's chin with its head or
		touching the	snout.
		opponent	
		(submissive)	

1433 *Descriptions modified from [43], [44], and [45].

1434 The statistical models showed that WLPs used more unimodal
 1435 ($F_{1,38} = 22.59, P < 0.001$) and bimodal ($F_{1,38} = 6.32, P = 0.016$) communication
 1436 by displaying threatening behavioral patterns compared to submissive (Table 3,
 1437 Fig 1). However, WLPs did not differ in the use of multimodal communication
 1438 by displaying threatening and submissive behavioral patterns ($F_{1,38} = 0.22,$
 1439 $P = 0.643$) (Table 3, Fig 1). Additionally, the models also showed significant
 1440 interactions between the behavioral pattern and the individuals' dominance
 1441 scores (MDS) in the use of bimodal ($F_{1,38} = 37.72, P < 0.001$) and multimodal
 1442 ($F_{1,38} = 49.34, P < 0.001$) communication (Table 3).



1443
 1444 Fig 1. Mean (log-transformed) use of signals that engage the receiver's sensory
 1445 communication channels (visual, auditory, and tactile), either alone (unimodal)
 1446 or in combination (bi- or multimodal) in threatening and submissive behavioral
 1447 patterns of white-lipped peccaries (N = 21). Error bars denote SE of means.
 1448 Within the same communication modality, different letters above bars represent a
 1449 significant difference ($P < 0.017$, after correction for multiple comparisons).

1451 **Table 3. Effect of individuals' dominance scores (MDS) and behavioral**
 1452 **patterns (threatening and submissive) in the usage of uni-, bi- and**
 1453 **multimodal communication categories by white-lipped peccaries (N = 21).**

Term	DF	DF Den*	F Value	P
	Num*			
<hr/>				
Unimodal				
MDS	1.00	38.00	0.06	0.812
Behavioral pattern	1.00	38.00	22.59	<0.001
MDS* Behavioral pattern	1.00	38.00	4.29	0.045
Bimodal				
MDS	1.00	38.00	9.34	0.004
Behavioral pattern	1.00	38.00	6.32	0.016
MDS* Behavioral pattern	1.00	38.00	37.72	<0.001
Multimodal				
MDS	1.00	38.00	2.94	0.094
Behavioral pattern	1.00	38.00	0.22	0.643

MDS* Behavioral 1.00 38.00 49.34 <0.001
pattern

1454 * DF Num: degree of freedom of numerator; DF Den: degree of freedom of
1455 denominator.

1456 In bold are highlighted those *P*-values that remained significant even after
1457 correction for multiple comparisons ($\alpha = 0.017$).

1458 The *post hoc* linear regression analyses showed that the higher the
1459 individuals' dominance scores (MDS) the greater the number of times they used
1460 the bi- and multimodal communication by displaying threatening behavioral
1461 patterns according to the equations:

1462 Equation 1: Usage (log –
1463 transf.) of bimodal communication in threatening behaviors = $0.56 + 0.01 \text{ MDS (F1, 19 = 35.54; R2 = 0.65; } P < 0.001)$

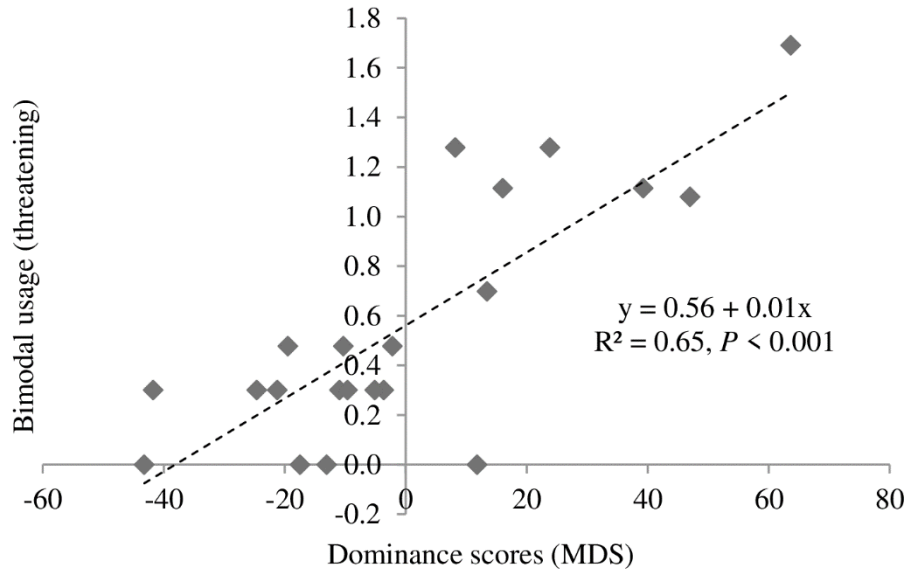
1464 Equation 2: Usage(log –
1465 transf.)of multimodal communication in threatening behaviors =
1466 $0.36 + 0.01 \text{ MDS (F1, 19 = 35.54; R2 = 0.65; } P < 0.001)$ (Figure 2b);

1467 Additionally, the lower the individuals' dominance scores (MDS) the
1468 greater the number of times they used the bi- and multimodal communication by
1469 displaying submissive behavioral patterns according to the equations:

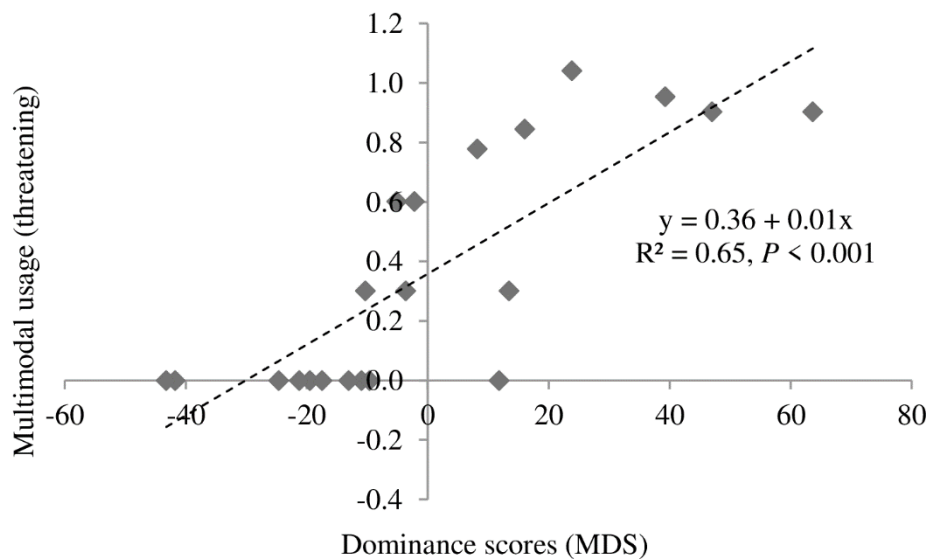
1470 Equation 3: Usage (log
1471 – transf.) of bimodal communication in submissive behaviors = 0.35
1472 – $0.01 \text{ MDS (F1, 19 = 45.07; R2 = 0.24; } P = 0.024)$ (Figure 3a);
1473

1474 Equation 4: Usage(log –
1475 transf) of multimodal communication in submissive behaviors = 0.32 –
1476 0.01 MDS (F1, 19 = 15.23; R2 = 0.45; P = 0.001) (Figure 3b).

a)



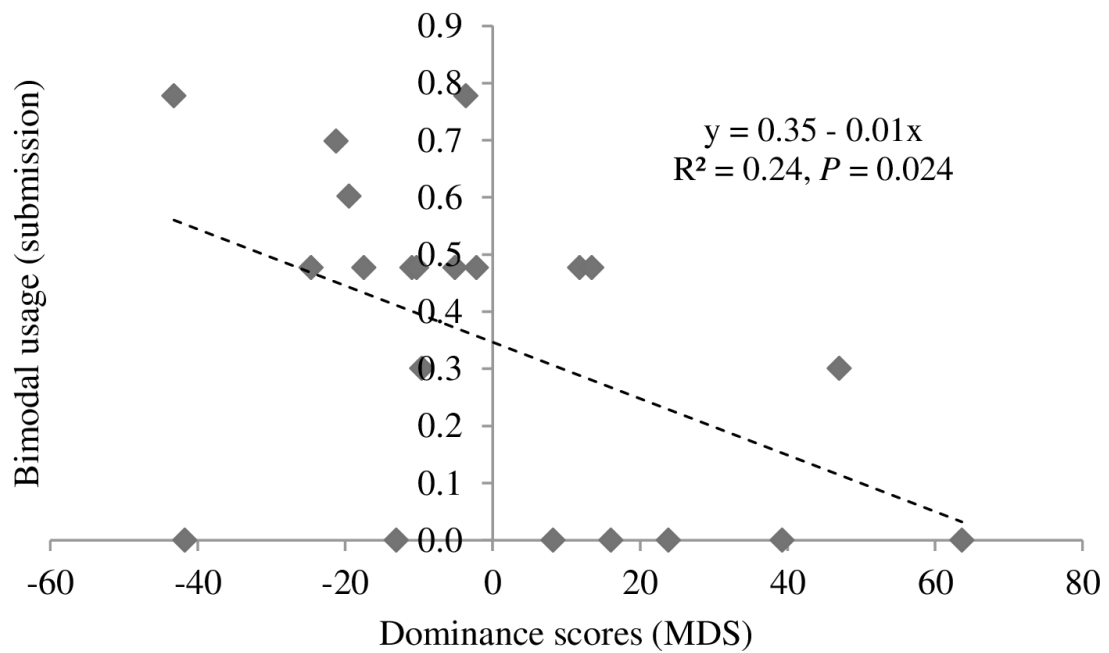
b)



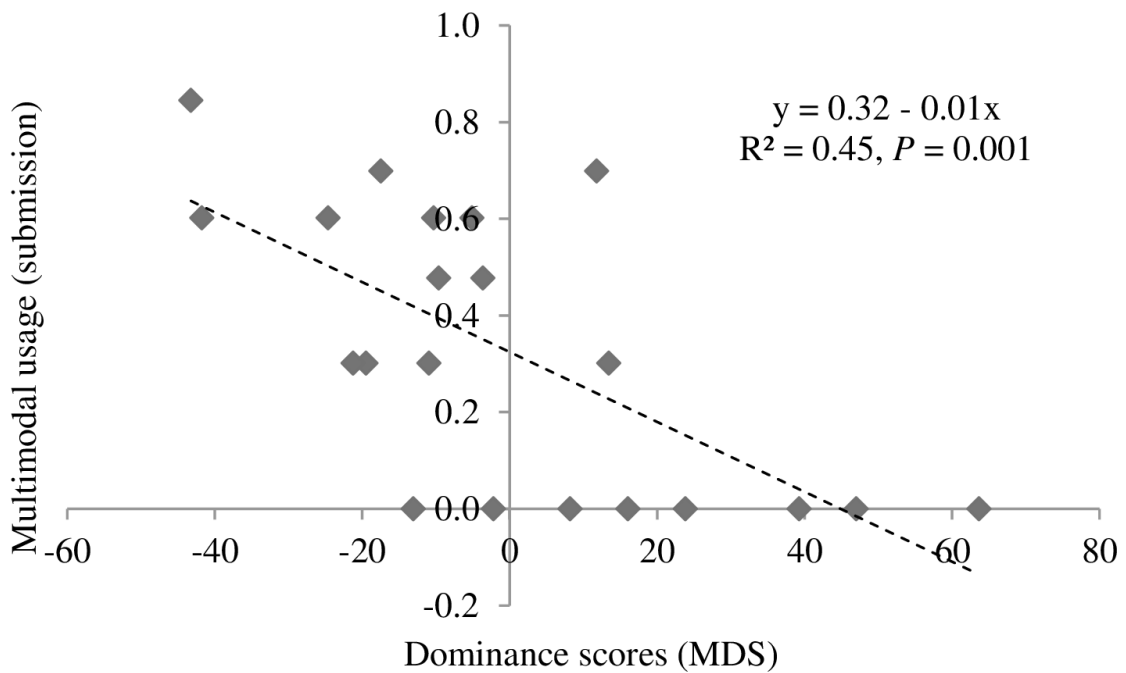
1477

1478

1479 Fig 2. Relationship between the bimodal (a) and multimodal (b) communication
1480 usage (log-transformed data) and the individuals' dominance scores (MDS) of
1481 white-lipped peccaries (N = 21) by displaying threatening behavioral patterns.
1482



b)



1483

1484 Fig 3. Relationship between the bimodal (a) and multimodal (b) communication

1485 usage (log-transformed data) and the individuals' dominance scores (MDS) of

1486 white-lipped peccaries (N = 21) by displaying submissive behavioral patterns.

1487 **Relationship between the duration of use of communication**
1488 **modalities and the sender's dominance status**

1489

1490 The statistical models showed that WLPs used unimodal communication for
1491 longer by displaying threatening rather than submissive behavioral patterns
1492 ($F_{1, 18.45} = 7.57, P = 0.007$) (Table 4). The average duration of threatening signals
1493 was longer than submissive ones (mean \pm SE; threatening: 3.2 ± 0.8 s, $N = 208$;
1494 submissive: mean = 2.0 ± 0.2 s, $N = 200$). Additionally, the models also showed
1495 significant interactions between the behavioral pattern and the individuals'
1496 dominance scores (MDS) in the duration of use of bimodal ($F_{1, 41.30} = 22.36$;
1497 $P < 0.001$) and multimodal communication ($F_{1, 17.82} = 8.97$; $P = 0.008$) (Table 4).

1498

1499 **Table 4. Effect of individuals' dominance scores (MDS) and behavioral**
 1500 **patterns (threatening and submissive) on the duration of use of uni-, bi- and**
 1501 **multimodal communication categories by white-lipped peccaries (N = 21).**

Term	DF	DF Den*	F Value	P- Value
	Num*			
Unimodal				
MDS	1.00	18.45	1.38	0.255
Behavioral pattern	1.00	86.23	7.57	0.007
MDS* Behavioral pattern	1.00	49.60	0.04	0.851
Bimodal				
MDS	1.00	35.17	51.96	<0.001
Behavioral pattern	1.00	134.61	1.26	0.264
MDS* Behavioral pattern	1.00	41.30	22.36	<0.001
Multimodal				
MDS	1.00	72.08	20.20	<0.001
Behavioral pattern	1.00	25.27	0.04	0.849

MDS* Behavioral 1.00 17.82 8.97 0.008

pattern

1502 * DF Num: degree of freedom of numerator; DF Den: degree of freedom of
1503 denominator.

1504 In bold are highlighted those *P*-values that remained significant even after
1505 correction for multiple comparisons ($\alpha = 0.017$).

1506

1507 The *post hoc* linear regression analyses showed that the lower the

1508 individuals' dominance scores (MDS) the longer they used the bi- and

1509 multimodal communication by displaying submissive behavioral patterns

1510 according to the equations:

1511 Equation 5: Duration of use (log transform.)of bimodal communication in submissive behav

1512 $0.51 - 0.01 \text{ MDS (F1, 33 = 46.13; R}^2 = 0.58; P < 0.001)$ (Figure 4a);

1513 Equation 6: Duration of use (log transform.)of use of multimodal in submissive behaviors =

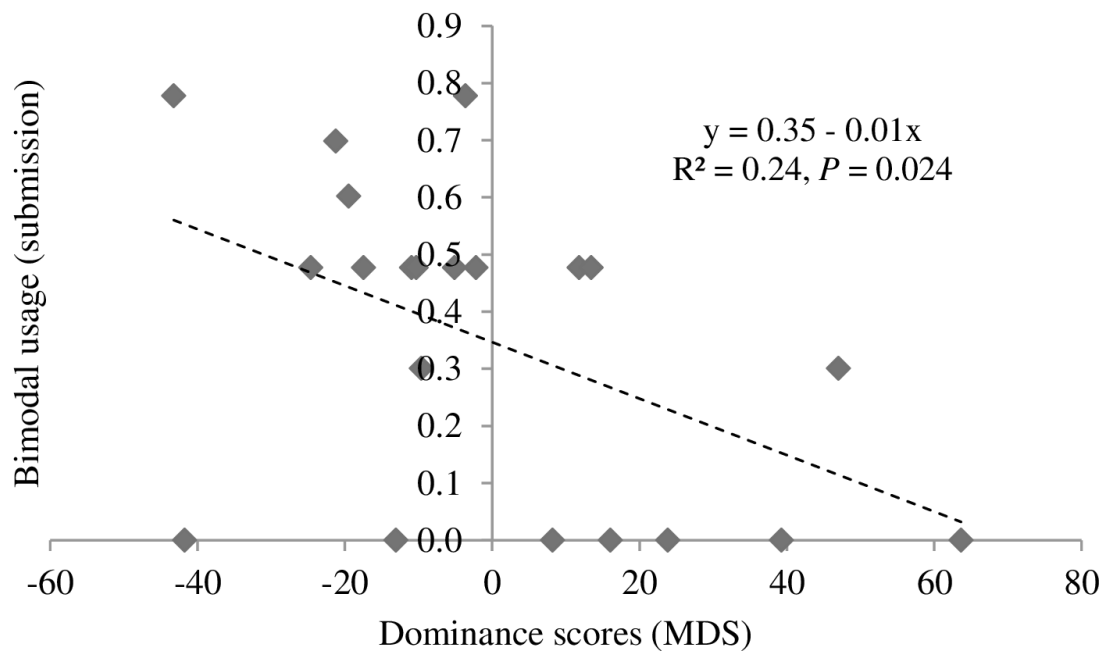
1514 $0.54 - 0.01 \text{ MDS (F1, 32 = 54.32; R}^2 = 0.63; P < 0.001)$ (Figure 4b);

1515

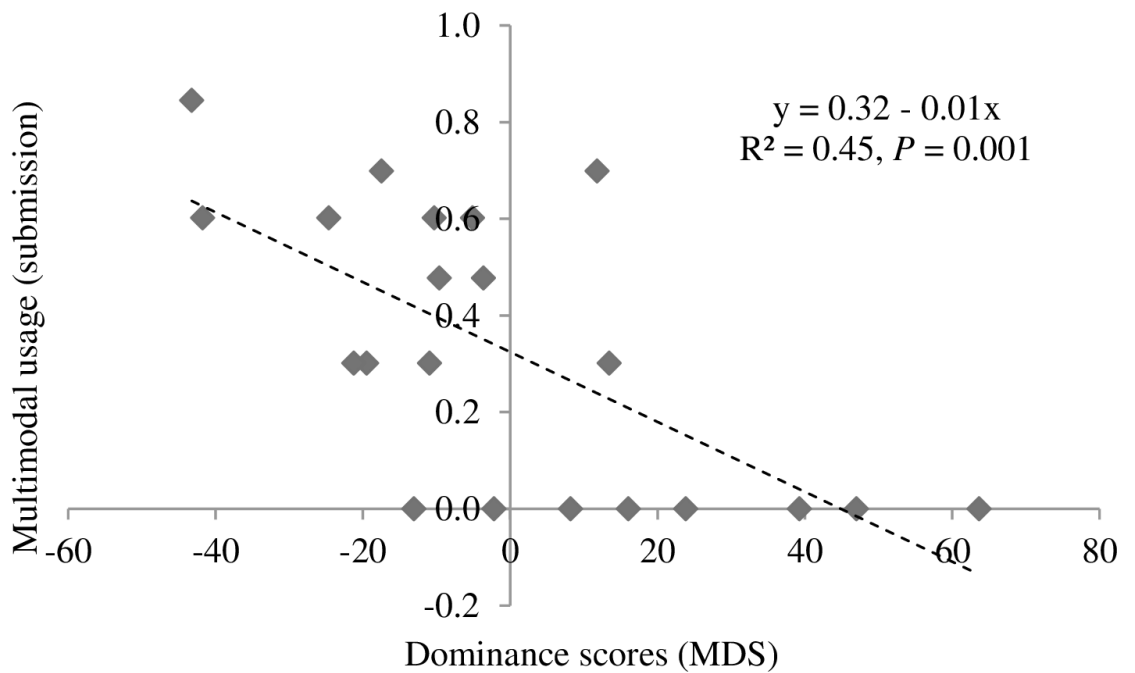
1516 There were, however, no relationships between duration of use of bimodal

1517 ($F_{1, 134} = 3.26; R^2 = 0.02, P = 0.069$) and multimodal communication

1518 ($F_{1, 50} = 0.66; R^2 = 0.01, P = 0.421$) by displaying threatening behavioral patterns.



b)



1519

1520 Fig 4. Relationship between the duration of use of bimodal (a) and multimodal

1521 (b) communication (log-transformed data) and the individuals' dominance scores

1522 (MDS) of white-lipped peccaries (N = 21) by displaying submissive behavioral
1523 patterns.

1524 **Discussion**

1525 Our data show that social dominance relationships in white-lipped peccary
1526 (WLP) groups involve the use of sensory multimodality. As predicted, our results
1527 have shown that individuals with low social rank within the dominance hierarchy
1528 use bi- and multimodal communication more and for longer when signaling
1529 submission. Interestingly enough, our results also show that the more dominant
1530 ones reinforce their social status through the higher usage of bi- and multimodal
1531 communication channels when signaling a threat. On the other hand, there were
1532 no relationships between senders' dominance status and the use and duration of
1533 unimodal communication. Such findings lead us to suggest that WLPs rely on
1534 both multimodal signals to provide information about the signaler's dominance
1535 status and thus to maintain stable hierarchies in their groups.

1536 Although the use of bi- and multimodal communication leads the sender to
1537 expend more energy [2], [3], it is reasonable to suppose that even so it is
1538 advantageous for subordinate WLPs to use bi- and multimodal communication
1539 more and for longer when signaling submission. Effective submission signaling
1540 is critical to the subordinate individual because this not only allows conflict
1541 resolution without costly fights, but also avoids unnecessary expenditure of
1542 energy during the competition for limited resources. This saving in energy,
1543 among other consequences, can avoid delaying the movements of WLP groups
1544 that under natural conditions travel up to 10 km daily [41]. Furthermore, our
1545 results support the 'redundant signals' hypothesis for the use of multimodal
1546 signals [2], [3], [4], as the most subordinate WLPs reinforce the signaling of

1547 their social status by increasing both the use and the duration of bi- and
1548 multimodal communication channels when signaling submission.

1549 Our results also show that when WLPs signal threat, the members usually
1550 make greater use of unimodal communication, but the higher the social status of
1551 the individuals the greater was the use of bi- and multimodal communication.
1552 The greater use of bi- and multimodal communication by top-ranking WLPs
1553 when displaying threatening behavioral patterns seems to be associated with
1554 signaling dominance not only to their direct opponent, but also to other
1555 individuals witnessing the dispute and thus reinforcing the senders' social status
1556 (higher status). This phenomenon is called audience effects, in which the
1557 behavior of the sender can be influenced not only by the characteristics of the
1558 receiver, but also by the presence of an audience (see [15] for a comprehensive
1559 review). Usually, a dominant WLP begins an agonistic interaction by threatening
1560 the opponent with one or two visual signals (facing the opponent while lifting
1561 dorsal bristles). These visual signals can be followed by vocalization (snoring or
1562 grunting) and by touching the opponent's chin with its head or snout and thus
1563 enhancing the message. Therefore, these results also support the hypothesis of
1564 'redundant signal' to explain the usage of multimodal signals ([2], [3], [4].

1565 Moreover, besides enhancing the detection effect, the greater usage of bi-
1566 and multimodality communication by top-ranking WLPs, when signaling a
1567 threat, may also be explained by the possibility of those signals being detected by
1568 different audiences, as seen in non-human primates. Among free-ranging
1569 chimpanzees (*Pan troglodytes*), visual and tactile signals are perceived only by

1570 the immediate audience. However, by incorporating auditory signals, the same
1571 individual can be perceived by others further away [18]. WLPs show third-party
1572 interventions in aggressive disputes, in which more dominant individuals lean on
1573 each other to end a conflict with a subordinate [47]. Thus, it is reasonable to
1574 assume that incorporating a snarl and/or intense snoring into the visual and tactile
1575 signals when signaling a threat may be a way to attract allies to end the dispute.
1576 This may also explain the longer duration of threatening signals compared to
1577 submissive ones verified in this study. Despite the increased energy expenditure
1578 on the part of the sender [2], [3], sending longer dominance signals can benefit
1579 the sender, as its social status is being signaled to other individuals witnessing
1580 the dispute and, of course, it can also attract the attention of allies who are further
1581 away, as already mentioned. Further studies, however, must be done to test these
1582 hypotheses more accurately.

1583 As far as we know, few studies have explored the use of multimodal
1584 communication as a way to assert the sender's dominance status. Apparently,
1585 dominant eland bulls (*Tragelaphus orix*) use bimodal communication to signal
1586 their social status in reproductive periods [16]. In this species, which lives in
1587 mixed-sex herds like WLPs, the bull's facial ornamentation (dark facemask and
1588 large face-brushes) together with a knee-click sound, which has distinct acoustic
1589 characteristics that encode the sender's skeletal size and muscular development,
1590 reveal the individual's social status [16]. Furthermore, it was found among male
1591 chimpanzees that the higher the social rank of the individuals, the greater the use
1592 of combined visual and auditory channels [18]. Although both studies, which

1593 were done observing free-ranging animals, have pointed out the combined use of
1594 different communication channels to signal the sender's social status, there are
1595 no systematic analyses like those presented here. The observation that took place
1596 in captivity with WLPs made it easier to gather information about the
1597 communicative and social function of the usage of multimodal signals in
1598 dominance displays of this species and we hope to provide insights for other
1599 studies. One could criticize our study, for being based, in certain ways, on an
1600 artificial environment with very small groups that were observed at an
1601 established period of time (feeding); however, as highlighted before [47], it is
1602 almost impossible to study the social behavior of free-ranging WLPs. This is
1603 because the species lives in huge herds (of hundreds) and it is subject to strong
1604 hunting pressure and shows effective strategies to avoid predators, including
1605 humans [55]. In any case, it would be interesting to carry out further studies with
1606 larger captive groups of WLPs to confirm the results described here, as well as
1607 collecting data outside the feeding period. This would allow the study of the use
1608 of multimodal channels in affiliative interactions, which together with
1609 threatening and submissive behavioral patterns comprise the pillars of social
1610 communication [56].

1611 Additionally, the olfactive communication channel may also play a
1612 fundamental role in social status signaling of WLPs. The substances excreted by
1613 the odoriferous dorsal gland [36], may be used for recognition of family
1614 members and respective kinship, as already suggested [47]. Thus, it is possible
1615 that top-ranking WLPs combine tactile and olfactive communication channels in

1616 affiliative behaviors, such as the ‘mutual rub’ and ‘unreciprocated mutual rub’
1617 [36], [44], [45], to compensate for the aggressiveness used to reinforce their
1618 dominance, as previously suggested [47]. However, in the present study there
1619 were no technical conditions in which to analyze the role of chemistry
1620 communication channel to test these hypotheses, and they still need to be tested
1621 for better comprehension of the maintenance of WLP societies. Moreover, as the
1622 social ranking is dynamic over time [21], further studies that join those changes
1623 in dynamics in the individuals’ social rank would indicate if the employment of
1624 communication channels change due to those changes in rank. Despite all these
1625 considerations, we hope that our results stimulate other researchers to increase
1626 knowledge on how non-human social vertebrates use multimodal communication
1627 to express their social status, avoiding conflicts and thereby promoting group
1628 cohesion.

1629

1630 **Conclusion**

1631 Our results showed that the more subordinate white-lipped peccaries reinforce
1632 the signaling of their subordination using bi- and multimodal communication
1633 channels more and for longer. In their turn, the top-ranking animals reinforced
1634 their social status through the higher usage of bi- and multimodal communication
1635 channels when signaling a threat, thus supporting the hypothesis of ‘redundant
1636 signals’ to explain the use of multimodal signals. Finally, this study supports the
1637 idea of a relationship between multimodal communication usage and the senders’
1638 dominance status in this species, allowing us to suggest that the communicative

1639 and social function of multiple signal emission could have a key role in
1640 minimizing conflicts and thus promoting group cohesion among white-lipped
1641 peccaries.

1642

1643 **Acknowledgements**

1644 This study was financed in part by Interdisciplinary and Transdisciplinary
1645 Studies in Ecology and Evolution (IN-TREE – National Institute of Science and
1646 Technology/CNPq #465767/2014-1 and Coordination for the Improvement of
1647 Higher Education Personnel/CAPES #23038.000776/2017-54), Bahia, Brazil.
1648 RAJ received a grant from the State of Bahia Research Foundation (Fapesb –
1649 Finance Code – BOL 0702/2018), while SSCN and SLGNF received a grant
1650 from the Council for Scientific and Technological Development (CNPq)
1651 (Processes # 303448/2019-9 and # 04226/2019-0, respectively).

1652 **References**

1653

- 1654 1. Hebets EA. Current status and future directions of research in complex
1655 signalling. *Cur Zool.* 2011; 57: i – v.
- 1656 2. Partan S, Marler P. Communication goes multimodal. *Science.* 1999; 283
1657 (5406): 1272-1273.
- 1658 3. Candolin U. The use of multiple cues in mate choice. *Biol Rev.* 2003; 78:
1659 575 – 595.

- 1660 4. Hebets EA, Papaj DR. Complex signal function: developing a framework
1661 of testable hypotheses. *Behav Ecol Soc.* 2005; 57 (3): 197 – 214. Doi:
1662 10.1007/s00265-004-0865-7
- 1663 5. Smith CL, Evans CS. Multimodal signaling in fowl, *Gallus gallus*. *J Exp*
1664 *Biol.* 2008; 211 (13): 2052 – 2057. Doi: 10.1242.jeb.017194
- 1665 6. Smith CL, Taylor A, Evans CS. Tactical multimodal signalling in birds:
1666 facultative variation in signal modality reveals sensitivity to social costs.
1667 *Anim Behav.* 2011; 82: 521 – 527. Doi: 10.1016/j.anbehav,2011.06.002
- 1668 7. Möller AP, Pamiankowski A. Why have birds got multiple sexual
1669 ornaments? *Behav Ecol Soc.* 1993; 32 (3): 167 – 176. Doi:
1670 10.1007/bf00173774
- 1671 8. Partan S, Marler P. Issues in the classification of multimodal
1672 communication signals. *The Am Natur.* 2005. 166 (2): 231 – 245.
- 1673 9. Genty E, Clay Z, Hobaiter C, Zuberbühler K. Multi-modal use of a socially
1674 directed call in bonobos. *P One.* 2014; 9:e8473. Doi:
1675 10.1371/journal.pone.0084738
- 1676 10. Frommem JG. Aggressive communication in aquatic environments. *Func*
1677 *Ecol.* 2020; 34: 364 – 390.
- 1678 11. Gros-Louis JJ, Perry SE, Fitchel C, Wilkberg E, Gilkenson H, Wofsy S,
1679 Fuentes A. Vocal repertoire of *Cebus capucinus*: acoustic, structure, and
1680 usage. *Int Primatol.* 2008; 29: 641 – 670.
- 1681 12. Vicente NS, Halloy M. Interaction between visual and chemical cues in a
1682 *Liolaemus* lizard: a multimodal approach. *Zool.* 2017; 125: 24-28.

- 1683 13. Freeberg TM, Dunbar RIM, Ord TJ. Social complexity as proximate and
1684 ultimate factor in communicative complexity. *Philos Trans R Soc B*. 2012;
1685 367: 1785 – 1801.
- 1686 14. Lima SGC, Lima RSS, Tokumaru RS, Nogueira-Filho SLG, Nogueira
1687 SSC. Vocal complexity and sociality in spotted paca (*Cuniculus paca*). *P*
1688 *One*. 2018; 13 (1).
- 1689 15. Peckre L, Kappeler PM, Fichtel C. Clarifying and expanding the social
1690 complexity hypothesis for communicative complexity. *Behav Ecol Soc*.
1691 2019; 73 (11). Doi: 10.1007/s00265-018-2605-4
- 1692 16. Bro-Jorgensen J, Beeston, J. Multimodal signaling in an antelope:
1693 fluctuating facemasks and knee-clicks reveal the social status of eland
1694 bulls. *Anim Behav*. 2015; 102: 231 - 339
- 1695 17. Fröhlich, M, Bartolotta N, Fryns C, Wagner C, Momon L, Jaffrezic M, et
1696 al. Multicomponent and multisensory communicative acts in orangutans
1697 may serve different functions. *Commun Biol*. 2021; 4 (1): 1-13.
- 1698 18. Hobaiter C, Byrne RW, Zuberbühler K. Wild chimpanzees' use of single
1699 and combined vocal and gestural signals. *Behav Ecol Soc*. 2017; 71, 96.
- 1700 19. Bro-Jorgensen J. Dynamics of multiple signaling system: animal
1701 communication in a world in flux. *Mammalian Behaviour & Evolution*
1702 *Group*, Faculty of Health and Life Sciences. University of Liverpool: Cell
1703 Press – UK; 2009: 292 – 300.

- 1704 20. Butler JM, Maruska KP. The mechanosensory lateral line is used to assess
1705 opponents and mediated behavior during territorial interactions in African
1706 cichlid fish. *J Exp Biol.* 2015; 215: 3284 – 3294.
- 1707 21. Rowel TE. The concepts of social dominance. *Behav Biol.* 1974; 11: 131 –
1708 154.
- 1709 22. Wilson EO. *Sociobiology: The new synthesis.* Cambridge, MA: Belknap
1710 Press of Harvard University Press; 1975.
- 1711 23. Beisner BA, Hannibal DL, Finn KR, Fushing H, McCowan B. Social
1712 power, conflict policing, and the role of subordination signals in rhesus
1713 macaque society. *Am J Phys Anthropol.* 2016; 160 (1): 102-112.
- 1714 24. Gauthreaux SA. The ecological significance of behavioral dominance. In:
1715 *Social Behavior.* Springer: Boston MA; 1978. pp. 17 – 54.
- 1716
- 1717 25. Berstein IS. Dominance: The body and the bathwater. *The Behav Brain*
1718 *Sci.* 1981; 4: 419 – 457
- 1719 26. Bonabeau E, Theraulaz G, Deneubourg JL. Dominance orders in animal
1720 societies: The self-organization hypothesis revisited. *Bull Math Biol.* 1999
1721 727 – 757.
- 1722 27. Beacham JL. Models of dominance hierarchy formation: effects of prior
1723 experience and intrinsic traits. *Behaviour.* 2003; 140: 1275 – 1303.
- 1724 28. Portfors C. Types and functions of ultrasonic vocalizations in laboratory rats
1725 and mice. *Journal of American Association for laboratory Animal Science.*
1726 2007; 4 (1): 28 – 34.

- 1727 29. Ligneul R. Male dominance hierarchies. *Enc Evol Psyc Sci*. 2018: 1 – 3.
1728 Doi: 10.1007/978-3-319-16999-6_165-1
- 1729 30. Barrete C, Vandal D. Social ranking dominance, antler size, and access
1730 food in snow bound wild woodland Caribou. *Behavior*. 1986; 97: 118 –
1731 146.
- 1732 31. Kojola I. Behavioural correlates of female social status and birth mass of
1733 male and female calves in Reindeer. *Ethology*. 1997; 103: 809 – 814.
- 1734 32. Williamson CM, Lee W, Romeo RD, Curley JP. Social context dependent
1735 relationships between mouse dominance rank and plasma hormone levels.
1736 *Phys Behav*. 2016; 171: 110 – 119.
- 1737 33. Tibbetts EA, Sanchez-Pardo J, Weize C. The establishment and maintenance
1738 of dominance hierarchies. *Philos Trans Roy Soc B*. 2022. Doi:
1739 10.1098/rstb.2020.0450
- 1740 34. Strauss ED, Shizuka D. The dynamics of dominance: open questions,
1741 challenges, and solutions. *Philos Trans Roy Soc B*. 2022; 377(1845):
1742 20200445
- 1743 35. Nogueira SSC, Caselli CB, Costa TSO, Moura LN, Nogueira-Filho SLG.
1744 The role of grunt calls in the social dominance hierarchy of the white-
1745 lipped peccary (Mammalian, Tayassuidae). *P One*. 2016; 11 (3).
- 1746 36. Sowls, LK. Javelinas and other peccaries: their biology. Management and
1747 use. 2sd ed. Texas: A e M University Press; 2013.
- 1748 37. Kiltie RA. Stomach contents of rain-forest peccaries (*Tayassu tajacu* and
1749 *Tayassu pecari*). *Biotropica*. 1981; 13: 234–236.

- 1750 38. Taber A, Chalukian SC, Altrichiter M, Minkowski K, Lizárraga L. et al.
1751 El destino de los arquitectos de los bosques Neotropicales: Evaluación de
1752 la distribución y el estado de conservación de los peccaries labiados y los
1753 tapires de tierras bajas: grupo especialistas de la CVE/UICN em Cerdos,
1754 Pecarís & Hipopotamos; Grupo especialista de la CSE/ UICN em Tapires,
1755 Wildlife Conservation Society. IUCN. Wildlife Trust; New York: USA.
1756 2008
- 1757 39. Desbiez ALJ, Bodmer RE, Santos SA. Wildlife habitat selection and
1758 sustainable resources management in a Neotropical wetland. *Inter J Bio*
1759 *Cons.* 2009; 1 (1): 11 – 20.
- 1760 40. Keuroghilan A, Desbiez A, Reyna-Hurtado R, Altrichter M, Beck H, Taber
1761 A, Fragoso JMV. *Tayassu pecari*. The IUCN red list of threatened species;
1762 2013.
- 1763 41. Fragoso JMV. Home range and movement patterns of white-lipped peccary
1764 (*Tayassu pecari*) herds on the northern Brazilian Amazon. *Biotropica*.
1765 1998; 30 (3): 458 - 469.
- 1766 42. Altrichter M, Almeida R. Exploitation of white-lipped peccaries *Tayassu*
1767 *pecari* (Artiodactyla: Tayassuidae) on the Osa Peninsula, Costa Rica. *Orix*.
1768 2002; 36 (2): 126 – 132. Doi: 10.1017/s0030605302000194
- 1769 43. Pereira-Neto, JS. Estudo comparado do repertório acústico de pecaris:
1770 Cateto (*Pecari tajacu*) e queixada (*Tayassu pecari*). M. Sc. Thesis,
1771 Universidade Estadual de Santa Cruz. 2014. Available from:
1772 <https://ppgzoo.uesc.br/index.php/dissertacoes-e-teses/>

- 1773 44. Nogueira-Filho, S. L. G.; Nogueira, S. S. C & Sato, T. A estrutura social
1774 de Pecaris (Mammalia, Tayassuidae) em cativeiro. Rev Etol. 1999; 1 (2):
1775 89 – 98.
- 1776 45. Dubost G. Comparison of the social behavior of captive sympatric peccary
1777 species (Genus *Tayassu*): correlations with their ecological characteristics.
1778 Mam Biol. 2001; 66: 65 – 83.
- 1779 46. Nogueira SSC, Soledade JP, Pompeia S, Nogueira-Filho SLG. The effect
1780 of environmental enrichment on play behavior in white-lipped peccaries
1781 (*Tayassu pecari*). Anim Wel. 2011; 20: 505 – 514.
- 1782 47. Leonardo DE, Nogueira-Filho SLG, Maciel FG, Biondo C, Mendl M,
1783 Nogueira SSC. Third-party conflict interventions are kin biased in captive,
1784 White-lipped peccaries (Mammalia, Tayassuidae). Behav Proc. 2021; 193.
1785 Doi: 10.1016/j.beproc.2021.104524
- 1786 48. Nogueira-Filho SLG, Borges RM, Mendes A, Dias CTS. Nitrogen
1787 requirements of White-lipped peccary (Mammals: Tayassuidae). Zoo Biol.
1788 2014; 33 (4): 320 – 326. Doi: 10.1002/zoo.1141
- 1789 49. Altmann J. Observational Study of Behavior: Sampling Methods.
1790 Behaviour. 1974; 49: 227 – 267.
- 1791 50. Whitehead H. SOCPROG programs: analysing animal social structures.
1792 Behav Ecol Soc. 2009; 6: 765 – 778.
- 1793 51. DeVries H. An improved test of linearity in dominance hierarchies
1794 containing unknown or tied relationships. Animal Behaviour. 1995 ; 50
1795 (5): 1375-1389. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(95\)80053-0](https://doi.org/10.1016/0003-3472(95)80053-0).

- 1796 52. Van Hoof JA, Wensing JA. Dominance and its behavioral measures in a
1797 captive wolf pack. In: Man, and wolf: advances. Issues, and problems in
1798 captive wolf research. Edited by H. Frank. Dr. W. Junk Publisher:
1799 Boston;1987. pp. 219 - 252.
- 1800 53. DeVries H, Stevens JMG, Vervaecke H. Measuring and testing the
1801 steepness of dominance hierarchies. Anim Behav. 2006; 71 (3): 585-592.
1802 Doi: [10.1016/j.anbehav.2005.05.015](https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2005.05.015)
- 1803 54. Schimid VS, DeVries H. Finding a dominance order most consistent with a
1804 linear hierarchy: on improved algorithm for the I&SI method. Anim
1805 Behav. 2013; 86: 1097 – 1105. Doi: [10.1016.j.anbehav.2013.08.019](https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.08.019)
- 1806 55. Nogueira SSC, Reis AM, Marsaro SG, Duarte JM, Moreto V, Lima SG,
1807 Costa TSO, Nogueira-Filho SLG. The defensive behavioral patterns of
1808 captive white-lipped and collared peccary (Mammalia, Tayassuidae): An
1809 approach for conservation of the species. Acta Ethol. 2017; 20: 127-136.
- 1810 56. Partan SR. Single and multichannel signal composition: Facial expression
1811 and vocalizations of rhesus macaque (*Macaca mulata*). Behaviour. 2002;
1812 139 (8): 993e1027
- 1813

1814

5 Capítulo 2

1815 **Diferenças interindividuais nos traços de personalidade afetam o ranking**
1816 **social de queixadas (*Tayassu pecari*)**

1817 **Resumo**

1818 Personalidade refere-se ao conjunto de traços comportamentais individuais que se
1819 mantêm ao longo do tempo e em diferentes situações. Este efeito da personalidade
1820 sugere que traços individuais possam estar relacionados com ranking do grupo
1821 social. Testamos esta hipótese em dois grupos de queixadas (*Tayassu pecari*)
1822 adultos (G1: 5 fêmeas e 8 machos; G2: 4 fêmeas e 4 machos) mantidos em
1823 cativeiro, onde durante 90 dias não consecutivos, registramos de forma contínua
1824 autores e receptores das interações agonísticas e afiliativas em períodos de
1825 alimentação. Primeiramente foi determinado o ranking dos indivíduos e para
1826 descrever os traços de personalidade usamos o método etológico tradicional
1827 considerando as dimensões de agressividade, exploração e sociabilidade. O índice
1828 de linearidade corrigido de Landau (h') apontou que a estrutura social dos dois
1829 grupos foi caracterizada pela hierarquia de dominância linear (G1: $h' = 0,82$,
1830 $P < 0,001$; G2: $h' = 0,96$, $P = 0,001$), com um macho no ranking mais elevado,
1831 seguido pelas fêmeas, enquanto os demais machos ocuparam os rankings mais
1832 baixos. Encontramos relação significativa tanto da agressividade quanto da
1833 exploração no ranking social dos queixadas ($F_{1, 17} = 21,11$, $P < 0,001$; $F_{1, 17} = 7,72$,
1834 $P = 0,013$). Observamos que quanto maior a exploração, mais baixo o ranking
1835 social (MDS) dos indivíduos ($F_{1, 17} = 7,82$, $R^2 = 0,29$, $P = 0,011$, $n = 21$) Para a
1836 dimensão de sociabilidade, contudo, o modelo estatístico não revelou relações
1837 significativas depois de aplicada a correção para comparações múltiplas
1838 ($\alpha = 0,017$).

1839

1840 Palavras chaves: dominância social, estrutura social, hierarquia, sociabilidade,

1841 temperamento.

1842 **Abstract**

1843

1844 **Interindividual differences at personality traits affect the social rank of**

1845 **White-lipped peccary (*Tayassu pecari*)**

1846

1847 Personality refers to a set individual behavioural traits that are stable along the time
1848 and in different situations. This effect of personality suggests that individual traits
1849 can be related with social ranking in the group. We tested this hypothesis in two
1850 groups of white-lipped peccary (WLP) adults (G1: 5 females and 8 males; G2: 4
1851 females and 4 males), maintained in captivity. During 90 non-consecutive days
1852 (January to march/ 2019) we continuously registered the actors and receivers of all
1853 agonistic and affiliative interactions during the feeding periods. We first
1854 determined the individual ranking and, to describe personality traits, we used
1855 traditional ethologic methods considering the dimensions of aggressiveness,
1856 exploration and sociability. The Landau's linearity index pointed that social
1857 structure at the two groups was characterized as having a linear social dominance
1858 (G1: $h' = 0.82$, $p < 0.001$; G2: $h' = 0.96$, $P = 0.001$). We found significant effects
1859 of both aggressiveness and exploration in the WLP social ranking ($F_{1,17} = 21,11$,
1860 $P < 0,001$; $F_{1,17} = 7,72$, $P = 0,013$). The higher the score in the exploration
1861 dimension, the lower the social ranking (MDS) of the individual is ($F_{1,17} = 7,82$,
1862 $R^2 = 0,29$, $P = 0,011$, $n = 21$). As for the sociability dimension, however, the
1863 statistic model did not show a significant relationship after applying correction for
1864 multiple comparisons ($\alpha = 0,017$).

1865

1866 **Key-words:** social dominance, social structure, hierarchy, sociability,
1867 temperament.

1868

1869 **5.1 Introdução**

1870 A dominância social é um mecanismo que regula as interações sociais
1871 minimizando conflitos gerados pela competição por recursos entre membros de
1872 um grupo social (Rowell, 1974; Berstein, 1981; Wang *et al.*, 2014). Em geral,
1873 após a hierarquia de dominância ter sido estabelecida por meio de interações de
1874 ameaças e confrontos físicos, os conflitos restringem-se à exibição de
1875 comportamentos ritualizados que indicam a posição de dominância de um
1876 indivíduo em relação ao outro (Villeti *et al.*, 2020). O conjunto dessas interações
1877 e exibições comportamentais (dominância/ submissão) indicam o ranking dos
1878 participantes das interações (Côté, 2000). Este mecanismo evita a escalada de
1879 agressividade que poderia levar a ferimentos graves e/ou desagregação do grupo
1880 (Wilson, 1975). A literatura tem mostrado que vários fatores podem estar
1881 associados ao ranking social tais como diferenças morfológicas, como a massa
1882 corporal (eg. *Gypaetus barnatus*, *Aegypius monachus*, *Gyps fulvus* e *Neophron*
1883 *percnopterus*, Moreno-Opo *et al.*, 2020), o tamanho de chifres (*Raginifer*
1884 *tarandus caribou*, Barrete & Vandal, 1986), o tamanho de antebraço (*Vespertilio*
1885 *sinensis*, Liu *et al.*, 2020) e características fisiológicas, como a concentração de
1886 testosterona (*Mus musculus*, Williamson *et al.*, 2016). Embora sejam conhecidos
1887 os possíveis atributos que auxiliam no estabelecimento da dominância, ainda há
1888 lacunas do conhecimento sobre como a manutenção da hierarquia de dominância
1889 ocorre ou quais mecanismos podem estar envolvidos na sua manutenção ou
1890 dinâmica social. Uma possibilidade é a presença de diferenças nos traços de

1891 personalidade (Dall et al., 2004; Sih et al., 2004; Réale et al., 2007), que pode
1892 levar um animal a conquistar e manter seu ranking na hierarquia de dominância.

1893 Personalidade refere-se às diferentes características comportamentais
1894 individuais que são consistentes ao longo do tempo e em diferentes situações
1895 (Gosling, 2001; Réale *et al.*, 2007; Dingemanse *et al.* 2010). Estes traços
1896 individuais podem ser avaliados em cinco dimensões principais: timidez/ousadia
1897 (*shyness/boldness*), exploração/evitação, atividade, sociabilidade e agressividade
1898 (Réale *et al.*, 2007). Os traços individuais no comportamento influenciam a
1899 capacidade de adaptação de um animal ao seu ambiente (Dall *et al.*, 2004; Réale
1900 *et al.*, 2010; Nogueira et al. 2021) e, conseqüentemente, influenciam na sua
1901 aptidão ecológica (Sih *et al.*, 2004; Bell, 2007; Réale *et al.*, 2007; Sih *et al.*,
1902 2012). Para espécies gregárias, além do ambiente físico, o ambiente social deve
1903 ser considerado como um fator que interfere na aptidão de um indivíduo, uma
1904 vez que ele enfrenta pressões sociais, como a disputa por recursos limitados.
1905 Dessa forma, o tipo comportamental de um indivíduo pode afetar ou ser afetado
1906 pela interação com os demais membros do grupo (Webster & Ward, 2011; Loftus
1907 *et al.*, 2021; Willians *et al.*, 2021).

1908 Embora haja estudos que relacionem características de personalidade com
1909 características de dominância (Buirski et al., 1973; Buirski et al., 1978; Esatorre
1910 et al., 2020) poucos estudos, no entanto, acessaram de maneira sistemática a
1911 relação entre as dimensões da personalidade com a posição de um indivíduo em
1912 um ranking social e a manutenção de seu status dentro do grupo. Entre babuínos
1913 (*Papio anubis*), por exemplo, os animais com maiores índices de agressividade e

1914 menor sociabilidade são os mais dominantes (Buirski et al., 1973). Para
1915 chimpanzés (*Pan troglodytes*) os resultados são semelhantes, com a
1916 agressividade associada à dominância entre os machos (Buirski et al., 1978).
1917 Bem como nos veados-vermelhos (*Cervus elaphus*) em que indivíduos mais
1918 agressivos também são os mais dominantes (Esatorre et al., 2020).

1919 Desta forma, nosso objetivo foi analisar se há relação da personalidade
1920 com o ranking social de queixadas (*Tayassu pecari*). Esta espécie neotropical
1921 vive em grupos sociais grandes e coesos na natureza (>100 indivíduos; Fragoso
1922 1988). Em cativeiro foi descrita a presença de hierarquia de dominância social
1923 linear, que inclui tanto machos como fêmeas (Nogueira-Filho *et al.*, 1999;
1924 Dubost 2001), bem como características comportamentais complexas como a
1925 brincadeira da infância à vida adulta (Nogueira *et al.*, 2011); repertório vocal
1926 associado à dominância social (Nogueira *et al.*, 2016) e intervenção de conflitos
1927 entre os membros do grupo associado ao parentesco (Leonardo *et al.*, 2021).
1928 Também foi observado que nos grupos de queixada há grande variação na
1929 personalidade dos indivíduos, com animais mais tímidos/*shy* e ousados/*boldness*
1930 compondo seu grupo em cativeiro (Nogueira et al., 2015). Neste contexto, como
1931 os animais mais proativos tendem ser os mais dominantes (Colléter & Brown,
1932 2011; David *et al.*, 2011), predizemos que os queixadas mais ousados e
1933 agressivos, independentemente do seu sexo, devem ocupar ranking mais elevado
1934 na hierarquia de dominância. Queixadas dominantes atuam ativamente na
1935 manutenção da coesão de seus grupos, por meio do comportamento de
1936 intervenção de conflitos (Leonardo et al., 2021), dessa forma, também esperamos

1937 que os indivíduos de personalidade mais sociável sejam os mais dominantes.
1938 Como há relatos na literatura de que a massa corporal influencia na hierarquia de
1939 dominância (*Rangifer tarandus*, Barrete e Vandal, 1986; *Oreamnos americanus*,
1940 François e Festa-Bianchet, 1996; *Rangifer caribou*, Kojola, 1997; *Tragelaphus*
1941 *orix*, Bro-Jorgensen e Beeston, 2015; *Tayassu pecari*, Nogueira-Filho et al.,
1942 1999; Dubost, 2001; Nogueira et al., 2011; Leonardo et al., 2021), predizemos
1943 ainda que os indivíduos com maior massa corporal ocuparão posições mais
1944 elevadas no ranking social. Por fim, como a espécie não apresenta dimorfismo
1945 sexual (Sowls, 2013) e como machos e fêmeas disputam recursos de maneira
1946 similar (Nogueira-Filho et al., 2019; Dubost, 2001), esperamos não encontrar
1947 efeito do sexo dos animais na determinação do ranking social.

1948

1949 **5.2 Material e Métodos**

1950 *Nota ética*

1951 Este estudo foi aprovado pelo Comitê de Ética de Uso de Animais da
1952 Universidade Estadual de Santa Cruz (UESC - processo # 01/2019).
1953 Adicionalmente, o Criadouro Científico de Animais Silvestres da UESC é
1954 registrado junto ao Instituto Brasileiro de Recursos Naturais Renováveis
1955 (IBAMA #1/29/2001/00022-7).

1956

1957 *Área de estudo e animais*

1958 O estudo foi realizado no Laboratório de Etologia Aplicada - LABET,
1959 localizado no campus da Universidade Estadual de Santa Cruz, Ilhéus, Bahia,

1960 Brasil (14°47'39.8" S, 39°10'27.7" O). No local, estudamos 21 queixadas que
1961 viviam em dois grupos mantidos em piquetes ao ar livre. Os recintos possuem
1962 piso de terra batida e com árvores esparsas que proporcionam sombra para os
1963 animais. O grupo 1 (G1), mantido em piquete com 451 m² foi composto por 13
1964 indivíduos adultos (oito machos e cinco fêmeas), 34, 69 M²/ indivíduo; enquanto
1965 o grupo 2 (G2), mantido em piquete com 400 m², foi composto por oito
1966 indivíduos (quatro machos e quatro fêmeas), 50 M²/ indivíduo. Todos os animais
1967 que participaram do estudo foram nascidos e criados em cativeiro com idades
1968 variando de 3 a 10 anos. Os animais foram identificados com brincos (6,0 cm x
1969 4,5 cm) nas orelhas com diferentes formatos para reconhecimento individual à
1970 distância. Cada recinto possuía divisórias de folhas de zinco que impedia o
1971 contato físico e visual entre os animais de ambos os grupos.

1972 Durante o estudo, a alimentação foi fornecida em duas refeições diárias às
1973 8h00 e 16h00, totalizando 700 g por animal por dia. A dieta era composta por
1974 120 g/kg de proteína bruta e 14,5 MJ/kg de energia digestível na matéria seca,
1975 seguindo as exigências nutricionais da espécie estabelecidas por Nogueira-Filho
1976 et al. (2014), e incluiu uma mistura de milho em grão e farelo de soja misturado
1977 com sal mineral. Ocasionalmente, foram fornecidos frutos da estação e capim
1978 Napier (*Pennisetum purpureum*). O alimento foi oferecido em cochos
1979 distribuídos na proporção de um para cada três animais (Figura 1B) com
1980 distanciamento de aproximadamente 4 metros entre eles e a água foi
1981 disponibilizada à vontade em bebedouros de concreto (0,60 m x 0,40 m x 0,20
1982 m). Trinta dias antes do início das observações comportamentais, os animais

1983 foram pesados e iniciamos a habituação, para evitar que a presença do
1984 observador interferisse no comportamento.

1985

1986 *Procedimentos*

1987 A coleta de dados foi realizada durante 90 dias não consecutivos, das 7h00
1988 às 11h00 e das 15h00 às 17h30, períodos de maior atividade dos animais.

1989 Durante as observações foram coletados dados tanto para a análise da estrutura
1990 social de cada grupo quanto para acessar a personalidade dos indivíduos. Para
1991 ambos os fins, foi usado o método animal focal (Altmann, 1974), com 11 focais
1992 de 10min/animal, totalizando 110 minutos de observação por indivíduo. A ordem
1993 para coleta de dados dos grupos bem dos respectivos animais obedeceu a uma
1994 sequência de sorteios excludentes realizados diariamente. Para a coleta de dados,
1995 um observador posicionou-se a aproximadamente 5,0 m da cerca e filmou
1996 (filmadora DCR.SR45 Sony, Tóquio - Japão) os comportamentos dos animais
1997 para análise posterior.

1998

1999 *Estrutura social dos grupos de queixadas*

2000 Ao analisar as imagens gravadas, o observador registrou as identidades
2001 dos dois indivíduos (díades) envolvidos em interações sociais que envolveram
2002 ameaça e/ ou submissão (Tabela 1). Isso porque os comportamentos de ameaça e
2003 submissão são as interações comumente analisadas para acessar o ranking dos
2004 indivíduos (Villete et al., 2020). Os comportamentos selecionados para a

- 2005 composição do etograma refletem três das cinco principais dimensões do
- 2006 personalidade (agressividade, exploração e sociabilidade) (Réale et al., 2007).
- 2007

2008 Tabela 1. Categorias comportamentais usadas para descrever a estrutura social e
2009 acessar o personalidade de queixadas.

Categoria	Comportamento	Descrição	
comportamental	Ameaça/Agressividade	Avançar	Animal acelera o movimento em direção a outro, com a boca aberta e os caninos expostos.
		Empurrar	Animal empurra o outro com a cabeça ou com a lateral do corpo afastando o oponente do local.
		Perseguir	Animal persegue outro correndo.
		Atacar	Indivíduo investe sobre outro com agressividade (vocalizando, caninos expostos e pelos dorsais

		erçados), empurrando o oponente com cabeça, exalando ar pelas narinas evoluindo para mordida no animal atacado.
Exploração	Forragear	Animal desloca-se pelo ambiente com a cabeça abaixada buscando alimento pelo terreno
	Investigar o chão	O animal em pé e com a cabeça abaixada movimenta o focinho ativamente escavando/ farejando o solo.
Sociabilidade	Esfregamento mútuo	Dois animais colocam-se lateralmente em direções opostas e mutuamente esfregam com o focinho

		e lateral da cabeça a glândula dorsal do outro.
	Limpeza social	Animal esfrega com o focinho o corpo do outro ocorrendo auxílio da língua e mastigação.
	Investigação olfativa	Animal aproxima seu focinho de outro e o cheira em várias regiões do corpo.
Submissão	Fuga	Animal afasta-se em movimento acelerado de outro após receber o comportamento de avançar ou atacar de outro.
	Abaixar a cabeça	O animal abaixa a cabeça após a aproximação de outro.

Reclinar

Animal abaixa a cabeça
e ajoelha-se frente a
outro indivíduo.

2010

2011

2012 *Método para acessar a personalidade dos indivíduos*

2013 Para acessar a personalidade dos indivíduos, foi adotado o método de
2014 registro etológico padrão, também denominado como codificação
2015 comportamental (*behavioural coding*, Vazire *et al.*, 2007). Ao analisar as
2016 imagens gravadas, o observador quantificou o tempo em que os animais
2017 permaneceram em uma das três categorias comportamentais: agressividade,
2018 exploração e sociabilidade (Tabela 1). Na sequência, foi calculada a proporção
2019 de tempo em que cada indivíduo permaneceu em cada uma dessas categorias
2020 comportamentais.

2021

2022 *Análise de dados e estatística*

2023

2024 Para a análise da estrutura social, definida pelas interações repetidas entre
2025 as díades, independente de sexo, da mesma unidade familiar para determinação
2026 dos rankings (Kappeler, 2019), selecionamos apenas interações agonísticas nas
2027 quais o ganhador e o perdedor foram claramente definidos, sendo descartadas as
2028 interações (23) em que não ficou claro o resultado da disputa. Posteriormente os
2029 dados foram analisados por meio do programa SocProg 2.9 (Whitehead, 2009)
2030 que fornece o índice de linearidade corrigido de Landau (h') (De Vries, 1995). O
2031 índice de linearidade varia entre zero e 1,0, em que $h'=0$ representa a total falta
2032 de linearidade entre as relações e $h'=1,0$ indica linearidade completa. O
2033 programa também fornece a análise de probabilidades do índice h' por meio da
2034 análise de resultados de 1000 permutações (Whitehead, 2009). O mesmo

2035 programa apresenta o índice de consistência direcional (*'directional consistency*
2036 *index'* – DCI) (van Hooff & Wensing, 1987), que varia de zero a 1,0, sendo que
2037 DCI= 0,0 indica que em cada díade ora um e ora outro indivíduo pode ser
2038 considerado vencedor, impossibilitando a definição de dominância e submissão,
2039 enquanto DCI=1,0 indica a total unidirecionalidade nas relações de dominância.
2040 Em seguida, foram calculados os escores modificados de dominância modificado
2041 de David (*'Modified David's Score'* - MDS) (de Vries, 2006) para determinar o
2042 ranking dos indivíduos em seus grupos usando o programa DomiCalc v. 1.0
2043 (Schmid & De Vries, 2013).

2044 As percentagens de tempo em que os animais permaneceram nas
2045 categorias comportamentais relacionadas com agressividade, exploração e
2046 sociabilidade em relação ao tempo total de observação foram usadas como
2047 escores dos indivíduos para estas três dimensões da personalidade. A massa
2048 corporal e os escores de dominância (MDS) entre machos e fêmeas foram
2049 comparados pelo teste-*t*, uma vez que se verificou, por meio dos testes de
2050 Lilliefors, que estes dados apresentaram distribuição normal. Em seguida, para
2051 verificar a relação entre a massa corporal e o ranking social dos indivíduos em
2052 cada grupo foram aplicados testes de correlação de Spearman.

2053 Para testar a relação entre os escores de dominância (MDS) dos indivíduos
2054 com os seus escores nas três dimensões de personalidade foram aplicados
2055 Modelos Lineares Generalizados Mistos (GLMMs, um modelo para cada
2056 dimensão da personalidade). Os modelos incluíam o sexo (macho ou fêmea)
2057 como fator fixo, e os escores em cada dimensão da personalidade (agressividade,

2058 exploração e sociabilidade). Os grupos foram incluídos como fatores aleatórios
2059 para dar conta de observações repetidas dos mesmos indivíduos. Quando uma
2060 interação foi significativa, realizamos análise de regressão linear *post hoc*.
2061 Adicionalmente, como a massa corporal dos indivíduos foi correlacionada com
2062 seu ranking social (vide resultados), não incluimos a massa corporal dos
2063 indivíduos nos modelos. Os resíduos de cada modelo para uma distribuição
2064 normal e homocedasticidade foram verificados graficamente e considerados
2065 satisfatórios. Foi usado o programa Minitab (versão 19.1 – State college,
2066 Pensilvania, EUA) para todas as análises considerando-se $\alpha < 0,05$ para os testes
2067 *t*-Student e correlações de Spearman. Para os GLMMs foi considerado $\alpha = 0.017$
2068 depois de aplicadas correções de Bonferroni para comparações múltiplas (três
2069 comparações – agressividade, exploração e sociabilidade; $\alpha = 0.05/3$).

2070

2071 **5.3 Resultados**

2072 *Análise da estrutura social*

2073

2074 Pelas análises das interações agonísticas em que houve confiabilidade na
2075 determinação do ganhador e do perdedor ($G1 = 430$ e $G2 = 255$), em pelo menos
2076 três interações agonísticas entre todas as díades de cada grupo, foi possível
2077 determinar os escores de dominância dos indivíduos (MDS) em cada grupo
2078 (Tabela 2) e verificar a estrutura social de ambos os grupos foi caracterizada por
2079 uma hierarquia de dominância linear ($G1: h' = 0,82, P < 0,001$; $G2: h' = 0,96,$

2080 $P = 0,001$), com índices de consistência direcional (DCI) = 1,0 que indicam total

2081 unidirecionalidade nas relações de dominância (Tabela 2).

2082

2083

2084 Tabela 2. Código de identificação dos animais de cada grupo (G1 = Grupo 1 e
 2085 G2 = Grupo 2; M = macho e F = fêmea), massa corporal (kg) e escore de
 2086 dominância social (MDS)

G1			G2		
Código individual	Massa corporal (kg)	MDS	Código individual	Massa corporal (kg)	MDS
M1	40,9	63,64	M1	40,6	23,9
F2	40,8	47,01	F2	40,0	16,0
F3	40,6	39,27	F3	39,8	8,2
M4	40,0	11,82	F4	38,8	-2,2
F5	39,8	13,43	M5	37,7	-5,1
F6	39,8	-3,65	M6	35,8	-10,3
F7	39,8	-10,94	F7	35,9	-13,1
M8	38,8	-9,64	M8	35,5	-17,4
M9	35,9	-19,50			
M10	35,8	-21,24			
M11	35,8	-24,61			
M12	35,3	-41,77			
M13	31,8	-43,23			

2087

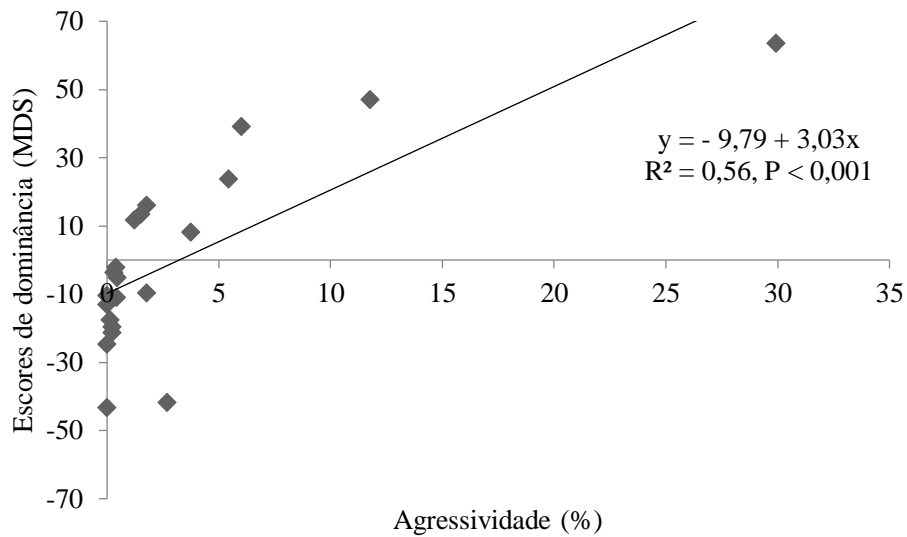
2088 Não houve diferença na massa corporal de machos e fêmeas (machos:
 2089 média = 36,8 kg, EP = 1,0 n = 12; fêmeas: média = 38,5 kg, EP = 0,8, n = 9;
 2090 Teste-t = 1,37; p = 0,187). Também não houve diferença entre os escores de

2091 dominância social (MDS) entre machos e fêmeas (machos: média = -7,8,
2092 EP = 8,5, n = 12; fêmeas: média = 10,5, EP = 7,1, n = 9; Teste-*t* = 1,65,
2093 p = 0,117). Em ambos os grupos um macho ocupou a posição alfa com fêmeas
2094 ocupando os dois rankings seguintes mais elevados enquanto o ranking mais
2095 baixo foi ocupado por outros machos (Tabela 2). Adicionalmente, verificaram-se
2096 correlações positivas entre a massa corporal dos queixadas com o ranking na
2097 dominância social (MDS) em ambos os grupos (G1: $r_s = 0,97$, $P < 0,001$, n = 13;
2098 G2: $r_s = 0,97$, $P < 0,001$, n = 8) (Tabela 2): queixadas mais pesados ocuparam os
2099 rankings mais elevados, i.e. dominantes.

2100

2101 *Relação entre a personalidade com o ranking social dos indivíduos*

2102 O modelo estatístico mostrou o efeito significativo tanto da agressividade
2103 quanto da exploração no ranking social dos queixadas ($F_{1, 17} = 21,11$, $P < 0,001$;
2104 $F_{1, 17} = 7,72$, $P = 0,013$) (Tabela 3). As análises de regressão linear *post hoc*
2105 mostraram que quanto maior a agressividade, mais alto o ranking social (MDS)
2106 dos indivíduos de acordo com a equação 1:
2107 Equação 1: $MDS = -9,79 + 3,03 \text{Agressividade (\%)}$ ($F_{1, 17} = 24,42$, $R^2 = 0,56$,
2108 $P = 0,001$, n = 21) (Figura 1).

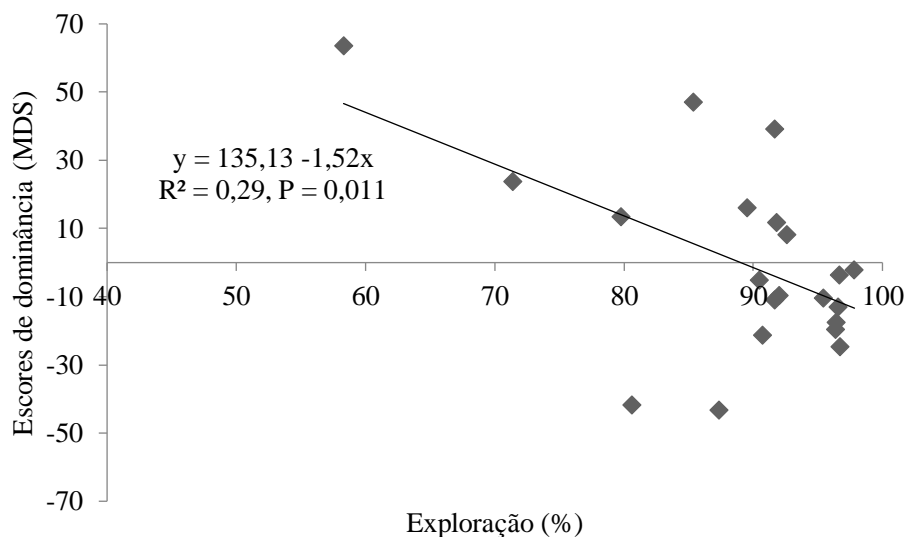


2109

2110 Figura 1. Relação entre o nível de agressividade (%) com o escore de dominância
 2111 (MDS) de queixadas (N = 21).

2112 Adicionalmente, quanto maior a exploração, mais baixo o ranking social
 2113 (MDS) dos indivíduos de acordo com a equação 2:

2114 Equação 2: $MDS = 135,13 - 1,52 \text{ Exploração (\%)} (F_{1, 17} = 7,82, R^2 = 0,29, P =$
 2115 $0,011, n = 21)$ (Figura 2).



2116

2117 Figura 2. Relação entre o nível de exploração (%) com o escore de dominância
 2118 (MDS) de queixadas (N = 21).

2119

2120 Para a dimensão de sociabilidade, contudo, o modelo estatístico não
2121 revelou relações significativas depois de aplicada a correção para comparações
2122 múltiplas ($\alpha = 0,017$). (Tabela 3). Para a três dimensões de personalidade, não
2123 houve efeito do sexo ou da interação entre o sexo e a dimensão da personalidade
2124 sobre os escores de dominância de queixadas (Tabela 3).

2125

2126 Tabela 3. Efeito das dimensões de personalidade e do sexo nos escores de
 2127 dominância (MDS) de queixadas (n = 21).

Termo	GL Num*	GL Den*	F	P
Agressividade	1,00	17,00	21,11	<0,001
Sexo	1,00	16,71	2,02	0,173
Agressividade*sexo	1,00	16,70	1,87	0,190
Exploração	1,00	17,00	7,72	0,013
Sexo	1,00	17,00	0,15	0,700
Exploração*sexo	1,00	17,00	0,03	0,856
Sociabilidade	1,00	17,00	2,31	0,147
Sexo	1,00	17,00	6,97	0,017
Sociabilidade*	1,00	17,00	2,96	0,103
Sexo				

2128 * GL Num: grau de liberdade do numerador; GL Den: grau de liberdade do
 2129 denominador.

2130 Em negrito são destacados os valores de P que permaneceram significativos
 2131 mesmo depois de aplicada a correção para comparações múltiplas ($\alpha = 0,017$).

2132

2133 **5.4 Discussão**

2134

2135 Nossa hipótese de que há relação entre os três diferentes tipos de
2136 dimensões de personalidade entre os indivíduos e o ranking em queixadas foi
2137 confirmada. Indivíduos com escores de personalidade mais agressiva de fato
2138 ocupam posições mais elevadas no ranking social. Entretanto, não se confirmou
2139 nossa previsão de que indivíduos mais exploradores ocupariam a dominância nos
2140 grupos. Também não foi verificada a relação esperada entre a sociabilidade de
2141 queixadas com a dominância social. Como o esperado, contudo, não houve efeito
2142 do sexo dos animais na determinação do ranking.

2143 Como já observado em estudos anteriores, a estrutura social dos grupos de
2144 queixadas é marcada por hierarquia de dominância linear única, com um macho
2145 ocupando a posição alfa, seguido por várias fêmeas e outros machos ocupando os
2146 postos mais baixos, i.e. mais submissos (Nogueira-Filho *et al.*, 1999; Dubost
2147 2001; Nogueira *et al.*, 2011; Nogueira *et al.*, 2016; Leonardo *et al.*, 2021).
2148 Confirmamos também a relação entre massa corporal e dominância, o que
2149 corrobora os resultados de outros autores, que evidenciaram essa mesma
2150 relação entre massa corporal e ranking dos indivíduos (Nogueira-Filho *et al.*
2151 1999; Dubost, 2001; Leonardo *et al.*, 2021).

2152 Observamos que quanto maior a agressividade, mais dominantes os
2153 indivíduos. Dessa forma, a dimensão de personalidade agressividade parece ser
2154 um pré-requisito para a dominância como verificado em outras espécies (Colleter
2155 & Brown, 2011; David *et al.*, 2011; Esattore *et al.*, 2021). Adicionalmente, a

2156 posição de dominância beneficia a obtenção de recursos e o domínio da área
2157 onde a alimentação está disponível. Isso também foi refletido no fato de que os
2158 animais dominantes também foram os mais pesados. Observamos que os
2159 indivíduos mais submissos tendiam a permanecer distantes dos dominantes, pois
2160 sempre que buscavam se aproximar da área dos comedouros foram afastados de
2161 forma agressiva por um ou dois indivíduos. A agressividade, portanto, além de
2162 ser importante para estabelecer a dominância e manutenção da ordem hierárquica
2163 regula o acesso prioritário à alimentação. Seria interessante verificar em
2164 trabalhos futuros a relação entre o ranking social das mães com os níveis de
2165 agressividade e dominância de seus filhotes para estudar a ontogênese da
2166 hierarquia entre queixadas. Isso também refletiria a herança do fenótipo
2167 agressividade (Van Oers et al., 2005; Duckworth, 2015; Trillmich et al., 2018) o
2168 que pode estar relacionado as características de dominância em queixadas.

2169 Ao contrário do esperado, contudo, queixadas mais ousados/exploradores
2170 ocuparam postos mais baixos na hierarquia de dominância. Alguns estudos
2171 apontam correlação positiva entre exploração e dominância (Colleter & Brown,
2172 2011; David *et al.*, 2011; Favet *et al.*, 2014; Frick, 2016). É possível que, como
2173 observamos os animais nos momentos de alimentação, os indivíduos mais
2174 dominantes tenham permanecido próximos aos comedouros excluindo a
2175 aproximação dos mais submissos que, por sua vez, tiveram que explorar o
2176 ambiente em busca de outros tipos de alimentos, tais como frutos e folhas das
2177 árvores presentes nos piquetes. Dessa forma, os indivíduos submissos evitaram
2178 as visitas ao comedouro forrageando mais e por mais tempo em outras partes dos

2179 recintos. Esses resultados corroboram o que Katainem *et al.* (2005) descreveram
2180 para vacas leiteiras. As vacas que sofrem agressões próximas aos comedouros
2181 tendem a interromper as visitas ao local de alimentação ou alterar os horários
2182 dessas visitas. Entre queixadas, esses comportamentos reforçam a ordem social
2183 ao mesmo tempo em que deslocam os animais mais submissos para a periferia do
2184 grupo obrigando-os a forragear mais afastados das áreas de comedouro. Em vida
2185 livre é possível que indivíduos de personalidade mais ousada (mais submissos)
2186 sejam forçados a explorarem mais na periferia do bando, com os animais mais
2187 dominantes mais agrupados durante o forrageamento. Nesse caso isso pode
2188 significar um comportamento adaptativo dos indivíduos mais submissos diante
2189 de pressões ambientais (Duckworth, 2015; Trillmich et al., 2018), nesse caso
2190 impostas pelo ambiente de cativeiro. Por outro lado, esses indivíduos podem ser
2191 deslocados para a periferia do bando por serem submissos e não necessariamente
2192 ousados e como não conseguem se aproximar das áreas de comedouro são
2193 forçados a procurar alimento distante para saciar a fome. Porém em estudos de
2194 rádio-telemetria com animais de vida-livre, em geral, são capturados queixadas
2195 mais leves (Nogueira-Filho, observação pessoal), o que pode explicar animais
2196 mais submissos e exploradores forrageando à periferia do bando. No entanto,
2197 estudos em vida livre precisariam ser feitos, para confirmar essas impressões.

2198 Os resultados não confirmaram nossa previsão de que os animais mais
2199 sociáveis pudessem ser os mais dominantes. Os comportamentos mais sociáveis
2200 dos animais dominantes poderia ser uma forma de compensar a agressividade
2201 Dubost (2001), contudo, queixadas mais submissos direcionam comportamentos

2202 afiliativos aos dominantes. Adicionalmente, em primatas não humanos, são os
2203 indivíduos mais submissos que buscam contatos afiliativos, como a limpeza
2204 social (*grooming*), para acalmar os dominantes (mais agressivos) (Seyfarth,
2205 1977; Dunbar, 1991; Fraser *et al.*, 2008). Em queixadas, quando estimulados
2206 com a introdução de brinquedos no recinto, os animais mais dominantes iniciam
2207 as interações de brincadeira com os mais submissos e não o contrário (Nogueira
2208 *et al.* 2011). Isso corrobora que a dominância define acesso prioritários à
2209 recursos. Apesar desses indícios na espécie, nossos resultados, não mostraram
2210 qualquer tipo de relação entre sociabilidade e ranking social. Este resultado pode
2211 ser explicado pelo fato de as observações terem sido feitas apenas durante a
2212 alimentação, o que pode ser considerado uma fraqueza do presente estudo para
2213 responder melhor sobre a sociabilidade.

2214 No momento da alimentação é quando ocorrem mais disputas entre
2215 queixadas (Nogueira-Filho *et al.*, 1999) e, por este motivo, é o momento mais
2216 apropriado para analisar as relações de dominância. Por outro lado, na disputa
2217 por recursos limitados ocorreram poucas interações afiliativas, tais como o
2218 *grooming*, esfregamento mútuo e não recíproco, atos comuns entre indivíduos da
2219 espécie (Sowls, 2013). Queixadas mais submissos pouco se envolveram em
2220 comportamentos afiliativos, como esfregamento mútuo e unilateral. Esses
2221 comportamentos foram mais compartilhados pelos dominantes com os indivíduos
2222 com classificação intermediária. Em estudos futuros, portanto, é necessária a
2223 observação de queixadas fora dos horários de alimentação para avaliar
2224 comportamentos afiliativos relacionados com a sociabilidade. Acreditamos que

2225 esse trabalho possa representar um passo importante para a compreensão da
2226 relação entre as dimensões de personalidade e a manutenção da ordem dentro de
2227 uma hierarquia de dominância em animais sociais.

2228

2229 **5.5 Conclusão**

2230 Nossos resultados mostram que a hierarquia de dominância nos queixadas
2231 é influenciada pelos traços de personalidade dos indivíduos. A agressividade
2232 parece ser o traço fundamental para determinar a ocupação da dominância social.
2233 Adicionalmente, os indivíduos mais exploradores ocuparam os postos mais
2234 baixos na hierarquia de dominância. Isso pode significar que nessa espécie os
2235 dominantes tendem a guardar a área com melhor qualidade de alimentação
2236 deslocando os subordinados para a periferia do grupo. Acreditamos que esse
2237 trabalho possa auxiliar novas pesquisas que busquem compreender a relação
2238 entre personalidade e hierarquia de dominância em grupos sociais, tanto para
2239 queixadas quanto para outras espécies gregárias.

2240

2241 **5.6 Referências**

- 2242 ACOSTA, L. E. et al. Unravelling the nomenclatural puzzle of the collared and
2243 white-lipped peccaries (Mammalia, Cetartiodactyla, Tayassuidae). **Zootaxa** 4851
2244 v. 1, p. 60 - 80. 2020 Doi: 10.11646/zootaxa.4851.1.2
2245
- 2246 AHLOY-DALLAIRE, J.; ESPINOSA, J.; MASON, G. Play, and optimal welfare:
2247 does play behavior indicate the presence of positive effective states? **Behavioural**
2248 **Processes** 156, p. 3-15. 2018. Doi: 10,1016/j.beproc,2017.11.011
2249
- 2250 ALTMANN, J. Observational study of behavior: sampling methods. **Behaviour**,
2251 40, p. 227 – 267. 1974.
2252
- 2253 APLIN, L. M. et al. Individual personalities predict social behaviour in wild
2254 networks of great tits (*Parus major*). **Ecology Letters** 16 v.11, p. 1365- 1372.
2255 2013. Doi: 10.1111/ele.12181
2256
- 2257 APLIN, L. M. et al. Individual-level personality influences social foraging and
2258 collective behaviour in wild birds. **Proceeding of the Royal Society B: Biological**
2259 **Science** 281 (1789). 2014. Doi: 10.1098/rspb.2014.1016
2260
- 2261 APPLEBY, M. C. The probability of linearity in hierarchies. **Animal Behavior**.
2262 31, 600 – 608. 1983.
2263
- 2264 ARGANDA, S. et al. A common rule for decision making in animal collectives
2265 across species. **PNAS**, 109 v. 50. 2012. Doi: 10.1073/pnas.1210664109
2266
- 2267 ARNOLD, K.; ZUBERBÜHLER, K. Language evolution: semantic combinations
2268 in primate calls: **Nature** 44, p. 303. 2006.
2269
- 2270 ASSINI, R., SIROTIN, Y. B.; LAPLANG, P. A. Rapid triggering of vocalization
2271 following social interaction. **Current Biology** 23, p. 996 – 997. 2013. Doi:
2272 10.1016/j.cub.2013.10.007
2273
- 2274 AVCHET, J. et al. Facial displays in red-capped mangabeys (*Cercocebus*
2275 *torquatus*): Repertoire, social context, and potential intentionality. **Journal of**
2276 **Comparative Psychology**, 135 (1), 98-113. 2021. Doi: 10.1037/com0000252
2277
- 2278 BAROVISK, Z.; MALINOWSKA, A.; KSIAZER, A. Relationships between
2279 dominance, testosterone levels and scent marking of males in free-living root
2280 voles (*Microtus oeconomus*) population. **Physiology & Behavior**. 25 v.2, 317 –
2281 327. 2014.
2282
- 2283 BARRETE, C.; Vandal, D. Social ranking dominance, antler size, and access food
2284 in snow bound wild woodland Caribou. **Behaviour** 97, p. 118 – 146. 1986. 1986.
2285

2286 BEACHAM, J. L. Models of dominance hierarchy formation: effects of prior
2287 experience and intrinsic traits. **Behaviour** 140, p. 1275 – 1303. 2003.
2288

2289 BECK, H. A review of peccary palm interactions and their ecological ramifications
2290 across the neotropics. *Journal of Mammalogy*, 87 (3), 519 – 530. 2006.
2291 BECK, H.; THEBPANYA, P.; Filiagi, M. Do neotropical peccary species
2292 (*Tayassuidae*) function as ecosystem engineers for anurans? **Journal of Tropical**
2293 **Ecology** 26, p. 407 – 414. 2010.
2294

2295 BEISNER et al. Social power, conflict policing, and the role of subordination
2296 signals in rhesus macaque society. **American Journal of Physical**
2297 **Anthropology**, 160 (1), 102-112. 2016.
2298

2299 BECKOFF, M. Social play behaviour: Cooperation, fairness, trust, and the
2300 evolution of morality. **Journal of Consciousness Studies**, 8 v. 2, p. 81 – 90. 2001.
2301

2302 BELL, P. D. Multimodal communication by the black-horned tree cricket,
2303 *Oecantus nigricornis* (Walker) (Orthoptera: Grillidae). **Canadian Journal of**
2304 **Zoology** 58, p. 1861 – 1868. 1980.
2305

2306 BERNIRSCHKE, K. et al. 1989. The chaco region of Paraguay. Peccaries and
2307 Mennonites, *Interdic. Science Rev.* 14, p. 141 – 147. 1989.
2308

2309 BERSTEIN, I. S. Dominance: The body and the bathwater. **The behavioral and**
2310 **Brain Science** 4, p. 419 – 457. 1981.
2311

2312 BILLEN, J. Signals variety and communication in social insects. **Proceedings of**
2313 **the Experimental and Applied Entomology – Netherlands Entomological**
2314 **Society**, 17, p. 9 – 25. 2006.
2315

2316 Biondo, C. et al. Population genetic structure and dispersal in white-lipped
2317 peccaries (*Tayassu pecari*) from Brazilian Pantanal. **Journal of Mammalogy**, 92
2318 (2), p. 267 – 274. 2011.
2319

2320 BONABEAU, E. et al. Dominance order in animal societies: The self-organization
2321 hypothesis revisited. **Bulletin of Mathematical Biology** 61, p. 727 – 757. 1999.
2322

2323 BONNEMAISON et al. Personality and plasticity of defensive behavior in
2324 collared peccary (*Dicotyles tajacu*). **Behavioural Processes** 193. 2021. Doi:
2325 10.1016/j.beproc.2021.104537
2326

2327 BOROWISK, Z.; MALINOWSKA, A.; KSIAZEK, A. Relationships between
2328 testosterone level and scent marking of males in free living root vole (*Microtus*
2329 *oeconomus*) population. **Physiology & Behavior**. 2014. Doi:
2330 10.1016/j.phybeh.2014.01.032
2331

2332 BOTH, C. et al. Pair of extreme avian personalities have highest reproductive
2333 success. **Journal of Animal Ecology**, 74 (4), 667 – 674. 2005.

2334

2335 BRADBURY, J. W.; VEHENCAMP, S. L. Principles of animal communication.
2336 University of California. San Diego. 1998.

2337

2338 BREMMER-HARRISON, S. et al. Behavioural trait assessment as a release
2339 criterion: boldness predicts early death in a reintroduction programme of captive-
2340 bred swift fox (*Vulpes velox*). **Animal Conservation** 7, p. 313 – 320. 2004.

2341

2342 BRENT, L. J. Friends of friends: are indirect connections in social networks
2343 important to animal behaviour? **Animal Behaviour**, 103, 211 – 222. 2015. Doi:
2344 10.1016/j.anbehav.2015.01.020

2345

2346 BRO-JORGENSEN; BEESTON, J. Multimodal signalling in an antelope:
2347 fluctuating facemasks and knee-clicks reveal the social status of Eland Bulls.
2348 **Animal Behaviour**. (102), 231 – 339. 2015.

2349

2350 BROWN, S. P.; TAYLOR, P. D. Joint evolution of multiple social traits: A kin
2351 selection analysis. **Proceeding of royal society B**. 277, 415 – 422. 2010.

2352

2353 BRUDIZINSKI, S. M. Social status and ultrasonic vocalization. **Biological,**
2354 **Sociobiological, and Neuroscience Approaches** 50 v. 1, p. 458 – 465. 2009.

2355

2356 BUIRSKI, P. et al. A field study of emotions, dominance, and social behavior in
2357 a group of baboons (*Papio anubis*). **Primates** 14 (1), 67 – 78. 1973.

2358

2359 BUIRSKI, P.; PLUTCHIK, K. R.; KELLERMAN, H. Sex differences, dominance,
2360 and personality in chimpanzee. **Animal Behavior** 26, p. 123 – 129. 1978.

2361

2362 BUSH, J. M.; QUINN, M. M.; BALREIRA, E. C. How do lizards determine
2363 dominance? Applying ranking algorithms to animal social behaviour. **Animal**
2364 **Behaviour**, 118, 65 – 74. 2016.

2365

2366 BUSS, A. H. The EAS theory of temperament. In: Explorations in temperament.
2367 Springer, Boston, MA, p. 43 – 60. 1991.

2368

2369 BUSTON, P. Social hierarchies: size and growth modifications in clownfish.
2370 **Nature** 424, p. 145 – 146. 2003.

2371

2372 BUTLER, J. M.; MARUSKA, K. P. The mechanosensory lateral line is used to
2373 assess opponents and mediated behavior during territorial interactions in African
2374 cichlid fish. **Journal of Experimental Biology**, 215, 3284 – 3294. 2015.

2375

2376

2377 CANDOLIN, U. The use of multiple cues in mate choice. **Biological Reviews**, 78,
2378 p. 575 – 595. 2003.
2379

2380 CAILLAUD, D. P. C. et al. Mountain Gorilla ranging patterns: influence of
2381 group dynamics. **American journal of primatology** 76, 730 – 746. 2014. Doi:
2382 10.1002/ajp.22265
2383
2384

2385 CAPITANIO, J. P. Individual differences in emotionality: social temperament and
2386 health. **American Journal of Primatology**, 73 v, 6, p. 507 – 515. 2011.
2387

2388 CAPITANIO, J. P. et al. The relationship of personality dimensions in adult male
2389 rhesus macaques to progression of simian immunodeficiency virus disease. **Brain,**
2390 **Behavioural, and Immunity** 13, p. 138 – 154. 1999.
2391

2392 CHASE, I. D.; SEITZ, K. Self-structuring properties of dominance
2393 hierarchies. In: Rubber, R. & Brennan, P. A (Eds). *Advances in Genetic*, 75: 51 –
2394 81. 2011. Boston, MA: Academic Press.
2395

2396 CARRERE, C. et al. Fecal corticoids in a territorial bird selected for different
2397 personalities daily rhythm and response to social stress. **Hormones and Behavior**
2398 43, p. 540 – 548. 2003.
2399

2400 CARRERE, C. et al. Effects to social defeat in a territorial bird (*Parus major*)
2401 selected for different coping styles. **Physiology & Behavior** 73, p. 427 – 433.
2402 2001.
2403

2404 CHASE, I. D. 1974. Models of hierarchy formation in animal societies.
2405 *Behavioural Science* 19, 374 – 382.
2406

2407 CHASE, I. D.; SEITZ, K. 2011. Self-structuring properties of dominance
2408 hierarquies a new perspective. **Adv Genet.** 75, p. 71 – 81. 2011.
2409

2410 CHASE, I. D. et al. Individual differences versus social dynamics in the formation
2411 of animal dominance hierarchies. **PNAS**. 2002. Doi: 10.1073/pnas.082104199
2412

2413 CHENEY, D. L.; Seyfarth, R. *How monkeys see the world: Inside the mind of*
2414 *another species*. Chicago (IL): University of Chicago Press. 1990.
2415

2416 CLUTTON-BROCK, T. H. Breeding together: kin selection and mutualism in
2417 cooperative vertebrates. **Science** 296, p. 69 – 72. 2002.
2418

2419 CLUTTON-BROCK, T. H. et al. Effects of helpers on juvenile development and
2420 survival in meerkats, **Science** 293, p. 1029 – 1040. 2001.
2421

2422 Colléter, M.; Brown, C. Personality traits predict hierarchy rank in male
2423 rainbowfish social groups. **Animal Behaviour** 81, p. 1231 – 1237. 2011.
2424
2425 CONNOR, R. C. et al. Dolphin alliances and coalition. In: Harcourt, A. H. & De
2426 Wall, F. B. M. (eds). *Coalition and alliances in humans and other animals*. Oxford
2427 University Press, New York, NY, p. 415 – 443. 1992.
2428
2429 CONNOR, R, C. et al. Complex social structure, alliance stability and mating
2430 access in bottlenose dolphins ‘super-alliance’. **The Royal Society Biological**
2431 **Science**. 2001. Doi: 10.1098/rspb.2000.1357
2432
2433 COSTA, T. S. O. et al. Individual behavioural differences and health of golden-
2434 headed lion tamarins (*Leontopithecus chrysomelas*). **American Journal of**
2435 **Primatology**. 2020.
2436
2437 CORDS, M. Friendship among adult female blue monkeys (*Cercopithecus mitis*).
2438 Columbia University Academy. Commons 139 v, 2, p. 291 – 314. 2002.
2439
2440 CÔTÉ, S. D. Dominance hierarchies in female mountain goat: stability,
2441 aggressiveness and determinates of ranking, **Behaviour** 137 v. 11, p. 1541 – 1566.
2442 2000.
2443
2444 CRISTOL, D. A. et al. Effect of prior residence on dominance status of dark eyed
2445 juncos, *Junco hyemalis*. **Animal Behavior** 40, p. 580 – 586. 1990.
2446
2447 DAHLBON, S. L. et al. Boldness predicts social status in zebrafish (*Danio rerio*).
2448 **Plos One**. 2011. 6, e23653.
2449
2450 DARWIN, C. A expressão das emoções no homem e nos animais. São Paulo;
2451 Companhia das letras. 2009.
2452
2453 DAVID, M.; AUCLAIR, Y.; CÉZALLY, F. 2011. Personality predicts social
2454 dominance in female zebra finches, *Taeniopygia guttata*, in feeding context.
2455 **Animal Behaviour** 81, p. 219 – 224. 2011.
2456
2457 DAVIDIAN, E. et al. The interplay between social rank, physiological
2458 constraints and investment in courtship in male spotted hyenas. **Functional**
2459 **Ecology** 35 (3), 635 – 649.2021. Doi: 10.1111/1365-2435.1333
2460
2461 DESBIEZ, A. L. J.; BODMER, R. E.; SANTOS, S. A. Wildlife habitat selection
2462 and sustainable resources management in a Neotropical wetland. **International**
2463 **Journal of Biodiversity and Conservation** 1 (1), 11 – 20. 2008.
2464
2465 DEVOST, I. et al. Personality does not predicts social dominance in wild groups
2466 of black-capped chickadees. **Animal Behaviour**, 122, 67 – 76.2016.
2467

2468 DE VRIES, H. An improved test of linearity in dominance hierarchies
2469 containing unknown or tied relationships. **Animal Behaviour** 50 (5), 1375-1389.
2470 1995. Doi: 10.1016/0003-3472(95)80053-0
2471

2472 DEWALL, F. B. M. 1989. Food sharing and reciprocal obligations among
2473 chimpanzees. **Journal of Human Evolution** 18, p. 433 -459. 1989.
2474

2475 DINGEMANSE, N. J.; DE GOEDE, P. 2004. The relation between dominance
2476 and exploratory behavior is context-dependent in wild great tits. **Behavioural**
2477 **Ecology**, v 15 (6) p. 1023 – 1030.
2478

2479 DUBOST, G. Comparison of the social behaviour of captive sympatric peccary
2480 species (Genus *Tayassu*): correlations with their ecological characteristics.
2481 **Mammalian Biology** 66, 65 – 83. 2001.
2482

2483 DUCKWORTH, R. A. Neuroendocrine mechanisms underlying stability:
2484 implications for the evolutionary origin of personality. **Annals of the New York**
2485 **Academy of Sciences** 1360 (1), p. 54 – 74. 2015. Doi: 10.1111/nyas.12797
2486

2487 DUNBAR, R. I. M. 1991. Functional significance of social grooming in
2488 primates. **Folia Primatologica** 57, 121 – 131. 1991.
2489

2490 DRICKMER, L. C.; ARTHUR, R. D., ROSENTHAL, T. L. Predictors of social
2491 dominance and aggression in gilts. **Applied Animal Behaviour Science**, 63. p.
2492 121 – 129. 1999.
2493

2494 DREA, C. M.; SCORDATO, E. S. 2008. Olfactory communication in the
2495 ringtailed (*Lemur catta*): form and function of multimodal signals. Chapter 8, 91
2496 – 102 In: Chemical signals in vertebrate 11.
2497

2498 DREWS, C. The concept and definition of dominance in animal behaviour.
2499 **Behaviour** 125 (3-4), 283 – 313. 1993.
2500

2501 ECKDART, W. et al. Personalities dimension and their behavioural
2502 correlates un wild Virunga Mountain Gorillas (*Gorilla beringei beringei*).
2503 **Journal of Comparative Psychology**, 129 (1), 24 – 41. 2015. Doi:
2504 10.1037/a0038370
2505

2506 ELO, A. E. The rating of chess players, past and present. **BT Botsford Limited**.
2507 1978.
2508

2509 EMLEN, S. T.; ORING, L. W. Ecology, sexual selection and the evolution of
2510 mating systems. **Science** (New York, N.Y.) 197, 215 – 223. 1977.
2511

2512 ESATTORE et al. “How not to judge a deer by its cover”: A personality
2513 assessment on captive adult red deer males (*Cervus elaphus*). **Behavioural**
2514 **Processes**, 186, 1 – 9. 2021. Doi: 10.1016/j.beproc.2021.104361
2515

2516 FANDIÑO-MARIÑO, H. A comunicação sonora do anu branco *Guira guira*.
2517 Avaliações eco-etológicas e evolutivas. Campinas. Editora Unicamp. 1989.
2518

2519 FAVATI, A.; LEIMAR, O.; LOVLIE, H. 2014. Personality predicts social
2520 dominance in male domestic fowls. **Plos One**, 9, 2014. e103535
2521

2522 FEH, C. Relationship and communication in socially. In: The domestic horse, the
2523 evolution, development, and management of its behaviour (Ed by D. Mills &
2524 McDonnel), 83 – 93, Cambridge, Cambridge University Press. 2005.
2525

2526 FINKEMEIER, M. A. et al. Personality research in mammalian farm animals:
2527 concepts, measures, and relationship to welfare. **Frontiers in Veterinary Science**
2528 131, v 5. 2018.
2529

2530 FOERSTER, S. et al. Chimpanzee females queue but males compete for social
2531 status. **Scientific Reports**, 6 v. 1, p. 1 – 11. 2016. Doi:10.1038/srep35404
2532

2533 FORIS, B. et al. Comprehensive analysis of affiliative and agonistic social
2534 networks in lactating dairy cattle groups. **Applied Animal Behaviour Science**
2535 210, p. 60 – 67. 2019.
2536

2537 FOX, R. A. et al. Behavioural profile predicts dominance status in mountain
2538 chickadees, *Poecile gambeli*. **Animal Behaviour** 77, p. 1441 – 1448. 2009.
2539

2540 FRAGOSO, J. M. V. Home range and movement patterns of white-lipped peccary
2541 (*Tayassu pecari*) herds in the northern Brazilian Amazon 1. **Biotropica** 30 v. 3, p.
2542 458 – 469. 1998.
2543

2544 FRAÇOIS, F.; FESTA-BIANCHET, M. Social dominance in adult female
2545 mountain goats. 49. 1995. Doi: 10.1016/0003-3472(95)90066-7.
2546

2547 FRANK, L. G. Social organization of the spotted hyaena *Crocuta Crocuta*. II.
2548 Dominance and reproduction. **Animal Behaviour** 34, p. 1510 – 1527. 1986.
2549

2550 FRANZ, M. et al. Self-organizing dominance hierarchies in a wild primate
2551 population. **Proceedings Royal Society Biological**. 2015. Doi:
2552 10.1098/rspb.2015.1512
2553

2554 FRASER, J.; NELSON, M. C. Communication in the courtship of a Madagascan
2555 hissing cockroach. I. normal courtship. **Animal Behaviour** 32, p. 194 – 203. 1984.
2556

2557 FRASER, O. et al. Stress reduction through consolation in chimpanzees.
2558 **Proceeding of the National Academy of Sciences of the United States of**
2559 **America** 105 v. 25, p. 8557 – 8562. 2008.

2560
2561 FREEBERG, T.M., DUNBAR, R.I.M, ORD, T.J. Social complexity as proximate
2562 and ultimate factor in communicative complexity. **Philosophical Transactions**
2563 **Royal Society B: Biological Sciences**, 367, 1785 – 1801. 2012.

2564
2565 FRICK, E. E. Establishing a link between personality and social rank in a group
2566 of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). Master these 186. University of
2567 southern Mississippi. 2016. http://aquila.usm.edu/masters_theses/186

2568
2569 FROHLICH, M., et al. Multicomponent and multisensory communicative acts in
2570 orang-utans may serve different functions. **Communications Biology** 4, (1), 1 –
2571 13. 2021. Doi: 10.1038/s42003-021-02429-y

2572
2573 FROMMEM. J. G. Aggressive communication in aquatic environments.
2574 **Functional Ecology** 34, p. 364 – 390. 2020.

2575
2576 FULENWIDER, H. D. et al. Manifestation of domination: Assessment of social
2577 dominance in rodents. **Genes, Brain and Behavior**. 2011. Doi:
2578 10.1111/gbb.12731

2579
2580 FUJII, K. et al. Perc: using the percolation and conductance to find information
2581 flow certainty in a direct new work. R package version 01. 2015. In: [https://cran.r-](https://cran.r-project.org/web/packages/Perc/index.html)
2582 [project.org/web/packages/Perc/index.html](https://cran.r-project.org/web/packages/Perc/index.html)

2583
2584 FURUICHI, T. Interindividual distance and influence of dominance on feeding in
2585 natural Japanese *Macaque troop*. **Primates** 24, p. 445 – 455. 1983.

2586
2587 FURY, C. A.; Ruckstuhl, K. E.; Harrison, P. L. Spatial and social sexual
2588 segregation patterns in Indo-Pacific bottlenose dolphins (*Tursiops aduncus*). **Plos**
2589 **One**, 8, e52987.2013. doi:10.1371/journal.pone.0052987

2590
2591 FUXJAGER, M. J. et al. A single testosterone pulse rapidly reduces urinary
2592 making behaviour in subordinate, but not dominant, white footed mice. **Animal**
2593 **Behaviour** 100, p. 8 – 14. 2015.

2594
2595 GARDNER, A.; GRAFEN, A. Capturing the superorganism: A formal theory of
2596 group adapttion. **Journal of Evolutionary Biology** 22 p. 659 – 671. 2009.

2597
2598 GASCO, A., et al. The communicative life of a social carnivore: acoustic repertoire
2599 of the ring-tailed coati (*Nasua nasua*). **Bioacoustics**. 2018.

2600

2601 GAUTHERAUX, S. A. Jr. The ecological significance of behavioral dominance.
 2602 In: Perspectives in ethology. Vol. 3 (Ed. by P. P. G. Bateson & P. H. Klopfer), p.
 2603 17 – 54. London: Plenum Press. 1978.

2604

2605 GESE, E. M.; RUFF, R. L. Scent-marking by coyotes, *Canis latrans*: the influence
 2606 of social and ecological factors. **Animal Behaviour** 54, p. 1155 – 1166. 1997. Doi:
 2607 10.1016/anbe.1997.0561

2608

2609 GOFFE, A. S. et al. Bayesian inference and simulation approaches improve the
 2610 assessment of ELO rating in the analysis of social behaviour. **Methods Ecology**
 2611 **Evolutionary**, p. 2131 – 2144. 2018.

2612

2613 GOMES, A. C. R. et al. Multimodal signalling in estrildid finches: Song, dance
 2614 and colour are associated with different ecological and life-history traits. **Journal**
 2615 **of Evolutionary Biology**, 30 (7), 2017. Doi: 10.1111/jeb.13102

2616

2617 GOSLING, L. M.; ROBERTS, S. C. Scent-making by male mammals: cheat-proof
 2618 signals to competitors and mates. **Advances in the Study of Behavior** 30, p. 169
 2619 – 217. 2001.

2620

2621 GOSLING, S. D. From mice to men: what can we learn about personality from
 2622 animal research. **Psychological Bulletin** 127 v. 1, p. 45 – 86. 2001.

2623

2624 GOSLING, S. D. Personality in nonhuman animals. **Social and Personality**
 2625 **Compass** 2 v. 2, p. 985 – 1001. 2008.

2626

2627 GOSLING, S. D.; JOHN, P. J. Personality dimension in nonhuman animals: A cross
 2628 species review. **Current Direction in Psychological Science** 8, p. 69 – 75. 1999.
 2629 Doi: 10.1111/1467-8721.00017

2630

2631 GOTTADENKER, N.; BODMER, R. E. Reproduction, and productivity of white-
 2632 lipped and collared peccaries in Peruvian Amazon. **Journal of Zoology** 245, p.
 2633 423 – 430. 1998.

2634

2635 GRAMMEL, M. P. et al. David's score: a more appropriated dominance ranking
 2636 method than Clutton-Brock et al's index. **Animal Behaviour** 66, p. 601 – 605.
 2637 2003.

2638

2639 GRAVES, H. B. et al. Sexual selection in Gallus: effects of morphology and
 2640 dominance on female spatial behavior. **Behavioural Processes** 11, p. 189 – 197.
 2641 1985.

2642

2643 GRIER, J. W.; BURK, T. Animal communication. In: Biology of animal behaviour
 2644 28, p. 1140 – 1162. 1992.

2645

- 2646 GROUS-LOUIS, J. J. et al. Vocal repertoire of *Cebus capucinus*: acoustic,
2647 structure, and usage. Int. **Primateology** 29, p. 641 – 670. 2008.
- 2648
- 2649 GILLAN, E. An introduction to animal communication. **Nature Education**
2650 **Knowledge** 3 v 10, p, 70. 2011.
- 2651
- 2652 HARCOURT, A. H.; DE WALL, F. B. N. Coalitions and alliances in humans and
2653 other animals. Oxford University Press. 1992.
- 2654
- 2655 HARCOURT, A. H.; STWART, R. J. 2007. Gorilla society-conflict,
2656 compromise, and cooperation between the sexes. Chicago II: University of
2657 Chicago Press. Doi: 10.7808/Chicago/9780226316048.001.0001
- 2658
- 2659 HARDY, T. N.; SHAW, K. C. The role of chemoreception in sex recognition by
2660 male crickets: *Acheta domesticus* and *Teleogryllus oceanicus*. **Physiological**
2661 **Entomology** 8, p. 151 - 166. 1983.
- 2662
- 2663 HATCHWELL, B. J. Y.; KOMDEYR, J. Ecological constraints, life history traits
2664 and the evolution of cooperative breeding. **Animal Behavior** 59, p. 1079 – 1086.
2665 2000. Doi: 10.1006/anbe.2009.1394
- 2666
- 2667 HEBETS, E. A. et al. A system approach to animal communication. **Proc. R. Soc.**
2668 **B.** 283. 2016.
- 2669
- 2670 HEBETS, E.; UETZ, G. W. Female response to isolated signal from multimodal
2671 male courtship displays in the wolf spider genus *Schizocosa* (Aranae: Lycosidae).
2672 **Animal Behavior** 57, p. 865 – 872. 1999.
- 2673
- 2674 HELD, S. D. E.; SPINKA, M. Animal play and animal welfare. **Animal**
2675 **Behaviour**, v 81, p. 891 – 899. 2011. Doi: 10.1016/j.anbehav.2011.01.007.
- 2676
- 2677 HIGHAN, J. P.; HEBETS, E. A. An introduction to multimodal communication.
2678 **Behavior, Ecology and Sociobiology** 63, p. 1381 – 1388. 2013.
- 2679
- 2680 HILBERTON, R. L. et al. Age-related dominance in male dark eyed juncos: effects
2681 of plumage and prior residence. **Animal Behavior** 40, p. 573 – 579. 1990.
- 2682
- 2683 HOBAITER, C.; BYRNE, R. W. The gestural repertoire of the wild chimpanzee.
2684 **Animal Cognition**. 2011. Doi: 10.1007/s10071-011-0409-2
- 2685
- 2686 HOBAITER, C. et al. Wild chimpanzees' use of single and combined vocal and
2687 gestural signals. **Behavior, Ecology and Sociobiology**, p. 71, 96. 2017.
- 2688
- 2689 HOLWIELDER, K. et al. Scent-marking behaviour by subordinate Eurasian
2690 beaver. **Ethology**, p. 1 – 9. 2018. Doi: 10.1111/eth.12762
- 2691

2692 HOME, T. J.; YOLONEN, H. Female banks voles (*Clethrionomys glareus*) preer
2693 dominant males: but what if there is no choice? **Behavior Ecology and**
2694 **Sociobiology** 38, p. 401 – 405. 1996.

2695
2696 HOME, T. J.; YOLONEN, H. Heritabilities of dominance related traits in male
2697 bank voles (*Clethrionomys glareolus*). **Evolution** 52 v. 3, p. 894 – 899. 1998.

2698
2699 HUNTIGFORD, F. A. The relationship between ant-predator behaviour and
2700 aggression among conspecific in the three-spined stickleback, *Gasterosteus*
2701 *aculeatus*. **Animal Behavior** 24, p. 245 – 260. 1976.

2702
2703 HURST, J. L. Urine marking in populations of wild house mice *Mus domesticus*
2704 Ruddy. II. Communication between females. **Animal Behavior** 40, p. 223 – 232.
2705 1990.

2706
2707 HURST, J. L. Urine marking in populations of wild house mice *Mus domesticus*
2708 Ruddy. I. Communication between males. **Animal Behavior** 40, p. 209 – 222.1992.

2709
2710 HSU, M. J. et al. The vocal repertoire of Formosan macaques (*Macaca cyclopis*):
2711 acoustic structure and behavioural context. **Zoological Studies-Taipei**, 44 v. 25,
2712 p. 275 – 294. 2005.

2713
2714 JACKSON, W. M. Can individual differences in history of dominance explain
2715 the development of linear dominance hierarchies? **Ethology** 36, p. 1237 – 1240.
2716 1988.

2717
2718 JAGER, H. Y. et al. Social experiences shape behavioural individuality and
2719 within-individual stability. **Behavioural Ecology** 1, p. 1 – 8. 2019. Doi:
2720 10.1093/beheco/arz042

2721
2722 JAMIOLO, B. et al. Urine marking in male mice: response to natural and synthetic
2723 chemosignals. **Physiology Behavior** 52 v. 3, p. 521 – 526. 1992.

2724
2725 JOHNSTONE, R. A. Conspiratorial whispers and conspicuous displays: game f
2726 signal detection. **Evolution** 52, 1554 – 1563. 1998.

2727
2728 KATAINEN, A. et al. Competitive behaviour of dairy cows at a concentrate self-
2729 feeder. **Acta Agriculturae Scandinavica A-Animal Science**. 55, p. 98 – 105.
2730 2005.

2731
2732 KAPPELER, M. P. A framework for studying social complexity. **Behavioral**
2733 **Ecology and Sociobiology**, 73: 2019. Doi: 10.1007/s00265-018-2601-8.

2734
2735 KENRICK, D. T.; FUNDER, D. C. Profiting from controversy: Lessons from the
2736 person-situation debate. **American Psychologist** 43, p. 23 – 34. 1988.

2737

2738 KEUROGHLIAN, A. et al. *Tayassu pecari*. The IUCN red list of threatened
2739 species. 2013.
2740

2741 KEUROGHLIAN, A.; EATON, D. P. Removal of palm fruit and ecosystem
2742 engineering in palm stands by white-lipped peccaries (*Tayassu pecari*) and others
2743 frugivore in an isolated Atlantic forest fragment. **Biodiversity and Conservation**,
2744 18, p. 1733 – 1750. 2009.
2745

2746 KLEISNER, K. J.; MARAN, T. Visual communication in animals: applying a
2747 portmannian and vexkullian biosemiotics approach. Chapter 30 In: D. Machin
2748 (Ed). Visual communication. Berlin: De Gruyter. p. 659 – 676. 2013
2749

2750 KILTIE, R. The function of interlocking canines in rain forests peccaries
2751 (Tayassuidae). **Journal of Mammalogy** 62 v. 3, p. 459 – 469. 1981
2752

2753 KILTIE, A. R.; TERBORGH. J. Observations on the behavior of rain forest
2754 peccaries in Peru: why do white-lipped peccaries form herds? **Z. Tierpsychol.** 62,
2755 p. 241 – 255. 1983
2756

2757 KIM, B. et al. Endocrine disruptions alter social behaviors and indirectly influence
2758 social hierarchies via changes in body weight. **Environ Health.** p. 14 – 64. 2015
2759

2760 KING, A. J.; COWLISHAW, G. Leaders, followers, and group decision-making.
2761 **Communicative & Integrative Biology**. 2009. Doi: 10.4161/cib.7562
2762

2763 KINSEY, K. P. Social behaviour in confined population of the Allegheny woodrat,
2764 *Neotoma florida magister*. **Animal Behaviour** 24, p. 181 – 187. 1976. Doi:
2765 10.1016/s0003-342(76)80112-1
2766

2767 KOENIG, W. D. et al. The evolution of delayed dispersal in comparative breeders.
2768 **The Quarterly Review of Biology** 67, p. 111 – 150. 1992.
2769

2770 KOJOLA, I. Behavioural correlates of female social status and birth mass of male
2771 and female calves in Reindeer. **Ethology** 103, p. 809 – 814. 1997.
2772

2773 KOKKO, H; LOPEZ-SEPULCRE, A. From individual dispersal to species ranges:
2774 Perspectives for a changing world. **Science** 313, p. 789 – 791. 2006.
2775

2776 KOOLHAS, J. M. et al. Copying styles in animals: current status in behavior and
2777 stress-physiology. **Neuroscience and Behavioral Reviews**, 23 p. 925 – 935. Doi:
2778 10.1016/s0149-7634(99)0002-3
2779

2780 KOOLHAS, J. M. et al. Towards understanding the biology of individual
2781 variation. **Frontiers in Neuroendocrinology** 31, p. 307 – 321. 2010.
2782

2783 KRAFT, P. G. et al. Substantial changes in the genetic basis of tadpole morphology
2784 of *Rana lessonae* in the presence of predators. **European Society of Evolutionary**
2785 **Biology** 19, p. 1813 – 1818. 2006.

2786
2787 KRUUK, H., GORMAN, M., LEITCH, A. Scent-making with the subcaudal
2788 gland by the European badger, *Meles meles* L. *Animal Behavior*, 32, p. 899 –
2789 907. 1984.

2790
2791 KUCZAJ, S. A., HIGHFILL, L. E.; BYERLY, H. C. The importance of
2792 considering context in the assessment personality. *International journal of*
2793 *comparative psychology*, 25, 309 – 329. 2012.

2794
2795 KUHAR, C. W. et al. Gorilla behavior index revisited: Age, housing and
2796 behavior. **Applied Animal Behaviour Science** 96, p. 315 – 326. 2005.

2797
2798 KURVERS R. H. J. M. et al. Personality differences explain leadership in barnacle
2799 geese. **Animal Behavior** 78, p. 447 – 453. 2009. Doi: 10.1016/j-
2800 anbehav.2009.06.002

2801
2802 KURVERS R. H. J. M. et al. The effect boldness on decision-making in barnacle
2803 geese in group-size dependent. **Proc R Soc B**. 278, p. 2018 – 2024. 2011. Doi:
2804 10.1098/rspb.2010.2266

2805
2806 LAHN, B. T. Social dominance hierarchy: toward a genetic and evolutionary
2807 understanding. **Cell Research**. 2020. Doi: 10.1038/s41422-020-0347-0

2808
2809 LANGBAUER, Jr, W. R. Elephant communication, **Zoo Biology: Published in**
2810 **Affiliation with the American Zoo and Aquarium Association** 19, p. 425 – 445.

2811
2812 LARRIEU, T. et al. Hierarchical status predicts behavioural vulnerability and
2813 nucleus accumbens metabolic profile following chronic social defeat stress.
2814 **Current Biology** 27 v. 14, p. 2202 – 2210. 2017.

2815
2816 LEAVENS, D. A. et al. Tactical use of unimodal and bimodal communication by
2817 chimpanzees, *Pan troglodytes*. **Animal Behavior** 67, p. 467 – 476. 2004.

2818
2819 LEAVENS, D. A. et al. Multimodal communication by captive chimpanzees (*Pan*
2820 *troglodytes*). **Animal Cognition**. 13 v. 1, 33 – 40. 2010.

2821
2822 LEE, P. C. Early social development among African elephant calves. **National**
2823 **Geographic Research** 2 v. 3, p. 388 – 401. 1986.

2824
2825 LEITE, D. A. et al. Genetic evidence of promiscuity in a mammals without
2826 apparent sexual dimorphism the white-lipped peccary (*Tayassu pecari*).
2827 **Mammalian Biology**. 2018.

2828

2829 LEONARDO, D. E. et al. Third-party conflict interventions are kin biased in
2830 captive White-lipped peccaries (Mammalia, Tayassuidae). **Behavioural**
2831 **Processes** 193. 2021. Doi: 10.1016/j.beproc.2021.104524
2832
2833 LIGNEUL, R. Male dominance hierarchies. **Encyclopaedia of Evolutionary**
2834 **Psychological Science**. 2018. Doi: 10.1007/978-3-319-16999-6_165-1
2835
2836 LIMA, S. G. C. et al. Vocal complexity and sociality in spotted paca (*Cuniculus*
2837 *paca*). **Plos One** 13 v. 1. 2018.
2838
2839 LIN, C. Y. et al. Quantitative analysis of dynamic body patterning reveals the
2840 grammar of visual signals during the reproductive behaviour of the oval squid
2841 *Sepiotenthis lessoniana*. **Frontiers in Ecology and Evolution**, 5. 2017
2842
2843 LIU, H. et al. Effects of body size and prior residence on dominance hierarchies
2844 in female Asian particolored bats. **Journal of Mammalogy**, p. 1 – 9. 2020.
2845
2846 LOCURTO, C. 2007. Individual differences and animal personality. **Comparative**
2847 **Cognition & Behavior Reviews** 2, p. 67 – 78. 2007.
2848
2849 LODÉ, T. et al. Solitary versus group living lifestyles, social group composition
2850 and cooperation in otters. **Mammals research**. 2020. Doi: 10.1007/s13364-020-
2851 00536-5.
2852
2853 LOFTUS, J. C., PEREZ, A. A., SIH, A. Task syndromes: linking personality and
2854 task allocation in social groups. *Behavioural ecology*, p. 1 – 17. 2021.
2855 Doi:10.1093/beheco/araa083
2856
2857 LOMBARDO, S. R. et al. Multimodal communication and spatial binding in pied
2858 currawongs (*Strepera graculina*). **Animal Cognition** 11, p. 675 – 682. 2008.
2859
2860 MAC KAY, T. F. C. The genetic architecture of quantitative traits: lesson from
2861 *Drosophila*. **Current Opinion in Genetics & Development** 14, p. 253 – 257.
2862 2004. Doi: 10.1016/j.gde.2004.04.003
2863
2864 MAC KAY, J. R. D; HASKELL, M. J. Consistent individual behavioral
2865 variation: the difference between temperament, personality and behavioral
2866 syndromes. **Animal** 5, p. 455 – 478. 2015. Doi: 10.3390/ani5030366
2867
2868 MANSER, M. B. The acoustic structure of suricates' alarm calls varies with
2869 predator type and the level of response urgency. **Proceedings of the Royal Society**
2870 **of London B: Biological Science** 268, p. 2315 – 2324. 2001. Doi:
2871 10.1098/rspb.2001.1773
2872

2873 MAYOR, P. et al. Reproductive performance of the wild white-lipped peccary
2874 (*Tayassu pecari*) female in Peruvian Amazon. **European Journal of Wildlife**
2875 **Research**. 56, p. 631 – 634. 2009.

2876
2877 MCCOWAN, B. et al. Measuring dominance certainty and assessing its impact on
2878 individual and societal health in a nonhuman primate model: a network approach.
2879 **Philosophical Transaction of the Royal Society B: Biological Sciences**. 2022.
2880 Doi: 10.1098/rstb.2020.0438

2881
2882 MISCHEL, W. Personality and assessment. New York: Wiley. 1968.

2883
2884 MISSAJIAN, E. A. Generalogical and cross-genealogical dominance relations in
2885 a group of free-ranging rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) on Caio Santiago.
2886 **Primates** 13, p. 169 – 180. 1972.

2887
2888 MOLLER, L. M. et al. Association patterns and kinship in female Indo-Pacific
2889 bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) of southeastern Australia. **Behavioural**
2890 **Ecology and Sociobiology** 6, p. 109 – 177. 2006.

2891
2892 MONTERO, D. et al. Estabilishment of dominance relationship in gilthead sea
2893 bream *Sparus aurata* juveniles during feeding: effects on feeding behaviour feed
2894 utilization and fish health. *Journal of fish biology*, 74, 790 – 805. 2009. Doi:
2895 10.1111/j.1095-8649.2008.02.161.x

2896
2897 MONTICELLI, P. F.; ALENCAR-JR, R. N. The acoustic behavior of the Brazilian
2898 caatinga big rodent is incongruent to its actual position in Hydrochoerinae.
2899 **Behavioural Processes** 193. 2021. Doi: 10.1016/j.beproc.2021.104523

2900
2901 MORENO-OPO, R.; TRUJILLO, A.MARGALIDA, A. 2020. Large size and
2902 older age confer competitive advantage: dominance hierarchy within European
2903 vulture guild. **Scientific Reports**, 10 (1). 2020. Doi: 10.1038/s41598-020-
2904 59387-4

2905
2906 MORGAN, D. et al. Predictors of social status in Cynamologus monkeys (*Macaca*
2907 *fascicularis*) after group formation. **American Journal of Primatology** 52, p. 115
2908 – 131. 2000.

2909
2910 MOSS, C. J. Oestrus behaviour and female choice in the African elephant.
2911 **Behaviour** 86, p. 167 – 196. 1983. Doi: 10.1163/158653983x00354.

2912
2913 MOOSA, M. M. et al. The role of dominance hierarchy in the evolution of social
2914 species. **Journal for the Theory of Social Behaviour** 41v. 2. 2011.

2915
2916 MOY, R. F. Histology of the subauricular and rump glands of the pronghorn
2917 (*Antilocarpa americana* Ord). **American Journal of Anatomy** 129, p. 65 – 88.
2918 1970.

2919
2920 NAKAYAMA, S. et al. Initiative, personality, and leadership pairs of foraging
2921 fish. **Plos One**. 2012. 7 e36606. Doi: 1371/journal.pone.0036606
2922
2923 NARINS, P. M. et al. Bimodal signal requisite for agonistic behaviour a dart-
2924 poison frog, *Epipedobates femoralis*. **Ecology**, 100 v. 2, p. 577 – 580. 2003. Doi:
2925 10.1073/pnas.0237165100
2926
2927 NASSORI, A. et al. The defensive behaviour of *Naja oxiana*, with comments on
2928 the visual displays of cobras. **The Herpetological Bulletin** 138, 13 -17. 2016.
2929
2930 NEWTON-FISHER, N. E. Modeling social dominance: ELO-rating, prior history,
2931 and the intensity of aggression. **International Journal of Primatology** 38, p. 427
2932 – 447. 2017.
2933
2934 NEVISON, C. M. et al. The consequences of inbreeding for recognizing
2935 competitors. **Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological**
2936 **Science** 267, p. 687 – 694. 2000.
2937
2938 NOGUEIRA, S. S. C. et al. The defensive behavioural patterns of captive White-
2939 lipped and collared peccary (Mammalia-Tayassuidae): an approach for
2940 conservation of the species. **Acta Ethologica**, 20, p. 127 – 136. 2017. Doi:
2941 10.1007/s10211-017-0256-5
2942
2943 NOGUEIRA, S, S, C. et al. Assessment of temperament traits of white-lipped
2944 (*Tayassu pecari*) and collared peccaries (*Pecari tajacu*) during handling in farmed
2945 environment. **Animal Welfare**. 2015a.
2946
2947 NOGUERIA-FILHO, S. L. G A organização social de queixadas (*Tayssu pecari*
2948 Link 1814) e caititus (*Tauassu tajacu* Wetzel 1977) em cativeiro. Tese.
2949 Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil. 1997.
2950
2951 NOGUEIRA, S. S. N. et al. The role of grunt calls in the social dominance
2952 hierarchy of white-lipped peccary (Mammalia, Tayassuidae). **Plos One** 11 2016.
2953 Doi: 10.1371
2954
2955 NOGUEIRA S. S. C. et al. Temperament, plasticity, and emotions in defensive
2956 behaviour of paca (Mammalia, Hystricognatha). **Animals**. 11(2):293. 2021.
2957
2958 NOGUEIRA, S. S. C. et al. The effect of environmental enrichment on play
2959 behavior in white-lipped peccaries (*Tayassu pecari*). **Animal Welfare**, 20, p. 505
2960 – 514. 2011.
2961
2962 NOGUEIRA, S. S. C. et al. The role of grunt calls in the social dominance
2963 hierarchy of the white-lipped peccary (Mammalian, Tayassuidae). **Plos One** 11 v.
2964 3. 2016. Doi: 10.1371/journal.pone.0158665

2965
2966 NOGUEIRA, S, S, C. et al. Assessment of temperament traits of White-lipped
2967 (*Tayassu pecari*) and collared peccaries (*Pecari tajacu*) during handling in
2968 farmed environment. **Animal Welfare**. 2015a.
2969
2970 NOGUEIRA, S. S. C. et al. Does trapping influence decision-making under
2971 ambiguity in white-lipped peccary (*Tayassu pecari*)? **Plos One**, 10 (6), 2015b.
2972 e0127868
2973
2974 NOGUEIRA-FILHO, S. L. G. et al. A estrutura social de Pecaris (Mammalia,
2975 Tayassuidae) em cativeiro. **Revista de Etologia** 1 v. 2, p. 89 – 98. 1999a
2976
2977 NOGUEIRA-FILHO, S. L. G. et al. A organização social de queixadas (*Tayassu*
2978 *pecari*) e caititus (*T. tajacu*) em cativeiro. **Manejo y Conservación de Fauna**
2979 **Silvestre en America Latina**. La Paz, 461 – 468. 1999b.
2980
2981 NONACS, P.; KAPHEIN, K. M. Social heterosis and maintenance of genetic
2982 diversity. **Journal of Evolutionary Biology**. 20, p. 2253 – 2265. 2007. Doi:
2983 10.1111/j.420-9101.2007.01418.x
2984
2985 NOORDWIJK, M. A. et al. Male migration and rank acquisition in wild long-tailed
2986 macaques. **Animal Behavior** 33, p. 849 – 861. 1985.
2987
2988 NORIKOSHI, K.; KOYAMA, N. Group shifting and social organization among
2989 Japanese monkeys. In: **Proceedings from the symposia of the fifth congress of**
2990 **the international primatological society**. Japan Science Press. 1975.
2991
2992 NOWAK, M. A.; TARNITA, C. E.; WILSON, D. E. The Evolution of eusociality.
2993 **Nature** 466, 1057 – 1062. 2010.
2994
2995 NYBY, J. et al. Social status and ultrasonic vocalization of male mice.
2996 **Behavioural Biology** 18 v. 2, p. 285 – 289. 1976.
2997
2998 PACKER, C. et al. A molecular genetic analysis of kinship and cooperation in
2999 African lions. **Letters to Nature**. 1991. Doi: 10.1038/351562a0
3000
3001 PALAGI, E.; NORSCIA, I. Multimodal signalling in wild *Lemur catta*:
3002 Economic design and territory function of urine marking. **American Journal of**
3003 **Physical Anthropology** 139, 182 – 192. 2009.
3004
3005 PARR, L. et al. Grooming down the hierarchy: allogrooming in captive brown
3006 capuchin *Cebus apella*. **Animal Behavior** 54 (2), p. 361 – 367. Doi:
3007 10.1006/anbe.1996.0419.
3008
3009 PARTAN, S.; MARLER, P. Communication goes
3010 multimodal. **Science**, 283(5406), 1272-1273.1999.

3011
3012 PARTAN, S. R. Single and multichannel signal composition: Facial expression
3013 and vocalizations of rhesus macaque (*Macaca mulata*). **Behaviour** 139 (8). 2002.
3014 Doi: 993e1027
3015
3016 PARTAN, S.; MARLER, P. Issues in the classification of multimodal
3017 communication signals. **The American Naturalist** 166 v.2, p. 231 – 245. 2005.
3018
3019 PAULINO, R. et al. The role of individual behavioural distinctiveness in
3020 exploratory and anti-predatory behaviors of red-browed Amazon parrot (*Amazona*
3021 *rhodocorytha*) during pre-release training. **Applied Animal Behaviour Science**.
3022 2018.
3023
3024 PECKRE, L. et al. Clarifying and expanding the social complexity hypothesis for
3025 communicative complexity. **Behavioral Ecology and Sociobiology** 73 v.11.
3026 2019. Doi: 10.1007/s00265-018-2605-4
3027
3028 PEREIRA-NETO, J. S. Estudo comparado do repertório acústico de pecaris:
3029 Cateto (*Pecari tajacu*) e queixada (*Tayassu pecari*). Dissertação de Mestrado.
3030 Universidade Estadual de Santa Cruz, Bahia, Brasil. 2014.
3031
3032 PETERS, R. P.; MECH, L. D. Scent-marking in wolves. **American Scientist**. 63,
3033 p. 628 – 637. 1975.
3034
3035 PFOH, R. et al. Grooming site preferences in black capuchin monkeys: hygienic
3036 vs. social function revisited. **American Journal of Primatology** 83 (12). Doi:
3037 10.1002/ajp.23336
3038
3039 POOLE, J. H.; MOSS, C. J. Musth in African elephants, *Loxodonta Africana*.
3040 **Nature** 292, p. 830 – 831. 1981. Doi: 10.1038/292830a0
3041
3042 PORTFORS, C. Types and functions of ultrasonic vocalizations in laboratory rats
3043 and mice. **Journal of American Association for laboratory Animal Science** 4
3044 v.1, p. 28 – 34. 2007.
3045
3046 PORTUGAL, S. J. et al. Artificial mass loading disrupts stable social order in
3047 pigeon dominance hierarchies. **Biology Letters**, 16 (8), 2020.
3048
3049 PRICE, S. A. et al. A complete phylogeny of whales, dolphins and even-toed
3050 hoofed mammals (Cetartiodactyla). **Biol. Rev.** 80, p. 445 – 473. 2005.
3051
3052 RASA, O. A. E.; Lloyd, P. H. Incest avoidance and attainment of dominance by
3053 females in a Cape Mountain zebra (*Equus zebra zebra*) population. **Behaviour**
3054 128, p. 169 – 183. 1994.
3055

3056 RÉALE, D.; FESTA-BIANCHET, M. Predator induced natural selection or
3057 temperament in bighorn ewes. **Animal behaviour** 65, 463 – 470. 2003.
3058
3059 RÉALE, D. et al. Integrating animal temperament within ecology and evolution.
3060 **Biological Reviews** 82, p. 291 – 318. 2007.
3061
3062 RÉALE, D. et al. Integrating animal personality within ecology and evolution.
3063 **Biological Reviews** 82, p. 291 – 318. 2007.
3064
3065 REDHEAD, D. J. et al. On the dynamics of social hierarchy: A longitudinal
3066 investigation of the rise and fall of prestige, dominance, and social rank in
3067 naturalistic task group. *Evolution and Human Behavior* 40 v. 2, p. 222 – 244.
3068 2019. Doi: 10.1016/j.evolhumbehav.2018.12.001
3069
3070 RELEYA, R. A. The heritability of inducible defenses in tadpoles. **Journal of**
3071 **Evolutionary Biology**. 18, p. 856 – 866. 2005.
3072
3073 REINHART, M. The effect of social hierarchy on behavior in *Cercopithecus*
3074 *petauristas*. **The Pegasus Review: UFC undergraduate research journal (URJ)**: v.
3075 10: ISS 1, article 5. 2019.
3076
3077 RICHARDSON, P. R. K. Territorial significance of scent marking during the non-
3078 mating season in the Aardwolf *Proteles cristatus* (Carnivora: Proteleidae).
3079 **Ethology** 87, p. 9 – 27. 1991. Doi: 10.1111/j.1439.0310.1991.tb01184
3080
3081 RIECHERT, S. E.; HALL. R. F. Local population success in heterogeneous
3082 habitats: reciprocal transplant experiments completed on a desert spider. **J. Evol.**
3083 **Biol.** 13, p. 541 – 550. 2000.
3084
3085 RINGLER, M. et al. Populations, pools, and peccaries: simulating the impact of
3086 ecosystem engineer on rain forest frogs. **Behavioral Ecology** 26 v. 2, p. 340 – 349.
3087 2015.
3088
3089 ROSENTHAL, G. S.; RYAN, M. J. Visual and acoustic communication in non-
3090 human animals: a comparison. **Journal of Biosciences**, 25 v.3, p. 285 -290. 2020.
3091
3092 ROWE, C.; GUILFORD, T. Hidden aversion in domestic chicks triggered by
3093 pyrazine odors of insect warning displays. **Nature**, v. 383 p. 520 – 522. 1996.
3094
3095 ROWE, C.; GUILFORD, T. The evolution of animal warning displays.
3096 **Evolutionary Ecology** 13, p. 655 – 671. 1999.
3097
3098 ROWEL, T. E. The concepts of social dominance. **Behavioural Biology** 11, 131
3099 – 154. 1974.
3100

3101 ROZENFELD, F. M.; RASMONT, R. O. Odor cue recognition by dominant male
3102 bank voles, *Clethrionomys glareolus*. **Animal Behavior**, 41, p. 839 – 850. 1991.
3103

3104 SAMUNI, L. et al. Social bonds facilitate cooperative resources sharing in wild
3105 chimpanzees. **Proceeding Royal Society Biological**. 2018. Doi:
3106 10.1098/rspb.2018.1643
3107

3108 SÁNCHEZ-TOJAR. A. et al. A practical guide for inferring reliable dominance
3109 hierarchies and estimating their uncertainty. **Journal of Animal Ecology** 87, p.
3110 594 – 608. 2018. Doi: 10.1111/1365-2656.12776.
3111

3112 SAPOLSKY, R. M. Adrenocortical function, social rank, and personality among
3113 wild baboons. **Biological Psychiatry** 28, p. 862 – 878. 1990.
3114

3115 SAPOLSKY, R. M. The influence of social hierarchy on primate health. **Science**
3116 308, p. 648 – 652. 2005. Doi: 10.1126/science.1106477
3117

3118 SAPOLSKY, R. M.; ROMERO, L. M.; NUNCK, A. V. How do glucocorticoids
3119 influence stress responses? Integrating permissive, suppressive stimulatory and
3120 preparative action. **Endocrine Reviews** 21, p. 55 – 89.
3121

3122 SASAKI, T. et al. Personality and the collective: bold homing pigeons occupy
3123 higher leadership rank in flocks. **Philosophical Transactions Royal Society**
3124 **Biology** 373. 2016. Doi: 10.1098/rstb.2017.0038
3125

3126 SCHIMMER, A. et al. Individual in space: personality-dependent space use,
3127 movement and microhabitat use facilitate individual spatial-niche specialization.
3128 **Behavioral Ecology** 189, p. 647 – 660. 2019.
3129

3130 SELTMANN, M. W. et al. Males have more aggressive and less sociable
3131 personalities than females in semi-captive Asian elephants. **Scientific Reports**, 9
3132 v. 1. 2019. Doi: 10.1038/s41598-399915-7
3133

3134 SETCHELL. J. M.; WICK, E. J. Dominance, status signals and coloration in
3135 male mandrills (*Mandrillus sphinx*). **Ethology** 111, 25 – 50. 2005. Doi:
3136 10.1111/j.1439-0310.2004.01054.x
3137

3138 SEYFARTH, R. M. A model of social grooming among adults female monkeys.
3139 **Journal of Theoretical Biology**, 65 p. 671 – 698.
3140

3141 SEYFARTH, R. M. et al. The central importance of information in studies of
3142 animal communication. **Animal Behaviour** 80 p. 3 – 8. 2010.
3143

3144 SIBBALD, M. et al. Individual personality and the spatial distribution of groups
3145 of grazing animals an example with sheep. **Behavioural Processes**. 82 p. 319 –
3146 326. 2009. Doi: 10.1016/j.bproc.2009.07.011

3147
3148 SIH, A.; BELL, A. N. Insights for behavioural ecology from behavioural
3149 syndromes. **Advances in the Study of Behavior** 38, p. 227 – 281. 2008.
3150
3151 SIH, A. et al. Behavioural syndromes. An integrative overview. **The Qualitative**
3152 **Review of Biology** 79 v. 3, p. 241 – 277. 2004.
3153
3154 SMITH, B. R.; BLUMSTEIN, D. T. Fitness consequences of personality: a meta-
3155 analysis. **Behavioural Ecology**, p. 448 – 455. 2008.
3156
3157 SMITH, C. L.; EVANS, C. S. A new heuristic for capturing the complexity of
3158 multimodal signals. **Behavior Ecology Sociobiology** 67, p. 1389 – 1398. 2013.
3159
3160 SMITH, J. L. D. et al. Scent marking in free-ranging tigers, *Panthera tigris*.
3161 **Animal Behaviour**. 1989. Doi: 10.1016/0003-3472(89)90001-8
3162
3163 SMITH, J. M.; PARKER, G. A. The logic of asymmetric contests. **Animal**
3164 **Behavior**, 27, p. 159 – 175. 1976.
3165
3166 SOWLS, L. K. Javelinas and other peccaries: their biology, management, and use.
3167 Texas A&M University Press. College Station, 2 ed. 2013.
3168
3169 STAMPS, J. A. Rank-dependent compromises between growth and predator
3170 protection in lizard dominance hierarchies. **Animal Behavior**, 32, p. 1101 – 1107.
3171 1984.
3172
3173 STAMPS, J.; GROOTHIUS, T. The development of animal personality.
3174 **Biological Reviews** 82 v. 2, p. 301 – 325. 2000.
3175
3176 STRELAU, J. The concept of temperament in personality research. **European**
3177 **Journal of Personality**, p. 107 – 117. 1987.
3178
3179 SUN, L. et al. Scent marking behaviour in the male Chinese water deer. **Acta**
3180 **Ethologica** 39, p. 177-184. 1994. Doi: 10.4098/AT.arch.94-20
3181
3182 TABER et al. El destino de los arquitectos de los bosques Neotropicales:
3183 Evaluación de la distribución y el estado de conservación de los peccaries
3184 labiados y los tapires de tierras bajas: grupo especialistas de la CVE/UICN em
3185 Cerdos, Pecarís & Hipopotamos; Grupo especialista de la CSE/ UICN em
3186 Tapires, wildlife conservation Society and wildlife trust, New York, USA. 2008.
3187
3188 TAKAHATA, Y. Diachronic changes in the dominance relations of the
3189 arashiyama B group. In: Fedigan, L. M. Asquith, P. J. (eds). The monkeys of
3190 Arashiyama, state university of New York Press, Albany, 123 – 139. 1991.
3191

3192 TIBBETTS, E. A. et al. The establishment and maintenance of dominance
3193 hierarchies. **Philosophical Transactions of the Royal Society Biological**. 2022.
3194 Doi: 10.1098/rstb.2020.0450
3195

3196 TIDDI, B.; AURELI, F.; SCHINO, G. Grooming up the hierarchy: the exchange
3197 of grooming and rank-related benefits in new world primate. **Plos One** 7 (5). Doi:
3198 10.1371/journal.pone.0036641
3199

3200 TRILLMICH, F.; MÜLLER, T.; MÜLLER, C, Understanding the evolution of
3201 personality requires the study of mechanisms behind the development and life
3202 history of personality traits. **Biology Letters** 14, Doi: 10.1098/rsbl.2017.0740
3203

3204 UETZ, G. W. et al. Multimodal and mate choice in wolf spider: female response
3205 to multimodal versus unimodal signals. **Animal Behaviour**, 78, p. 299 – 305.
3206 2009.
3207

3208 VAN HOOFF, J. A.; WENSING, J. A. 1987. Dominance and its behavioral
3209 measures in a captive wolf pack. *Man and wolf: advances. Issues, and problems*
3210 *in captive wolf research*, 4, 2019.
3211

3212 VAN OERS, K. et al. Contribution of genetics to the study of animal personalities:
3213 a review of case studies. **Behaviour** 142, 1191 – 1212. 2005.
3214

3215 VAN STAADEN, M. J.; SMITH, A. R. Cutting the Gordian knot: Complex
3216 signaling in African cichlids is more than multimodal. **Current Zoology** 57 v. 2,
3217 p. 237 – 252. 2011.
3218

3219 VAZIRE, S. et al. Measuring personality in nonhuman animals. In, *Handbook of*
3220 *research methods in personality psychology*. Chapter 11, 190 – 2016. The
3221 *Guildford Press*. New York. 2007.
3222

3223 VERBEEK, M. E. M.; BOOM, A.; DRENT, P. J. Exploration, aggressive
3224 behaviour and dominance in pair-wise confrontation of juvenile male great tits.
3225 **Behaviour** 133, p. 945 – 963. 1996.
3226

3227 VERZOLA. P. O. et al. Guinea pig’s courtship call: cues for identify call and male
3228 dominance status? **Animal Behaviour** 174, p. 237 – 247.2021. Doi:
3229 10.1016/j.anbehav.2021.01.023
3230

3231 VICENTE, N. S.; HALLOY, M. 2017. Interaction between visual and chemical
3232 cues in a *Liolaemus lizard*: a multimodal approach. *Zoology*, 125, 24 – 28.
3233

3234 VILETTI, C. et al. Comparing dominance hierarchy methods using a data-
3235 splitting approach with real world data. *Behavioral Ecology* 31 (6), 1379 – 1390.
3236 2020. Doi: 10.1093/beheco/araa095
3237

3238 VILLAR, N. et al. Large herbivore-palm interactions modulate the spatial structure
3239 of seedling communities and productivity in neotropical forests. **Perspectives in**
3240 **Ecology and Conservation**. 2021. Doi: 10.1016/j.jpecon.2021.10.005
3241
3242 VIRGIN, Jr, C. E.; SAPOLSKY, R. M. Styles of male social behaviour and their
3243 endocrine correlates among low-ranking baboons. **American Journal of**
3244 **Primatology** 42, p. 25 -39. 1997.
3245
3246 VAN OERS, K. et al. Contributions of genetics to the study of animal
3247 personalities: a review of case studies. **Behaviour** p. 1185 – 1206. 2005.
3248
3249 VON HOLST et al. Social rank, fecundity, and lifetime reproductive success in
3250 wild European rabbits (*Oryctolagus cuniculus*). **Behavioural Ecology and**
3251 **Sociobiology** 51 p. 245 – 254. 2002.
3252
3253 VRIES, H. 1998. Finding a dominance order most consistent with a linear
3254 hierarchy: a new procedure and review. **Animal Behavior**. 55 p. 827 – 843.
3255
3256 WANG, F., KESSELS, H. W., HU, H. The mouse that roared: neural
3257 mechanisms of social hierarchy. **Trends in Neurosciences**, v, 137 (11) p. 674 –
3258 682. 2014.
3259
3260 WEBER, I. Tactile communication among free-ranging langurs. *American*
3261 *Journal Physical Anthropology*, 38, 481 – 486. 1973.
3262
3263 WEISS, A. et al. Assessing chimpanzees personality and subjective well-being in
3264 Japan. **American Journal of Primatology** 71, p. 283 – 292.2009.
3265
3266 WEISS, A. et al. The heritability of personality factors in chimpanzees (*Pan*
3267 *troglodytes*). **Behavior Genetics**, 30 (3), 213 – 221. 2000.
3268
3269 WHITHEAD, H. SOCPROG programs: analysing animal social structures.
3270 **Behavior Ecology Sociobiology** 63: p. 765 – 778. 2009.
3271
3272 WILEY, H. Prior-residence and coat-tails effects in dominance relationships of
3273 male dark-eyed juncos, *Junco hyemalis*. **Animal Behavior** 40, p. 487 – 596. 1990.
3274
3275 WILLIAMS, D. M.; WU, C.; BLUMSTEIN, D. T. Social position indirectly
3276 influences the traits yellow-bellied marmots use to solve problems. *Animal*
3277 *Cognition* 2021. Doi: 10.1007/s10071-020-01464-2
3278
3279 WILLIAMSON, C. M. et al. Social context dependent relationships between
3280 mouse dominance rank and plasma hormone levels. **Physiology and Behaviour**,
3281 171, p. 110 – 119. 2016.
3282

3283 WILSON, E. O. Sociobiology: The new synthesis. Cambridge, MA: Belknad,
3284 Press. 1975.
3285
3286 WILSON, D. S. et al. Shyness and boldness in humans and other animals.
3287 **Trends in Ecology and Evolution**. 9 p. 442 – 446. 1994.
3288
3289
3290 WISZNIEWSKI, J. et al. Social cohesion in a hierarchically structured embayment
3291 population of Indo-Pacific bottlenose dolphins. **Animal Behavior** 77, p. 1449 –
3292 145. 2005. Doi: 10.1016/j.anbehav.2009.02.025
3293
3294 [https://www.icmbio.gov.br/portal/ultimas-noticias/20-geral/10369-queixada-e-](https://www.icmbio.gov.br/portal/ultimas-noticias/20-geral/10369-queixada-e-salvo-por-equipe-do-parque-nacional-de-brasilia)
3295 [salvo-por-equipe-do-parque-nacional-de-brasilia.](https://www.icmbio.gov.br/portal/ultimas-noticias/20-geral/10369-queixada-e-salvo-por-equipe-do-parque-nacional-de-brasilia)
3296