

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS
FUNDAÇÃO PARQUE ZOOLOGICO DE SÃO PAULO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CONSERVAÇÃO DA FAUNA

MARINA ELISA DE OLIVEIRA

**Análise do comportamento de filopatria e dispersão em felinos, com ênfase
em *Puma concolor* com o uso de ferramentas moleculares**

SÃO CARLOS – SP

2019

MARINA ELISA DE OLIVEIRA

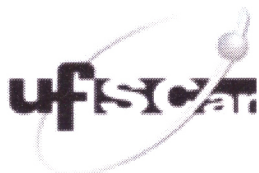
**Análise do comportamento de filopatria e dispersão em felinos, com ênfase
em *Puma concolor* com o uso de ferramentas moleculares**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Conservação da Fauna da Universidade Federal de São Carlos para obtenção do título de mestra profissional em Conservação da Fauna.

Orientador: Prof. Dr. Pedro Manoel Galetti Junior

SÃO CARLOS – SP

2019



UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS

Centro de Ciências Biológicas e da Saúde
Programa de Pós-Graduação em Conservação da Fauna

Folha de Aprovação

Assinaturas dos membros da comissão examinadora que avaliou e aprovou a Defesa de Dissertação de Mestrado da candidata Marina Elisa de Oliveira, realizada em 08/02/2019:

Prof. Dr. Pedro Manoel Galetti Junior
UFSCar

Profa. Dra. Alexandra Sanches
UFSCar

Prof. Dr. Ronaldo Gonçalves Morato
CENAP

Certifico que a defesa realizou-se com a participação à distância do(s) membro(s) Ronaldo Gonçalves Morato e, depois das arguições e deliberações realizadas, o(s) participante(s) à distância está(ão) de acordo com o conteúdo do parecer da banca examinadora redigido neste relatório de defesa.

AGRADECIMENTOS

No meu TCC da graduação, existe um agradecimento bem curto e simples que começa com “Os meus mais sinceros agradecimentos a todos aqueles que, de alguma forma, me apoiaram e impulsionaram a estar um passo mais perto de seguir a carreira pela qual me apaixonei”. Hoje, dois anos depois, e encerrando outro ciclo, continuo apaixonada pelo que faço e sinto a necessidade de escrever mais e agradecer nominalmente a quem tornou mais essa etapa possível.

Em primeiro lugar, gostaria de agradecer a Fundação Parque Zoológico de São Paulo, a Universidade Federal de São Carlos e ao Programa de Pós-Graduação em Conservação da Fauna. O PPGCFau tem contribuído imensamente para a formação de conservacionistas e no desenvolvimento de pesquisas na área de conservação e me sinto muito feliz por fazer parte dessa caminhada. Ao meu orientador, Prof. Dr. Pedro Manoel Galetti Junior, por ter me acolhido como sua orientada, mesmo sem me conhecer e ter me dado a oportunidade de me encontrar de novo dentro da genética da conservação. Ao colaborador desse trabalho, Dr. Bruno Henrique Saranholi, que também acompanhou muito de perto todo o processo e sempre esteve disposto a ajudar não somente a mim, mas todos os membros do LabBMC. A todos os membros do LabBMC por todos os dias de trabalho, colaboração e amizade. A turma do PPGCFau 2017 por serem pessoas incríveis. E aos membros da banca por terem aceitado o convite de avaliar e contribuir com esse trabalho.

A todos que contribuíram com amostras: Prof. Dra. Karin Werther e Aline B. de Souza da UNESP Jaboticabal, Prof. Dr. Carlos Teixeira e toda a equipe do CEMPAS – UNESP Botucatu, Luiz Pires e Maria Emília (Mila) do Zoológico Municipal de Bauru, Rodrigo Teixeira e toda a equipe do Parque Zoológico Municipal Quinzinho de Barros de Sorocaba, Cristina H. Adania da Associação Mata Ciliar e do Centro Brasileiro para Conservação dos Felinos Neotropicais, Renata Miotto e Andiará Silos Souza. Agradeço também às instituições FAPESP e CNPQ e às ONGs *Idea Wild* e *Neotropical Grassland Conservancy* pelo apoio financeiro.

Agradeço por último, mas não de forma menos importante, à minha mãezinha por todo o amor pela vida e pela biologia que ela me passou, ao meu pai por ser nossa calma, e à minha irmã, Maísa, por ser a melhor irmã que alguém poderia ter. Às minhas amigas para a vida toda: Aline, Julianas, Giovanna, Isabelas, Gabriela, Yasmin, Moreno, Natália e Ana que sempre ouviram cada momento de surto e compartilharam cada crise de riso da última (mais de) uma década; e ao Lucas, meu companheiro de casa durante esses últimos 2 anos. Ainda incluo todas as mulheres que vieram antes de mim abrindo caminho na ciência e as que ainda estão por vir. Eu não estaria onde estou hoje se não fosse por cada um de vocês.

*Unless someone like you cares a whole awful lot,
Nothing is going to get better. It's not.*

— Dr. Seuss, *The Lorax*

RESUMO

Entre as espécies de mamíferos poligâmicos é esperado que quase todos os machos dispersem, sendo responsáveis pela conectividade entre populações, e as fêmeas apresentem maior tendência ao comportamento de filopatria, sendo responsáveis pela estabilidade e crescimento populacional local. Essa assimetria comportamental resulta em maior parentesco entre as fêmeas do que entre os machos de uma mesma área. Contudo, a interferência antrópica pode alterar o comportamento das espécies e afetar a persistência das populações. Para entender melhor a ocorrência e causas do comportamento enviesado de filopatria em felinos, conduzimos primeiramente uma revisão bibliográfica sistemática sobre o assunto e posteriormente um estudo de caso sobre espécie *Puma concolor* através de ferramentas moleculares. Encontramos o padrão descrito para mamíferos poligâmicos para a maioria das espécies contempladas na revisão, com exceção de três espécies do gênero *Lynx*. Conforme esperado, influências antrópicas (caça, fragmentação do habitat e a existência de barreiras, principalmente rodovias) podem alterar os padrões de filopatria e dispersão. A variação comportamental observada entre populações e espécies parece ser devido ao contexto em que a população está inserida (variáveis antrópicas e naturais) e a plasticidade comportamental de cada espécie. Populações foram estudadas majoritariamente por radiotelemetria e ferramentas moleculares, mas detectamos que poucos estudos são comparáveis entre espécies e mesmo entre populações da mesma espécie. A descrição mais detalhada das áreas de estudo poderia facilitar a comparação entre trabalhos, pelo menos, com relação ao contexto da população. Com relação à espécie *P. concolor*, estudos apontam consistentemente para a maior dispersão dos machos e filopatria das fêmeas. Por meio da amostragem não-invasiva (fezes) de indivíduos inseridos em unidades de conservação, em uma área fragmentada e outra contínua, assim como a amostragem de indivíduos atropelados, pudemos delinear os padrões de parentesco intrasexual em cada esquema amostral. Os maiores valores médios de parentesco foram observados entre machos e entre fêmeas da área fragmentada, indicando maior comportamento filopátrico das fêmeas e um provável processo de dispersão frustrada dos machos devido a fragmentação e existência de rodovias como barreiras. Mais machos do que fêmeas foram amostrados como atropelamento, corroborando sua maior tendência dispersora e consequente mortalidade. Essa é a primeira evidência de dispersão frustrada em uma população brasileira, demonstrando também o potencial de análises genéticas e da amostragem não-invasiva para o estudo da dinâmica das populações.

Palavras-chave: carnívoro, conservação, comportamento animal, felidae, fragmentação

ABSTRACT

Among species of polygamous mammal it is expected that almost all males will disperse, acting as the main responsible for the connectivity between populations; on the other hand, females will show greater tendency to philopatry and will be responsible for the stability and local population growth. This behavioral asymmetry results in greater kinship among females than among males in the same area. However, anthropic interferences may alter species behavior and affect the persistence of populations. In order to understand better the occurrence and causes of sex-biased philopatry in felines, we first conducted a systematic literature review on the subject and subsequently a case study of *Puma concolor* through molecular tools. We found the pattern described for polygamous mammals for most of the species included in the review, except for three species of the genus *Lynx*. As expected, anthropogenic influences (hunting, habitat fragmentation, and the existence of barriers, mainly roads) can alter the patterns of philopatry and dispersal. The observed behavioral variation between populations and species seems to be due to the context in which the population is inserted (anthropic and natural variables) and the behavioral plasticity of each species. Populations were studied mainly with radiotelemetry and molecular tools, however we detected that few studies are comparable between species and even between populations of the same species. A more detailed description of the study areas could facilitate comparison between studies, at least in relation to the context the population is inserted. Regarding the species *P. concolor*, studies consistently point to greater male dispersal and female philopatry. Through the noninvasive sampling (feces) of individuals within conservation units, in a fragmented area and in a continuous area, as well as the sampling of roadkilled individuals, we were able to delineate patterns of intrasexual kinship in each sampling scheme. The highest mean values of kinship were observed between males and between females of the fragmented area, indicating greater female philopatry and probable frustrated male dispersal due to fragmentation and the existence of roads as barriers. More males than females were sampled as roadkills, corroborating greater male dispersal tendency and consequent mortality. This is the first evidence of frustrated dispersal in a Brazilian population, also demonstrating the potential of genetic analysis and non-invasive sampling for the study of population dynamics.

Key words: animal behavior, carnivorous, conservation, felidae, fragmentation

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 – Fluxograma demonstrando os passos seguidos durante o processo de delimitação dos artigos que comporiam a revisão. Os passos 2 até 4 foram realizados dentro do programa StArt.....	26
Figura 2 – Artigos retornados durante a fase de busca nas bases de dados e aceitos durante as fases de seleção primária e secundária.....	29
Figura 3 – Frequência dos tipos de metodologias utilizadas nos artigos encontrados.....	29
Figura 4 – Distribuição das populações de felinos estudadas por continente. A Oceania não está incluída por não possuir nenhuma espécie de felino nativa.....	35
Figura 5 – Distribuição dos anos das publicações identificadas por intervalo de tempo.....	35
Figura 6 – Localização das unidades de conservação amostradas no estado de São Paulo, principais rodovias e localização dos pontos de coleta de fezes e tecido/sangue para os indivíduos atropelados. Localização de São Paulo com relação ao território brasileiro no canto superior esquerdo. Caixas na porção inferior mostram os remanescentes incluídos nas áreas continua e fragmentada. Nem todos os indivíduos amostrados são visíveis devido a sobreposição visual.....	49
Figura 7 – Fezes coletadas e indivíduo fêmea de <i>Puma concolor</i> . (A) e (B) Fezes identificadas como de <i>P. concolor</i> pelo tamanho e morfologia e posteriormente confirmadas molecularmente e (C) fêmea da espécie focal.....	50

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 – Características dos comportamentos de filopatria e dispersão descritos na literatura para as espécies de felinos.....	29
Tabela 2 – Unidades de conservação amostradas e suas principais características.....	49
Tabela 3 – Número de indivíduos amostrado dentro de cada unidade de conservação e como atropelamento.....	53
Tabela 4 – Número total de comparações dentro de cada grupo amostral, número de pares que apresentaram cada categoria de relacionamento e porcentagem (em parênteses).....	54
Apêndice 1 – Valores médios (Média), mínimos (Mín.) e máximos (Máx.) do coeficiente de parentesco de máxima verossimilhança diádica (r) para comparações par-a-par entre machos (M:M) e entre fêmeas (F:F); número de comparações (N); erro padrão; variância e desvio padrão.....	68
Apêndice 2 – Valores de P para o teste de Kruskal-Wallis entre valores de parentesco (r) para comparações entre fêmeas (F:F) e entre machos (M:M) por esquema amostral (atropelamentos – atr.; indivíduos da área contínua – cont.; indivíduos da área fragmentada – frag.). Valores significativos de P ($P < 0.05$) indicados por *.....	68

SUMÁRIO

1 APRESENTAÇÃO	9
2 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA	10
2.1 O COMPORTAMENTO DE FILOPATRIA E DISPERSÃO NOS MAMÍFEROS	10
2.2 CAUSAS PARA O COMPORTAMENTO DIFERENCIAL ENTRE OS SEXOS	12
2.3 PADRÕES DE PARENTESCO GERADOS PELA FILOPATRIA ASSIMÉTRICA	14
2.4 O COMPORTAMENTO FILOPÁTRICO EM FELINOS	16
2.5 DISPERSÃO E FILOPATRIA EM PAISAGENS MODIFICADAS	17
2.6 FERRAMENTAS MOLECULARES PARA OBTENÇÃO DE DADOS ECOLÓGICOS E CONSERVAÇÃO	18
3 OBJETIVOS	21
3.1 OBJETIVO GERAL	21
3.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS	21
4 CAPÍTULO 1: Filopatria e dispersão em felinos: uma revisão para a compreensão desses comportamentos em ambientes alterados	22
4.1 INTRODUÇÃO	22
4.2 MATERIAIS E MÉTODOS	25
4.2.1 Busca em bases de dados	26
4.2.2 Seleção primária dos artigos	27
4.2.3. Seleção secundária dos artigos	28
4.3 RESULTADOS	28
4.4 DISCUSSÃO	36
5 CAPÍTULO 2: Filopatria e dispersão frustrada de <i>Puma concolor</i> em uma paisagem antropizada no sudoeste brasileiro	45
5.1 INTRODUÇÃO	45
5.2 MATERIAIS E MÉTODOS	47
5.2.1 Área de Estudo	47
5.2.2 Coleta de amostras e extração de DNA	49
5.2.4 Identificação do sexo	50
5.2.4 Parentesco, relacionamento e estatística	51
5.3 RESULTADOS	52
5.4 DISCUSSÃO	53
6 CONSIDERAÇÕES FINAIS	56
REFERÊNCIAS	58
APÊNDICES	67

1 APRESENTAÇÃO

A presente dissertação visa contribuir para o maior entendimento da dinâmica espacial das espécies de felinos a partir de uma revisão bibliográfica sistemática e de um estudo de caso sobre aspectos da filopatria e dispersão da espécie *Puma concolor* a partir do uso de ferramentas moleculares. Dessa forma, essa dissertação está dividida em três partes principais para melhor compreensão. Inicialmente é apresentada a fundamentação teórica que embasa todos os aspectos abordados durante o trabalho, seguido de dois capítulos: a revisão bibliográfica e o estudo de caso sobre o comportamento de onças-pardas (*Puma concolor*) em uma paisagem modificada pelo homem.

No primeiro capítulo, foi realizada uma revisão bibliográfica sistemática sobre os comportamentos de filopatria e dispersão em todas as espécies de felinos. Essa revisão teve como objetivo agrupar os conhecimentos existentes sobre esses comportamentos, que são esperados ocorrerem de forma assimétrica entre os sexos, as principais causas apontadas para o comportamento de cada sexo e cada espécie, bem como ressaltar quais as lacunas de conhecimento ainda existem, e fundamentar a teoria do capítulo 2.

No segundo capítulo, por meio da amostragem de tecido ou sangue provenientes de onças-pardas atropeladas em rodovias e de amostras não-invasivas (fezes) coletadas dentro e ao redor de unidades de conservação, pudemos avaliar o parentesco intrasexual de machos e de fêmeas para inferir sobre os comportamentos de filopatria e dispersão dessa espécie imersa em uma paisagem antropizada. Comparamos o padrão de parentesco entre indivíduos atropelados e aqueles amostrados dentro das unidades de conservação e pudemos detectar o comportamento filopátrico nas fêmeas, mas também que a perda e fragmentação do habitat, associado à existência de rodovias como barreiras, estão aumentando a permanência dos machos que seriam essencialmente dispersores. Paralelamente, a maior mortalidade dos machos por colisão com veículos em rodovias também indica sua maior tendência dispersora, mas que esse comportamento tem sido frustrado pela existência de tais rodovias. Observamos, dessa forma, a primeira evidência de dispersão frustrada, fruto da influência antrópica, nessa espécie na América do Sul.

Em síntese, nosso estudo mostrou que a influência antrópica vem alterando a dinâmica espacial dos felinos em grande escala e que ainda há lacunas de conhecimento acerca do comportamento das espécies que precisam ser preenchidas para que ações de manejo possam ser tomadas visando a conservação dessas espécies.

2 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

2.1 O COMPORTAMENTO DE FILOPATRIA E DISPERSÃO NOS MAMÍFEROS

De acordo com Clutton-Brock e Harvey (1978) a densidade e distribuição dos indivíduos de uma população é majoritariamente influenciada pela distribuição, densidade e qualidade de recursos que essa espécie depende. A disposição dos indivíduos na paisagem e a relação estabelecida entre eles, ou seja, a dinâmica espacial das populações, também pode ser moldada pela própria presença ou ausência de coespecíficos, assim como a forma que esses coespecíficos compartilham os recursos e se relacionam com os vizinhos (CLUTTON-BROCK; HARVEY, 1978; ELBROCH et al., 2017; HONER et al., 2005; SUNQUIST, 1981). Como a maior parte dos recursos encontra-se distribuída de forma heterogênea na paisagem, é esperado encontrar maior densidade de indivíduos nos pontos de maior concentração de recursos e menor densidade onde os recursos são mais escassos (BROWN; ORIAN, 1970). Esses recursos podem ser de natureza alimentar – por exemplo, a distribuição das presas (WINTERBACH et al., 2015); reprodutivos – por exemplo, a disponibilidade de parceiros (AMOS et al., 2001); ou de outro gênero – por exemplo, locais de reduzida predação ou existência de áreas protegidas (CROOKS K.R., 2002; RUUSILA, 2001), entre outros. Todavia, os recursos geralmente são limitados e a decisão de permanecer em determinada área e competir com coespecíficos por recursos ou dispersar para outros ambientes em busca de novas oportunidades apresentam vantagens e desvantagens desiguais dependendo do sexo, idade e status social do indivíduo (GREENWOOD, 1980).

O comportamento do indivíduo de permanecer e se reproduzir dentro de seu território, área ou grupo natal é chamado de filopatria e tem sido estudado em diversos grupos animais (DOBSON, 1982; GREENWOOD, 1980; WASER; JONES, 1983). Esse comportamento pode ocorrer de forma assimétrica entre os sexos em algumas espécies, ou seja, um dos sexos dispersa predominantemente, enquanto o outro tende a permanecer dentro do seu grupo ou território natal. Por exemplo, o urso-pardo (*Ursus arctos*), um carnívoro de hábito solitário, se encaixa nesse caso (ZEDROSSER et al., 2007). Diversos estudos apontam para a dispersão predominante dos machos e maior filopatria das fêmeas, essas permanecendo em sobreposição ou adjacência ao território materno (MCLELLAN; HOVEY, 2001; PROCTOR et al., 2005; STØEN et al., 2006). Em um estudo realizado na Suécia, a probabilidade de dispersão de ursos-pardos machos foi de 94%, enquanto a das fêmeas foi de apenas 41%, sendo que fêmeas de

mesma ninhada parecem competir pela oportunidade de permanecerem filopátricas (ZEDROSSER et al., 2007). De forma contrária, nos lobos-etíopes (*Canis simensis*), um carnívoro social, os machos são mais propensos a permanecerem em sua matilha natal e as fêmeas geralmente dispersam e são recrutadas por outras matilhas ou se tornam indivíduos sem matilha (SILLERO-ZUBIRI; GOTTELLI; MACDONALD, 1996). Ainda, ambos os sexos de algumas espécies podem apresentar taxas de filopatria ou dispersão simétricas. Por exemplo, machos e fêmeas do rato canguru (*Dipodomys spectabilis*; JONES, 1984) e do arganz do campo (*Microtus ochrogaster*; MCGUIRE et al., 1993) são igualmente filopátricos. Por outro lado, em uma espécie de macaco-de-cheiro (*Saimiri oerstedii citrinellus*), os dois sexos são igualmente dispersores, apesar dos machos dispersarem por distâncias maiores (BLAIR; MELNICK, 2012).

Para o sexo que dispersa, seja apenas um ou ambos, pode-se atribuir diferentes classificações de acordo com a época em que a dispersão ocorre. Assim, se acontece antes da reprodução para estabelecimento de um território permanente ou semipermanente próprio é denominada dispersão natal, mas se ocorre entre uma época reprodutiva e outra é chamada dispersão reprodutiva (GREENWOOD, 1980; PUSEY; PACKER, 1987; WASER; JONES, 1983). Podemos também classificar os processos de dispersão e filopatria em duas categorias: inato e ambiental. Howard (1960) ressalta que o comportamento inato ocorre independente da densidade de indivíduos e da abundância de recursos, sendo inerente à espécie, enquanto que o comportamento ambiental ocorre em resposta às condições ambientais. A alta densidade de indivíduos e suas consequências (competição por recursos e companheiros, endogamia, infanticídio, agressividade, falta de áreas de vida adequadas, expulsão pelos pais, entre outros) e baixa disponibilidade de recursos levariam à dispersão dos indivíduos (FERRERAS et al., 1997); enquanto que a alta disponibilidade de recursos e baixa densidade de indivíduos levaria à filopatria (FATTEBERT et al., 2015). Bowler e Benton (2005), por outro lado, defendem que em muitos casos esses comportamentos dependem de fatores ambientais e evolutivos em conjunto para sua ocorrência. Lambin (1994) identificou que machos da espécie *Microtus townsendii* (ratazana de Townsend), encontrada na América do Norte, apresentam altas taxas de dispersão e que as fêmeas são mais propensas à filopatria, apresentando baixa frequência de dispersão. No entanto, o número de fêmeas dispersoras poderia ser elevado caso houvesse alta densidade de fêmeas adultas no momento do nascimento dessa prole, indicando que a competição por recursos com residentes seria um fomento à dispersão. Nesse caso, a dispersão das fêmeas seria pelo menos parcialmente dependente da densidade. Dessa forma, a dispersão

e filopatria podem ser vistos como comportamentos individuais que apresentam consequências demográficas e genéticas para a população como um todo (BOWLER; BENTON, 2005).

2.2 CAUSAS PARA O COMPORTAMENTO DIFERENCIAL ENTRE OS SEXOS

As causas pelas quais os indivíduos dispersam têm sido melhor estudadas do que as causas pelas quais esses permanecem filopátricos (WASER; JONES, 1983) e três hipóteses principais têm sido levantadas para explicar a dispersão preferencial de um dos sexos: (1) a hipótese da fuga de endogamia (PACKER, 1979; PUSEY, 1987); (2) a hipótese da competição por recursos; e (3) a hipótese da competição por companheiros (GREENWOOD, 1980; DOBSON, 1982; MOORE e ALI, 1984). Essas hipóteses não são mutualmente exclusivas e com frequência aparecem agrupadas para explicar a dispersão preferencial (DOBSON e JONES, 1985).

Na primeira hipótese, baseada na fuga da endogamia, alguns autores defendem que a dispersão tendenciosa de um dos sexos evoluiu, pelo menos em parte, como um mecanismo para evitar a endogamia e seria independente da densidade. Se um dos sexos dispersar em maior frequência e/ou distância que o outro, as chances da população local sofrer com os custos da endogamia são reduzidas por efeito da menor probabilidade do encontro entre parentes (BENGTSSON, 1978; CLUTTON-BROCK, 1989; PACKER, 1979; PUSEY, 1987). Esse argumento foi utilizado para explicar o comportamento do babuíno-anúbis (*Papio anubis*) no Gombe National Park, na Tanzânia. Todos os machos conhecidos trocaram de bando após atingirem a maturidade sexual, enquanto as fêmeas mostraram preferência para acasalamento por machos oriundos de outros bandos e por machos que não poderiam ter sido seu pai sobre os machos que poderiam ter sido (PACKER, 1979). É importante considerar que, dentro da hipótese da fuga da endogamia, o papel da dispersão é aumentar a distância de transmissão das características genéticas, ao invés da distância geográfica bruta que o animal poderia percorrer. Nesse processo o indivíduo também está transportando suas características genéticas para longe de sua população original, abrindo espaço para um novo residente potencialmente vindo de outra população e, conseqüentemente, resultando também em maior diversidade genética local (HOWARD, 1960).

Outras hipóteses surgiram porque a hipótese da fuga da endogamia sozinha não poderia explicar completamente a dispersão assimétrica dos sexos. Qualquer um dos sexos poderia dispersar afim de diminuir o encontro entre parentes e assim evitar a endogamia local, porém

esse não é o padrão observado (JOHNSON e GAINES, 1990). Nas espécies de mamíferos que geralmente apresentam comportamento poligâmico, as fêmeas frequentemente são filopátricas enquanto os machos dispersam, e nas espécies de aves que geralmente são monogâmicas, o inverso ocorre (GREENWOOD, 1980; WASER; JONES, 1983).

A segunda e terceira hipóteses, da competição por recursos e por companheiros, respectivamente, também preveem que a competição dentro do grupo ou território natal pode promover a dispersão de indivíduos jovens e subordinados para habitats que ofereçam um equilíbrio ótimo entre a competição intraespecífica e a disponibilidade de recursos. Contudo, o tipo de recursos críticos pelos quais indivíduos competem pode variar de acordo com o sexo e época de vida e, conseqüentemente, variam-se também os custos e benefícios associados à permanecer ou dispersar (DOBSON, 1982; MOORE; ALI, 1984; PUSEY; PACKER, 1987). Como uma explicação para as diferentes taxas de dispersão e filopatria observados, alguns autores defendem que esse padrão pode ter derivado dos sistemas de acasalamento e em resposta às estratégias reprodutivas de cada sexo (DOBSON, 1982; GREENWOOD, 1980). Machos adultos de mamíferos comumente poligâmicos investem pouco em descendentes, não realizam cuidado parental, mas empregam energia para defesa de sua área de vida e competem entre si para ter acesso exclusivo ao acasalamento com múltiplas fêmeas. Por outro lado, as fêmeas investem mais vigorosamente na geração dos descendentes (acasalamento, gravidez e cuidado parental) e em evitar encontros agressivos com outros indivíduos (GREENWOOD, 1980; MOORE; ALI, 1984). Assim, Greenwood (1980) propôs a ideia de que as fêmeas, no contexto do sistema de acasalamento poligâmico, competiriam por recursos e se beneficiariam em serem filopátricas pela familiaridade com a área de vida natal, a disponibilidade de recursos e pela relação de tolerância que manteriam com as fêmeas vizinhas. Os machos, por outro lado, competiriam por companheiras e se beneficiariam por dispersar, evitando competição com machos residentes dominantes e, conseqüentemente, o endocruzamento com fêmeas aparentadas filopátricas.

Em aves que geralmente são monogâmicas, o padrão é invertido, as fêmeas são predominantemente dispersoras e os machos são filopátricos. Uma característica comum a essas espécies de aves é que os machos geralmente defendem um recurso que é de suma importância para a aquisição de uma parceira ou para a criação de descendentes e a competição entre os machos seria pela defesa desse recurso ao invés de pela defesa ao acesso às fêmeas, ao contrário dos mamíferos poligâmicos. Já as fêmeas competiriam entre si pelo companheiro que detivesse os melhores recursos, podendo proporcionar maior sucesso reprodutivo às fêmeas (GREENWOOD, 1980; GREENWOOD; HARVEY, 1982).

Dentre as variáveis que potencialmente beneficiam a filopatria destacam-se, além do conhecimento acerca dos recursos na área de vida natal; a taxa de troca de residentes, que possibilita o estabelecimento de indivíduos em áreas de vida que se tornam desocupadas conforme os antigos residentes morrem; a saturação do habitat, não oferecendo melhores oportunidades no entorno, mas abrindo a possibilidade de acomodação da prole no território natal através da tolerância entre indivíduos; e dependência de “melhorias” na área de vida natal criadas pelas gerações anteriores (sistemas de buracos ou esconderijos de comida, por exemplo) (WASER; JONES, 1983). Em contrapartida, dentre os custos da filopatria, destaca-se principalmente o potencial dos indivíduos competirem com os pais, ocasionando em maior custo reprodutivo aos pais (CLARK, 1978).

De forma mais abrangente, cada tipo de comportamento apresenta vantagens evolutivas que possibilitam a persistência da população como um todo. Stiebens et al. (2013) estudaram colônias de tartarugas cabeçudas (*Caretta caretta*) distribuídas ao longo de quatro ilhas no arquipélago do Cabo Verde e descobriram que, em virtude da alta taxa de filopatria das fêmeas, cada colônia funciona como um reservatório de diversidade genética. Em contrapartida, o fluxo gênico provocado pela dispersão direcional dos machos mantém o potencial adaptativo para toda a população. A filopatria também seria uma estratégia para a saturação do habitat e alguns autores propõem que restrições ecológicas, a sobreposição de gerações devido a longevidade dos indivíduos e os riscos associados a dispersão podem favorecer o comportamento de filopatria (HATCHWELL; KOMDEUR, 2000). Ainda, alguns pesquisadores apontam que a seleção pode atuar de forma a favorecer o comportamento de ajuda entre o sexo filopátrico, principalmente se há a sobreposição de gerações e abundância de recursos, ao passo que o comportamento agressivo seria favorecido entre indivíduos do sexo mais inclinado a dispersar (CLUTTON-BROCK; LUKAS, 2012; GREENWOOD, 1980; JOHNSTONE; CANT, 2008). Assim, a fixação da assimetria comportamental entre os sexos seria resultante do desbalanço entre as vantagens e desvantagens de dispersar ou permanecer filopátrico para cada sexo (ou classe de indivíduos, por exemplo, machos ou fêmeas jovens e não dominantes) ao longo da evolução (GREENWOOD, 1980; DOBSON, 1982; MOORE e ALI, 1984).

2.3 PADRÕES DE PARENTESCO GERADOS PELA FILOPATRIA ASSIMÉTRICA

As taxas de dispersão e filopatria assimétricas geram diferentes padrões de associação espacial e genética entre os sexos na população local (VAN STAADEN; CHESSER; MICHENER, 1994). A filopatria das fêmeas, no caso dos mamíferos, leva à maior

probabilidade de indivíduos vizinhos apresentarem mais relações de parentesco do que seria esperado ao acaso. Por outro lado, o sexo predominantemente dispersor apresenta menos relações de parentesco tanto com o sexo filopátrico quanto com outros indivíduos do mesmo sexo (GOMPPER; GITTLEMAN; WAYNE, 1998; RATNAYEKE; TUSKAN; PELTON, 2002). Essa estrutura de parentesco pode ser observada mesmo em espécies que não apresentam forte comportamento filopátrico de um dos sexos, ou seja, existe certa taxa de dispersão entre o sexo filopátrico, como o caso do roedor *Neotoma macrotis*, estudado no estado da Califórnia (EUA) (MATOCQ; LACEY, 2004).

A relação de parentesco estabelecida entre o sexo filopátrico, além de poder favorecer a maior tolerância e fomentar comportamentos de ajuda entre os indivíduos, pode potencialmente conferir maior sucesso reprodutivo e sobrevivência aos indivíduos filopátricos pelo acesso a recursos de melhor qualidade e influenciar a estrutura social desse sexo (RIBAS et al., 2016; RODGERS et al., 2015; SANDELL 1989). Zedrosser et al. (2007) que estudaram a probabilidade de dispersão em ursos-pardos (*Ursus arctos*) sugeriram que a competição pela filopatria entre fêmeas da mesma ninhada seria reduzida conforme maior a idade da mãe e a existência de mais fêmeas aparentadas ao redor, reduzindo os custos de não permanecer necessariamente dentro do território materno. Contudo, nem sempre é fácil detectar o parentesco estabelecido entre os indivíduos através de observações diretas. Em espécies gregárias e/ou sociais, o maior parentesco dentro do grupo pode ser mais facilmente detectado (PACKER, 1979; PUSEY; PACKER, 1987), no entanto, em espécies solitárias, o agrupamento de indivíduos aparentados pode se dar através da sobreposição ou adjacência de territórios (SWEANOR; LOGAN; HORNOCKER, 2000), sendo necessário a aplicação de análises genéticas para confirmar esse padrão. Alguns pesquisadores reportam, ainda, a formação de linhagens matrilineares onde existe pronunciado comportamento filopátrico das fêmeas, como no caso do leopardo (*Panthera pardus*) (FATTEBERT et al., 2015, 2016). Na população de leopardos estudada por Fatterbert et al. (2016) na África do Sul, fêmeas residentes diminuíram sua área de vida, cedendo parte dela às filhas filopátricas e aumentaram a sobreposição de território com vizinhas em resposta ao aumento da densidade de indivíduos. Esses comportamentos apoiam a hipótese da aptidão do residente, quando os benefícios da adaptação inclusiva (*inclusive fitness*) superam os custos da competição por recursos (FATTEBERT et al., 2015).

2.4 O COMPORTAMENTO FILOPÁTRICO EM FELINOS

O comportamento diferencial entre os sexos ocorre em uma ampla variedade de espécies, estruturas sociais e habitats. Diversos mamíferos já foram estudados com relação ao comportamento filopátrico e na maioria das espécies foi constatado o padrão predito para os mamíferos poligâmicos. Entre as espécies estudadas estão a raposa-vermelha (*Vulpes vulpes*; HARRIS; TREWHELLA, 1988), lontra norte-americana (*Lontra canadensis*; BLUNDELL et al., 2002), carcaju (*Gulo gulo*; CEGELSKI; WAITS; ANDERSON, 2003), gato-chileno (*Leopardus guigna*; NAPOLITANO et al., 2015) e urso pardo (*Ursus arctos*, PROCTOR et al., 2004). Essas espécies apresentam diferenças nas taxas em que esses comportamentos ocorrem devido a diferenças inter e intraespecíficas e, conseqüentemente, diferentes dinâmicas populacionais (BEKOFF; DANIELS; GITTLEMAN, 1984; WASER; JONES, 1983). Napolitano et al. (2015) entenderam que o nível de plasticidade na distância e frequência da dispersão de gatos-chilenos (*Leopardus guigna*) determinaria a resposta das populações à diferentes graus de antropização. Apenas alguns indivíduos seriam necessários dispersar por maiores distâncias para que o mínimo de conectividade necessário entre populações seja atingido para reduzir as chances de extinção. Contudo, as distâncias de dispersão registradas para os gatos-chilenos podem variar de 1,83 km (DUNSTONE et al., 2002) a 13,9 km (SANDERSON; SUNQUIST; W. IRIARTE, 2002), devido ao pequeno tamanho corporal médio da espécie, sendo bem menores do que o reportado para onças-pardas, por exemplo, que podem chegar a mais de 1300 km, e que tem potencial para manter a conectividade entre populações bem mais distantes (STONER et al., 2008).

Ainda falando das espécies de felinos, mamíferos de hábito geralmente territorialista, também já foi reportado o comportamento assimétrico em leões (*Panthera leo*; PUSEY; PACKER, 1987), lincos-pardos (*Lynx rufus*; JANEČKA et al., 2006) e tigres (*Panthera tigris*; GOUR et al. 2013). Em *Panthera leo*, espécie que vive em grupos sociais de 4 a 6 adultos em média (incluindo machos e fêmeas) (BAUER et al., 2016), os padrões de dispersão e filopatria dão-se entre grupos sociais, envolvendo muitas vezes a fissão ou fusão de grupos. Esse padrão parece ser bem descrito e fêmeas são predominantemente filopátricas apesar de também poderem dispersar do seu grupo natal em alguma proporção menor que a dos machos (PUSEY; PACKER, 1987). Contudo, parece haver maior custo associado à dispersão das fêmeas. Em um estudo na Tanzânia (PUSEY; PACKER, 1987) fêmeas dispersoras deram luz à filhotes significativamente mais tarde e apresentaram menor probabilidade de sobrevivência até os 8 anos de idade. No mesmo estudo foi detectado que quase todos os machos dispersam para

evitar os efeitos da endogamia dentro do grupo natal e a competição com machos dominantes. O custo associado à dispersão dos machos aparentou ser menor do que o custo associado à dispersão das fêmeas e conseguimos ver, nesse exemplo, forças diferenciais agindo sobre os sexos. Em tigres (*Panthera tigris*), Gour et al. (2013) identificaram o maior comportamento filopátrico das fêmeas em uma reserva na Índia através de análises de parentesco e autocorrelação espacial entre distâncias genéticas e geográficas. Pares de fêmeas separadas por até 4 km apresentaram a maior parte das relações de primeiro e segundo grau identificadas, equivalente a relações entre irmãos completos ou pai e filho e meio irmãos, respectivamente. Mas relações de segundo grau puderam ser observadas a até 26 km de distância, indicando que, apesar da maior tendência filopátrica, as fêmeas ainda são capazes de dispersar e manter a conectividade do ambiente em menor escala. A familiaridade com a área natal e seus recursos e a necessidade de recursos de qualidade para a criação de filhotes foram apontadas como causas para o maior comportamento filopátrico das fêmeas.

2.5 DISPERSÃO E FILOPATRIA EM PAISAGENS MODIFICADAS

Atualmente a perda e fragmentação do habitat estão entre as principais ameaças às espécies (CROOKS et al., 2011; CROOKS K.R., 2002; HADDAD et al., 2015), podendo alterar seus padrões ecológicos e comportamentais (RUELL et al., 2012). Uma vez que recursos geralmente são limitados e distribuídos de forma heterogênea, principalmente considerando o contexto de perda e fragmentação de habitats naturais, a dinâmica das populações em paisagens alteradas pode influenciar de forma direta sua aptidão (HOWARD, 1960). Nesse contexto, é importante ressaltar que mesmo espécies com alta habilidade de dispersão e plasticidade comportamental (diferentes respostas dependendo da densidade e abundância de recursos), como são os felinos, podem sofrer consequências da fragmentação e alteração do habitat (ZANIN et al., 2016).

Entender os fatores que afetam a estrutura social, os padrões de dispersão, filopatria e, conseqüentemente, padrões de persistência e estabilidade populacional, fluxo gênico e recolonização de habitats são altamente relevantes no contexto de manejo de populações (BLUNDELL et al., 2002). Em onças-pardas (*Puma concolor*), por exemplo, uma espécie que tem sido melhor estudada, a maior mortalidade das fêmeas devido a caça pode alterar padrões de crescimento populacional, depositando maior dependência na sobrevivência das fêmeas do que no próprio sucesso reprodutivo e recrutamento dos filhotes, uma vez que filhotes que se tornam órfãos muito cedo devido a morte da mãe tem pouca chance de sobrevivência

(ROBINSON et al., 2014). Ainda, os padrões de dispersão de ambos os sexos dessa espécie também são altamente moldados pela permeabilidade da paisagem, apresentando menores distâncias em fragmentos com permeabilidade reduzida devido a existência de obstáculos naturais e antropogênicos, como rios e infraestruturas de transporte, respectivamente (STONER et al., 2013). Essas barreiras podem também suprimir quase completamente a dispersão, gerando um processo de dispersão circular e frustrada, no qual os indivíduos tentam dispersar, mas são obrigados a voltar para próximo da área natal e, conseqüentemente, não é possível evitar efetivamente a endogamia (BEIER, 1995; MAEHR et al., 2002). As conseqüências da perda e fragmentação de habitat podem, dessa forma, tornar as populações localmente isoladas, aumentando a probabilidade de depressão endogâmica e até de extinção local, em um estágio mais avançado (MAHER et al., 2002).

Assim, entender o comportamento de filopatria e dispersão dos sexos é fundamental para priorizar ações de conservação que garantam a estabilidade e o fluxo gênico entre populações de acordo com a biologia da espécie. A identificação de padrões de migração assimétricos pode ser fundamental para delinear a dinâmica da metapopulação e prever a persistência regional, a vulnerabilidade e a expansão futura da população (EVANS et al., 2018). Waser e Jones (1983) ressaltam, ainda, que a filopatria das fêmeas é mais amplamente distribuída entre as espécies de mamíferos do que a formação de grupos sociais e que o estudo das condições que levam à filopatria em mamíferos solitários são parte importante para o entendimento de como grupos sociais complexos surgiram.

2.6 FERRAMENTAS MOLECULARES PARA OBTENÇÃO DE DADOS ECOLÓGICOS E CONSERVAÇÃO

O uso de colares de radiotelemetria têm sido amplamente utilizados para estudos de estrutura e densidade populacional, uso de áreas de vida, processos de dispersão, organização social, entre outros aspectos da ecologia de grandes felinos (BALME; SLOTOW; HUNTER, 2010; PIERCE et al., 1999; SUNQUIST, 1981; SWEANOR; LOGAN; HORNOCKER, 2000; ZIMMERMANN; BREITENMOSE-WÜRSTEN; BREITENMOSE, 2007). Todavia, essa técnica exige a captura e manipulação do animal, o que necessita de profissionais treinados e pode causar certo estresse aos animais. Nesse sentido, amostras não-invasivas, como pelos e fezes, tem sido uma opção cada vez mais empregada para o estudo e monitoramento de populações elusivas e que ocorrem em baixas densidades, como os felinos (SARANHOLI;

CHÁVEZ-CONGRAINS; GALETTI, 2017; WULTSCH; WAITS; KELLY, 2016). O uso da amostragem não-invasiva em conjunto com ferramentas moleculares têm permitido analisar e monitorar diversos aspectos ecológicos e genéticos das espécies como parentesco, estrutura genética, dispersão, organização social, entre outros, e representam uma alternativa cada vez mais precisa e menos custosa para responder perguntas importantes para a conservação das espécies (GOUR et al., 2013; SARANHOLI; CHÁVEZ-CONGRAINS; GALETTI, 2017; SPONG; CREEL, 2001; WULTSCH; WAITS; KELLY, 2016).

Dentre os marcadores nucleares, os microssatélites têm sido amplamente empregados como ferramenta para análises genéticas para o estudo de populações (CROTEAU; HEIST; NIELSEN, 2010; MIOTTO et al., 2012; NICHOLS et al., 2012; RIBAS et al., 2016; SARANHOLI; CHÁVEZ-CONGRAINS; GALETTI, 2017; SCHMIDT et al., 2016). Destaca-se, entre as análises genéticas, a análise de parentesco através de marcadores microssatélites que tem potencial de responder questões acerca da organização espacial e comportamento das espécies. Os estimadores de parentesco foram desenvolvidos primariamente para estudar a herdabilidade de caracteres quantitativos em populações naturais, onde há muitas variáveis ambientais envolvidas (RITLAND, 2000). Inicialmente foram criados os métodos de Identidade Por Descendência (IBD – *Identity by Descent*). A relação entre dois indivíduos (r – também chamado de coeficiente de parentesco) pode ser interpretada como a fração de alelos que são compartilhados idênticos por descendência. Essa estimativa toma forma de um contínuo de valores entre indivíduos que variam de -1 a 1 (BLOUIN, 2003; RITLAND, 2000).

Alternativamente, com o aumento do poder computacional, surgiram os métodos de máxima verossimilhança. Esses métodos apresentam valores de r que variam de 0 a 1 e que podem ser traduzidos em classes de relacionamento. O valor de r entre um par de indivíduos é encontrado inserindo diferentes valores na equação de probabilidade (cada um correspondendo a uma relação de interesse) até que a máxima verossimilhança seja encontrada (MILLIGAN, 2003). Valores ao redor de 0,5 representam relações entre pai/mãe e filho/filha e entre irmãos completos (relações de 1º grau), valores ao redor de 0,25 representam relações correspondentes a meio irmãos (2º grau) e ao redor de 0,125 entre indivíduos que apresentam relações de terceiro grau, como primos (BLOUIN, 2003).

Janečka et al. (2007), por exemplo, estudaram a dispersão enviesada dos machos e a estrutura social em lincês-pardos (*Lynx rufus*) por meio de análises genéticas e, em particular, através do parentesco. Eles observaram que a distribuição das frequências dos valores de r na população estudada apresentava picos ao redor de -0,1, 0,2 e 0,6 entre os pares de fêmeas. Esses valores correspondem a pares de indivíduos não relacionados, com relação de 2º e de 1º grau,

respectivamente, sugerindo que fêmeas estão permanecendo mais na população natal. Pares machos, por outro lado, apresentaram valores de parentesco distribuídos aleatoriamente, sugerindo que os machos são aleatoriamente distribuídos no espaço, resultado de sua maior dispersão.

Cada método de estimativa apresenta propriedades específicas sob determinadas circunstâncias, mas, de forma geral, a performance de todos os estimadores depende da quantidade de informação genética disponível. Usualmente, o número de locos, o número de alelos nesses locos e as respectivas frequências alélicas têm grande influência no erro e desvio padrão dos estimadores. Os marcadores conservados e com grande número de alelos, como os microssatélites, apresentam alto desempenho para todas as estimativas (BLOUIN, 2003; BLOUIN et al., 1996; MILLIGAN, 2003).

3 OBJETIVOS

3.1 OBJETIVO GERAL

Através de uma revisão bibliográfica sistemática, englobando todas as espécies de felinos, objetivamos analisar os comportamentos de filopatria e dispersão nesse grupo. Ainda, tendo como foco a espécie *Puma concolor*, intencionamos analisar o padrão desses comportamentos em uma paisagem antropizada com o uso de ferramentas moleculares.

3.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

Capítulo 1:

- Averiguar se o comportamento de filopatria e dispersão descrito para as espécies de felinos se enquadra dentro do predito para as espécies de mamíferos poligâmicos;
- Verificar para quais espécies o comportamento de filopatria já foi estudado;
- Identificar qual a definição de filopatria empregada por cada autor;
- Identificar as causas levantadas para a filopatria ou dispersão de cada sexo;
- Identificar quais as principais metodologias utilizadas;
- Apontar quais variáveis seriam responsáveis pelas diferenças nas taxas de filopatria e dispersão entre as espécies;
- Identificar as espécies com mais lacunas de estudos e informações.

Capítulo 2:

- Estudar os padrões de parentesco entre fêmeas e entre machos de *P. concolor*;
- Analisar se o padrão de parentesco entre fêmeas condiz com o padrão previsto dentro da filopatria preferencial das fêmeas;
- Analisar se o padrão de parentesco entre machos condiz com a hipótese de que a perda e fragmentação de habitat e a existência de barreiras naturais ou antropogênicas ocasionam no processo de dispersão frustrada.

4 CAPÍTULO 1: Filopatria e dispersão em felinos: uma revisão para a compreensão desses comportamentos em ambientes alterados

4.1 INTRODUÇÃO

Dentro do grupo dos felinos, que compreende 37 espécies, a maioria das espécies apresentam hábito de vida essencialmente solitário, com exceção dos leões (*Panthera leo*), do guepardo (*Acinonyx jubatus*) sob algumas condições e do gato doméstico (*Felis catus*) em ambientes urbanos (BRADSHAW, 2016; MACDONALD; LOVERIDGE, 2010). Seria esperado que espécies solitárias não estabeleçam laços familiares duradouros e que os indivíduos sejam menos propensos a interagir com coespecíficos ao longo da vida, com exceção da época reprodutiva (corte, cópula e cuidado parental – geralmente exercido apenas pela fêmea) (SANDELL, 1989). No entanto, apesar de solitários, os felinos não são sociais, podendo exibir complexas relações espaciais e sociais durante a vida com os indivíduos que vivem ao redor (BEKOFF; DANIELS; GITTLEMAN, 1984; ELBROCH et al., 2017; FERRERAS et al., 1997). Por exemplo, Elbroch et al. (2017) identificaram estratégias adaptativas entre indivíduos de *Puma concolor* em locais de alimentação muito similares às estratégias de espécies mais sociais. A tolerância e reciprocidade entre indivíduos parece conferir maior adaptação aos indivíduos que participam da rede de interações e parecem ser delimitadas por machos territorialistas. Dessa forma, as principais características que delimitam a organização espacial dos felinos, em especial o tamanho e sobreposição de áreas de vida e processos de dispersão em busca de novas áreas, são a quantidade de recursos disponíveis, a presença ou ausência de coespecíficos e as relações que se estabelecem entre eles (BEKOFF; DANIELS; GITTLEMAN, 1984; MACDONALD; MOSSER; GITTLEMAN, 2010; SANDELL, 1989).

Os mamíferos poligâmicos geralmente apresentam comportamentos de filopatria e dispersão de forma assimétrica entre os sexos e esse padrão é tido como ancestral dentro do grupo (GREENWOOD, 1980; MABRY et al., 2013; WASER; JONES, 1983). Quase todos os machos dispersam como uma característica praticamente obrigatória e as fêmeas apresentam maior tendência à filopatria, apesar de também poderem dispersar, mas geralmente por menores distâncias que os machos (GREENWOOD, 1980; WASER; JONES, 1983). Sendo assim, os machos são os principais responsáveis pela conectividade entre populações, enquanto a maior permanência das fêmeas mantém a estabilidade e o crescimento populacional local

(BLUNDELL et al., 2002; LOGAN; SWEANOR, 2009; SWEANOR; LOGAN; HORNOCKER, 2000; THOMPSON; JENKS, 2010).

A competição pelo acesso a recursos, companheiras para a reprodução ou como meio de evitar a endogamia parecem impulsionar a dispersão de machos jovens e/ou subordinados (DOBSON, 1982; GREENWOOD, 1980; PUSEY; WOLF, 1996). Paralelamente, a familiaridade com a área de vida e os recursos locais, a taxa de troca de residentes, a falta de recursos em outras regiões, a facilitação e tolerância exercida por fêmeas residentes e as vantagens da adaptação inclusiva parecem favorecer o comportamento de filopatria nas fêmeas, ocasionando em áreas de vida sobrepostas (CLUTTON-BROCK; LUKAS, 2012; GREENWOOD, 1980; JOHNSTONE; CANT, 2008; RATNAYEKE; TUSKAN; PELTON, 2002; VANDERWAAL; MOSSER; PACKER, 2009; WASER; JONES, 1983). De acordo com Sandell (1989), entre os carnívoros, se uma área contém recursos suficientes para sustentar mais de uma fêmea, então será estabelecido um sistema de sobreposição de áreas de vida, especialmente quando as densidades populacionais estiverem altas. Dessa forma, pode haver a seleção de comportamentos de ajuda entre o sexo filopátrico, em detrimento de comportamentos agressivos (JOHNSTONE; CANT, 2008). Apesar da dispersão ser responsável pela manutenção do fluxo gênico entre as populações e pela recolonização de novas áreas, a sobrevivência dos indivíduos do sexo filopátrico é fundamental para o crescimento e manutenção das populações já estabelecidas (LOGAN; SWEANOR, 2001; ROBINSON et al., 2014; SWEANOR; LOGAN; HORNOCKER, 2000).

No entanto, a influência antrópica pode alterar esse padrão (MAEHR et al., 2002; ONORATO et al., 2011). A fragmentação e perda do habitat diminuem a disponibilidade de áreas de qualidade, com a criação de matrizes com menos recursos entre áreas de recursos agrupados (unidades de conservação, por exemplo), podendo aumentar as distâncias de dispersão e o número de indivíduos que tentam dispersar mas são impedidos pela existência de barreiras naturais e antropogênicas, como rodovias (MAEHR et al., 2002; MORRISON; BOYCE; NIELSEN, 2015; VICKERS et al., 2015). Nessas situações não só os machos aumentam a tendência a dispersão devido a diminuição de áreas disponíveis, mas visto que as fêmeas podem contrair sua área de vida para acomodar filhas filopátricas somente até certo ponto, quando a área atinge sua capacidade, as filhas precisam dispersar em busca de condições adequadas (FATTEBERT et al., 2015; FERRERAS et al., 2004). Ainda, pressões antrópicas, como a caça, podem romper com a organização social estabelecida entre as fêmeas e alterar a quantidade de indivíduos filopátricos, através da abertura de vagas e permanência das fêmeas e de machos oportunistas (EVANS et al., 2018; FATTEBERT et al., 2015).

O estudo comparativo da ocorrência, causas e consequências dos comportamentos das espécies desempenham um papel importante no entendimento da evolução de padrões comportamentais e nas variáveis responsáveis pela plasticidade comportamental dentro e entre grupos (BEKOFF, 1989). Contudo, existe certa dificuldade em comparar estudos sobre a dinâmica e comportamento espacial de carnívoros, principalmente devido a diversidade de metodologias, desenhos amostrais e tipos de análises de dados utilizadas nos estudos (FEDY et al., 2008; SANDELL, 1989). A dispersão assimétrica entre os sexos era classicamente estudada por meio da observação direta dos indivíduos, o que impossibilitava o estudo de espécies que ocorrem em baixas densidades ou são elusivas, como os felinos (KOENIG et al., 1996). O uso de radiotelemetria e, mais recentemente, de ferramentas moleculares tem possibilitado o melhor monitoramento das populações, apesar das duas metodologias produzirem dados em diferentes escalas. Estimativas de medidas genéticas são capazes de inferir sobre a dispersão efetiva, ou seja, o fluxo gênico entre as populações e o sucesso reprodutivo dos indivíduos, enquanto a radiotelemetria mede a movimentação bruta dos indivíduos monitorados, assim como possíveis associações espaciais entre eles, mas ainda parece existir uma lacuna entre a teoria, informação genética, observacional e de radiotelemetria (FEDY et al., 2008; HANDLEY; PERRIN, 2007; KOENIG et al., 1996; SPONG; CREEL, 2001).

Outro problema com relação ao estudo desses comportamentos advém da diversidade de características ecológicas e comportamentais encontradas entre as espécies e, portanto, as definições de filopatria e dispersão variam amplamente entre os estudos (CLUTTON-BROCK; LUKAS, 2012). Waser e Jones (1983), que estudaram o comportamento de filopatria entre mamíferos solitários, definem filopatria como sendo o contínuo uso da área de vida natal após a idade de independência e o vínculo do indivíduo seria, nesse caso, a um local ao invés de a um indivíduo ou grupo de indivíduos específicos, aparentados ou não. Entretanto, eles não definem o que configuraria o local ou área de vida natal ou a extensão desse vínculo e definem indivíduos que estabeleceram área de vida na imediata adjacência a área de vida natal como tendo dispersado. Outros estudos, contudo, utilizam a contínua presença do indivíduo na população natal (PALOMARES et al., 2000) ou determinada porcentagem de sobreposição com a área de vida natal (ZIMMERMANN; BREITENMOSE-WÜRSTEN; BREITENMOSE, 2007) para definir a filopatria.

Apesar do agrupamento de indivíduos aparentados em uma mesma área através da filopatria ser capaz de moldar a organização social da população, esse padrão ainda tem sido pobremente estudado (SCHMIDT et al., 2016). Ao realizar uma revisão sistemática na literatura sobre o comportamento de filopatria e dispersão, objetivamos levantar dados oriundos de

diferentes metodologias e situações de estudo e averiguar se os padrões descritos para as espécies de felinos estão dentro do predito para mamíferos poligâmicos e quais as principais causas apontadas para cada comportamento. Esperamos que o padrão de filopatria das fêmeas e dispersão dos machos seja encontrado uma vez que, se a filopatria e dispersão conferem vantagens reprodutivas às fêmeas e aos machos, respectivamente, então essas características deveriam ser mantidas, a menos que condições adversas forcem o contrário. Padrões fora do previsto podem estar associados primariamente a alterações antrópicas na paisagem e, quando esse for o caso, identificamos quais as variáveis apontadas como responsáveis. A organização e os padrões espaciais das espécies de grandes carnívoros podem afetar os parâmetros demográficos das populações e, conseqüentemente, seu tamanho efetivo populacional (GOODRICH et al., 2010). Portanto, entender os fatores que afetam as populações pode nos ajudar a tomar ações mais efetivas para a conservação desses predadores de topo. Ainda, reunimos quais as definições de filopatria foram empregadas e quais metodologias têm sido utilizadas para monitorar o comportamento de filopatria afim propor medidas que guiem pesquisadores a produzir dados comparáveis entre espécies e entre populações da mesma espécie.

4.2 MATERIAIS E MÉTODOS

Realizamos uma revisão bibliográfica sistemática em quatro etapas: busca nas bases de dados, seleção primária dos artigos, seleção secundária dos artigos e extração de dados (Figura 1). A seleção dos artigos foi dividida em duas etapas devido ao volume de artigos retornado na fase de busca nas bases de dados. Por esse motivo também, optamos por utilizar a ferramenta StArt (State of the Art through Systematic Review) v. 2.3.4.2. (MONTEBELO et al., 2010) afim de organizar as fases de seleção dos artigos e de extração dos dados. Para iniciar um novo projeto é necessário preencher um protocolo que guia o pesquisador de forma a delimitar os objetivos e critérios de seleção que serão aplicados durante a revisão. A ferramenta permite que o usuário importe para o programa todas as informações dos artigos (título, autor, ano de publicação, palavras-chave, revista publicada, tipo de publicação e resumo) obtidos nas buscas feitas nas bases de dados. Assim, o uso dessa ferramenta torna a metodologia mais padronizada e replicável.

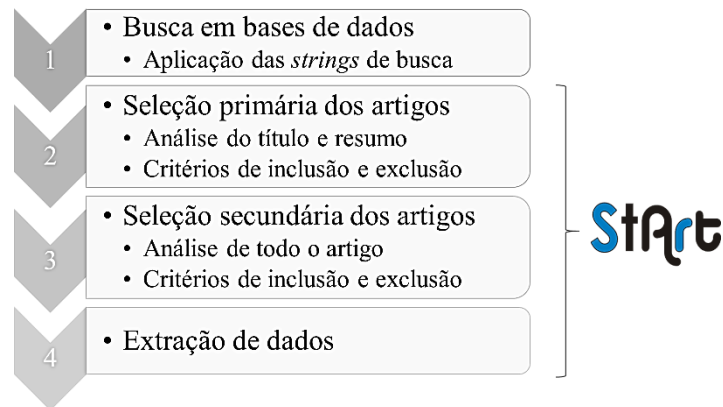


Figura 1 – Fluxograma demonstrando os passos seguidos durante o processo de delimitação dos artigos que comporiam a revisão. Os passos 2 até 4 foram realizados dentro do programa StArt.

4.2.1 Busca em bases de dados

Para as buscas dos trabalhos, escolhemos as bases de dados Web of Science e Scopus e usamos as *strings* de busca apresentadas a seguir:

Bloco 1: *philopatry OR philopatric OR phylopatriy OR phylopatric OR dispersal OR disperser OR relatedness OR spatial autocorrelation OR kinship OR inbreeding avoidance OR resource competition OR mate competition OR spatial pattern OR spatial distribution OR radiotelemetry OR sex-related difference OR home range overlap*

Bloco 2: *felidae OR felid OR felis OR otocolobus OR prionailurus OR puma OR acinonyx OR lynx OR leopardus OR caracal OR pardofelis OR panthera OR neofelis OR herpailurus OR leptailurus OR catopuma*

Para ser identificado na busca, o artigo precisava conter no título, resumo ou palavras-chaves uma das *strings* do bloco 1 e uma do bloco 2. As *strings* do bloco 1 foram pensadas de forma a englobar todos os comportamentos possíveis para os dois sexos (filopatria e dispersão), assim como as metodologias de estudo e parâmetros que podem ser empregadas para medir esses comportamentos. Essas palavras foram escolhidas por se encontrarem em artigos previamente conhecidos que tratavam do tema. O bloco 2 contém todos os gêneros de felinos reconhecidos por Johnson et al. (2006) e Kitchener et al. (2017) afim de englobar todas as espécies reconhecidas filogeneticamente. Ainda, optamos por usar as *strings* de busca apenas em inglês uma vez que este é o idioma mais utilizado em publicações científicas e buscamos apenas por trabalhos científicos já publicados.

4.2.2 Seleção primária dos artigos

A fase de seleção primária consiste na primeira triagem de todos os artigos retornados pela busca nas bases de dados para avaliar se cada artigo fornece informações sobre a questão principal da revisão. Nessa fase, foi analisado o conteúdo do título, resumo e palavras-chaves do artigo. Para ser incluído na fase de seleção dos artigos secundários, o artigo precisava obedecer aos seguintes critérios de inclusão estabelecidos:

1. Apresentar os resultados do parâmetro medido separado para os dois sexos;
2. Autores precisavam explicitar a existência de taxas dos comportamentos de filopatria ou dispersão simétricos ou assimétricos entre os sexos. Essa medida foi tomada para prevenir falsas inferências e incluir apenas estudos cujo desenho experimental houvesse sido pensado de forma a medir e discutir esses comportamentos.

Assim, os artigos excluídos foram alocados em uma das seguintes categorias:

- A. “Não relacionados ao comportamento de felinos”: Artigos que não tratassem de nenhuma das espécies de felinos ou que tratassem de felinos, mas não medissem diretamente de alguma forma seu comportamento. Alguns exemplos de temas de artigos que abordaram aspectos da biologia de felinos, mas não trataram de comportamento são: prevalência de patógenos, risco de predação de gado por felinos, o desempenho de uma metodologia específica, mortalidade após o uso de iscas envenenadas, presença ou ausência de determinada espécie, origem filogenética, entre outros.
- B. “Relacionado ao comportamento de felinos, mas não apresenta dados de filopatria”: estudos que tratavam de alguma forma do comportamento de alguma das espécies de felinos, mas não traziam dados sobre a filopatria. Por exemplo, duração de cuidado parental, movimentação dentro da área de vida, entre outros.
- C. “Indivíduos de cativeiro”: estudos que analisaram o comportamento de animais em situação de cativeiro.
- D. “Estudo de apenas um indivíduo”: estudos que analisaram o comportamento focal de apenas um indivíduo.
- E. “Não separação do sexo nos resultados”: estudos que não distinguiram o sexo dos indivíduos nos resultados.
- F. “Artigo não digitalizado”: estudos que não puderam ser encontrados por não estarem disponíveis em versão digital.
- G. “Modelagem, simulação, predição, PVA, outros”: estudos que não mediram parâmetros empíricos, mas se basearam em modelagens, simulações, predições, análises de viabilidade

populacional ou outros. Apesar de artigos que utilizam essas abordagens se basearem em parâmetros empíricos, os resultados dessas metodologias são o foco do estudo e não representam comportamentos observados pelos pesquisadores.

4.2.3. Seleção secundária dos artigos

Após a primeira triagem, os artigos que potencialmente tratassem do foco da revisão foram novamente analisados. Durante a seleção secundária dos artigos todo o conteúdo de cada artigo foi lido. Os critérios de inclusão e exclusão foram os mesmos da seleção primária dos artigos. Cada artigo foi revisado na íntegra três vezes para confirmar sua validade.

4.2.4 Extração dos dados

De posse dos artigos selecionados, deu-se início a fase de extração de dados. As variáveis coletadas foram: espécie focal; comportamento descrito para cada sexo e hipótese ou variável responsável pela filopatria ou dispersão daquele sexo; área de estudo e estado de conservação da área conforme descrito pelos autores; metodologias empregadas; parâmetro avaliado para medir a dispersão e filopatria; definição de filopatria utilizada; se observado ou não o processo de dispersão frustrada; e, por fim, caso fosse apontado um comportamento diferente do predito para mamíferos poligâmicos, indicamos qual variável apontada pelos autores como parcialmente ou totalmente responsável. Para incluir uma hipótese ou variável como responsável por cada comportamento, os autores precisavam afirmar que os resultados obtidos suportavam a hipótese. Essa medida foi tomada para não ocasionar falsas inferências e considerar apenas hipóteses ou variáveis que foram de alguma forma testadas ou tiveram suporte dos dados obtidos.

4.3 RESULTADOS

Na fase de busca nas bases de dados, foram retornados 6186 artigos, 1628 da base de dados Web of Science e 4558 da base Scopus. Desses, 1369 foram classificados como duplicados, ou seja, apareceram nas duas bases de dados, 4747 foram rejeitados na fase de seleção primária dos artigos e 71 passaram para a fase de seleção secundária dos artigos. 29 artigos foram rejeitados na fase de seleção secundária e, dessa forma, um total de 42 artigos que apresentam resultados sobre os comportamentos de filopatria e dispersão em felinos foram reunidos (Figura 2). 13 das 37 espécies reconhecidas por Johnson et al. (2006) estão contempladas nesses estudos (Tabela 1), sendo *Puma concolor* (onça-parda) a espécie com

maior representatividade, com aproximadamente 31% dos artigos (13). Apenas um dos artigos apresentou dados sobre mais de uma espécie (*Puma concolor* e *Leopardus pardalis*).

17 estudos (40,4%) tiveram como única metodologia o uso de dispositivos de radiotelemetria e sete (16,6%) empregaram apenas ferramentas moleculares. Seis estudos (14,2%) utilizaram as duas metodologias combinadas e outros 12 aplicaram radiotelemetria ou ferramentas moleculares associadas à outras metodologias (Figura 3). Outras metodologias utilizadas foram: observação direta, marcação individual, captura e recaptura, identificação de rastros, captura e análise de animais eutanasiados.

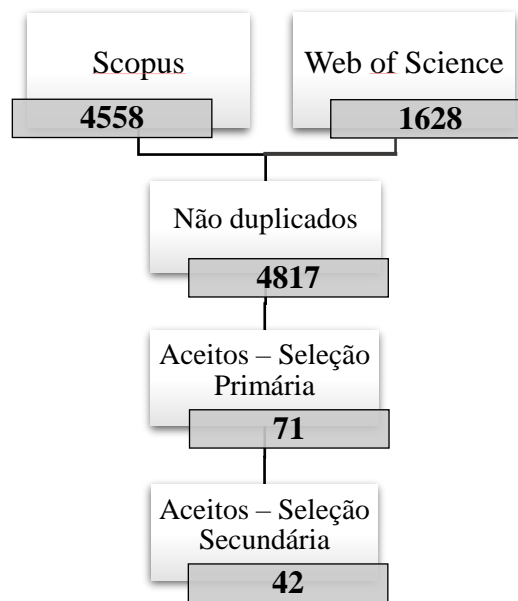


Figura 2 – Artigos retornados durante a fase de busca nas bases de dados e aceitos durante as fases de seleção primária e secundária.

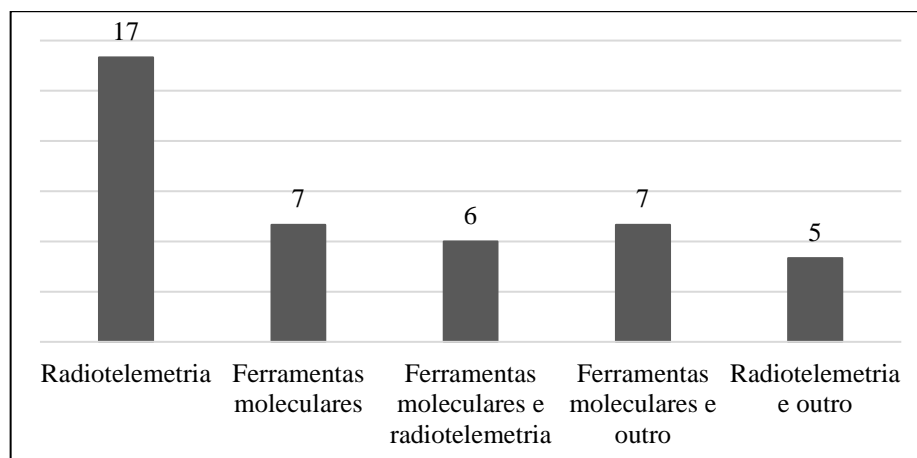


Figura 3 – Frequência dos tipos de metodologias utilizadas nos artigos encontrados.

Tabela 1 – Características dos comportamentos de filopatria e dispersão descritos na literatura para as espécies de felinos.

Espécie	Referência	♀	♂	Área de estudo/ Estado de conservação	Metodologia	Parâmetro avaliado	Definição de filopatria	Dispersão frustrada	Variável responsável
<i>Felis catus</i>	DEVILLARD; SAY; PONTIER, 2004	F / SH	D / CC , CR	Estacionamento do Croix- Rousse Hospital (Paris, França) / A	M, O	TA, OD	PGS	--	--
	HANSEN et al., 2007	F / SH	D / FE	Volcanoes National Park e Mauna Kea (Havaí, EUA) / C	M, O	TA	PPN	--	--
<i>Felis silvestris silvestris</i>	BEUGIN et al., 2016	F / AR	D / SH	Paisagem mista (França) / A	M, R	P, M, AV	ND	--	--
<i>Puma concolor</i>	ROSS; JALKOTZY, 1992	F / SH	D / SH	Rocky Mountains (Alberta, EUA) / A*	R, O	D, AV	SAN (--)	--	--
	SWEANOR; LOGAN; HORNOCKER, 2000	F / SH	D / SH	San Andres Mountains (New Mexico, EUA) / C	R	D	SAN (5%)	N	--
	MAEHR et al., 2002	F / SH	D / FE, CR	Sul da Flórida (Flórida, EUA) / A	R	D	DR	S	--
	BIEK et al., 2006	F / SH	D / FE	Yellowstone National Park (Wyoming, EUA) / C	M	P	PAN	--	--
	THOMPSON; JENKS, 2010	F / SH	D / CC, CR	Black Hills (South Dakota, EUA) / C	R	D	SAN (5%)	N	--
	ONORATO et al., 2011 ¹	D / SH	F / SH	Sudoeste de Montana (EUA) / A*	M	P	ND	--	CA
	MIOTTO et al., 2012	F / SR, AR	D / SH	Estação Ecológica do Jataí e Parque Estadual do Vassununga (São Paulo, Brasil) / A	M, O	P, M	PAN	--	--

(Continua)

Tabela 1 – Continuação.

Espécie	Referência	♀	♂	Área de estudo/ Estado de conservação	Metodologia	Parâmetro avaliado	Definição de filopatria	Dispersão frustrada	Variável responsável
<i>Puma concolor</i> Cont.	NEWBY et al., 2013	D / CR ²	D / CR ²	Yellowstone National Park (Wyoming, EUA) / C	R, O	D, M	SAN (5%)	--	ND
		F / BD	D / SH	Garnet Mountains (Montana, EUA) / C*					
	STONER et al., 2013	F / EM	D / CR, CC, FE	Oquirrh Mountains (Utah, EUA) / A	R	D	PAN	S	--
				Monroe Mountain (Utah, EUA) / A*					
	BALKENHOL et al., 2014	F / SH	D / SH	Intermountain West (Idaho e Montana, EUA) / A*	M, O	AAE	PAN	--	--
	ROBINSON et al., 2014	F / SH	D / SH	Bacia do Rio Blackfoot (Montana, EUA) / A*	R	D	SAN (5%)	--	--
MORRISON; BOYCE; NIELSEN, 2015	F / SH	D / CC, CR	Cypress Hills Uplands (Alberta, Canadá) / C	R	D, AV	SAN (5%)	N	--	
WULTSCH; WAITS; KELLY, 2016	F / SH	D / SH	Várias unidades de conservação (Belize) / C	M	P, AAE	ND	--	--	
<i>Acinonyx jubatus</i>	MARKER et al., 2008	F / SH	D / SH	Namíbia / A*	M, R	P, AV	ND	--	--
<i>Lynx pardinus</i>	PALOMARES et al., 2000	D / SH	D / SH	Região de Doñana (Espanha) / A	R	AV	PPN	--	SA
	FERRERAS et al., 2004	D / CC, CR, FE	D / CC, CR, FE	Doñana National Park (Espanha) / A	R	D	PAN	S	SA
<i>Lynx lynx</i>	POOLE, 1997	D / CR	D / CR	Mackenzie Bison Sanctuary (Northwest Territories, Canada) / C	R, O	D	DR	--	DP

(Continua)

Tabela 1 – Continuação.

Espécie	Referência	♀	♂	Área de estudo/ Estado de conservação	Metodologia	Parâmetro avaliado	Definição de filopatria	Dispersão frustrada	Variável responsável
<i>Lynx lynx</i> Cont.	ZIMMERMANN; BREITENMOSER- WÜRSTEN; BREITENMOSER, 2005	D / CC , CR , FE	D / CC , CR , FE	Alpes Suíços e Jura Mountains (Suíça) / A	R	D	SAN (5%)	S	ND
	ZIMMERMANN; BREITENMOSER- WÜRSTEN; BREITENMOSER, 2007	D / SH	D / SH	Alpes Suíços e Jura Mountains (Suíça) / A	R	D	SAN (5%)	S	AP
	SAMELIUS et al., 2012	F / SH	D / FE, CC , CR	Suécia e Noruega / C*	R	D, AV	SAN (--)	--	--
	SCHMIDT et al., 2016	F / SH	D / FE	Floresta Białowieża (Polónia) / C	M, R	P, D	PAN	--	--
<i>Lynx canadensis</i>	POOLE, 1995	D / SH	D / SH	Mackenzie Bison Sanctuary (Northwest Territories, Canada) / C	R	AV	PAN	--	DP
	CAMPBELL; STROBECK, 2006	D / SH	D / SH	Alberta (Canadá) / A*	M	P, AAE	ND	N	ND
<i>Lynx rufus</i>	JANEČKA et al., 2006	F / AI	D / CC, CR	Rob and Bessie Welder Wildlife Refuge (Texas, EUA) / C	M, R	P, AV	PAN	--	--
	JANEČKA et al., 2007	F / AR	D / FE, CC, CR	Rob and Bessie Welder Wildlife Refuge (Texas, EUA) / C	M, R	P, D	PAN	--	--
	CROTEAU; HEIST; NIELSEN, 2010	F / AD	D / SH	Sul de Illinois (EUA) / C	M, R	P, AV, AAE	SAN (--)	--	--

(Continua)

Tabela 1 – Continuação.

Espécie	Referência	♀	♂	Área de estudo/ Estado de conservação	Metodologia	Parâmetro avaliado	Definição de filopatria	Dispersão frustrada	Variável responsável
<i>Lynx rufus</i> Cont.	JOHNSON; WALKER; HUDSON, 2010	F / SH	D / SH	Shawnee Hills (Indiana, EUA) / A	R	D, AV	SAN (--)	S	--
<i>Leopardus pardalis</i>	WULTSCH; WAITS; KELLY, 2016 ³	F / SH	--	Várias unidades de conservação (Belize) / C	M	P, AAE, M	ND	--	--
<i>Leopardus guigna</i>	NAPOLITANO et al., 2015 ⁴	F / SH	D / FE	Norte Chiloé Island (Chile) /A	M	P, AAE	ND	S	--
		--	--	Centro Chiloé Island (Chile) / A				--	--
		--	F / AR	Sul Chiloé Island (Chile) / A				--	--
<i>Panthera leo</i>	PUSEY; PACKER, 1987	F / SR, FN	D / FE, CC	Serengeti National Park e Ngorongoro Crater (Tanzânia) / C	R, O	OD	PGS	--	--
	SPONG; CREEL, 2001	F / SH	D / SH	Selous Game Reserve (Tanzânia) / C*	M, O	P, OD, AAE	PGS	--	--
	SPONG et al., 2002	F / SH	D / FE	Selous Game Reserve (Tanzânia) / C*	M, O	P, OD	PGS	--	--
	FUNSTON, 2011	F / SH	D / SH	Kgalagadi Transfrontier Park (África do Sul) / C*	R, O	D	PGS	--	--
	MORANDIN et al., 2014	F / SH	D / SH	Hwange National Park (Zimbábue) / C	M, O	EG, OD	PGS	--	--
	VAN HOOFT et al., 2018	F / SH	D / SH	Kruger National Park (África do Sul) e reservas particulares / C	M	P, TA, IBD, EG	PGS	--	--
<i>Panthera pardus</i>	MIZUTANI; JEWELL, 1998	F / TO	D / CR	Rancho Lolldaiga Hills (Quênia) / C	R	AV	PAN	--	--

(Continua)

Tabela 1 – Conclusão.

Espécie	Referência	♀	♂	Área de estudo/ Estado de conservação	Metodologia	Parâmetro avaliado	Definição de filopatria	Dispersão frustrada	Variável responsável
<i>Panthera pardus</i>	FATTEBERT et al., 2015	F / AI, BD	D / CC, CR , FE	Phinda Private Game Reserve (KwaZulu-Natal, África do Sul) / C*	R	D, AV	DR	--	--
	FATTEBERT et al., 2016	F / AI, BD, FN	D / CC	Phinda Private Game Reserve (KwaZulu-Natal, África do Sul) / C*	R	AV	PAN	--	--
<i>Panthera tigris</i>	GOODRICH et al., 2010	F / BD	D / SH	Sikhote-Alin Biosphere Zapovednik (Rússia) / C*	R	AV	PAN	--	--
	GOUR et al., 2013	F / SH	D / SH	Pench Tiger Reserve (Madhya Pradesh, Índia) / C	M	P, AAE	DR	--	--

LEGENDA: ♀ e ♂ (comportamento descrito para as fêmeas e machos, respectivamente, e variável que pode favorecer a filopatria ou hipótese responsável pela dispersão): **F** – filopatria, **D** – dispersão, **SH** – sem hipótese, **AR** – abundância de recursos na área, **EM** – evitação mútua entre indivíduos, **SR** – maior sucesso reprodutivo, **FN** – familiaridade com a área de vida natal, **AI** – adaptação inclusiva, **AD** – alta densidade de indivíduos, **BD** – baixa densidade de indivíduos, **TO** – tolerância entre indivíduos, **FE** – fuga da endogamia, **CR** – competição por recursos, **CC** – competição por companheiros, quando tachada significa que não foi encontrado suporte para a hipótese ou variável (Exemplo: ~~CC~~ – sem suporte para a competição por companheiros); Área de estudo/Estado de conservação: Local onde o estudo foi conduzido/C – conservado (quando realizado em área protegida e/ou com baixa influência antrópica), **A** – alterado (quando realizado em área rural ou urbana ou quando a paisagem está definida como alterada e/ou sob influência antrópica), * (quando sob ação da caça esportiva ou para controle); Metodologia: **M** – ferramentas moleculares, **R** – radiotelemetria, **O** – outro; Parâmetro avaliado (parâmetro usado para avaliar a filopatria e dispersão): **P** – parentesco, **D** – características da dispersão, **AV** – tamanho e/ou sobreposição da área de vida, **TA** – teste de atribuição (*Assignment Index/Test*), **M** – mortalidade ou sobrevivência, **AAE** – análise de autocorrelação espacial (entre distâncias genéticas e geográficas), **OD** – observação direta do comportamento, **EG** – estruturação genética; Definição de filopatria: **PPN** – permanência na população natal, **PAN** – permanência adjacente ou com sobreposição à área de vida natal, **SAN** – sobreposição com a área de vida natal (porcentagem mínima de sobreposição considerada ou -- para sobreposição não quantificada), **PGS** – permanência no grupo social natal, **DR** – dispersão restrita, **ND** – Não define; Dispersão frustrada: **S** – constatada, **N** – não constatada, -- - não medida; Variável responsável (variável pelo comportamento fora do esperado): **ND** – não define, **SA** – saturação das melhores áreas; **DP** – diminuição da quantidade de presas; **AP** – aumento da densidade populacional; **CA** – caça.

¹ Apesar dos autores não medirem diretamente a maior dispersão das fêmeas e permanência dos machos, os padrões de parentesco observados tanto entre machos, quanto entre fêmeas são o inverso do esperado sob a hipótese de filopatria das fêmeas e dispersão dos machos (ver discussão).

² Competição por recursos interespecífica (ver discussão)

³ A espécie foi incluída mesmo não havendo dados suficientes para concluir qual o padrão comportamental dos machos (ver discussão).

⁴ Em algumas áreas os autores não concluem qual seria o padrão para cada um dos sexos (ver discussão).

As populações de felinos foram estudadas em 17 países, mas foram mais estudadas na América do Norte (EUA e Canadá), África (África do Sul, Quênia, Namíbia, Zimbábwe e Tanzânia) e Europa (França, Rússia, Polônia, Suíça, Suécia, Noruega e Espanha) (Figura 4). Identificamos 39 áreas de estudo diferentes, excluindo as áreas de estudo que foram estudadas mais de uma vez ou dados obtidos uma vez, mas que foram utilizados para duas análises diferentes, ou seja, dois artigos diferentes, e somando áreas tratadas de forma separada dentro do mesmo artigo. Dessas, 17 populações foram consideradas alteradas de alguma forma pela atividade antrópica, sendo sete afetadas pela atividade de caça. 22 áreas foram descritas como em bom estado de conservação, sendo 6 dessas também sob influência da caça. Ainda, a quantidade de publicações deu-se de forma crescente com o passar dos anos (Figura 5).

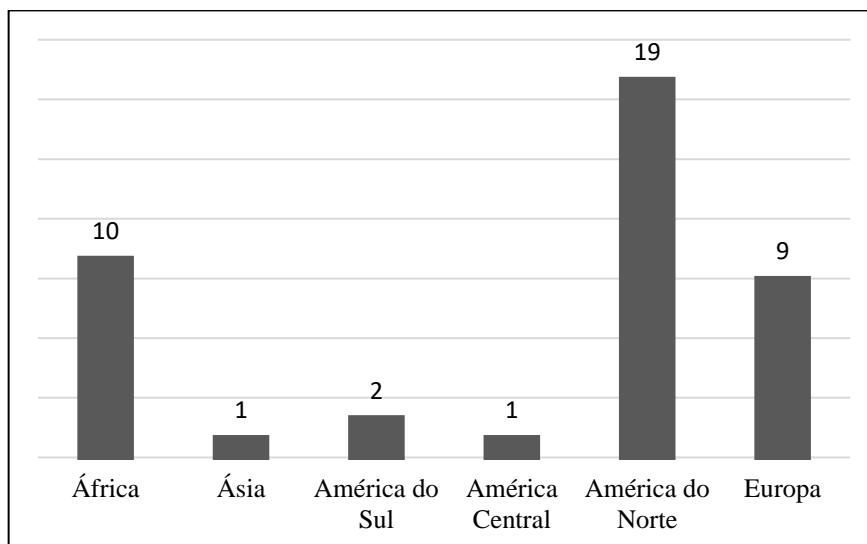


Figura 4 – Distribuição das populações de felinos estudadas por continente. A Oceania não está incluída por não possuir nenhuma espécie de felino nativa.

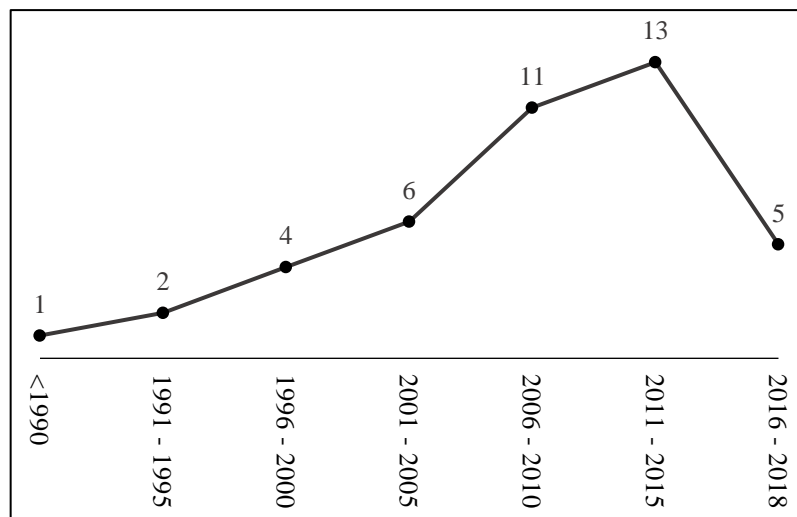


Figura 5 – Distribuição dos anos das publicações identificadas por intervalo de tempo.

A definição de filopatria apresentou consistência entre todos os estudos apenas para a espécie *Panthera leo*, sendo definida como “permanência dentro do grupo social natal”. Essa definição apareceu mais uma vez, em *Felis catus* em um contexto urbano. Para as outras espécies a definição mais utilizada (12 vezes) foi a permanência adjacente ou com sobreposição à área de vida natal, mesmo que o estudo não medisse diretamente o estabelecimento, o tamanho e a sobreposição entre áreas de vida. Os únicos estudos que quantificaram a sobreposição mínima entre áreas de vida para definir filopatria foram para as espécies *Puma concolor* e *Lynx lynx*, sendo a sobreposição mínima de 5% considerada.

Três espécies apresentaram resultados consistentemente fora do predito para mamíferos poligâmicos: *Lynx canadensis*, *Lynx pardinus* e *Lynx lynx*. A espécie *Puma concolor* também apresentou resultados diferentes do predito em um estudo que analisou padrões de parentesco entre indivíduos, mas os outros 12 trabalhos apresentaram o padrão esperado. Ainda, outros sete artigos reportaram terem observado o processo de dispersão frustrada nas espécies *Puma concolor*, *Lynx pardinus*, *Lynx lynx*, *Lynx rufus* e *Leopardus guigna*.

4.4 DISCUSSÃO

Uma vez que intencionamos abordar todas as espécies de felinos e, visto que os padrões descritos parecem ser específicos tanto para cada espécie como para o contexto em que a população está inserida, discutiremos brevemente os aspectos particulares de cada espécie e depois faremos considerações gerais sobre os padrões observados.

Com exceção da espécie *Felis catus*, todas as espécies foram estudadas em ambiente de ocorrência natural. No trabalho de Devillard et al. (2004), a população de *F. catus* analisada residia no estacionamento de um hospital em área urbana e indivíduos formavam duas colônias em lados distintos do estacionamento. A dispersão, nesse caso, foi definida como entre os grupos sociais (colônias), mas sem suporte para a competição por recursos ou por companheiros como causa, uma vez que os animais eram alimentados abundantemente por funcionários do hospital e não parecia haver reprodução exclusiva de alguns indivíduos dominantes. Tal cenário antropizado permitiu, além da coleta de material genético, a observação dos indivíduos trocando de grupos sociais. No trabalho de Hansen et al. (2007) realizado em uma ilha do Havaí (EUA), a filopatria em *F. catus* foi definida como “permanência na população natal” e indivíduos não formavam colônias. No entanto, essa espécie é considerada invasora nessa área e indivíduos capturados foram eutanasiados para reduzir a predação em espécies nativas ameaçadas, seguido da coleta de material genético para análise. Ainda dentro do gênero *Felis*, uma população de *F.*

silvestris foi estudada sob suspeita de cruzamento com gatos domésticos (*Felis catus*) em uma área rural na França (BEUGIN et al., 2016). Baixos níveis de hibridização foram detectados devido a organização espacial dos indivíduos. A filopatria das fêmeas de *F. silvestris* as tornava mais concentradas no interior dos fragmentos florestais e os machos, após a dispersão, estabeleciam área de vida na periferia dos fragmentos na zona de contato com a área urbana, reduzindo o contato das fêmeas de *F. silvestris* com machos de gato doméstico. Nos três casos o padrão de maior dispersão dos machos e filopatria das fêmeas foi constatado.

A espécie *Puma concolor* tem a maior distribuição entre os felinos (NIELSEN et al., 2015) e foi representada no maior número de artigos. 11 dos 13 estudos encontrados foram realizados na América do Norte (10 nos EUA e um no Canadá), revelando o menor foco que as populações da América Central e do Sul estão recebendo. Outros 11 estudos reportaram o padrão de filopatria e dispersão esperado, mas em diferentes taxas. Ross e Jalkotzy (1992), por exemplo, reportaram 97% de fêmeas filopátricas, enquanto Morrison et al. (2015) reportaram apenas 33%, apesar desse último ter amostrado apenas 3 fêmeas. Houve suporte para a competição por recursos como causa para a dispersão em 4 estudos. Newby et al. (2013) foram os únicos que apontaram para a competição interespecífica por recursos e acreditam que a competição com lobos reintroduzidos na área do Yellowstone National Park (EUA) pode ter aumentado as taxas de dispersão de ambos os sexos em onças-pardas, apesar dessa hipótese não ter sido testada diretamente. Stoner et al. (2013), por outro lado, não encontraram suporte para a competição por recursos como sendo o fator impulsionando a dispersão, pois todos os machos dispersaram nas duas populações estudadas por eles, uma sob efeito da caça e com menor densidade de indivíduos e outra sem o efeito da caça e maior densidade. A hipótese da fuga da endogamia apresentou suporte em três trabalhos e a hipótese da competição por companheiros também em três. Apenas o trabalho de Onorato et al. (2011) mostrou indícios que o comportamento pode ser o inverso do esperado. Eles estudaram o parentesco intrasexual em uma população sob efeito da caça e verificaram menor parentesco as fêmeas do que entre os machos. Consideraram, então, que o padrão observado pode ser reflexo da alta taxa de troca de residentes devido a caça na região, mas que essas informações ainda precisam ser confirmadas. Biek et al. (2006) também não encontraram mais alelos compartilhados do que ao acaso entre fêmeas de duas gerações consecutivas no Yellowstone National Park, como seria esperado sob maior filopatria das fêmeas, mas os machos compartilhavam menos alelos do que o esperado ao acaso, como predito sob maior dispersão dos machos. Biek et al. (2006) pressupuseram, então, que ou o comportamento filopátrico seria menos pronunciado nas fêmeas do que anteriormente assumido ou que seus efeitos genéticos poderiam estar sendo superados por

outros fatores, como a frequente introdução de novos alelos através de machos imigrantes, a curta dispersão das fêmeas que pode prevenir o agrupamento espacial de parentes ou a falta de detectabilidade do maior sucesso reprodutivo de algumas fêmeas.

As espécies *Acinonyx jubatus*, *Leopardus guigna* e *Leopardus pardalis* foram representadas em apenas um artigo cada uma. A espécie *L. pardalis* foi incluída nessa revisão pois os dois indivíduos identificados como potenciais migrantes no estudo de Wultsch et al. (2016) eram machos, o que pode indicar o comportamento assimétrico nessa espécie, apesar do número de machos amostrados ser insuficiente para realizar as outras análises genéticas propostas. *L. guigna* apresentou alta plasticidade comportamental em resposta à diferentes níveis de fragmentação de habitat na ilha Chiloé (Chile) (NAPOLITANO et al., 2015). Machos apresentaram maiores distâncias de dispersão e fêmeas permaneceram filopátricas em uma área com intensa fragmentação, apesar dos autores não definirem o que seria filopatria. Em uma área com pouca fragmentação indivíduos apresentaram correlação negativa entre distâncias genéticas e geográficas, indicando curtas distâncias de dispersão, mas apenas 2 fêmeas foram amostradas nessa área, tornando difícil a conclusão sobre o seu comportamento. Na área de fragmentação intermediária não houve a definição de um padrão, indivíduos apresentaram distâncias médias de dispersão. O padrão descrito para essa espécie indica que diferentes graus de fragmentação podem afetar as populações de forma diferente. Em guepardos (*Acinonyx jubatus*), a sobreposição entre áreas de vida de fêmeas aparentadas foi maior do que entre fêmeas não relacionadas e o parentesco geral entre as fêmeas foi maior do que entre os machos, consistente com a maior permanência das fêmeas próximo ou com sobreposição à área de vida natal (MARKER et al., 2008). O padrão para as três espécies parece ser o predito para mamíferos poligâmicos.

Dentro do gênero *Lynx*, as espécies *Lynx pardinus*, *Lynx canadensis* e *Lynx lynx* apresentaram os resultados mais divergentes com relação ao comportamento esperado. Os dois trabalhos encontrados sobre a espécie criticamente ameaçada *L. pardinus* utilizaram os mesmos dados de radiotelemetria de uma população monitorada na região fragmentada de Doñana (Espanha), onde um dos remanescentes potencialmente apresenta a maior densidade populacional de *L. pardinus* de toda sua distribuição. Palomares et al. (2000) observaram que indivíduos dessa espécie geralmente estabelecem áreas de vida após a dispersão em locais de menor qualidade e Ferreras et al. (2004) hipotetizaram que a saturação de áreas para a reprodução, interpretada aqui como competição por recursos e por companheiros, seria responsável pela alta dispersão dos dois sexos.

Os trabalhos encontrados sobre *L. canadensis* também descreveram os dois sexos como dispersores por meio de análises genéticas e espaciais. Campbell e Strobeck (2006) não encontraram nenhuma barreira para a dispersão dessa espécie, através de análises moleculares a partir de tecido de indivíduos caçados, em Alberta (Canadá). Na população estudada por Poole (1995) no Mackenzie Bison Sanctuary (Canadá), houve um colapso na estrutura social de *L. canadensis* devido a diminuição abrupta na densidade da principal presa (*Lepus americanus*) e todos os indivíduos amostrados eventualmente dispersaram ou morreram. No entanto, ele também observou a maior sobreposição de áreas de vida entre certos pares de fêmeas antes da diminuição de presas, o que pode ser um indicativo da maior tolerância entre fêmeas aparentadas.

A espécie *L. lynx* apresentou divergência entre os autores sobre o padrão encontrado. Da mesma forma que para *L. canadensis*, Poole (1997) observou que todos os indivíduos de *L. lynx* amostrados na mesma área que em Poole (1995) dispersaram ou morreram após a diminuição da densidade da principal presa (*Lepus americanus*). A probabilidade de dispersão dos adultos (>18 meses) era igualmente baixa para os dois sexos até a diminuição na quantidade de presas, sendo os jovens os principais dispersores. Poole também classificou a dispersão pré-declínio das presas como inata e pós-declínio como dispersão em resposta a variáveis ambientais. Zimmermann et al. (2005, 2007) estudaram a dispersão de *L. lynx* em duas áreas fragmentadas na Suíça e não encontraram suporte para a hipótese da competição por recursos como causa para a dispersão uma vez que os indivíduos da área com maior densidade populacional dispersaram mais tarde e de forma mais distribuída ao longo do ano, mas os dois sexos dispersaram em igual frequência. Samelius et al. (2012) e Schmidt et al. (2016), por outro lado, reportaram o comportamento assimétrico em *L. lynx*. O primeiro observou 100% dos machos e 65% das fêmeas estudados tendo dispersado e essas últimas geralmente estabelecendo áreas de vida próximas à área de vida natal. O segundo reportou menores distâncias de dispersão e maior parentesco entre as fêmeas do que entre os machos, sinais de maior filopatria das fêmeas. As duas áreas estudadas por esses pesquisadores pareceram não sofrer com variações nas densidades de presas, mas a área estudada por Schmidt et al. (2016) representava uma população isolada em um cenário fragmentado.

Entre os trabalhos encontrados sobre o gênero *Lynx*, a espécie *Lynx rufus* foi a única que apresentou resultados dentro do esperado para mamíferos poligâmicos. Janečka et al. (2006, 2007) observaram que o estabelecimento de uma área de vida parece ser uma condição essencial para a reprodução de ambos os sexos em *L. rufus*, mas provavelmente por diferentes razões. Fêmeas precisariam de uma área de vida estabelecida para suprir as demandas energéticas de

criar a prole e os machos precisariam para ter acesso às fêmeas. De forma similar, Jonhson et al. (2010) observou 80% de filopatria nas fêmeas e 100% de dispersão dos machos e iguais taxas de sobrevivência entre os dois comportamentos, no entanto, devido ao contexto fragmentado da área de estudo (Indiana, EUA), os movimentos de dispersão eram com frequência prolongados e frustrados e vários indivíduos estudados foram mortos por atropelamento.

A espécie *Panthera leo* foi a que apresentou maior variedade de parâmetros avaliados e todos apontaram para a maior permanência das fêmeas dentro do grupo social natal e a dispersão dos machos. Assim, essa espécie aparenta ser bem estudada com relação ao comportamento de filopatria e dispersão, entre outros aspectos ecológicos, provavelmente por estarem presentes em áreas protegidas e bem gerenciadas destinadas à conservação, turismo e caça esportiva, permitindo assim que estudos de longo prazo possam ser conduzidos com maior facilidade (BAUER et al., 2016). Ainda, a comparação de resultados entre trabalhos é facilitada pela consistente definição de filopatria entre os estudos. Funston (2011) reportou 79% das fêmeas sendo recrutadas pelo grupo social natal, da mesma forma que Spong e Creel (2001) reportaram 20% de emigração das fêmeas. Pusey e Packer (1987) observaram que todas as fêmeas estudadas foram incorporadas ao grupo materno, formaram um novo grupo com membros do grupo natal, morreram ou deixaram a área de estudo na Tanzânia, o que impossibilitou que seu destino fosse observado. Os novos grupos foram formados em 3 contextos: quando novos machos tomavam o grupo e se tornavam dominantes, após o nascimento de filhotes de uma parcela das fêmeas do grupo ou quando fêmeas chegavam em idade reprodutiva na presença do pai como dominante. Concordantemente, Van Hooft et al. (2018) observou taxas maiores que 20% de fêmeas dispersoras provavelmente devido a alta taxa de troca de machos dominantes nos grupos.

Para as outras espécies do gênero *Panthera* (*P. pardus* e *P. tigris*) os comportamentos descritos também foram em concordância com a maior filopatria das fêmeas. Mizunati e Jewell (1998) observaram que, em *P. pardus*, mães podem dividir sua área de vida com as filhas até que recursos se tornem disponíveis em outras áreas, dessa forma assegurando a sobrevivência de ambas. Fatterbert et al. (2015, 2016) identificaram que, com o aumento da densidade populacional em uma população na África do Sul, fêmeas de *P. pardus* contraíram suas áreas de vida, abrindo espaço para o recrutamento de fêmeas jovens. Nessa população todas as fêmeas permaneceram filopátricas, definido pelos autores como a dispersão menor que o diâmetro de uma área de vida. As áreas de vida dos machos não seguiram essa contração, não abrindo espaço para o recrutamento dos machos jovens uma vez que essa espécie mantém áreas de vida

exclusivas. A filopatria oportunista dos machos foi observada sob baixas densidades populacionais, contudo, a população estudada estava se recuperando de um período de alta mortalidade causada por humanos e se manteve abaixo da capacidade suporte até o final do estudo. Com relação à espécie *P. tigris*, duas subespécies foram estudadas: *P. t. tigris* e *P. t. altaica*. Na população de *P. t. tigris* estudada em uma área bem conservada e manejada na Índia, fêmeas localizadas mais próximas apresentaram classes de parentesco equivalentes a relações de 1º e 2º graus (GOUR et al., 2013). De forma contrária, a população de *P. t. altaica* estudada na Rússia se encontrava sob intensa mortalidade devido a caça, abaixo da capacidade suporte da área, e as fêmeas tenderam à filopatria como previsto, muitas herdando todo o território materno após a morte da mãe (GOODRICH et al., 2010). Fêmeas pareciam usar áreas de vida maiores que suas necessidades energéticas para dividir com filhas filopátricas, da mesma forma que em *P. pardus*.

Os principais fatores levantados que podem favorecer a maior permanência das fêmeas próximo ou com sobreposição à área de vida natal seriam: a abundância de recursos, como proposto por alguns autores (KREBS; DAVIES, 1993; SHIELDS, 1987), sendo estabelecido, assim, um sistema de sobreposição de áreas de vida; a familiaridade com os recursos da área de vida natal; a alta densidade de indivíduos, que promoveria o rearranjo espacial da área de vida da mãe afim de garantir a sobrevivência de mãe e filha; ou a baixa densidade populacional, proporcionando o estabelecimento de áreas de vida próximo à área de vida natal; a evitação mútua e tolerância entre as fêmeas, o primeiro sendo a evitação ativa de encontros com coespecíficos e a competição direta por recursos e o segundo seria a tolerância exercida pelas mães para com as filhas que permanecem na mesma área por um período de tempo maior; o maior sucesso reprodutivo, ou seja, fêmeas filopátricas tendem a produzir mais filhotes e são mais tendenciosas a dividir a área de vida com pelo menos alguns desses filhotes; e, por fim, a adaptação inclusiva, que vai além do sucesso reprodutivo individual, mas leva em conta o sucesso dos outros da população. Esses fatores podem ter atuado sozinhos ou em conjunto, seja ao longo da evolução para a fixação da filopatria enviesada quanto localmente controlando as taxas que esse comportamento ocorre, dependendo das características ecológicas da área que cada população habita. A maioria dos estudos que detectaram o comportamento assimétrico entre os sexos, entretanto, não apontou as causas para esse padrão.

As estratégias de cada espécie parecem variar entre estratégias reprodutivas, como no caso de *Lynx rufus* (JANEČKA et al., 2006), *Panthera leo* (PUSEY; PACKER, 1987) e potencialmente de *Puma concolor*, por apresentarem pouca variação intraespecífica e provavelmente refletirem uma característica evolutivamente fixada; estratégias dependentes da

densidade, como no caso de *Panthera pardus* (FATTEBERT et al., 2016); e aquelas em resposta às bruscas mudanças de ambiente, como no caso de *Lynx lynx* (POOLE, 1995) e *Lynx canadensis* (POOLE, 1997). O comportamento dessa última espécie, por exemplo, poderia ser classificado como uma estratégia reprodutiva, uma vez que ambos os sexos foram classificados como dispersores por Campbell e Strobeck (2006) em uma população caracterizada pela falta de barreiras. No entanto, todas as amostras utilizadas nas análises foram provenientes de indivíduos caçados, o que pode enviesar as análises, uma vez que indivíduos dispersores sofrem maior mortalidade e seria esperado que esses apresentassem baixas relações de parentesco.

A mortalidade causada por humanos, em especial a caça, parece influenciar negativamente os comportamentos das espécies. Quando sob pressão da caça, a filopatria oportunista dos machos, maiores taxas de filopatria das fêmeas e menores distâncias de dispersão de ambos os sexos podem ocorrer, devido a abertura de territórios (FATTEBERT et al., 2015; GOODRICH et al., 2010; NEWBY et al., 2013; ROSS; JALKOTZY, 1992). Menores distâncias de dispersão também foram reportadas em populações com alta densidade de indivíduos (ZIMMERMANN; BREITENMOSER-WÜRSTEN; BREITENMOSER, 2005). De forma contrária, maiores distâncias de dispersão e frequente retorno à população natal (dispersão frustrada) foram observados principalmente em machos de populações em ambientes fragmentados e/ou com a existência de barreiras. Essas barreiras podem ser naturais, como montanhas, rios e desertos, mas também podem ser de natureza antrópica, em especial as rodovias, plantações e centros urbanos. A intensa fragmentação do habitat frequentemente força indivíduos dispersores a percorrerem muitos quilômetros de habitat não adequado até conseguirem estabelecer território, o que os deixa mais vulneráveis à caça ou atropelamento, aumentando a mortalidade dos indivíduos (FERRERAS et al., 2004; JOHNSON; WALKER; HUDSON, 2010; MAEHR et al., 2002; NAPOLITANO et al., 2015; STONER et al., 2013; ZIMMERMANN; BREITENMOSER-WÜRSTEN; BREITENMOSER, 2007).

Os desvios mais significativos do padrão predito para mamíferos poligâmicos foram os reportados para as três espécies do gênero *Lynx* discutidas anteriormente. A saturação do habitat (FERRERAS et al., 2004), alterações ambientais abruptas (POOLE, 1995, 1997) e fragmentação do habitat (ZIMMERMANN; BREITENMOSER-WÜRSTEN; BREITENMOSER, 2005) foram as causas apontadas para a dispersão dos dois sexos. Dessa forma, os comportamentos de dispersão e filopatria parecem ser processos dinâmicos que refletem a plasticidade das espécies e podem variar de forma similar à dispersão inata e ambiental descrita por Howard (1960) (SAMELIUS et al., 2012; ZIMMERMANN; BREITENMOSER-WÜRSTEN; BREITENMOSER, 2007). Janečka et al. (2007) destacaram

que a variabilidade observada nos padrões entre as espécies provavelmente é devido as alterações nas condições ambientais que alterariam os custos e benefícios da filopatria e dispersão para cada sexo.

Dentre as espécies estudadas, observamos maior prevalência das espécies de felinos de grande porte, predadores de topo de cadeia, e apenas quatro mesopredadores de médio ou pequeno porte: jaguatirica (*Leopardus pardalis*), gato-chileno (*Leopardus guigna*), gato doméstico (*Felis catus*) e gato-selvagem-europeu (*Felis silvestris silvestris*). Essa tendência ao estudo de espécies de maior porte pode ser parcialmente reflexo do seu potencial como espécies sentinela ou bandeira para programas de conservação, apesar dessa condição depender do contexto (SERGIO et al., 2008) ou ainda pela sua grande mobilidade que permite fazer inferências com relação à conectividade entre populações e dinâmica de metapopulação (NOSS et al., 1996).

Com relação às metodologias de estudo, as características da dispersão (ocorrência e extensão) e das áreas de vida (tamanho, sobreposição e seleção de habitat) foram os parâmetros avaliados com o uso da radiotelemetria. O trabalho de Pusey e Packer (1987) foi o único que utilizou a radiotelemetria apenas para localizar os grupos de *Panthera leo* para realizar a observação direta. Entre os trabalhos que aplicaram ferramentas moleculares, nota-se que as análises mais aplicadas foram aquelas baseadas na determinação do parentesco entre os indivíduos, sendo a única usada sozinha em dois estudos, seguida de análises de autocorrelação espacial entre distâncias genéticas e geográficas. Para além das diferentes metodologias empregadas, observamos a falta de consenso na definição de filopatria. Por exemplo, Zimmermann et al. (2007) esperavam que o aumento da densidade de indivíduos em uma população na Suíça faria com que a população expandisse e recolonizasse novos territórios, no entanto, esse não foi o padrão encontrado e a maior parte dos indivíduos foi recrutada para a população local, apesar de poucos apresentarem sobreposição com a área de vida natal. Se a definição da filopatria fosse a permanência na população natal, como sugerido por alguns autores, a maior parte dos indivíduos seria considerado filopátrico, representando, portanto, um comportamento não encontrado para a espécie. Dessa forma, propomos aos pesquisadores que visem estudar esse comportamento nas espécies de felinos que deem preferência para a definição mais usada para a espécie focal, quando disponível, afim de tornar os resultados comparáveis. Quando não disponível, uma vez que apenas um terço das espécies de felinos estão contempladas nessa revisão, sugerimos o uso da definição “permanência com sobreposição ou adjacência à área de vida natal”. A quantificação estabelecida de pelo menos 5% de sobreposição da área de vida estabelecida com a área de vida natal para definir um

indivíduo como filopátrico teve seu primeiro registro entre os artigos encontrados no trabalho de Sweanor et al. (2000). Não encontramos uma explicação ecológica para a escolha desse limiar, mas essa parece ter sido replicada em trabalhos subsequentes.

Adicionalmente, Waser e Jones (1983), que realizaram uma revisão sobre o comportamento de filopatria em mamíferos solitários, encontraram 16 artigos e uma comunicação pessoal sobre oito espécies de felinos. Todos os artigos datam de anos anteriores a 1981 e nenhum foi retornado pela nossa busca nas bases de dados. O artigo mais antigo encontrado em nossa revisão foi publicado em 1987. Acreditamos que isso pode ser reflexo do fato de que trabalhos mais antigos ainda não foram digitalizados e, conseqüentemente, não é possível ter acesso a eles.

Em suma, com exceção das três espécies do gênero *Lynx* discutidas anteriormente, os felinos apresentam de forma consistente o comportamento descrito para mamíferos poligâmicos. Apesar de haver certa divergência com relação à proporção de fêmeas filopátricas, isso parece ser oriundo dos efeitos da quantidade de recursos disponíveis e da densidade de indivíduos na população, assim como dos efeitos humanos sob a população (fragmentação de habitat, caça, proximidade com áreas urbanas e existência de barreiras, como rodovias). Contudo, encontramos dados disponíveis para apenas um terço das espécies de felinos e, dessa forma, generalizações devem ser feitas com cautela. Da mesma forma que Waser e Jones (1983), acreditamos que muitos estudos coletaram dados necessários para fazer inferências sobre o comportamento filopátrico das espécies, mas não os publicaram, mantendo o foco das publicações apenas nos padrões e distâncias dos indivíduos que dispersaram. Seria interessante que pesquisadores que intencionassem estudar esses comportamentos incluíssem uma descrição mais detalhada da área de estudo (se a área é protegida, qual seu principal uso, se houve diminuição de seu tamanho ou alteração de sua composição e quais as principais influências antrópicas) para que estudos possam ser comparados, pelo menos, com relação ao contexto que ocorrem e assim obtermos melhor compreensão sobre o comportamento das espécies e das influências que estão submetidas. Ainda, a combinação de metodologias produz dados mais confiáveis e proporciona a possibilidade de se avaliar mais parâmetros para corroborar os resultados.

5 CAPÍTULO 2: Filopatria e dispersão frustrada de *Puma concolor* em uma paisagem antropizada no sudoeste brasileiro

5.1 INTRODUÇÃO

A perda e fragmentação de habitat estão progressivamente afetando a persistência das espécies ao redor do mundo (HADDAD et al., 2015; TILMAN et al., 2017; TURNER, 1996). Ao reduzir a capacidade suporte dos habitats e aumentar o risco de mortalidade dos indivíduos que ficam mais expostos à caça, predação, transmissão de doenças e atropelamento, esses processos estão também afetando padrões demográficos e comportamentais da maioria das espécies (CACERES, 2011; CLEAVELAND; LAURENSEN; TAYLOR, 2001; FERRERAS et al., 1992; JACKSON; FAHRIG, 2011; PERES; LAKE, 2003; RIBEIRO et al., 2016). Nesse cenário, a resiliência de uma determinada espécie é parcialmente dependente da sua habilidade em manter a conexão entre populações, através da dispersão, e da existência de refúgios para a persistência e crescimento populacional (BAGUETTE; VAN DYCK, 2007; CROOKS et al., 2011; WEAVER; PAQUET; RUGGIERO, 1996; ZIMMERMANN; BREITENMOSER-WÜRSTEN; BREITENMOSER, 2007).

Espécies que necessitam de grandes áreas de vida e praticam longas dispersões, como os mamíferos carnívoros, podem ser mais susceptíveis à perda e fragmentação de habitat (PALOMARES et al., 2000; RATKIEWICZ et al., 2014). Entre as onças-pardas (*Puma concolor*), uma espécie generalista e altamente móvel, machos jovens tipicamente dispersam de sua área de vida natal, como uma condição praticamente obrigatória, para estabelecer áreas de vida temporárias ou permanentes em outras áreas. Machos são capazes de dispersar por grandes distâncias, operando como os conectores primários entre populações (ELBROCH et al., 2009; LOGAN; SWEANOR, 2009; SWEANOR; LOGAN; HORNOCKER, 2000; THOMPSON; JENKS, 2005). De forma contrária, em torno de metade das fêmeas jovens dessa espécie tende a permanecer com sobreposição ou adjacência à área de vida materna (filopatria) ou dispersar por distâncias mais curtas que os machos, contribuindo para o crescimento, estabilidade e organização social da população natal (BIEK et al., 2006; LOGAN; SWEANOR, 2009; SWEANOR; LOGAN; HORNOCKER, 2000; THOMPSON; JENKS, 2010).

Uma vez que as fêmeas normalmente são responsáveis por todo o cuidado parental em espécies poligâmicas, como a onça-parda, elas têm maior demanda energética durante a época de cuidado dos filhotes (LOGAN; SWEANOR, 2001). Dessa forma, o estabelecimento de uma área de vida em áreas de maior qualidade e o conhecimento dos recursos locais são importantes

para a sobrevivência da fêmea e dos filhotes e a persistência da população como um todo (JANEČKA et al., 2006; SWEANOR; LOGAN; HORNOCKER, 2000). Alternativamente, o sucesso reprodutivo dos machos é aumentado ao manter a dominância em sua área de vida, que geralmente se sobrepõe com a de várias fêmeas, ao copular com várias parceiras e ao evitar a endogamia com fêmeas filopátricas (CLUTTON-BROCK; LUKAS, 2012; DOBSON, 1982; FATTEBERT et al., 2015; GREENWOOD, 1980; JOHNSTONE; CANT, 2008; JONES, 1984; RUUSILA, 2001; WASER; JONES, 1983). Esse padrão assimétrico parece ser o padrão para a maioria dos mamíferos poligâmicos (DOBSON, 1982; GREENWOOD, 1980; WASER; JONES, 1983).

Contudo, a fragmentação e perda de habitat podem romper com padrões comportamentais e alterar a dinâmica populacional (CROOKS et al., 2011; RUELL et al., 2012). Por exemplo, na população de onças-pardas da Flórida (EUA), estudada por Maehr et al. (2002), todas as fêmeas foram reportadas como filopátricas, estabelecendo área de vida adjacente ou com sobreposição à área de vida natal. Por outro lado, todos os machos tentaram dispersar, mas foram frequentemente malsucedidos devido ao intenso isolamento da população causado por mudanças antrópicas na paisagem, retornando para próximo da área de vida natal e, conseqüentemente, falhando em evitar a endogamia. O aumento da densidade populacional devido a dispersão frustrada também já foi reportado para essa espécie em outras áreas fragmentadas e isoladas (RILEY et al., 2006; STONER et al., 2013). Ainda, a presença de rodovias pode aumentar o isolamento, impedindo a dispersão e aumentando tanto a densidade populacional, como a ocorrência de cruzamentos endogâmicos, a mortalidade por atropelamentos e encontros agressivos entre indivíduos, reduzindo a viabilidade populacional a longo prazo (JACKSON; FAHRIG, 2011; RIBEIRO et al., 2016; RILEY et al., 2006, 2014).

Nesse trabalho utilizamos análises de parentesco para inferir sobre o comportamento filopátrico e de dispersão frustrada de *P. concolor* habitando uma paisagem fragmentada e modificada pelo homem no estado de São Paulo (Brasil) e comparamos o padrão observado com o padrão predito para mamíferos poligâmicos. Fomos capazes de reunir um grande número de indivíduos amostrados no sudoeste brasileiro com o uso de dois tipos de amostragem. Analisamos indivíduos potencialmente residentes em unidades de conservação de diferentes tamanhos por meio da amostragem de fezes e indivíduos potencialmente dispersores malsucedidos por meio da amostragem de onças-pardas atropeladas encontradas em rodovias (coleta de sangue e tecido). Dessa forma, esperamos que (1) fêmeas amostradas dentro de unidades de conservação apresentem maior parentesco entre si, enquanto fêmeas atropeladas sejam menos aparentadas, considerando o maior comportamento filopátrico das fêmeas e que

os indivíduos atropelados possam estar dispersando em resposta à alta densidade populacional. Por outro lado, como os machos são mais propensos a dispersar e podem ser mais afetados pela paisagem modificada, resultando em maior retenção dos indivíduos dentro das unidades de conservação, nós esperamos que (2) o parentesco entre machos dentro de unidades de conservação também seja alto e que (3) machos sejam mais atropelados do que fêmeas.

5.2 MATERIAIS E MÉTODOS

5.2.1 Área de Estudo

Conduzimos o estudo no sudoeste do Brasil, no estado de São Paulo, onde apenas 13% do território ainda está ocupado por cobertura natural, composta de Mata Atlântica e Cerrado (JOLY et al., 2008). A maior parte desses remanescentes está contida em pequenos fragmentos menores que 50 hectares, com exceção do grande contínuo da Mata Atlântica (também chamado de polígono da Serra do Mar) localizado ao longo da costa do estado (RIBEIRO et al., 2009). As coletas de amostras de fezes foram conduzidas nas seguintes áreas de conservação: Parque Estadual Carlos Botelho (PECB), Parque Estadual Intervales (PEI), Estação Ecológica Jurúia-Itatins (EEJI), Parque Estadual Serra do Mar (PESM), Estação Ecológica Caetetus (EEC), Floresta Nacional de Capão Bonito (FNCB) e Fazenda Rio Claro (FRC) (Figura 6). Essas unidades de conservação são consideradas prioritárias para a conservação de grandes carnívoros (BEISIEGEL; SANA; MORAES JR, 2012; GALETTI et al., 2009) e o Sistema Nacional de Unidades de Conservação brasileiro (SNUC) define PESM, EEJI, PECB, PEI e EEC como Unidades de Proteção Integral. PESM, EEJI, PECB e PEI fazem parte do polígono da Serra do Mar, uma área relativamente ampla, protegida e contínua composta de Mata Atlântica, daqui para frente o conjunto de unidades de conservação estudado dentro da Serra do Mar será referido como área contínua. FNCB é uma unidade de Uso Sustentável com ênfase em métodos de exploração sustentável de florestas nativas e FRC é uma reserva dentro de uma fazenda privada. Essas duas últimas áreas, junto com EEC, compõem nossa paisagem fragmentada (referida de agora em diante como área fragmentada), já que esses remanescentes são menores e mais afastados da área contínua. Tamanho, bioma e tipo de vegetação de cada unidade de conservação estão na Tabela 2.

A amostragem de animais atropelados foi conduzida em diversas estradas que cruzam a região central do estado de São Paulo (Figura 6).

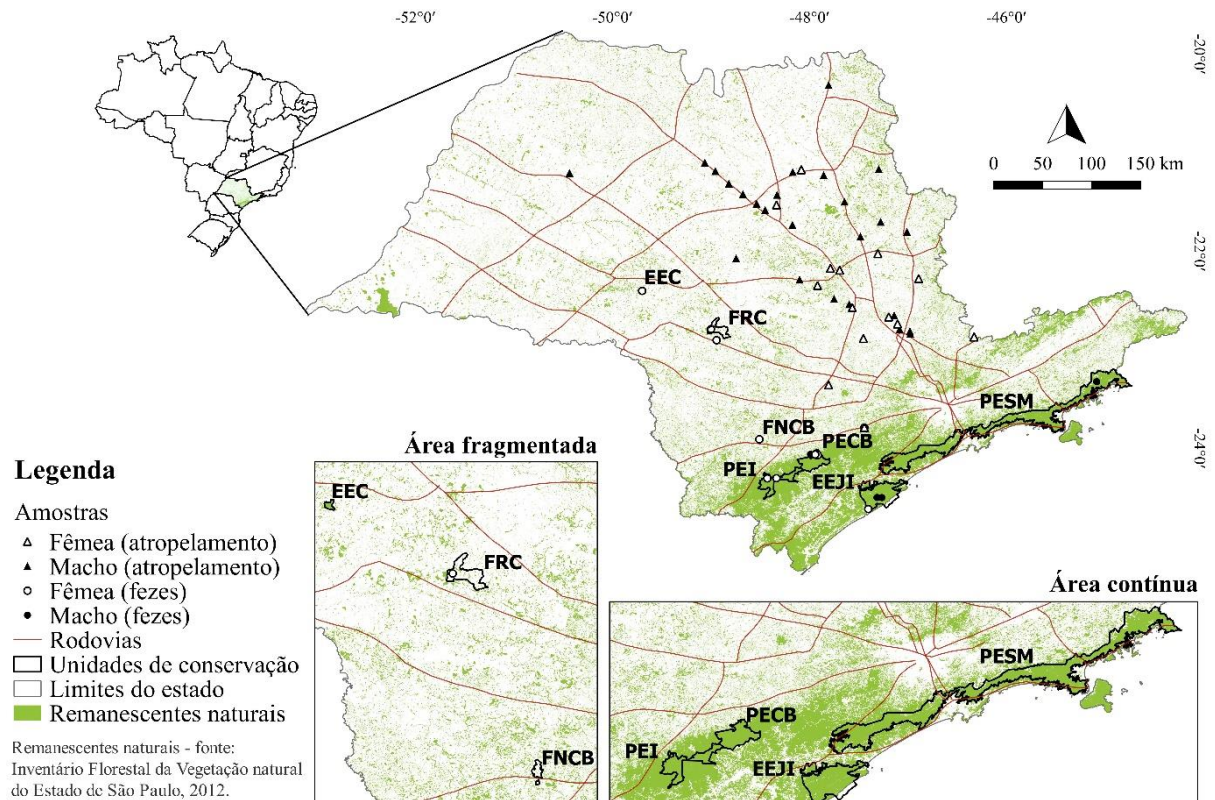


Figura 6 – Localização das unidades de conservação amostradas no estado de São Paulo, principais rodovias e localização dos pontos de coleta de fezes e tecido/sangue para os indivíduos atropelados. Localização de São Paulo com relação ao território brasileiro no canto superior esquerdo. Caixas na porção inferior mostram os remanescentes incluídos nas áreas contínua e fragmentada. Nem todos os indivíduos amostrados são visíveis devido a sobreposição visual.

PECB - Parque Estadual Carlos Botelho; PEI - Parque Estadual Intervales, EEJI - Estação Ecológica Juréia-Itatins, PESM - Parque Estadual Serra do Mar, EEC - Estação Ecológica dos Caetetus, FNCB - Floresta Nacional de Capão Bonito; FRC - Fazenda Rio Claro.

Tabela 2 – Unidades de conservação amostradas e suas principais características.

	Nome	Área (ha)	Bioma	Vegetação
Contínua	PECB	37 644	Mata Atlântica	Floresta Ombrófila Densa e Aberta
	PEI	48 000	Mata Atlântica	Floresta Ombrófila Densa
	EEJI	79 240	Mata Atlântica	Floresta Ombrófila Densa, mangue e restinga
	PESM	315 000	Mata Atlântica	Floresta Ombrófila Densa
Fragmentada	EEC	2 178	Mata Atlântica	Floresta Estacional Semidecidual
	FNCB	4 344	Mata Atlântica e Cerrado	Savana, Floresta Ombrófila Mista, plantações exóticas (<i>Pinus sp.</i> e <i>Araucaria sp.</i>)
	FRC	23 000	Mata Atlântica e Cerrado	Savana, Floresta Estacional Semidecidual e plantações exóticas (<i>Eucalyptus sp.</i>)

PECB - Parque Estadual Carlos Botelho; PEI - Parque Estadual Intervales, EEJI - Estação Ecológica Juréia-Itatins, PESM - Parque Estadual Serra do Mar, EEC - Estação Ecológica dos Caetetus, FNCB - Floresta Nacional de Capão Bonito; FRC - Fazenda Rio Claro.

5.2.2 Coleta de amostras e extração de DNA

Coletamos amostras fecais através de busca ativa em trilhas e estradas de terra dentro e ao redor de cada unidade de conservação entre os anos de 2009 a 2015. As áreas FRC, EEC, FNCB, PECB foram amostradas nos anos de 2014 e 2015 (SARANHOLI, 2018), enquanto EEJI, PEI e PESM foram amostradas entre 2009 e 2013 (SOUZA, 2015). As fezes foram coletadas como pertencentes a *Puma concolor* baseadas no tamanho e morfologia (CHAME, 2003) para posterior identificação molecular (Figura 7). As coordenadas geográficas de cada ponto de coleta também foram registradas.

Amostras de sangue e tecido provenientes de animais atropelados foram coletadas por colaboradores nos pontos de atropelamento dos indivíduos entre 2012 e 2017. As coordenadas geográficas de cada amostra também foram registradas.

As amostras de fezes e tecidos coletadas foram acondicionadas em tubos de plástico estéreis contendo etanol 96% e amostras de sangue foram armazenadas em tubos Vacutainer® contendo anticoagulante EDTA. Todas as amostras foram mantidas em freezer a $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ até o momento da extração do DNA.

O DNA foi extraído das fezes utilizando o QIAamp DNA Stool Mini Kit (Qiagen, Hilden, Alemanha), de acordo com as instruções do fabricante, e das amostras de sangue e tecido seguindo o protocolo fenol-clorofórmio-álcool isoamílico (SAMBROOK; FRITSCH; MANIATIS, 1989).



Figura 7 – Fezes coletadas e indivíduo fêmea de *Puma concolor*. (A) e (B) Fezes identificadas como de *P. concolor* pelo tamanho e morfologia e posteriormente confirmadas molecularmente e (C) fêmea da espécie focal.

Fonte: (A) Luana Portela Faria e Ávila; (B) Bruno Henrique Saranholi; (C) Amanda Carolina de Mello.

5.2.3 Identificação molecular da espécie, genotipagem e individualização das amostras fecais

Afim de confirmar a espécie depositora das fezes, amplificamos de forma independente um fragmento de 146 pb do citocromo b e um fragmento de 126 pb da região ATP6 do DNA mitocondrial usando primers descritos por Farrell et al. (2000) e Chaves et al. (2012), respectivamente. Esses fragmentos foram usados com sucesso em outros estudos para a identificação de onças-pardas a partir de amostras de fezes (MAGIOLI et al., 2014; MIOTTO et al., 2007, 2011; SARANHOLI; CHÁVEZ-CONGRAINS; GALETTI, 2017). O protocolo de PCR foi feito conforme descrito por Miotto et al. (2007) para a amplificação do citocromo b e de acordo com Chaves et al. (2012) para a região ATP6, com o uso de um termociclador Veriti 96-Well Thermal Cycler (Applied Biosystems, Foster City, CA, EUA). DNA extraído de amostras de tecido de *P. concolor* foram incluídos como controle positivo das PCRs. Sequenciamento e confirmação da espécie foi feito de acordo com Saranholi et al. (2017).

Após a confirmação da espécie, amplificamos sete locos de microssatélite espécie-específico (PcoA208, PcoC108, PcoB003, PcoB010, PcoA216, PcoB210, PcoA339; KURUSHIMA et al., 2006) que foram usados para gerar genótipos individuais para todas as amostras. A amplificação dos microssatélites foi conduzida da mesma forma que em Miotto et al. (2012) e Saranholi et al. (2017). As amostras fecais foram individualizadas por meio da probabilidade de identidade ($P_{(ID)}$) e da probabilidade de identidade considerando a ocorrência de indivíduos aparentados ($P_{(IDSIBS)}$), ambos calculados no softwares GenAIDEx v. 6.5 (PEAKALL; SMOUSE, 2012). Todas as amostras de fezes foram genotipadas em, no máximo, cinco PCRs independentes afim de evitar erros de genotipagem devido a baixa qualidade do DNA e apenas aqueles genótipos confirmados pelo menos três vezes foram incluídos nas análises, da mesma forma que em Saranholi et al. (2017).

5.2.4 Identificação do sexo

Amplificamos uma porção do gene amelogenina para identificação do sexo de cada indivíduo identificado, utilizando os primers descritos por Pilgrim et al. (2005). Esse gene está presente em ambos os cromossomos sexuais, mas a cópia presente no cromossomo Y apresenta uma deleção de 20 pb, dessa forma, os fragmentos amplificados pelas fêmeas são de mesmo tamanho, sendo visualizados como uma única banda no gel de agarose, e machos produzem produtos de PCR de tamanhos diferentes, visualizados como duas bandas no gel. Todos os indivíduos incluídos nas análises tiveram o sexo confirmado molecularmente e, afim de evitar a falsa identificação das fêmeas devido a não amplificação da região do cromossomo Y,

repetimos cada reação três vezes, conforme sugerido por Pilgrim et al. (2005) e Lynch e Brown (2006). Adotamos o protocolo de PCR descrito por Pilgrim et al. (2005), com o uso de um termociclador Veriti 96-Well Thermal Cycler (Applied Biosystems, Foster City, CA, EUA). Os produtos de PCR foram visualizados por eletroforese em gel de agarose 3% depois de 2 horas (110V).

5.2.4 Parentesco, relacionamento e estatística

Calculamos o coeficiente de parentesco par-a-par (r) e categorias de relacionamento entre pares de indivíduos dentro de cada área de estudo (área contínua e área fragmentada), assim como para o grupo de indivíduos atropelados. Usamos os softwares COANCESTRY v. 1.0.1.9 (WANG, 2011) e ML-Relate (KALINOWSKI; WAGNER; TAPER, 2006) para calcular o coeficiente de parentesco e categorias de relacionamento, respectivamente.

O programa COANCESTRY possui 7 estimadores de parentesco implementados e é capaz de calcular qual é o mais adequado para o conjunto de dados do usuário. O melhor estimador é escolhido baseado no tipo de marcador molecular, nas frequências alélicas e na estrutura de parentesco teórica da população (WANG, 2011). Pares macho-macho e fêmea-fêmea foram analisados separadamente afim de procurar diferenças nos padrões de parentesco sob a hipótese de maior filopatria das fêmeas (GOUR et al., 2013; JANEČKA et al., 2006; PROCTOR et al., 2004). O melhor estimador para o nosso conjunto de dados foi o estimador de máxima verossimilhança diádica (MILLIGAN, 2003) que foi escolhido por diversas razões. Primeiro, estimadores de máxima verossimilhança usualmente apresentam menor erro quadrático médio que outros estimadores (MILLIGAN, 2003). Segundo, porque é possível estimar o coeficiente levando em consideração os erros de identificação dos genótipos, que são comuns ao utilizar amostras não-invasivas. Terceiro, métodos de máxima verossimilhança são melhores quando um grande número de marcadores polimórficos está disponível, como o caso dos microsatélites. E quarto, por fornecer valores que variam de 0 a 1 e que são biologicamente mais significativos, podendo ser traduzidos em classes de relacionamento (BLOUIN, 2003; STÄDELE; VIGILANT, 2016; WANG; SANTURE, 2009).

O programa ML-Relate também calcula estimativas de máxima verossimilhança (r) (BLOUIN, 2003) para discriminar a relação entre um par de individuais em uma das quatro categorias de relacionamento comuns: não relacionados (U), meio irmãos (HS), irmãos completos (FS) e pai-filho (PO). Calculamos o relacionamento entre todos os pares de indivíduos dentro da mesma área de estudo, não discriminando entre pares de machos ou fêmeas.

Todas as análises estatísticas foram conduzidas no software PAST v. 1.89 (HAMMER; HARPER; RYAN, 2009). Dada a natureza não-paramétrica da distribuição dos valores do coeficiente de parentesco (r), um teste de Kruskal-Wallis foi aplicado para testar se os valores médios obtidos entre fêmeas e entre machos diferiram entre cada cenário testado (área fragmentada, área contínua e atropelamentos).

5.3 RESULTADOS

Individualizamos 76 onças-pardas a partir de todas as amostras coletadas. Todos os locos foram genotipados para, pelo menos, 70% das amostras. O $P_{(ID)}$ e $P_{(IDSIB)}$ foram altamente satisfatórios para a identificação individual das amostras ($P_{(ID)} = 5,6 \times 10^{-14}$; $P_{(IDSIBS)} = 2 \times 10^{-4}$), conforme reportado em outros trabalhos (MIOTTO et al., 2012; SARANHOLI; CHÁVEZ-CONGRAINS; GALETTI, 2017; WAITS; TABERLET; LUIKART, 2001). O painel multilocos de microssatélites apresentou alto conteúdo de informação polimórfica ($PIC = 0,866$) (BOTSTEIN et al., 1980). Dos 76 indivíduos, 44 (29 machos e 15 fêmeas) foram amostrados como atropelamento, 14 (9 machos e 5 fêmeas) foram amostrados dentro da área contínua e 18 (8 machos e 10 fêmeas) dentro da área fragmentada (Tabela 3).

Tabela 3 – Número de indivíduos amostrados dentro de cada unidade de conservação e como atropelamento.

Local	Machos	Fêmeas	Total
Parque Estadual Carlos Botelho (PECB)	2	2	4
Parque Estadual Intervales (PEI)	1	2	3
Estação Ecológica Juréia-Itatins (EEJI)	4	1	5
Parque Estadual da Serra do Mar (PESM)	2	0	2
Estação Ecológica de Caetetus (EEC)	2	2	4
Floresta Nacional de Capão Bonito (FNCB)	3	5	7
Fazenda Rio Claro (FRC)	3	3	6
Atropelamentos	29	15	44
TOTAL	46	30	76

Os valores médios de parentesco para comparações entre machos e entre fêmeas dentre os indivíduos da área fragmentada foram maiores do que em qualquer outro grupo amostral. O maior valor médio observado foi entre machos da área fragmentada ($r = 0,2613$), no entanto, esse valor não diferiu significativamente do parentesco médio entre as fêmeas da mesma área ($r = 0,1750$; $P = 0,6929$). Os valores médios mais baixos foram encontrados entre os indivíduos

da área contínua ($r = 0,0246$ e $0,0288$ para comparações entre machos e entre fêmeas, respectivamente), sendo equivalente à relação entre indivíduos não relacionados (Apêndices 1 e 2).

A maior parte dos pares de indivíduos em todos os grupos amostrais apresentou categoria de relacionamento equivalente a não relacionados (U), mas em diferentes proporções (Tabela 4). A maior proporção de indivíduos com algum grau de relacionamento foi encontrada na área fragmentada (31,4%). Dentre os pares indivíduos relacionados dessa área, a categoria mais comum foi a de irmãos completos (FS), seguido de pai-filho (PO). Animais atropelados apresentaram a segunda maior proporção de indivíduos relacionados, mas a categoria mais abundante foi a de meio irmãos (HS), seguido de irmãos completos (FS). Pares de onças-pardas amostradas dentro da área contínua apresentaram relações equivalentes a meio irmãos (HS) ou não relacionados (U) apenas. Encontramos apenas um indivíduo dentro da área fragmentada, amostrado em EEC, que não apresentou nenhuma categoria de parentesco com qualquer outro indivíduo dessa área. Indivíduos de EEC e FRC apresentaram altos níveis de relacionamento dentro e entre essas áreas, enquanto animais amostrados em FNCB não apresentaram nenhuma categoria relacionamento com indivíduos de EEC ou FRC, apenas com aqueles dentro de FNCB. Ainda, FNCB apresentou o maior número de relacionamentos pai-filho entre as unidades da área fragmentada (seis pares).

Tabela 4 – Número total de comparações dentro de cada grupo amostral, número de pares que apresentaram cada categoria de relacionamento e porcentagem (em parênteses).

	Atropelamentos	Área Fragmentada	Área Contínua
Número de comparações	946	153	91
Categorias de relacionamento			
Pai-Filho (PO)	9 (0,95%)	7 (4,57%)	0
Irmãos completos (FS)	21 (2,22%)	38 (24,83%)	0
Meio irmãos (HS)	88 (9,30%)	3 (1,96%)	8 (8,79%)
Não Relacionados (U)	828 (87,53%)	105 (68,64%)	83 (91,21%)

5.4 DISCUSSÃO

A onça-parda se mostrou uma boa espécie modelo para estudar os comportamentos de filopatria e dispersão e as consequências da interferência humana na paisagem no Brasil. Primeiramente por ser uma espécie generalista, com relação à dieta a ao habitat que ocupa, abrangendo a maior distribuição entre os felinos e habitando áreas naturais e modificadas pelo

homem. Segundo, devido a sua grande habilidade de dispersão e potencial de conectar populações, mantendo a dinâmica de metapopulações e sendo os machos os principais dispersores. E, terceiro, porque a maioria dos artigos encontrados sobre o comportamento de filopatria e dispersão em felinos são a respeito dessa espécie.

Nossos resultados revelaram que onças-pardas habitando áreas fragmentadas na paisagem antropizada do estado de São Paulo apresentam maior valor médio de parentesco e classes de relacionamento do que aqueles observados na área contínua, ou entre indivíduos atropelados, independente do sexo. Altos valores de parentesco e classes de relacionamento são esperados entre as fêmeas dentro da premissa de maior filopatria, favorecendo a inferência desse comportamento, como já reportado para outros mamíferos poligâmicos (CEGELSKI; WAITS; ANDERSON, 2003; GREENWOOD, 1980; JANEČKA et al., 2006; PROCTOR et al., 2004). No Brasil, a maior filopatria das fêmeas já foi inferida por Miotto et al. (2012) através do maior parentesco observado entre fêmeas de *P. concolor* em outras duas unidades de conservação também no estado de São Paulo.

Por outro lado, o alto valor médio de parentesco e número de relacionamentos observados entre os machos da área fragmentada, juntamente com a diferença não significativa entre os valores entre machos e entre fêmeas, indicam que os machos estão também permanecendo mais próximos da área de vida natal. Essa permanência dos machos indica que indivíduos estão tendo menor oportunidade para a dispersão bem-sucedida, conforme o esperado (ELBROCH et al., 2009; LOGAN; SWEANOR, 2009; SWEANOR; LOGAN; HORNOCKER, 2000; THOMPSON; JENKS, 2010). Essa situação poderia estar ocorrendo se a dispersão estivesse sendo frustrada por algum tipo de barreira, como as rodovias. As rodovias agindo como barreiras para a dispersão podem também explicar o maior número de machos atropelados, que representam o dobro do número de fêmeas, e indica que os machos podem estar tentando dispersar mais (LARUE et al., 2012). A dispersão frustrada já foi reportada para populações de *P. concolor* norte-americanas e foi associada com a presença de barreiras físicas naturais e/ou antropogênicas, promovendo o isolamento de pequenas populações (MAEHR et al., 2002; STONER et al., 2013). Nossas descobertas representam a primeira indicação de dispersão frustradas em populações de onça-parda sul-americanas, provavelmente devido a paisagem altamente modificada em que as populações estudadas estão imersas.

Em um estudo anterior, Biek et al. (2006) não detectaram dispersão limitada das fêmeas em uma população norte-americana. No entanto, eles descobriram que as fêmeas estudadas foram mais recrutadas para a população natal do que os machos, indicando a ocorrência de filopatria entre as fêmeas. Os autores alegaram que uma proporção das fêmeas seria filopátrica,

enquanto outras poderiam dispersar por distâncias tão longas quanto os machos. Considerando o número similar de machos e fêmeas amostrados aqui e os níveis similares de parentesco, não encontramos sinais de maior recrutamento das fêmeas. Em contraste, nossas descobertas indicam que ambos os sexos estão permanecendo pelo menos próximos à área de vida natal provavelmente por diferentes razões: filopatria para as fêmeas e dispersão frustrada para os machos. Além disso, dado o alto nível de modificação humana na paisagem, as unidades de conservação, como as amostradas aqui, são capazes de sustentar alta biodiversidade e podem representar refúgios para as espécies (DA COSTA ESTRELA et al., 2015; GALETTI et al., 2009; MAGIOLI et al., 2014; REALE; FONSECA; UIEDA, 2014). Nossos resultados indicam ainda que, além da área protegida, os indivíduos também usam extensivamente a matriz e que possivelmente exista intensa sobreposição entre áreas de vida e alta densidade populacional nessas áreas fragmentadas. A área de vida anual média de uma única onça-parda fêmea foi reportada ser 69,9 km² na América do Norte (LOGAN; SWEANOR, 2001), área maior que o maior remanescente amostrado na área fragmentada (Fazenda Rio Claro), mas 6 indivíduos foram amostrados. Outros estudos também relataram o uso de áreas adjacentes não protegidas por predadores de topo e também maior mortalidade causada por humanos nas bordas de tais áreas (BALME; SLOTOW; HUNTER, 2010). Apesar dos indícios, essas suposições ainda precisam ser confirmadas por outras metodologias.

A deficiência de grandes habitats adequados no interior do estado de São Paulo provavelmente está forçando as onças-pardas a atravessarem rodovias com maior frequência ao procurarem por áreas disponíveis, tornando-as mais suscetíveis à mortalidade causada pelo homem. Isso pode explicar o número de fêmeas atropeladas sendo maior do que o esperado, contrastando com seu comportamento filopátrico. Além disso, o maior atropelamento de machos observado aqui, assim como observado por Miotto et al. (2012), pode estar promovendo mudanças na proporção dos sexos, o que poderia gerar um cenário pior para a persistência a longo prazo dessas populações.

Os menores valores médios do coeficiente de parentesco intrasexual observados na área contínua podem ser explicados parcialmente pela maior mobilidade desses animais dentro do polígono da Serra do Mar e pela amostragem incompleta dos indivíduos devido ao grande tamanho da área. Apesar de outros trabalhos já terem reportado a filopatria enviesada das fêmeas em outras áreas grandes e contínuas (SWEANOR; LOGAN; HORNOCKER, 2000; THOMPSON; JENKS, 2010), não conseguimos chegar a uma conclusão sobre a existência da filopatria das fêmeas habitando a área contínua aqui estudada.

Em suma, nossos resultados sugerem que onças-pardas fêmeas tendem a exibir comportamento filopátrico, embora também possam exibir alguma taxa de dispersão e, conseqüentemente, estão também susceptíveis a mortalidade por atropelamento. De forma similar, os machos também parecem ser impactados pela paisagem antropizada e apresentaram sinais de dispersão frustrada e maior mortalidade por atropelamento. A dispersão frustrada aumenta o parentesco entre indivíduos da área natal e, dessa forma, a endogamia não pode ser evitada com sucesso. Em conjunto, as conseqüências dessas condições podem aumentar o risco de extinção de populações pequenas e isoladas e comprometer a persistência a longo prazo de *P. concolor* no sudoeste brasileiro. Além disso, nosso estudo destaca o uso da amostragem não-invasivas, associado a ferramentas moleculares, como uma importante alternativa para o estudo e monitoramento de espécies elusivas, auxiliando na implementação de ações de conservação.

6 CONSIDERAÇÕES FINAIS

De forma geral, as espécies de felinos apresentam o comportamento predito para mamíferos poligâmicos: os machos são predominantemente dispersores e as fêmeas apresentam maior tendência à filopatria. Esse padrão parece ter se fixado em resposta ao sistema de acasalamento poligâmico e aos custos e benefícios diferenciais sofridos por cada sexo ao longo da evolução. Nos mamíferos poligâmicos, os machos aparentemente dispersam em resposta à competição com machos dominantes por recursos e por companheiras na área de vida natal e como forma de evitar a endogamia local. Esse último fator também é considerado por alguns autores como uma conseqüência da dispersão, ao invés de causa. As fêmeas, por outro lado, se beneficiam do conhecimento acerca dos recursos da área de vida natal e da tolerância e evitação mútua que estabelecem com outras fêmeas. Dessa forma, a dispersão dos machos e a filopatria das fêmeas conferiria a esses indivíduos maior sobrevivência e sucesso reprodutivo e teria se fixado entre as espécies.

No entanto, a taxa que esses comportamentos ocorrem entre espécies ou populações da mesma espécie de felinos parece ser um processo dinâmico que pode variar dependendo de fatores antrópicos e naturais e também da própria plasticidade comportamental da espécie. Dentre as variáveis antrópicas, a caça, a fragmentação e diminuição de habitats e a construção de rodovias que agem como barreiras foram as principais responsáveis pela alteração das taxas de filopatria e dispersão. A identificação precisa dos principais fatores naturais que podem alterar esses comportamentos, além de claras alterações abruptas, não foi possível porque, para a maioria das espécies, não existem populações sob pouca ou nenhuma influência antrópica.

Dessa forma, seria interessante que pesquisadores que intencionem estudar esses comportamentos façam uma descrição mais detalhada das áreas de estudo, principalmente com relação às pressões antrópicas sofridas, afim de gerar trabalhos comparáveis com relação ao contexto que ocorrem.

Para *Puma concolor*, espécie de felino com maior número de trabalhos publicados sobre o comportamento de dispersão e filopatria, estudos apontam consistentemente para o padrão predito para mamíferos poligâmicos. Por meio da amostragem não-invasiva, detectamos que fêmeas e machos residentes em áreas fragmentadas apresentam altos valores de parentesco intrassexual. Esse padrão indica que ambos os sexos estão tendendo a permanecer mais próximo da área de vida natal, provavelmente por duas razões diferentes: a maior tendência a filopatria das fêmeas e o processo de dispersão frustrada dos machos devido a fragmentação e existência de rodovias como barreiras. A dispersão frustrada dos machos também é corroborada pelo alto número de machos atropelados, que podem representar dispersores que não obtiveram sucesso em estabelecer áreas de vida em outras regiões.

Considerando o impacto crescente das pressões antrópicas nas populações, este trabalho ressalta como a influência humana pode alterar a dinâmica espacial das populações de felinos, aumento o risco para a persistência dessas populações. Apresentamos, ainda, a primeira evidência de dispersão frustrada em populações brasileiras de *P. concolor* e ressaltamos a influência negativa das rodovias na conectividade e, conseqüentemente, no fluxo gênico dessa espécie. Dessa forma, ações de manejo que visem a conectividade entre populações de felinos devem considerar a tendência geral de filopatria ou menor dispersão das fêmeas. Destacamos, por último, o potencial da amostragem não-invasiva em conjunto com ferramentas moleculares para responder questões sobre a dinâmica das populações de espécies elusivas e de difícil captura.

REFERÊNCIAS

- AMOS, W. et al. The influence of parental relatedness on reproductive success. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 268, n. 1480, p. 2021–2027, 2001.
- BAGUETTE, M.; VAN DYCK, H. Landscape connectivity and animal behavior: Functional grain as a key determinant for dispersal. **Landscape Ecology**, v. 22, n. 8, p. 1117–1129, 2007.
- BALKENHOL, N. et al. A multi-method approach for analyzing hierarchical genetic structures: A case study with cougars *Puma concolor*. **Ecography**, v. 37, n. 6, p. 552–563, 2014.
- BALME, G. A.; SLODOW, R.; HUNTER, L. T. B. Edge effects and the impact of non-protected areas in carnivore conservation: Leopards in the Phinda-Mkhuze Complex, South Africa. **Animal Conservation**, v. 13, n. 3, p. 315–323, 2010.
- BAUER, H. et al. 2016. *Panthera leo* (errata version published in 2017). The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T15951A115130419. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-3.RLTS.T15951A107265605.en>. **Panthera leo (errata version published in 2017). The IUCN Red List of Threatened Species 2016:**, v. 8235, n. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-3.RLTS.T15951A107265605.en>, 2016.
- BEIER, P. Dispersal of Juvenile Cougars in Fragmented Habitat. **The Journal of Wildlife Management**, v. 59, n. 2, p. 228–237, 1995.
- BEISIEGEL, B. DE M.; SANA, D. A.; MORAES JR, E. A. The jaguar in the Atlantic Forest. **CAT News Special Issue 7**, n. 7, p. 14–18, 2012.
- BEKOFF, M. Behavioral Development of Terrestrial Carnivores. In: GITTLEMAN, J. L. (Ed.). **Carnivore Behavior, Ecology and Evolution**. London: Chapman & Hall, 1989. p. 89–124.
- BEKOFF, M.; DANIELS, T. J.; GITTLEMAN, J. L. Life History Patterns and the Comparative Social Ecology of Carnivores. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 15, p. 191–232, 1984.
- BENGTSSON, B. O. Avoiding inbreeding: at what cost? **Journal of Theoretical Biology**, v. 73, n. 3, p. 439–444, 1978.
- BEUGIN, M. P. et al. Female in the inside, male in the outside: insights into the spatial organization of a European wildcat population. **Conservation Genetics**, v. 17, n. 6, p. 1405–1415, 2016.
- BIEK, R. et al. Genetic consequences of sex-biased dispersal in a solitary carnivore: Yellowstone cougars. **Biology Letters**, v. 2, n. 2, p. 312–315, 2006.
- BLAIR, M. E.; MELNICK, D. J. Genetic evidence for dispersal by both sexes in the Central American Squirrel Monkey, *Saimiri oerstedii citrinellus*. **American Journal of Primatology**, v. 74, n. 1, p. 37–47, 2012.
- BLOUIN, M. S. et al. Use of microsatellite loci to classify individuals by relatedness. **Molecular Ecology**, 1996.
- BLOUIN, M. S. DNA-based methods for pedigree reconstruction and kinship analysis in natural populations. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 18, n. 10, p. 503–511, 2003.
- BLUNDELL, G. M. et al. Characteristics of sex-biased dispersal and gene flow in coastal river otters: Implications for natural recolonization of extirpated populations. **Molecular Ecology**, v. 11, n. 3, p. 289–303, 2002.
- BOTSTEIN, D. et al. Construction of a Genetic Linkage Map in Man Using Restriction Fragment Length Polymorphisms. **American Journal of Human Genetics**, v. 32, p. 314–331, 1980.
- BOWLER, D. E.; BENTON, T. G. Causes and consequences of animal dispersal strategies: Relating

- individual behaviour to spatial dynamics. **Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society**, v. 80, n. 2, p. 205–225, 2005.
- BRADSHAW, J. W. S. Sociality in cats: A comparative review. **Journal of Veterinary Behavior**, v. 11, p. 113–124, jan. 2016.
- BROWN, J. L.; ORIAN, G. H. Spacing Patterns in Mobile Animals. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 1, n. 1, p. 239–262, 1970.
- CACERES, N. C. Biological characteristics influence mammal road kill in an Atlantic Forest-Cerrado interface in south-western Brazil. **Italian Journal of Zoology**, v. 78, n. 3, p. 379–389, 2011.
- CAMPBELL, V.; STROBECK, C. Fine-scale genetic structure and dispersal in Canada lynx (*Lynx canadensis*) within Alberta, Canada. **Canadian Journal of Zoology**, v. 84, n. 8, p. 1112–1119, 2006.
- CEGELSKI, C. C.; WAITS, L. P.; ANDERSON, N. J. Assessing population structure and gene flow in Montana wolverines (*Gulo gulo*) using assignment-based approaches. **Molecular Ecology**, v. 12, n. 11, p. 2907–2918, 2003.
- CHAME, M. Terrestrial Mammal Feces: a Morphometric Summary and Description. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 98, p. 71–94, 2003.
- CHAVES, P. B. et al. DNA barcoding meets molecular scatology: Short mtDNA sequences for standardized species assignment of carnivore noninvasive samples. **Molecular Ecology Resources**, v. 12, n. 1, p. 18–35, 2012.
- CLARK, A. B. Sex Ratio and Local Resource Competition in a Prosimian Primate. **Science**, v. 201, n. 4351, p. 163–165, 14 jul. 1978.
- CLEAVELAND, S.; LAURENSEN, M. K.; TAYLOR, L. H. Diseases of humans and their domestic mammals: Pathogen characteristics, host range and the risk of emergence. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 356, n. 1411, p. 991–999, 2001.
- CLUTTON-BROCK, T. H. Female transfer and inbreeding avoidance in social mammals. **Nature**, v. 337, n. 6202, p. 70–72, jan. 1989.
- CLUTTON-BROCK, T. H.; HARVEY, P. H. Mammals, resources and reproductive success. **Nature**, v. 273, n. 5659, p. 191–195, 1978.
- CLUTTON-BROCK, T. H.; LUKAS, D. The evolution of social philopatry and dispersal in female mammals. **Molecular Ecology**, v. 21, n. 3, p. 472–492, 2012.
- CROOKS, K. R. et al. Global patterns of fragmentation and connectivity of mammalian carnivore habitat. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 366, n. 1578, p. 2642–2651, 2011.
- CROOKS K.R. Relative sensitivities of mammalian carnivores to habitat fragmentation. **Conservation Biology**, v. 16, n. 2, p. 488–502, 2002.
- CROTEAU, E. K.; HEIST, E. J.; NIELSEN, C. K. Fine-scale population structure and sex-biased dispersal in bobcats (*Lynx rufus*) from southern Illinois. **Canadian Journal of Zoology**, v. 88, n. 6, p. 536–545, 2010.
- DA COSTA ESTRELA, D. et al. Medium and large-sized mammals in a Cerrado area of the state of Goiás, Brazil. **Check List**, v. 11, n. 4, 2015.
- DEVILLARD, S.; SAY, L.; PONTIER, D. Molecular and behavioural analyses reveal male-biased dispersal between social groups of domestic cats. **Ecoscience**, v. 11, n. 2, p. 175–180, 2004.
- DOBSON, F. S. Competition for mates and predominant juvenile male dispersal in mammals. **Animal Behaviour**, v. 30, n. 4, p. 1183–1192, nov. 1982.

- DUNSTONE, N. et al. Spatial organization, ranging behaviour and habitat use of the kodkod (*Oncifelis guigna*) in southern Chile. **Journal of Zoology**, v. 257, n. 1, p. 1–11, maio 2002.
- ELBROCH, L. M. et al. Adaptive social strategies in a solitary carnivore. **Science Advances**, v. 3, n. 10, p. e1701218, 11 out. 2017.
- ELBROCH, M. et al. Long-distance dispersal of a male puma (*Puma concolor puma*) in Patagonia. **Revista Chilena de Historia Natural**, v. 82, n. 3, p. 459–461, 2009.
- EVANS, M. J. et al. Spatial genetic patterns indicate mechanism and consequences of large carnivore cohabitation within development. **Ecology and Evolution**, v. 8, n. 10, p. 4815–4829, 2018.
- FARRELL, L. E.; ROMAN, J.; SUNQUIST, M. E. Dietary separation of sympatric carnivores identified by molecular analysis of scats. **Molecular Ecology**, v. 9, n. 10, p. 1583–1590, 2000.
- FATTEBERT, J. et al. Density-Dependent Natal Dispersal Patterns in a Leopard Population Recovering from Over-Harvest. **PLOS ONE**, v. 10, n. 4, p. e0122355, 13 abr. 2015.
- FATTEBERT, J. et al. Population recovery highlights spatial organization dynamics in adult leopards. **Journal of Zoology**, v. 299, n. 3, p. 153–162, 2016.
- FEDY, B. C. et al. Genetic and ecological data provide incongruent interpretations of population structure and dispersal in naturally subdivided populations of white-tailed ptarmigan (*Lagopus leucura*). **Molecular Ecology**, v. 17, n. 8, p. 1905–1917, abr. 2008.
- FERRERAS, P. et al. Rates and causes of mortality in a fragmented population of Iberian lynx *Felis pardina* Temminck, 1824. **Biological Conservation**, v. 61, n. 3, p. 197–202, 1992.
- FERRERAS, P. et al. Spatial organization and land tenure system of the endangered Iberian lynx (*Lynx pardinus*). **Journal of Zoology**, v. 243, n. 1, p. 163–189, set. 1997.
- FERRERAS, P. et al. Proximate and ultimate causes of dispersal in the Iberian lynx *Lynx pardinus*. **Behavioral Ecology**, v. 15, n. 1, p. 31–40, 2004.
- FUNSTON, P. J. Population Characteristics of Lions (*Panthera leo*) in the Kgalagadi Transfrontier Park. **South African Journal of Wildlife Research**, v. 41, n. 1, p. 1–10, 2011.
- GALETTI, M. et al. Priority areas for the conservation of Atlantic forest large mammals. **Biological Conservation**, v. 142, n. 6, p. 1229–1241, 2009.
- GOMPPER, M. E.; GITTLEMAN, J. L.; WAYNE, R. K. Dispersal, philopatry, and genetic relatedness in a socialcarnivore: comparing males and females. **Molecular Ecology**, v. 7, p. 157–163, 1998.
- GOODRICH, J. M. et al. Spatial structure of Amur (Siberian) tigers (*Panthera tigris altaica*) on Sikhote-Alin Biosphere Zapovednik, Russia. **Journal of Mammalogy**, v. 91, n. 3, p. 737–748, 2010.
- GOUR, D. S. et al. Philopatry and Dispersal Patterns in Tiger (*Panthera tigris*). **PLoS ONE**, v. 8, n. 7, p. 14–17, 2013.
- GREENWOOD, P. J. Mating systems, philopatry and optimal dispersal in birds and mammals. **Animal Behaviour**, v. 28, n. 1960, p. 1140–1162, 1980.
- GREENWOOD, P. J.; HARVEY, P. H. The Natal and Breeding Dispersal of Birds. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 13, n. 1982, p. 1–21, 1982.
- HADDAD, N. M. et al. Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. **Science Advances**, v. 1, n. 2, p. e1500052, mar. 2015.
- HAMMER, Ø.; HARPER, D. A. T.; RYAN, P. D. PAST–Palaeontological statistics, ver. 1.89. **Palaeontologia Electronica**, v. 4, n. 1, p. 1–9, 2009.

- HANDLEY, L. J. L.; PERRIN, N. Advances in our understanding of mammalian sex-biased dispersal. **Molecular Ecology**, v. 16, n. 8, p. 1559–1578, 2007.
- HANSEN, H. et al. Using population genetic tools to develop a control strategy for feral cats (*Felis catus*) in Hawai'i. **Wildlife Research**, v. 34, p. 587–596, 2007.
- HARRIS, S.; TREWHELLA, W. J. An Analysis of Some of the Factors Affecting Dispersal in an Urban Fox (*Vulpes vulpes*) Population. **The Journal of Applied Ecology**, v. 25, n. 2, p. 409, 1988.
- HATCHWELL, B. J.; KOMDEUR, J. Ecological constraints, life history traits and the evolution of cooperative breeding. **Animal Behaviour**, v. 59, n. 6, p. 1079–1086, 2000.
- HONER, O. P. et al. The effect of prey abundance and foraging tactics on the population dynamics of a social, territorial carnivore, the spotted hyena. **Oikos**, v. 108, n. August 2004, p. 544–554, 2005.
- HOWARD, W. E. Innate and Environmental Dispersal of Individual Vertebrates. **The American Midland Naturalist**, v. 63, n. 1, p. 152–161, 1960.
- JACKSON, N. D.; FAHRIG, L. Relative effects of road mortality and decreased connectivity on population genetic diversity. **Biological Conservation**, v. 144, n. 12, p. 3143–3148, 2011.
- JANEČKA, J. E. et al. Kinship and social structure of bobcats (*Lynx rufus*) inferred from microsatellite and radio-telemetry data. **Journal of Zoology**, v. 269, n. 4, p. 494–501, 2006.
- JANEČKA, J. E. et al. Evidence for Male-biased Dispersal in Bobcats *Lynx Rufus* Using Relatedness Analysis. **Wildlife Biology**, v. 13, n. 1, p. 38–47, 2007.
- JOHNSON, S. A.; WALKER, H. D.; HUDSON, C. M. Dispersal Characteristics of Juvenile Bobcats in South-Central Indiana. **Journal of Wildlife Management**, v. 74, n. 3, p. 379–385, 2010.
- JOHNSON, W. E. et al. The late Miocene radiation of modern Felidae: a genetic assessment. **Science**, v. 311, n. January, p. 73–77, 2006.
- JOHNSTONE, R. A.; CANT, M. A. Sex Differences in Dispersal and the Evolution of Helping and Harming. **The American Naturalist**, v. 172, n. 3, p. 318–330, 2008.
- JONES, W. T. Natal philopatry in bannertailed kangaroo rats. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 15, n. 2, p. 151–155, 1984.
- KALINOWSKI, S. T.; WAGNER, A. P.; TAPER, M. L. ML-RELATE: A computer program for maximum likelihood estimation of relatedness and relationship. **Molecular Ecology Notes**, v. 6, n. 2, p. 576–579, 2006.
- KITCHENER, A. et al. **A revised taxonomy of the Felidae** *Cat News*. [s.l.: s.n.].
- KOENIG, W. D. et al. Detetability, Philopatry, and the distribution of dispersal distances in vertebrates. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 5347, n. 96, p. 514–517, 1996.
- KREBS, J. R.; DAVIES, N. B. **An introduction to behavioral ecology**. 3. ed. Oxford: Wiley-Blackwell, 1993.
- KURUSHIMA, J. D. et al. Development of 21 microsatellite loci for puma (*Puma concolor*) ecology and forensics. **Molecular Ecology Notes**, v. 6, n. 4, p. 1260–1262, 2006.
- LAMBIN, X. Natal Philopatry , Competition for Resources , and Inbreeding Avoidance in Townsend's Voles (*Microtus Townsendii*). **Ecological Society of America**, v. 75, n. 1, p. 224–235, 1994.
- LARUE, M. A. et al. Cougars are recolonizing the midwest: Analysis of cougar confirmations during 1990-2008. **Journal of Wildlife Management**, v. 76, n. 7, p. 1364–1369, 2012.
- LOGAN, K. A.; SWEANOR, L. L. **Desert Puma: Evolutionary Ecology and Conservation of an Enduring Carnivoire**. Washington, Covelo, London: Island Press, 2001.

- LOGAN, K. A.; SWEANOR, L. L. Behavior and Social Organization of a Solitary Carnivore. In: HORNOCKER, M. G.; NEGRI, S. (Eds.). . **Cougar: Ecology and Conservation**. Chicago and London: The University of Chicago Press, 2009. p. 105–117.
- LYNCH, Á. B.; BROWN, M. J. F. Molecular sexing of pine marten (*Martes martes*): How many replicates? **Molecular Ecology Notes**, v. 6, n. 3, p. 631–633, 2006.
- MABRY, K. E. et al. Social Mating System and Sex-Biased Dispersal in Mammals and Birds: A Phylogenetic Analysis. **PLoS ONE**, v. 8, n. 3, p. 1–9, 2013.
- MACDONALD, D. W.; LOVERIDGE, A. J. **Biology and Conservation of Wild Felids**. New York: Oxford University Press, 2010.
- MACDONALD, D. W.; MOSSER, A.; GITTLEMAN, J. L. Felid Society. In: MACDONALD, D. W.; LOVERIDGE, A. J. (Eds.). . **Biology and Conservation of Wild Felids**. New York: Oxford University Press, 2010. p. 125–160.
- MAEHR, D. S. et al. Florida panther dispersal and conservation. **Biological Conservation**, v. 106, n. 2, p. 187–197, 2002.
- MAGIOLI, M. et al. Stable isotope evidence of puma concolor (felidae) feeding patterns in agricultural landscapes in southeastern brazil. **Biotropica**, v. 46, n. 4, p. 451–460, 2014.
- MARKER, L. L. et al. Molecular genetic insights on cheetah (*Acinonyx jubatus*) ecology and conservation in Namibia. **Journal of Heredity**, v. 99, n. 1, p. 2–13, 2008.
- MATOCQ, M. D.; LACEY, E. A. Philopatry, kin clusters, and genetic relatedness in a population of woodrats (*Neotoma macrotis*). **Behavioral Ecology**, v. 15, n. 4, p. 647–653, 1 jul. 2004.
- MCGUIRE, B. et al. Natal dispersal and philopatry in prairie voles (*Microtus ochrogaster*) in relation to population density, season, and natal social environment. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 32, n. 5, p. 293–302, 1993.
- MCLELLAN, B. N.; HOVEY, F. W. Natal dispersal of grizzly bears. **Canadian Journal of Zoology**, v. 79, n. 5, p. 838–844, 2001.
- MILLIGAN, B. G. Maximum likelihood estimation of relatedness. **Genetics**, v. 163, n. March, p. 1153–1167, 2003.
- MIOTTO, R. A. et al. Determination of the Minimum Population Size of Pumas (*Puma concolor*) Through Fecal DNA Analysis in Two Protected Cerrado Areas in the Brazilian Southeast. **Biotropica**, v. 39, n. 5, p. 647–654, 2007.
- MIOTTO, R. A. et al. Genetic diversity and population structure of pumas (*Puma concolor*) in southeastern Brazil: Implications for conservation in a human-dominated landscape. **Conservation Genetics**, v. 12, n. 6, p. 1447–1455, 2011.
- MIOTTO, R. A. et al. Monitoring a puma (*Puma concolor*) population in a fragmented landscape in southeast Brazil. **Biotropica**, v. 44, n. 1, p. 98–104, 2012.
- MIZUTANI, F.; JEWELL, P. A. Home-range and movements of leopards (*Panthera pardus*) on a livestock ranch in Kenya. **Journal of Zoology**, v. 244, n. 2, p. 269–286, fev. 1998.
- MONTEBELO, R. et al. **StArt (Systematic Review Automatic Tool) – Uma Ferramenta Computacional de Apoio à Revisão Sistemática**. Brazilian Conference on Software: Theory and Practice - Tools session. **Anais...Salvador**: 2010
- MOORE, J.; ALI, R. Are dispersal and inbreeding avoidance related? **Animal Behaviour**, v. 32, n. 1, p. 94–112, fev. 1984.
- MORANDIN, C. et al. Gene flow and immigration: Genetic diversity and population structure of lions

- (*Panthera leo*) in Hwange National Park, Zimbabwe. **Conservation Genetics**, v. 15, n. 3, p. 697–706, 2014.
- MORRISON, C. D.; BOYCE, M. S.; NIELSEN, S. E. Space-use, movement and dispersal of sub-adult cougars in a geographically isolated population. **PeerJ**, v. 3, p. e1118, 2015.
- NAPOLITANO, C. et al. Reduced Genetic Diversity and Increased Dispersal in Guigna (*Leopardus guigna*) in Chilean Fragmented Landscapes. **Journal of Heredity**, v. 106, n. S1, p. 522–536, 2015.
- NEWBY, J. R. et al. Human-caused mortality influences spatial population dynamics: Pumas in landscapes with varying mortality risks. **Biological Conservation**, v. 159, p. 230–239, 2013.
- NICHOLS, H. J. et al. Fine-scale spatiotemporal patterns of genetic variation reflect budding dispersal coupled with strong natal philopatry in a cooperatively breeding mammal. **Molecular Ecology**, v. 21, n. 21, p. 5348–5362, 2012.
- NOSS, R. F. et al. Conservation Biology and Carnivore Conservation in the Rocky Mountains. **Conservation Biology**, v. 10, n. 4, p. 949–963, 1996.
- ONORATO, D. et al. Genetic assessment of paternity and relatedness in a managed population of cougars. **Journal of Wildlife Management**, v. 75, n. 2, p. 378–384, 2011.
- PACKER, C. Inter-troop transfer and inbreeding avoidance in *Papio anubis*. **Animal Behaviour**, v. 27, n. PART 1, p. 1–36, 1979.
- PALOMARES, F. et al. Iberian lynx in a fragmented landscape: Predispersal, dispersal, and postdispersal habitats. **Conservation Biology**, v. 14, n. 3, p. 809–818, 2000.
- PEAKALL, R.; SMOUSE, P. E. GenALEx 6.5: Genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research—an update. **Bioinformatics**, v. 28, n. 19, p. 2537–2539, 2012.
- PERES, C. A.; LAKE, I. R. Extent of Nontimber Resource Extraction in Tropical Forests: Accessibility to Game Vertebrates by Hunters in the Amazon Basin. **Conservation Biology**, v. 17, n. 2, p. 521–535, 2003.
- PIERCE, B. M. et al. Migratory Patterns of Mountain Lions: Implications for Social Regulation and Conservation. **Journal of Mammalogy**, v. 80, n. 3, p. 986–992, 1999.
- PILGRIM, K. L. et al. Felid sex identification based on noninvasive genetic samples. **Molecular Ecology Notes**, v. 5, n. 1, p. 60–61, 2005.
- POOLE, K. G. Spatial organization of a lynx population. **Canadian Journal of Zoology**, v. 73, n. 4, p. 632–641, abr. 1995.
- POOLE, K. G. Dispersal Patterns of Lynx in the Northwest Territories. **The Journal of Wildlife Management**, v. 61, n. 2, p. 497–505, 1997.
- PROCTOR, M. F. et al. Gender-specific dispersal distances of grizzly bears estimated by genetic analysis. **Canadian Journal of Zoology**, v. 82, n. 7, p. 1108–1118, 2004.
- PROCTOR, M. F. et al. Genetic analysis reveals demographic fragmentation of grizzly bears yielding vulnerably small populations. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 272, n. 1579, p. 2409–2416, 2005.
- PUSEY, A. E. Sex-biased dispersal and inbreeding avoidance in birds and mammals. **Tree**, v. 2, n. 10, p. 295–299, 1987.
- PUSEY, A. E.; PACKER, C. The evolution of sex-biased dispersal in lions. **Behaviour**, v. 101, n. 4, p. 275–310, 1987.
- PUSEY, A.; WOLF, M. Inbreeding avoidance in animals. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 11, n. 5, p. 201–206, 1996.

- RATKIEWICZ, M. et al. Long-range gene flow and the effects of climatic and ecological factors on genetic structuring in a large, solitary carnivore: The Eurasian lynx. **PLoS ONE**, v. 9, n. 12, p. 1–30, 2014.
- RATNAYEKE, S.; TUSKAN, G. A.; PELTON, M. R. Genetic relatedness and female spatial organization in a solitary carnivore, the racoon, *Procyon lotor*. **Molecular Ecology**, v. 11, p. 1115–1124. Genetic relatedness and female spa, 2002.
- REALE, R.; FONSECA, R. C. B.; UIEDA, W. Medium and large-sized mammals in a private reserve of natural Heritage in the municipality of Jaú, São Paulo, Brazil. **Check List**, v. 10, n. 5, p. 997–1004, 2014.
- RIBAS, C. et al. More than meets the eye: kinship and social organization in giant otters (*Pteronura brasiliensis*). **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 70, n. 1, p. 61–72, 2016.
- RIBEIRO, M. C. et al. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. **Biological Conservation**, v. 142, n. 6, p. 1141–1153, 2009.
- RIBEIRO, M. C. et al. 4. Dealing with Fragmentation and Road Effects in Highly Degraded and Heterogeneous Landscapes. In: GUELER-COSTA, C.; LYRA-JORGE, M. C.; VERDADE, L. M. (Eds.). . **Biodiversity in Agricultural Landscapes of Southeastern Brazil**. Warsaw: De Gruyter Open, 2016. p. 43–63.
- RILEY, S. P. D. et al. A southern California freeway is a physical and social barrier to gene flow in carnivores. **Molecular Ecology**, v. 15, n. 7, p. 1733–1741, 2006.
- RILEY, S. P. D. et al. Individual behaviors dominate the dynamics of an urban mountain lion population isolated by roads. **Current Biology**, v. 24, n. 17, p. 1989–1994, 2014.
- RITLAND, K. Marker-inferred relatedness as a tool for detecting heritability in nature. **Molecular Ecology**, v. 9, p. 1195–1204, 2000.
- ROBINSON, H. S. et al. A test of the compensatory mortality hypothesis in mountain lions: A management experiment in West-Central Montana. **Journal of Wildlife Management**, v. 78, n. 5, p. 791–807, 2014.
- RODGERS, T. W. et al. Socio-spatial organization and kin structure in ocelots from integration of camera trapping and noninvasive genetics. **Journal of Mammalogy**, v. 96, n. 1, p. 120–128, 15 fev. 2015.
- ROSS, P. I.; JALKOTZY, M. G. Characteristics of a Hunted Population of Cougars in Southwestern Alberta. **The Journal of Wildlife Management**, v. 56, n. 3, p. 417–426, 1992.
- RUELL, E. W. et al. Urban Habitat Fragmentation and Genetic Population Structure of Bobcats in Coastal Southern California. **The American Midland Naturalist**, v. 168, n. 2, p. 265–280, 2012.
- RUUSILA, V. Costs and benefits of female-biased natal philopatry in the common goldeneye. **Behavioral Ecology**, v. 12, n. 6, p. 686–690, 2001.
- SAMELIUS, G. et al. Spatial and temporal variation in natal dispersal by Eurasian lynx in Scandinavia. **Journal of Zoology**, v. 286, n. 2, p. 120–130, 2012.
- SANDELL, M. The Mating Tactics and Spacing Patterns of Solitary Carnivores. In: GITTLEMAN, J. L. (Ed.). . **Carnivore Behavior, Ecology and Evolution**. London: Chapman & Hall, 1989. p. 164–182.
- SANDERSON, J.; SUNQUIST, M. E.; W. IRIARTE, A. NATURAL HISTORY AND LANDSCAPE-USE OF GUIGNAS (*ONCIFELIS GUIGNA*) ON ISLA GRANDE DE CHILOÉ, CHILE. **Journal of Mammalogy**, v. 83, n. 2, p. 608–613, maio 2002.

- SARANHOLI, B. H. **Genética populacional de felinos e as ameaças para Puma concolor: estruturação populacional recente e atropelamentos.** [s.l.] Universidade Federal de São Carlos, 2018.
- SARANHOLI, B. H.; CHÁVEZ-CONGRAINS, K.; GALETTI, P. M. Evidence of recent fine-scale population structuring in South American Puma concolor. **Diversity**, v. 9, n. 4, 2017.
- SCHMIDT, K. et al. Does kinship affect spatial organization in a small and isolated population of a solitary felid: The Eurasian lynx? **Integrative zoology**, v. 11, n. 5, p. 334–349, 2016.
- SERGIO, F. et al. Top Predators as Conservation Tools: Ecological Rationale, Assumptions, and Efficacy. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 39, n. 1, p. 1–19, 2008.
- SHIELDS, W. M. Dispersal and mating systems: investigating their causal connections. In: CHEPKO-SADE, D. B.; HALPIN, Z. T. (Eds.). **Mammalian dispersal patterns**. Chicago: University of Chicago Press, 1987. p. 3–26.
- SILLERO-ZUBIRI, C.; GOTTELLI, D.; MACDONALD, D. W. Male philopatry, extra-pack copulations and inbreeding avoidance in Ethiopian wolves (*Canis simensis*). **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 38, n. 5, p. 331–340, 1996.
- SOUZA, A. S. M. DE C. **Demografia e distribuição da diversidade genética dos maiores felinos das Américas (Puma concolor e Panthera onca) em fragmentos da mata atlântica.** [s.l.] Universidade Federal de São Carlos, 2015.
- SPONG, G. et al. Genetic structure of lions (*Panthera leo* L.) in the Selous game reserve: Implications for the evolution of sociality. **Journal of Evolutionary Biology**, v. 15, p. 945–953, 2002.
- SPONG, G.; CREEL, S. Deriving dispersal distances from genetic data. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 268, n. 1485, p. 2571–2574, 2001.
- STÄDELE, V.; VIGILANT, L. Strategies for determining kinship in wild populations using genetic data. **Ecology and Evolution**, v. 6, n. 17, p. 6107–6120, 2016.
- STIEBENS, V. A. et al. Living on the edge: how philopatry maintains adaptive potential. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 280, n. 1763, p. 20130305–20130305, 2013.
- STØEN, O.-G. et al. Inversely density-dependent natal dispersal in brown bears *Ursus arctos*. **Oecologia**, v. 148, n. 2, p. 356–364, 18 jun. 2006.
- STONER, D. C. et al. Long-Distance Dispersal of a Female Cougar in a Basin and Range Landscape. **Journal of Wildlife Management**, v. 72, n. 4, p. 933–939, 2008.
- STONER, D. C. et al. Dispersal behaviour of a polygynous carnivore: do cougars *Puma concolor* follow source-sink predictions? **Wildlife Biology**, v. 19, n. 3, p. 289–301, 2013.
- SUNQUIST, M. E. The Social Organization of Tigers (*Panthera Tigris*) in Royal Chitawan National Park, Nepal. **Smithsonian Contributions to Zoology**, n. 336, p. 1–98, 1981.
- SWEANOR, L. L.; LOGAN, K. A.; HORNOCKER, M. G. Cougar dispersal patterns, metapopulation dynamics, and conservation. v. 14, n. 3, p. 798–808, 2000.
- THOMPSON, D. J.; JENKS, J. A. Research Notes: Long-distance dispersal by a subadult male cougar from the Black Hills, South Dakota. **Journal of Wildlife Management**, v. 69, n. 2, p. 818–820, 2005.
- THOMPSON, D. J.; JENKS, J. A. Dispersal movements of subadult cougars from the Black Hills: The notions of range expansion and recolonization. **Ecosphere**, v. 1, n. 4, p. 1–11, 2010.
- TILMAN, D. et al. Future threats to biodiversity and pathways to their prevention. **Nature**, v. 546, n. 7656, p. 73–81, 2017.
- TURNER, I. M. Species Loss in Fragments of Tropical Rain Forest: A Review of the Evidence. **The**

Journal of Applied Ecology, v. 33, n. 2, p. 200, 1996.

VAN HOOFT, P. et al. Genetic insights into dispersal distance and disperser fitness of African lions (*Panthera leo*) from the latitudinal extremes of the Kruger National Park, South Africa. **BMC Genetics**, v. 19, n. 1, p. 21, 3 dez. 2018.

VAN STAADEN, M. J.; CHESSER, R. K.; MICHENER, G. R. Genetic Correlations and Matrilineal Structure in a Population of *Spermophilus richardsonii*. **Journal of Mammalogy**, v. 75, n. 3, p. 573–582, 25 ago. 1994.

VANDERWAAL, K. L.; MOSSER, A.; PACKER, C. Optimal group size, dispersal decisions and postdispersal relationships in female African lions. **Animal Behaviour**, v. 77, n. 4, p. 949–954, 2009.

VICKERS, T. W. et al. Survival and mortality of pumas (*Puma concolor*) in a fragmented, urbanizing landscape. **PLoS ONE**, v. 10, n. 7, p. 1–18, 2015.

WAITS, L.; TABERLET, P.; LUIKART, G. Estimating the probability of identity among genotypes in natural populations: cautions and guidelines. **Molecular Ecology**, v. 10, p. 249–256, 2001.

WANG, J. Coancestry: A program for simulating, estimating and analysing relatedness and inbreeding coefficients. **Molecular Ecology Resources**, v. 11, n. 1, p. 141–145, 2011.

WANG, J.; SANTURE, A. W. Parentage and sibship inference from multilocus genotype data under polygamy. **Genetics**, v. 181, n. 4, p. 1579–1594, 2009.

WASER, P. M.; JONES, W. T. Natal Philopatry Among Solitary Mammals. **The Quarterly Review of Biology**, v. 58, n. 3, p. 355–390, 1983.

WEAVER, J. L.; PAQUET, P. C.; RUGGIERO, L. F. Resilience and Conservation of Large Carnivores in the Rocky Mountains. **Conservation Biology**, v. 10, n. 4, p. 964–976, 1996.

WINTERBACH, H. E. K. et al. Relative availability of natural prey versus livestock predicts landscape suitability for cheetahs *Acinonyx jubatus* in Botswana. **PeerJ**, v. 3, p. e1033, 2015.

WULTSCH, C.; WAITS, L. P.; KELLY, M. J. A comparative analysis of genetic diversity and structure in Jaguars (*Panthera Onca*), Pumas (*Puma Concolor*), And Ocelots (*Leopardus pardalis*) in Fragmented Landscapes of a Critical Mesoamerican Linkage Zone. **PLoS ONE**, v. 11, n. 3, p. 1–30, 2016.

ZANIN, M. et al. Gene flow and genetic structure of the puma and jaguar in Mexico. **European Journal of Wildlife Research**, v. 62, n. 4, p. 461–469, 2016.

ZEDROSSER, A. et al. Should I stay or should I go? Natal dispersal in the brown bear. **Animal Behaviour**, v. 74, n. 3, p. 369–376, 2007.

ZIMMERMANN, F.; BREITENMOSER-WÜRSTEN, C.; BREITENMOSER, U. Natal dispersal of Eurasian lynx (*Lynx lynx*) in Switzerland. **Journal of Zoology**, v. 267, n. 4, p. 381–395, 2005.

ZIMMERMANN, F.; BREITENMOSER-WÜRSTEN, C.; BREITENMOSER, U. Importance of dispersal for the expansion of a Eurasian lynx *Lynx lynx* population in a fragmented landscape. **Oryx**, v. 41, n. 3, p. 358–368, 2007.

APÊNDICES

Apêndice 1 – Valores médios (Média), mínimos (Mín.) e máximos (Máx.) do coeficiente de parentesco de máxima verossimilhança diádica (r) para comparações par-a-par entre machos (M:M) e entre fêmeas (F:F); número de comparações (N); erro padrão; variância e desvio padrão.

	Atropelamentos		Área contínua		Área fragmentada	
	F:F	M:M	F:F	M:M	F:F	M:M
N	105	406	10	36	45	28
Mín.	0	0	0	0	0	0
Máx.	0.3647	1	0.1627	0.2388	0.7904	0.7927
Média	0.0434	0.0580	0.0288	0.0246	0.1750	0.2613
Erro padrão	0.0076	0.00549	0.0194	0.0092	0.0387	0.0591
Variância	0.0061	0.0122	0.0037	0.0030	0.0674	0.0978
Desvio padrão	0.0787	0.1107	0.0615	0.0552	0.2596	0.3128

Apêndice 2 – Valores de P para o teste de Kruskal-Wallis entre valores de parentesco (r) para comparações entre fêmeas (F:F) e entre machos (M:M) por esquema amostral (atropelamentos – atr.; indivíduos da área contínua – cont.; indivíduos da área fragmentada – frag.). Valores significativos de P ($P < 0.05$) indicados por *.

		Atropelamentos		Área contínua		Área fragmentada	
		F:F	M:M	F:F	M:M	F:F	M:M
Atr.	F:F		0.2486	0.5303	0.2396	0.0019*	0.0037*
	M:M			0.3031	0.0497*	0.0048*	0.0081*
Cont.	F:F				0.9853	0.0533	0.05722
	M:M					0.0013*	0.0033*
Frag.	F:F						0.6929
	M:M						