

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO  
INSTITUTO DE PSICOLOGIA  
CURSO DE PÓS-GRADUAÇÃO EM PSICOLOGIA

**ANÁLISE DA ESTRUTURA SOCIAL DE UM GRUPO DE  
MACACOS-PREGO (*Cebus apella*) EM CONDIÇÕES DE SEMI-  
CATIVEIRO.**

**PATRÍCIA IZAR**



Dissertação apresentada ao Instituto de Psicologia,  
Universidade de São Paulo, como parte dos requisitos  
para obtenção do grau de Mestre em Psicologia.

Área: Psicologia Experimental

Orientador: Prof. Dr. Takechi Sato

**SÃO PAULO**

**1994**

**UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO**  
**INSTITUTO DE PSICOLOGIA**  
**CURSO DE PÓS-GRADUAÇÃO EM PSICOLOGIA**

**ANÁLISE DA ESTRUTURA SOCIAL DE UM GRUPO DE  
MACACOS-PREGO (*Cebus apella*) EM CONDIÇÕES DE SEMI-  
CATIVEIRO.**

**PATRÍCIA IZAR**

**SÃO PAULO**

**1994**

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO  
INSTITUTO DE PSICOLOGIA  
CURSO DE PÓS-GRADUAÇÃO EM PSICOLOGIA

"ANÁLISE DA ESTRUTURA SOCIAL DE UM GRUPO DE MACACOS-PREGO  
(*Cebus apella*) EM CONDIÇÕES DE SEMI-CATIVEIRO "

Candidata: PATRÍCIA IZAR  
Orientador: Prof. Doutor Takechi Sato

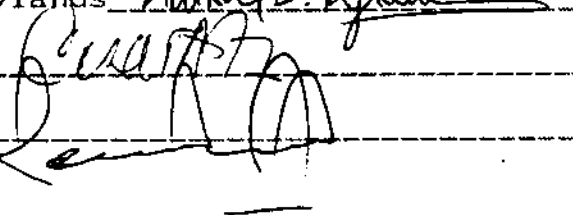
Dissertação apresentada ao Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, como parte dos requisitos para obtenção do grau de Mestre em Psicologia - área de concentração PSICOLOGIA EXPERIMENTAL.

COMISSÃO JULGADORA

Prof. Titular Anthony Brome Rylands



Prof. Associado Cesar Ades



Prof. Doutor Takechi Sato

Defesa - 1994

Izar, P. **Análise da estrutura social de um grupo de macacos-prego (*Cebus apella*) em condições de semi-cativeiro.** São Paulo, 1994, 119 pp. Dissertação de Mestrado apresentada ao Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo.

## RESUMO

Considera-se que a estrutura social de grupos selvagens de *Cebus apella* é caracterizada por hierarquia de dominância linear que determinaria uma organização espacial rígida dos membros do grupo em função da exploração de recursos alimentares e da vigilância do grupo. Um grupo da espécie, mantido em semi-cativeiro, cuja composição variou entre 40 e 47 indivíduos, foi estudado a fim de descrever sua estrutura social, e verificar a coesão entre os membros de um grupo formado artificialmente e o grau de alteração que as condições de manutenção, com alimento abundante e ausência de predadores, poderiam estar provocando sobre a organização social. Foi possível descrever relações de dominância e organização espacial semelhantes às descritas para grupos naturais apenas para o período de fornecimento de alimentação no cocho. Durante o restante do dia a pressão de competição por alimento sobre a estrutura social do grupo estava relaxada e foram observadas intensas relações afiliativas entre os indivíduos. As relações sociais estabelecidas pelos diferentes membros do grupo podem ser entendidas como estratégias para aquisição de aliados, aumento de potencial reprodutivo e aquisição de competência social, de acordo com sexo, idade e posição hierárquica dos indivíduos envolvidos.

Izar, P. **Analysis of the social structure of a semi-captive group of brown capuchin monkeys (*Cebus apella*)**. São Paulo, 1994, 119 pp. Master's dissertation presented to the Institute of Psychology, University of São Paulo.

### ABSTRACT

Wild groups of *Cebus apella* are distinguished by a linear dominance hierarchy which determines a non-random spatial organization of the group members, in terms of the exploitation of food resources and the advantages of group vigilance. A semi-captive artificially formed group of this species, with a composition varying between 40 and 47 individuals, was studied to describe the social structure, investigate the cohesion of the group members, and verify possible consequences resulting from captive conditions, involving abundant food and an absence of predators, on its social organization. Dominance relationships and spatial organization were similar to that described for wild groups only at the moment when food was supplied. During the rest of the day the significance of food competition for the social structure of the group was relaxed, and strong affiliative relationships were observed. The relationships established between different group members could be understood as strategies for the acquisition of allies, enhancing reproductive opportunities and the development of social skills, according to sex, age and dominance status of the individuals involved.

## **AGRADECIMENTOS**

Ao querido mestre Prof. Dr. Takechi Sato, pela orientação dedicada e pela convivência feliz que tivemos durante este mestrado.

À Diretoria do Parque Ecológico do Tietê, por ter permitido que eu realizasse esta pesquisa.

Aos funcionários do Parque Ecológico do Tietê, que sempre me ajudaram em tudo que necessitei, especialmente aos tratadores dos animais silvestres e a Rosemary F. Pitelli, Iara Biasia e Fernando Teixeira por todo o apoio e amizade.

Ao grande amigo Edson B. de Sena, por ter me acompanhado sempre que possível durante o trabalho de observação, ajudando-me a identificar os animais, relatando fatos importantes sobre eles e, sobretudo, por ter me ensinado um pouco do muito que sabe sobre animais silvestres.

À Prof. Emma Otta e ao Prof. César Ades, pelo incentivo e ajuda que sempre me deram, desde os "primeiros passos etológicos".

Aos amigos Cristina e Emílio, Bia e Simone, por compartilhar e ajudar nos momentos de maior ansiedade e maior alívio desta etapa da minha vida.

A todos os amigos da pós, especialmente Fernando e Celina, Dilmar, Cleide, Antônio, Adélia, Hélia, Suemi, Massimo, Adriana e José, Edu, Gerson, Sérgio, Joselma, Carlos, Dida e Vânia, Luciane e João, pelos momentos tão bons que passamos juntos e pela força que me deram quando passei por um momento muito difícil.

Às secretárias do PSE, Dayse e Marilda, pela ajuda e amizade.

À minha estagiária Ângela, pela grande ajuda nas filmagens.

A Gustavo Lourenção (meu amigo Guga), pela paciência e dedicação com que realizou as fotografias e slides deste trabalho.

À minha prima querida Márcia, por ter me ensinado a respeitar e gostar imensamente dos animais.

Aos meus irmãos queridos, Marcelo, pela paciência em resolver todos os problemas "tecnológicos" e Bil, pelo carinho de sempre e ajuda incondicional.

Aos meus queridos pais, por *tudo*.

Ao João, pelo carinho e pela força.

A todas as pessoas que contribuíram para esta pesquisa.

À Fapesp, pela concessão da bolsa.

## ÍNDICE

<b>Resumo</b>	i
<b>Abstract</b>	ii
<b>Agradecimentos</b>	iii
<b>Introdução</b>	
<b>Estudo da Estrutura Social de Grupos de Primatas</b>	1
<b>A Espécie Cebus apella</b>	16
<b>Objetivos</b>	20
<b>Método</b>	
<b>Sujeitos e Condições de Alojamento</b>	22
<b>Procedimento</b>	
<b>Coleta de Dados</b>	27
<b>Análise dos Dados</b>	30
<b>Resultados</b>	
<b>Espaçamento fora da Alimentação</b>	40
<b>Espaçamento durante Alimentação</b>	48
<b>Relações de Contato</b>	55
<b>Relações de Dominância</b>	64
<b>Relações de Catação</b>	74
<b>Brincadeira</b>	83
<b>Períodos de Estro</b>	85
<b>Disponibilidade de Alimento</b>	86
<b>Resumo dos Resultados</b>	87
<b>Discussão</b>	89
<b>Conclusão</b>	108
<b>Referências Bibliográficas</b>	110



*À memória de meu tio, Luiz Carlos.*

## ESTUDO DA ESTRUTURA SOCIAL DE GRUPOS DE PRIMATAS

O estudo da estrutura social de grupos de animais evoluiu de uma abordagem em que grupos eram considerados agregados de indivíduos taxonomicamente idênticos, para uma concepção que leva em conta as características individuais dos membros do grupo, como se observa nos modelos de Hinde (1983), Kummer (1984) e Strum & Latour (1987).

Hinde (1983) considera que a estrutura social de um grupo é um sistema emergente das relações interindividuais estabelecidas pelos membros do grupo. O autor propõe um estudo hierárquico que envolve, inicialmente, a descrição das interações entre os indivíduos, cuja repetição ao longo do tempo permite inferir a existência de uma relação interindividual, que pode ser descrita em termos de conteúdo, qualidade e frequência. A estrutura social é considerada uma rede de relações interindividuais.

Kummer (1984), estudando babuínos (*Papio hamadryas*), propõe que a estrutura social de grupos selvagens desta espécie é o resultado de estratégias individuais que cada membro do grupo emprega para monitorar, selecionar e alterar o comportamento dos outros indivíduos, a fim de "atingir seus objetivos", conforme suas próprias palavras. Os objetivos de um indivíduo mudam conforme seu desenvolvimento, e, além disso, o sucesso em atingi-los é limitado pela manipulação imposta por outros membros do grupo. Neste sentido, o modelo leva em conta a dimensão temporal e tanto os papéis do indivíduo como das regras de conduta dentro de um sistema social.

Strum & Latour (1987) sugerem que a estrutura social não é um sistema externo dentro do qual os indivíduos agem, mas uma resultante de estratégias pessoais e negociações interpessoais, cuja organização em uma estrutura é abstraída e imposta pelo observador. Os autores consideram que esta visão explica melhor o comportamento social de babuínos, que é difícil de enquadrar em uma estrutura rígida. Embora considerem que não existe um sistema de regras no qual a organização social esteja baseada, Strum & Latour argumentam que as negociações interpessoais são mantidas por um sistema de comunicação, o qual possui regras.

### *Fatores que afetam a Estrutura Social*

Se ao descrever estruturas sociais necessitamos considerar cada indivíduo e as relações estabelecidas por ele com outros indivíduos, então a estrutura demográfica do grupo, em termos de tamanho e composição por sexo e idade, revela-se importante, assim como os fatores que a afetam. Variáveis ecológicas podem afetar a estrutura social de primatas à medida em que determinam a estrutura demográfica do grupo. Alterando-se a composição de um grupo, alteram-se o número e o tipo de relações interindividuais possíveis (Berman 1982). Assim, a frequência de tipos diferentes de interação, tanto competitivas como afiliativas é afetada por sazonalidade de recursos (Eisenberg 1972, Lee 1983). A disponibilidade de alimento é um dos principais fatores ecológicos que limitam o tamanho e composição sexual de um grupo de primatas e, além disso, determina estratégias diferenciais que permitam aos indivíduos conviverem num grupo social minimizando os efeitos negativos de competição por alimento (Crook & Gartland 1966, Eisenberg *et al.* 1972, Dittus 1977, Janson 1988 a, b). Janson (1985) salientou que em épocas de escassez de recursos alimentares, por exemplo, na estação seca, a frequência de comportamento agressivo entre os membros de um grupo de *Cebus apella* aumentava. Esse efeito já fora constatado por Plotnik *et al.* (1968), num experimento com um grupo de quatro machos imaturos da espécie mantidos em cativeiro. Os autores concluíram que a introdução do alimento como reforço e o tamanho da área de teste foram determinantes críticos da frequência de interações agressivas. Comparando os efeitos de presença ou ausência de reforço (alimento) na gaiola de manutenção, a frequência de interações agressivas foi maior com a apresentação de reforço. Ainda, quando o alimento estava concentrado em uma caixa adjacente à gaiola, a frequência de agressão foi duas vezes maior do que na condição de alimento na gaiola. Resultados semelhantes foram encontrados para um grupo de macacos rhesus, em cativeiro (Southwick 1967). O autor submeteu os animais a condições de aumento e diminuição da quantidade de alimento provido diariamente e observou conseqüente alteração na frequência de interações agonísticas entre os indivíduos do grupo. Dittus (1977) mostrou evidências de que a competição por alimento durante época de escassez era a causa de mortalidade de indivíduos subordinados em grupos de *Macaca s.*

*sinica*. Inversamente, em áreas de grande disponibilidade de alimento, a taxa de sobrevivência dos animais era elevada, indicando diminuição da competição por alimento.

As relações sociais que cada indivíduo mantém com outros membros do grupo provavelmente afeta e é afetada por outras relações, o que se reflete num dinamismo da estrutura social. Segundo Hinde (1983), para entender os processos subjacentes à essa dinâmica, deve-se recorrer a três princípios:

- 1) relações que ocorrem dentro ou entre classes de sexo e idade;
- 2) status dos indivíduos envolvidos nas relações;
- 3) relações de parentesco ou familiaridade.

Estas relações podem influenciar o padrão de espaçamento interindividual do grupo, a formação de alianças e a exibição de comportamento afiliativo. Por exemplo, indivíduos dominantes podem ser um pólo de atração dentro do grupo. Alguns autores atribuem certos papéis sociais ao macho dominante, como a proteção do grupo, interrupção de lutas entre membros da tropa ou liderar deslocamentos (Bernstein 1966), embora existam exceções (por exemplo, o macaco-aranha, Jolly 1972). Relações de parentesco também podem afetar a estrutura espacial do grupo e relações afiliativas. Também podem ocorrer relações preferenciais entre indivíduos de mesmo sexo ou mesma idade, ou ainda entre classes diferentes.

### ***Hierarquia de Dominância***

O conceito de hierarquia de dominância foi introduzido por Schjelderup-Ebbe (1922), em um trabalho sobre a organização social de galinhas domésticas, para descrever comportamentos agressivos unidirecionais entre pares de animais. Esse conceito passou a ser considerado um princípio universal da organização social de primatas (Bernstein 1981) a partir de trabalhos pioneiros com babuínos sagrados (*Papio hamadryas*) e com rhesus (*Macaca mulatta*), no cativeiro, em que se identificaram hierarquias de dominância com base no resultado de interações agonísticas (Chalmers 1980). Mas, à medida em que se desenvolveram trabalhos de campo, pesquisando um maior número de espécies, diversos

autores negaram a idéia de que dominância influenciasse todas as outras relações sociais em qualquer espécie de primata (por exemplo, Crook 1970, Thierry *et al.* 1989).

Gartland (1968) e Rowell (1974), baseados em diversos trabalhos sobre aumento de frequência de interações agressivas entre primatas no cativeiro (por exemplo, Bernstein & Mason 1963, Southwick 1967), chegaram a argumentar que hierarquias de dominância claramente definidas seriam um artefato das condições de cativeiro, com alimento concentrado em apenas um lugar e pouco espaço para descanso, o que intensificaria competição e agressão. No entanto, hierarquias de dominância foram observadas em diversos estudos com grupos selvagens de primatas (*por exemplo*, Sade 1967, Deag 1977, Cheney 1977 e Packer 1979, para primatas paleotropicalis e Baldwin & Baldwin 1971, Kavanagh & Dresdale 1975, Jones 1980 e Janson 1985, para primatas neotropicais).

Questões sobre a existência de hierarquias de dominância e o seu grau de influência sobre outras relações sociais em primatas devem-se, em parte, ao problema de como medir dominância adequadamente. Procurando solucionar esta questão, Syme (1974) e Richards (1978) propuseram diversos métodos de investigação de hierarquias de dominância buscando correlações entre eles. Richards discutiu a necessidade de estudar diferentes situações competitivas, dentro de um mesmo grupo, a fim de descobrir correlações. Em um estudo de observação de seis grupos de rhesus mantidos em cativeiro, propôs prioridade de acesso ao alimento, resultado de interações agonísticas, emissão de comportamentos de ameaça e/ou de submissão como medidas de dominância. Em seu estudo, as hierarquias obtidas com diferentes tipos de medidas mostraram altas correlações entre si. No entanto, se estas medidas mostraram correlações para rhesus, o problema persiste porque correlações observadas para uma espécie nem sempre são verdadeiras em outra espécie. Diversos estudos sobre a distribuição de catação em grupos de fêmeas de *Cercopithecus aethiops* ("vervet monkey") e *Papio hamadryas* (babuínos sagrados) mostram correlação com a hierarquia de dominância observada, sendo indivíduos dominantes os parceiros preferenciais para catação (Stammbach 1978, Fairbanks 1980 e Seyfarth 1980). Por outro lado, Easley *et al.* (1989) não encontraram essa correlação quando estudaram catação em grupos de machos de babuínos (*Papio anubis*).

Hinde & Datta (1981) argumentam que as discussões sobre a validade do conceito de dominância residem em problemas metodológicos. Segundo os autores, dominância não deve ser explicada com base em uma linguagem empírica, mas antes por uma linguagem teórica, considerando-a como uma variável interveniente. Ao observarmos a direção do resultado de encontros agonísticos, inferimos a existência de dominância. Considerando dominância como variável interveniente, deve-se identificar variáveis independentes que a afetam (como tamanho do animal, história passada de relações, etc.) e as variáveis dependentes que são afetadas por ela (como prioridade de acesso, catação, etc.).

Sob a perspectiva da evolução do conceito de dominância em primatologia, faz-se necessário citar o ponto de vista de de Waal (1986). O autor entende que o estudo da dominância necessita fazer distinções entre relações formalizadas (expressas por sinais ritualizados de status), habilidade competitiva (expressa pelo sucesso de acesso a recursos por meio de força ou ameaça) e tendência competitiva (expressa pelo grau de demonstração, pelos dominantes, de habilidade competitiva ou de tolerância social com os subordinados).

Define-se, então, dominância como uma relação interindividual inferida a partir de relações assimétricas entre esses indivíduos. Se os membros de um grupo podem ser ordenados de forma que aqueles em posição superior podem ameaçar (ou exibir qualquer comportamento utilizado como medida de dominância), enquanto subordinados procuram evitar conflitos, diz-se que existe uma hierarquia de dominância (Poole 1985).

Hierarquias de dominância podem ser lineares, apresentando transitividade e ordem total, isto é, dado um grupo com três indivíduos, A, B, e C, se A domina B e B domina C, então A domina C e as relações inversas nunca ocorrem, o que se observa em galinhas domésticas (Gulh 1970). Podem ocorrer hierarquias de dominância com ordem parcial, que são o tipo de estrutura observada em instituições humanas como o exército e o clero. Neste tipo de hierarquia, A domina B e C, B domina D e E e C domina F e G. Não se consegue estabelecer relações entre B e C, ou B e G. Alguns autores acreditam que hierarquias lineares dificilmente se observam em primatas (Wade 1978, Banks 1981, Petraits 1981, Smuts 1981). A estabilidade de uma hierarquia pode ser variável, havendo espécies em que

só se torna aparente durante o cio e outras em que é nítida durante a maior parte do tempo, podendo ou não sofrer alterações em épocas reprodutivas (Poole 1985).

### *Como hierarquias são formadas e mantidas*

A visão ortodoxa sobre os mecanismos que formam e mantêm hierarquias de dominância prevê que, numa interação competitiva entre dois indivíduos, vencerá aquele que possuir qualidades de dominância. Num primeiro encontro pode haver luta, mas o subordinado aprende rapidamente que não pode vencer, e em encontros subseqüentes passa a acatar o dominante sem a necessidade de haver lutas.

Uma segunda visão foi proposta por Rowell (1974). Para explicar a vitória de um indivíduo numa interação competitiva, a autora argumenta que não há necessidade de atribuir qualidades especiais de dominância. O indivíduo pode vencer a disputa apenas por sorte, ou acaso. No entanto, o resultado dessa competição fica na memória dos dois participantes e influencia os encontros subseqüentes. O comportamento basear-se-á na experiência prévia. Os defensores do ponto de vista ortodoxo argumentam que disputas revelam quem é dominante, enquanto Rowell sugere que elas causam a dominância de um indivíduo.

Landau (1968) analisou os possíveis mecanismos de formação de hierarquias do ponto de vista matemático. O trabalho utiliza um índice de linearidade de hierarquia  $h$ , que é a diferença entre a freqüência de indivíduos dominados por animal do grupo (isto é, a diferença entre o número de animais dominados pelo dominante e o número de animais dominados pelo indivíduos de posição mais baixa na hierarquia), dividida pela máxima diferença possível (que ocorreria no caso de uma hierarquia perfeitamente linear). O índice varia de 0 (zero) - no caso de ausência de linearidade da hierarquia - a 1 (um) - no caso de uma hierarquia perfeitamente linear.

O primeiro mecanismo considerado por Landau é o de que relações de dominância dependem probabilisticamente de "vetores de habilidade" dos indivíduos (ou diferenças individuais para a tendência de ganhar ou perder um confronto). Se o vetor de habilidade dos sujeitos considerados depende de variáveis igualmente distribuídas pela população,

torna-se menos provável que um indivíduo consiga vencer todos os outros membros do grupo. Neste caso, só se espera estruturas sociais com alto índice de linearidade se os grupos forem pequenos (menos de cinco membros). Quanto maior o número de variáveis componentes do vetor de habilidade, esta conclusão torna-se mais extrema. A hipótese de ocorrer uma hierarquia linear baseada em acaso é, então, inadequada para explicar a ocorrência da estrutura em grupos maiores.

Landau considerou também a influência de fatores sociais sobre hierarquias, isto é, a dependência entre o resultado de um encontro particular e encontros prévios entre aqueles mesmos indivíduos. Utilizando um modelo de cadeia de Markoff, Landau simulou o efeito de encontros repetidos sobre a estrutura do grupo. O valor médio de  $h$  não muda se as relações dependem apenas de vetores de habilidade. Um outro mecanismo relaciona a probabilidade de dominância em uma díade ao número de indivíduos dominados no grupo (status). A condição suficiente para estabelecer uma hierarquia absoluta é a de que nenhum animal pode reverter uma relação em que o outro indivíduo tenha status maior. O mecanismo pelo qual se estabelece uma hierarquia possibilita diversas interpretações, como aprendizado e/ou generalização do resultado de encontros prévios.

Chase (1974) utilizou simplificações dos modelos de Landau para comparar dois modelos teóricos para formação de hierarquias, utilizados por diversos pesquisadores, que podem ser considerados parte do ponto de vista ortodoxo. O primeiro é denominado "modelo de torneios": para estabelecimento de uma hierarquia de dominância seria necessário que todos os indivíduos do grupo se envolvessem em disputas uns com os outros, a fim de determinar os vencedores. A posse de qualidades de dominância por parte de alguns indivíduos permite previsibilidade do resultado do torneio. O segundo modelo é chamado "correlacional", e postula que existe uma alta correlação entre a hierarquia de dominância e uma característica (ou conjunto de características) dos animais da espécie que permite previsibilidade do status de um indivíduo. O autor conclui que ambos os modelos são inadequados para explicar o processo de formação de hierarquias, pois requerem condições matemáticas severas para gerar hierarquias fortes, as quais não são atendidas na maior parte dos estudos que os utilizam, mas parecem ser úteis para explicar os resultados de hierarquia observados.



Appleby (1983) argumenta que a prática comum de ordenar os animais de um grupo do modo mais próximo a uma hierarquia de dominância linear pode resultar numa estrutura fictícia. Através de um modelo matemático, demonstra que esta prática tem grande probabilidade de produzir, por acaso, uma hierarquia aparentemente linear, ou quase linear, em grupos com relações de dominância randômicas. Appleby acrescenta que a probabilidade da estrutura linear ocorrer devido ao acaso é tanto menor quanto maior for o tamanho do grupo: em um grupo com três membros, esta chance é de 75%, enquanto em um grupo com vinte e um membros a chance é menor que 1%.

### *Função de Relações de Dominância*

Para entender estruturas de dominância do ponto de vista evolutivo é preciso antes compreender a evolução da vida em grupo. Existem três teorias correntes principais que procuram explicar quais forças seletivas favoreceram a evolução da vida em grupo em primatas. A primeira (Alexander 1974), considera que a pressão de predação foi o fator determinante para viver em grupos; a segunda teoria, proposta por Wrangham (1980), considera as vantagens de forrageamento em grupo como a principal pressão seletiva. Uma terceira corrente leva em conta a pressão dos dois fatores em conjunto.

Qualquer que tenha sido o fator que levou os primatas a se agruparem, essa nova condição aumentou a competição entre os indivíduos, que passaram a dividir os mesmos recursos espaciais e alimentares do ambiente, além de parceiros para reprodução (van Schaick 1983). A emergência de estruturas de dominância permitiu a formalização dos conflitos sociais, gerados por competição, num sistema regulador que minimiza o impacto de forças agressivas que promovem a dispersão dos animais (van Kreveld 1970). A estabilidade de um grupo de primatas depende do balanceamento entre estas forças dispersivas e as atividades sociais promotoras de coesão.

De Waal (1986) discute o papel das relações de dominância agressiva na manutenção de um grupo social. O autor não considera a agressão como força dispersiva, ressaltando a falta de uma correlação negativa óbvia entre nível de agressividade intragrupo e coesão social em espécies de primatas. De fato, em várias espécies os maiores índices de

agressão ocorrem entre parentes, particularmente entre mãe e filhote em conflitos de desmame, o que não implica dispersão. Levando-se em conta mecanismos eliciadores de comportamento de apego em mamíferos (Bowlby 1969), a agressão pode até ser um mecanismo que contribui para a formação de vínculos, considerando-se o processo de renovação de confiança ("reassurance") subsequente. Para entender a estrutura social de um grupo deve-se considerar o comportamento agressivo dentro do contexto social. O mecanismo social de dominância pode reduzir os efeitos da agressão permitindo, assim, o estabelecimento de relações interindividuais sem rompimento.

Por outro lado, Gautheraux (1978) considera que relações de dominância agressiva podem causar dispersão de indivíduos do grupo e essa função tem um grande significado adaptativo: pode influenciar a dispersão e migração diferencial dos dois sexos e de grupos de idades diferentes. A hierarquia de dominância agressiva seria, portanto, importante para a dinâmica de populações. De acordo com o modelo dominância-dispersão, em épocas de escassez de recursos alimentares, os indivíduos subordinados iriam sendo deslocados para áreas periféricas, habitats cuja qualidade é normalmente inferior ao local de nascimento. Gautheraux verificou que quanto maior a limitação de recursos, maior a distância geográfica entre o indivíduo de posição mais alta e o indivíduo de posição mais baixa na hierarquia, podendo-se determinar a posição hierárquica do indivíduo conforme sua distância em relação ao local de nascimento.

Além disso, a dominância social é um meio comportamental de reduzir competição intra e interespecífica, permitindo que um grupo de indivíduos coexista de um modo ordenado com um mínimo de interações deletérias, e ao mesmo tempo, possibilita a utilização mais eficiente de recursos. Nesse sentido, Gautheraux (1981) considera que dominância é uma estratégia evolutivamente estável (ESS). ESS é uma estratégia tal que, quando adotada pela maior parte dos membros de uma população, não pode ser substituída por uma estratégia alternativa (ver o conceito em Maynard-Smith & Packer 1976). No caso de dominância, considera-se uma estratégia evolutivamente estável por resolver competições através de assimetrias, sem haver a necessidade de ocorrer interações agonísticas.

Poole (1985) discute ainda os benefícios associados à dominância e subordinação. A dominância conferiria maior sucesso reprodutivo, medido em fêmeas pelo número de crias, e em machos pela frequência e duração da cópula, e pela época do estro em que copula com a fêmea. Quanto ao indivíduo submisso, que tem menor acesso ao alimento, menos refúgios contra predadores, menores chances de sucesso reprodutivo e poucos sítios de descanso, a vantagem residiria em evitar confrontos desiguais com possíveis ferimentos, economizar energia em busca de alimento e, quando o dominante é um parente, aumentar sua aptidão abrangente ("inclusive fitness"). Comportando-se como subordinado, o indivíduo mantém proximidade aos dominantes e ganha a vantagem da vigilância do grupo. Bernstein (1981), no entanto, argumenta que a seleção natural opera sobre características dos indivíduos, por exemplo a capacidade de avaliar habilidades relativas, lembrar o resultado de interações passadas e o contexto em que ocorreram. Mas a seleção não pode operar sobre as relações entre os indivíduos ou sobre o contexto em que ocorreram essas relações. Nesse sentido, dominância não é uma característica selecionada.

### *Espaçamento Interindividual*

A maior parte dos trabalhos sobre organização espacial de grupos, assim como teorias para explicar tal estrutura, têm sido realizados com aves (por exemplo, Horn 1968, Rabenold & Christensen 1979, Jennings & Evens 1980). Em primatas, essa foi uma das primeiras características da estrutura social a ser estudada, relacionando-se a estruturas de dominância.

Yamada (1966) observou que, durante o deslocamento, tropas de *Macaca fuscata* assumiam uma configuração espacial determinada, com os machos dominantes, fêmeas adultas e indivíduos jovens ocupando o centro do grupo e machos subordinados deslocando-se na frente e na retaguarda do grupo. De Vore (1965) observou esse mesmo tipo de distribuição geométrica em deslocamentos de tropas de babuínos. O autor salienta que a organização espacial dos membros do grupo era principalmente observada durante o deslocamento, diluindo-se durante o descanso. No entanto, Altmann (1979) argumentou que não encontrou esse tipo de organização estável durante os nove anos em que estudou

babuínos em áreas selvagens. O autor observou que a posição dos membros do grupo durante deslocamentos era essencialmente randômica. As exceções foram comumente observadas em situação de perigo, quando machos adultos e jovens ocupavam principalmente a frente da tropa e a retaguarda. Também observou-se associação espacial entre infantes e suas mães.

Mais recentemente, Robinson (1981) e Janson (1991 a, b) estudaram a estrutura espacial durante forrageamento em duas espécies neotropicais, *Cebus olivaceus* e *Cebus apella*. Ambos encontraram uma organização espacial estável relacionada à distribuição de fontes de alimento, tempo dispendido em vigilância e relações de dominância. As posições privilegiadas, em função da exploração da fonte alimento e evitação de predadores, eram ocupadas pelos dominantes, enquanto os subordinados regulavam a distância mantida entre eles em função do montante de agressividade recebida.

### *Correlações Ecológicas de Espaçamento Interindividual*

A posição de um indivíduo dentro da geometria do grupo afeta seu sucesso de forrageamento (Robinson 1981) e sua vulnerabilidade a predadores (Tinbergen *et al.* 1967, Hamilton 1971). Assim, a organização espacial do grupo é uma consequência do posicionamento dos indivíduos, um em relação ao outro, de modo a maximizar sua aquisição de alimento e, ao mesmo tempo, minimizar o risco de predação. Pulliam (1973) sugeriu que aumentar o número e a proximidade de vizinhos, aumentaria a probabilidade de evitar predadores, o que, por outro lado, aumentaria a competição por alimento. Assim, a distância mínima possível entre os indivíduos forrageando é dada pela competição por alimento, enquanto a distância máxima é determinada pelo tempo dispendido em vigilância, que deve ser menor do que aquele que o animal empregaria se estivesse forrageando solitariamente, de modo que permanecer no grupo ainda lhe confere vantagens (Vehrencamp 1983).

### *Correlações Sociais de Espaçamento Interindividual*

A posição de um indivíduo dentro da geometria do grupo relaciona-se também com os padrões de interações sociais com outros membros do grupo (Baldwin & Baldwin 1972, Janson 1990 a). Por exemplo, indivíduos adultos dominantes podem escolher as posições privilegiadas dentro do grupo, enquanto os adultos subordinados posicionam-se em função de maior ou menor agressividade dirigida a eles pelos dominantes.

Por outro lado, a proximidade entre os indivíduos é resultado de afinidades (Seyfarth 1977, Whitten 1986) que podem ser uma extensão de relações com figuras de apego, eliciadas por contato físico, permitindo a formação de fortes vínculos emocionais (Harlow & Zimmermann 1959, Nicolson 1986, Goodal 1991, Welker *et al.* 1987, 1990).

Existe um viés de parentesco que influencia a proximidade espacial dos membros de um grupo (Chapais 1983, Berman 1982, Gouzoules & Gouzoules 1986). Os indivíduos aparentados devem reconhecer-se e associar-se, comportando-se altruisticamente e com menor agressividade (Walters 1981).

### *Catação*

A catação é um comportamento de limpeza, em que o animal usa suas mãos para procurar ectoparasitas e sujeira entre os pelos do corpo de outro indivíduo, fazendo movimentos como pentear, raspar e arrancar. Algumas espécies utilizam também os dentes para realizar a catação. Ocasionalmente, um animal faz a limpeza do seu próprio corpo, ao que se chama autocatação ("autogrooming"). A catação ocorre em surtos, isto é, um animal cata o outro por alguns minutos, pára, e então retoma a atividade. Durante esses episódios, o papel dos indivíduos pode alternar, e quem estava sendo catado passa a catar. Assim, as características da catação que ocorre entre dois indivíduos podem ser medidas de diversas formas: em quantos episódios o animal esteve envolvido, qual o tempo médio de duração dos episódios, o tempo total dispendido em catação pelo animal e o montante de reciprocidade de catação entre os indivíduos (Chalmers 1980).

Esse tipo de comportamento já foi registrado na maior parte das espécies de primatas estudadas, com raras exceções (*Allouatta palliata* e *A. pigra*, Neville *et al.* 1981, *Brachytelles arachnoides*, Nishimura *et al.* 1988). A catação parece ser importante para os primatas, nota-se que esses animais a solicitam, isto é, deslocam-se para serem catados, freqüentemente aproximando-se de outro membro do grupo, deitando em frente dele e expondo seu corpo para que o outro cate.

Há duas idéias importantes sugeridas para explicar a função da catação. A primeira delas argumenta que esse comportamento teria uma função imediata, que é manter o pelo dos animais livre de ectoparasitas. Esse argumento baseia-se nas evidências de que as partes do corpo inspecionadas durante a catação social são complementares àquelas que um animal limpa durante a autocatação (por exemplo, Troisi & Schino 1986). Outra idéia sugere que a catação teria uma função social de estabelecer e/ou fortalecer vínculos entre os indivíduos envolvidos (Sparks 1967).

Dunbar (1991) testou as predições das duas hipótese através dos dados de tempo dispendido em catação, em função do tamanho do corpo do animal e do tamanho do grupo, coletados em grupos selvagens de quarenta e quatro espécies de primatas. O autor concluiu que os resultados favorecem a hipótese da função social da catação, ao menos para os primatas paleotropicalis (catarrhine). "Embora a catação tenha uma função higiênica, e que provavelmente tenha evoluído por esta razão, parece ter sido acoplada a um sistema funcional totalmente diverso durante a evolução dos primatas. Neste novo contexto foi intensificada, de forma que os animais dispendem muito mais tempo envolvidos na atividade do que seria necessário por razões puramente higiênicas."

### ***Modelo de Distribuição de Catação***

Seyfarth (1977) propôs um modelo para explicar a distribuição de catação entre fêmeas adultas de quatro espécies de primatas paleotropicalis: *Macaca mulatta* (rhesus), *Theropithecus gelada* (babuíno "gelada"), *Papio cynocephalus* (babuíno da savana) e *Macaca arctoides* ("stump-tailed macaque"). Inicialmente, o modelo assume que: 1) a catação em primatas não humanos tem duas consequências: a remoção de ectoparasitas e o

estabelecimento e fortalecimento de vínculos sociais; 2) enquanto os indivíduos são igualmente escalados para a remoção de ectoparasitas, os benefícios derivados de relações sociais com indivíduos diferentes não são os mesmos; 3) os indivíduos são selecionados para maximizar os benefícios recebidos de vínculos sociais.

Dadas essas premissas, pode-se prever que a atratividade de um indivíduo como um parceiro de catação depende dos benefícios que ele pode oferecer. Assim, se parentes próximos são os membros do grupo que provavelmente formarão alianças, ou serão tolerantes para dividir fontes de alimento, então a catação ocorrerá principalmente entre parentes. Em espécies onde ocorre hierarquia de dominância, indivíduos de status elevado também são parceiros importantes. O modelo prevê, ainda, que quando os membros do grupo competem para catar indivíduos mais dominantes, o resultado será uma alta frequência de catação dos animais dominantes e entre indivíduos de status adjacente.

As previsões do modelo confirmaram-se para as espécies estudadas por Seyfarth. Além disso, quando fêmeas de status adjacente eram parentes próximas, tanto a preferência de parentesco como competição por indivíduos dominantes provavelmente ocorriam. Stambach (1978) testou o modelo para grupos de fêmeas adultas não-aparentadas, e encontrou que as fêmeas dominantes eram os parceiros mais atrativos para catação. Ainda, o autor observou que, em testes de escolha, a catação freqüente era relacionada a uma "preferência mútua" entre os parceiros, um aspecto de atração ou amizade não correlacionadas à dominância.

### *Catação e Vínculo Social*

Chapais (1983) estudando um grupo de rhesus em Cayo-Santiago, observou as relações entre machos e fêmeas adultos fora do período de estro, baseando-se nos dados de proximidade, catação, agonismo e formação de alianças. O autor encontrou uma estrutura cujas principais características eram a atração de fêmeas por machos dominantes, a atratividade da fêmea alfa e o padrão de alianças de machos com fêmeas durante agonismo. Esse padrão pode ser observado pelas relações de catação, uma vez que as fêmeas cataram

com maior frequência os machos dominantes, os quais cataram a fêmea alfa. Os machos subordinados afiliaram-se pouco com fêmeas, mas pareciam atraídos por elas.

Harcourt (1979) estudou as relações sociais entre fêmeas de gorila da montanha. Nessa espécie são as fêmeas que migram, assim o grau de parentesco entre fêmeas adultas de um grupo é baixo. Aparentemente como consequência, comportamentos afiliativos são raros. No entanto, estes comportamentos parecem ocorrer entre mães e filhas, ou pares de fêmeas familiares desde a imaturidade. A "amizade" entre fêmeas pode ser inferida através das relações de catação. Além disso, ocorre catação relacionada ao nascimento de filhotes, quando as mães passam a ser frequentemente catadas.

Muroyama (1991) estudou a distribuição de catação entre fêmeas de *Macaca fuscata* e observou que, entre parceiras não aparentadas, ocorria alto grau de reciprocidade da relação. Quando já havia uma afiliação estabelecida, isto é, os parceiros interagiam frequentemente, o indivíduo podia aproximar-se e solicitar catação, enquanto que entre parceiros não afiliados, o indivíduo que se aproximava efetuava catação, em primeiro lugar. A reciprocidade era mais imediata entre parceiros não afiliados, talvez como forma de estabelecer uma relação mais duradoura.

Dunbar (1991) considera que a catação tem um papel importante na manutenção do grupo, como redutor de tensões geradas por competição. Cada indivíduo cata um pequeno número de membros do grupo, os quais por sua vez, têm mais alguns outros parceiros, formando uma rede de aliados. Seyfarth (1981) considera que esse tipo de rede de catação provê bases para inferir que macacos podem reconhecer as relações sociais que ocorrem dentro do grupo, ao contrário do que muitos autores crêem (*por exemplo*, Altmann 1981). Os modelos de catação apresentados assumem que os indivíduos de um grupo podem ordenar os outros membros, de forma que catam mais frequentemente os mais dominantes. Além disso podem reconhecer-se individualmente, de forma que desenvolvem relações preferenciais, entre parentes ou não.

Neste trabalho, pretende-se estudar as relações sociais de um grupo de macacos-prego vivendo em semi-cativeiro.



## A ESPÉCIE *Cebus apella*

### *Descrição*

Os macacos da espécie *Cebus apella*, comumente chamados de macaco-prego, distinguem-se das outras espécies do gênero *Cebus* através de um tufo de pelos eretos no alto da cabeça, à semelhança de um topete. São macacos de porte médio, com corpo robusto e cauda relativamente curta, semi-preênsil. Possuem mãos preênsais e polegar pseudo-oponível (Napier & Napier 1967). Segundo Assumpção (1983), sua coloração é amarronzada, sendo mais escura nos membros, cauda e "topete". No entanto, a autora ressalta a grande variedade de colorações em diferentes regiões geográficas. Já a variabilidade de formas de "topetes" entre amostras permite identificar um espécime como representativo de uma região.

Existem evidências de dimorfismo sexual quanto ao tamanho do corpo - o macho sendo pouco maior que a fêmea (Napier & Napier 1967, Freese & Oppenheimer 1981). A genitália externa pode levar a confusões, uma vez que o clitóris é proeminente e o escroto, sésil (Napier & Napier 1967).

### *Distribuição geográfica*

A espécie ocorre do norte da América do Sul, desde a Colômbia, através da Venezuela e Guianas, passando por Equador e Peru e, no Brasil, ocupa Amazônia, Maranhão, Piauí, Pernambuco, Bahia, Goiás, Mato Grosso, regiões sudeste e sul, e atinge o Paraguai, Bolívia e o norte da Argentina (Brown & Colillas, 1983) (Figura 1).

### *Dieta*

*Cebus* são onívoros, a maior parte da dieta consistindo de frutos, e em menor quantidade, insetos. Brotos, flores, folhas e sementes são menos freqüentemente utilizados e raramente comem pequenos vertebrados (Freese & Oppenheimer 1981).



Figura 1 - Distribuição geográfica de *Cebus apella*, segundo Mittermeier & Coimbra-Filho (1982).

### *Desenvolvimento do filhote*

O desenvolvimento de um indivíduo a partir do nascimento dá-se em estágios, cuja classificação varia conforme o autor. Para Napier & Napier (1967), os estágios de desenvolvimento de um macaco-prego são: infante I e infante II, em que se considera indivíduos de até 18 meses de idade; juvenil, até 40 meses de idade; adulto até 10 anos e adulto velho, até, em média 20 anos. Essa classificação leva em conta a dentição. Assumpção (1983), também estudando o desenvolvimento da dentição, criou a seguinte escala de idade relativa: infante I, infante II e infante III, até 18 meses de idade; juvenil I a X, até 40 meses de idade e adultos I a IV, até 20 anos ou mais. Izawa (1980) considera seis

estágios de desenvolvimento: infante; juvenil I, II e III; sub-adulto e adulto. O autor leva em conta características morfológicas e comportamentais.

Segundo Welker *et al.* (1987, 1990), os primeiros seis meses de vida do filhote constituem-se numa fase familiar ("kin phase"), quando o infante passa grande parte de seu tempo com a mãe, e freqüentemente interagindo com irmãos mais velhos. Esse contato próximo com parentes permanece durante o segundo ano de vida, quando ocorrem também interações freqüentes com outros infantes e jovens pouco mais velhos. Esse segundo período é chamado de fase de companheiros ("peer phase").

### *Estrutura social*

Segundo Freese & Oppenheimer (1981) macacos-prego vivem em grupos com estrutura multi-macho/multi-fêmea, desde 3 até 40 indivíduos, numa proporção de um macho adulto para quatro fêmeas adultas.

Izawa (1980) estudou o comportamento social de um grupo de dezesseis macacos-prego do Parque Nacional de La Macarena, na Colômbia. As atividades observadas foram alimentação, descanso e deslocamento. Nos períodos de alimentação, os indivíduos do grupo dispersavam-se num raio de 50 a 200 metros e emitiam vocalizações diferentes, conforme a distância em que se encontravam. Durante o descanso e o deslocamento formavam uma massa compacta, os indivíduos reuniam-se numa área de cerca de 20 metros.

Izawa pode observar a existência de uma hierarquia de dominância relacionada à obtenção de alimento. O autor descreveu uma ordem hierárquica entre machos adultos e entre fêmeas adultas, evidenciadas através de interações agonísticas durante alimentação em árvores frutíferas. No entanto não se conseguiu estabelecer uma ordem hierárquica dos indivíduos dos dois sexos juntos. Interações agonísticas resumiram-se a exibições de expressão facial ameaçadora e atitudes de submissão. Os machos líderes foram classificados hierarquicamente como alfa, beta e gama. Izawa constatou que o macho alfa era a figura central na unidade do grupo, sendo foco de atenção dos outros membros, comandando o início das atividades de alimentação, deslocamento e descanso. Comparando vários grupos que ocupavam a mesma área, o autor concluiu que a estrutura do grupo de *C. apella* é

fortemente influenciada por características individuais do macho líder e por vínculos entre os machos ("male-bond").

Janson (1985) observou um grupo selvagem de quinze macacos-prego na Estação Biológica de Cocha Cashu, Peru, e encontrou uma hierarquia de dominância linear evidenciada por interações agonísticas em função de competição por alimento, na estação seca. O indivíduo dominante era um macho adulto, seguido de uma fêmea adulta, três machos adultos, duas fêmeas adultas, um macho jovem, duas fêmeas adultas, três machos jovens, uma fêmea subadulta e um macho jovem. Janson verificou que a competição agressiva acarretava em obtenção diferencial de alimento entre os indivíduos do grupo, isto é, indivíduos dominantes obtinham um percentual energético acima da média e indivíduos mais subordinados obtinham um percentual abaixo da média.

Janson (1984, 1990 a, b) verificou que a hierarquia de dominância influenciava o padrão de espaçamento interindividual do grupo e o comportamento reprodutivo da espécie. As posições privilegiadas - em função da exploração da fonte de alimento e evitação de predadores - eram ocupadas pelos dominantes e os subordinados regulavam a distância mantida entre eles em função do montante de agressividade recebida. Quanto ao comportamento reprodutivo, Janson concluiu que a fêmea era o indivíduo ativo durante o estro, uma vez que era ela que passava a seguir o parceiro escolhido, geralmente o macho dominante, por grandes períodos sem interrupção. O autor sugeriu que a preferência da fêmea pelo macho dominante deve ser uma estratégia para ter acesso a fontes melhores de alimento, tanto para ela como para a cria, pois a fêmea praticamente só copula com o líder, fazendo com que ele tenha certeza sobre sua paternidade.

## OBJETIVOS

Pretende-se descrever a estrutura social de um grupo de macacos-prego (*Cebus apella*) mantido em semi-cativeiro, enfocando estrutura de espaçamento interindividual, relações de dominância e distribuição de catação.

A primeira questão formulada foi investigar se os indivíduos representavam um grupo social ou apenas uma coleção de indivíduos mantidos juntos, tolerando-se mutuamente, sem desenvolver uma rede de relações interindividuais.

Uma segunda proposta foi avaliar alterações comportamentais que um grupo formado artificialmente, com indivíduos oriundos de populações diferentes, com histórico diferente e mantido em situação de semi-cativeiro poderia apresentar em relação a grupos naturais.

Essa contribuição é importante, pois os animais mantidos no Parque Ecológico do Tietê, onde realizou-se a pesquisa, destinam-se a futuros projetos de reintrodução na natureza. Dada a capacidade de aprendizagem do macaco-prego (Fragaszy *et al.* 1990, Visalberghi 1990, Anderson 1990, Simons & Holtkötter 1990), a introdução de situações novas no cativeiro pode levar a dificuldade de re-habituação ao ambiente natural, uma vez que pode ser difícil erradicar comportamentos adquiridos no cativeiro.

A esse respeito, é interessante notar que Poole (1993) afirma que, sob condições naturais, os mamíferos têm que conviver com um ambiente complexo, enquanto no cativeiro a situação é mais simples. Embora sejam empregados métodos para enriquecer o ambiente do cativeiro que podem simular o ambiente natural, os artefatos utilizados geralmente não são encontrados na natureza. O autor considera que é mais importante sustentar as necessidades psicológicas dos mamíferos do que tornar o cativeiro fisicamente semelhante ao ambiente selvagem. Isso pode ser obtido provendo-se subsídios para o tipo de comportamento que promove sobrevivência na natureza. Esses subsídios podem incluir tanto uma base segura, quanto complexidade, alguma imprevisibilidade e oportunidades para atingir os objetivos. O cativeiro deve prever um programa de atividades que vão de encontro às necessidades do comportamento típico da espécie.

Trabalhos anteriores em que foi estudado o comportamento social de grupos selvagens e de cativeiro da espécie foram utilizados como referência para avaliar os padrões comportamentais observados no presente trabalho. Os parâmetros estudados foram hierarquia de dominância e padrão de distribuição espacial dos indivíduos do grupo. Dado que condições ecológicas diferentes podem ser um fator determinante da estrutura social, devemos mencionar as seguintes condições de manutenção dos animais estudados:

1) abundância de alimento: os animais estudados nesta pesquisa estavam submetidos a uma condição de abundância de alimento, devido à quantidade fornecida, além da disponibilidade de recursos naturais, tais como insetos, folhas, frutos, raízes, ovos de pássaros e animais da lagoa circundante.

2) composição demográfica do grupo: os grupos estudados na natureza eram compostos por 15 animais em média, com um macho reprodutivo, enquanto o grupo desta pesquisa era composto por 47 animais, de origens diferentes, com dois machos reprodutivos. A proporção entre machos e fêmeas adultas era semelhante entre os grupos.

## MÉTODO

### 1 - Sujeitos e Condições de Alojamento

Conduziram-se observações de um grupo de macacos-prego cuja composição variou entre 40 e 47 indivíduos ao longo do estudo (Tabela 1), mantido no Parque Ecológico do Tietê, São Paulo.

**Tabela 1 - Composição por idade e sexo do grupo estudado.**

INDIVÍDUO	ABREV	SEXO	IDADE	PARENTE.
Pepeu	PEP	macho	adulto	
Gustavo	GUS	macho	adulto	
Robson	ROB	macho	adulto	
Segundinho	SEG	macho	adulto	
Raoni	RAO	macho	adulto	
Capo	CAP	macho <sup>1</sup>	adulto	
Sting	STI	macho	juvenil 3 <sup>2</sup>	
Tostão	TOS	macho	juvenil 3	
Juruna	JUR	macho	juvenil 2	
Vezeinho	VEZ	macho	juvenil 2	
Cisco	CIS	macho	juvenil 2	
Camelo	CAM	macho	juvenil 1	filhote de Teca
Edileusa	EDI	fêmea	adulta	
Cacilda	CAC	fêmea	adulta	
Cássia	CAS	fêmea	adulta	
Barriguda	BAR	fêmea	adulta	
Loira	LOI	fêmea	adulta	
Adelaide	ADE	fêmea	adulta	
Madalena	MAD	fêmea	adulta	
Lígia	LIG	fêmea	adulta	
Clara	CLA	fêmea	adulta	
Mila	MIL	fêmea	adulta	
Milady	MYL	fêmea	adulta	
Topetinha	TOP	fêmea	adulta	

<sup>1</sup> macho adulto castrado.

<sup>2</sup> a classificação dos jovens em categorias 1, 2 e 3 foi efetuada de acordo com o grau de desenvolvimento do indivíduo, levando em conta tamanho do corpo e também, no caso de machos, do testículo. O indivíduo que serviu como base de referência para avaliação do desenvolvimento foi CAM, cujo período de desmame pode ser acompanhado, e, a partir do que, foi considerado juvenil 1. A categoria juvenil compreende indivíduos desmamados e não sexualmente ativos. A categoria sub-adulto obedece a este critério e poderia ser considerada como juvenil 4.

Tabela 1 - continuação

INDIVIDUO	ABREV	SEXO	IDADE	PARENTE.
Teca	TEC	fêmea	adulta	
Celeste	CEL	fêmea	adulta	
Pezinho	PEZ	fêmea	adulta	
Rabinho	RAB	fêmea	adulta	
Neusa	NEU	fêmea	adulta	
Andréa	AND	fêmea	sub-adulta	
Fofa	FOF	fêmea	juvenil 3	
Tieta	TIE	fêmea	juvenil 2	
Cida	CID	fêmea	juvenil 2	
Doni	DON	fêmea	juvenil 2	
Rose	ROS	fêmea	juvenil 2	
Caquinho	CAQ		infante 3 <sup>3</sup>	filhote de Cacilda
Davi	DAV		infante 3	filhote de Edileusa
Orlandinho	ORL		infante 3	filhote de Loira
Barry	BRY		infante 3	filhote de Barriguda
Cassiano	CSN		infante 3	filhote de Cássia
Iara	IAR		infante 2	filhote de Topetinha
Pedro	PED		infante 1	filhote de Ligia
Paulinho	PAU		infante 1	filhote de Adelaide
Milinho	MIH		infante 1	filhote de Mila
Melissa	MEL		infante 1	filhote de Milady
Celina	CNA		infante 1	filhote de Clara
Joca	JOC		infante 1	filhote de Madalena

O grupo foi formado em 1981, com animais oriundos de cativeiro, apreendidos pela Polícia Florestal ou doação. A composição numérica do grupo, antes do início da pesquisa, era relativamente estável<sup>4</sup>, em torno de 40 indivíduos, mantida pela reposição de animais mortos. Após o início da pesquisa não houve a introdução de nenhum animal na ilha. O Parque possui um centro de recuperação e triagem de animais silvestres que recebe animais apreendidos ou doados, os quais são encaminhados para outras instituições ou projetos de reintrodução à natureza, sempre que possível, ou são mantidos no próprio Parque em semi-liberdade.

As condições de alojamento foram consideradas como semi-cativeiro porque o grupo estava alojado numa ilha com 4.000 m<sup>2</sup> de área, localizada em uma lagoa natural e

<sup>3</sup> a classificação dos infantes em categorias 1, 2 e 3 foi efetuada de acordo com a data de nascimento: 1 - nascidos em novembro de 1992; 2 - nascido em julho de 1992, 3 - nascidos entre novembro de 1991 e janeiro de 1992. Eram todos considerados infantes por serem amamentados durante o período de estudo.

<sup>4</sup> durante o período da pesquisa o número de indivíduos do grupo elevou-se para 47, devido ao nascimento de filhotes. Este súbito aumento da população foi, provavelmente, devido ao fato de que muitas fêmeas atingiram a maturidade sexual nesta época.



era arborizada com espécies nativas e eucaliptos (Figura 2A e B). Os animais podiam alimentar-se de fontes naturais como insetos, crustáceos da lagoa, ovos de pássaros, flores, folhas e alguns frutos, além do alimento fornecido. Além disso, tinham contato visual e auditivo com outro grupo da espécie mantido numa ilha ao lado.

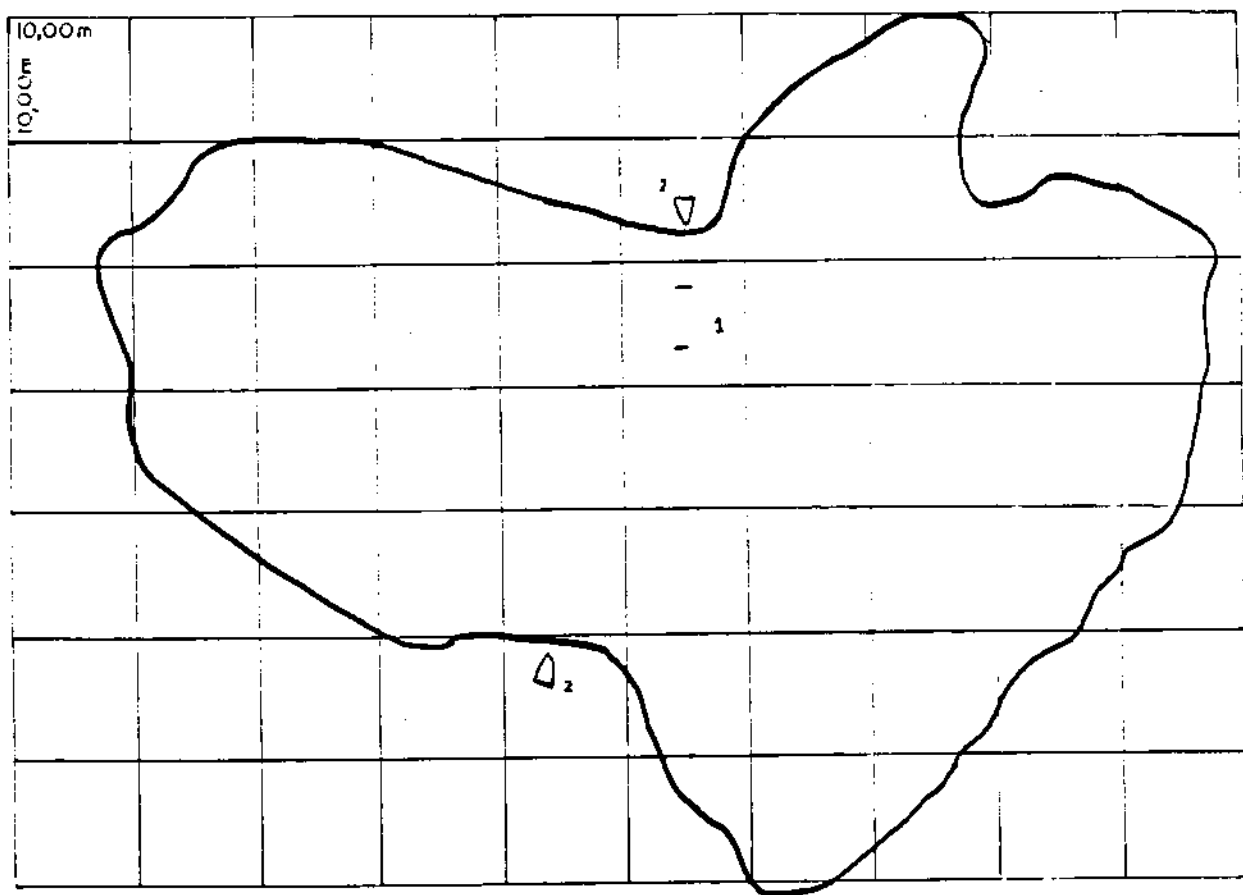
Segundo Freese & Oppenheimer (1981), os predadores naturais da espécie são *Harpia harpyja*, e, provavelmente, *Felis pardalis*, *Boa constrictor*, e *Caiman crocodilus*. No Parque não havia esses animais, mas existiam alguns pequenos falconiformes (como *Polyborus plancus* ou carcará, *Mivalgo chimachima* ou gavião carrapateiro e *Falco sparverius* ou quiri-quiri) e o urubu comum (*Coragyps atratus*) que eliciam vocalizações de alarme em macacos-prego na natureza (Freese & Oppenheimer 1981), mas não existem evidências de que sejam predadores.



ajustamento eram parte do procedimento do Parque Ecológico do Tietê e nenhuma alteração foi introduzida por ocasião da pesquisa.

A alimentação fornecida pelo Parque superava em muito as necessidades energéticas

**Figura 2A** - Vista parcial do local de estudo, ilha situada no Parque Ecológico do Tietê, São Paulo (Foto de Gustavo C. Lourenção).



**Figura 2B** - Esquema do local de estudo, indicando (1) a posição dos cochos de madeira e (2) os locais de acesso por barco.

A ilha era dotada de dois cochos e quatro casas de madeira para abrigo. A alimentação era fornecida diariamente, pela manhã, consistindo de frutos, verduras e suprimento proteico (Tabela 2), distribuída igualmente nos dois cochos. Estas condições de alojamento eram parte do procedimento do Parque Ecológico do Tietê e nenhuma alteração foi introduzida por ocasião da pesquisa.

A alimentação fornecida pelo Parque superava em muito as necessidades energéticas dos animais. As 517,5 kcal disponíveis por indivíduo no grupo (Tabela 2), correspondem a 2.168 kJ/indivíduo. Segundo Janson (1988 b), na natureza, um indivíduo de 3kg de peso

gasta por dia, em média, 1300 kJ, sendo que 47% desse total corresponde à atividade de forrageamento. Supomos que no semi-cativeiro o gasto energético dos animais seja menor que na natureza, pois não há necessidade de deslocamento para obter alimento. Mesmo assim, se o gasto energético na natureza e no semi-cativeiro fosse igual, os animais do Parque Ecológico estariam recebendo 66,7% de energia a mais do que estariam gastando, por dia. Na natureza os animais ingerem praticamente a mesma quantidade de energia que gastam por dia (Janson 1988 b). Ainda, não estamos considerando que os infantes eram amamentados durante o período da pesquisa, o que provavelmente diminuía seu consumo de alimento, havendo ainda mais disponibilidade para os outros membros do grupo do que as 517,5 kcal consideradas.

Tabela 2 - Alimentação fornecida aos macacos-prego no Parque Ecológico do Tietê.\*

ALIMENTO	QUANTIDADE (g)
Abóbora	2300
Cenoura	1400
Pepino	600
Laranja	750
Mamão	1400
Banana	3500
Coco	300
Milho	2400
Escarola	375
Ovos	375
Polenta: fubá	3500
ovos	300
ração canina	1550
TOTAL: proteínas	614
gorduras	251
carboidratos	4140
CALORIAS/INDIVÍDUO (kcal)	517,5

\* Dados fornecidos pela bióloga do Parque Ecológico, Rosemary Pitelli. A tabela foi construída de acordo com o Departamento de Nutrição da Faculdade de Saúde Pública da Universidade de São Paulo, que calculou a quantidade de calorias fornecidas por alimento.

## 2 - Procedimento

### 2.1 - Coleta de Dados

O trabalho foi realizado durante o período de setembro de 1991 a abril de 1993. Observei os animais três vezes por semana, em média, duas horas pela manhã (8:30 às 10:30h) e duas horas à tarde (13:30 às 15:30h). O acesso à ilha era feito através de um barco.

A pesquisa foi realizada em etapas, conforme será descrito:

Etapa 1 - Entre os meses de setembro e dezembro de 1991, procedi à habituação do grupo, quando identifiquei individualmente os animais e elaborei uma categorização dos comportamentos observados através do método de amostragem *ad libitum* (Altmann 1974). A partir destas observações elaborei uma folha de registro utilizada na segunda fase da pesquisa. Selecionei algumas categorias incluídas na folha de registro para análises, a fim de investigar a estrutura de espaçamento interindividual do grupo, estrutura de hierarquia de dominância e estrutura de relações afiliativas.

Etapa 2 - Entre janeiro de 1992 a agosto de 1992, utilizei o método animal focal (Altmann 1974). Cada indivíduo era observado durante 600 segundos (exceto filhotes dependentes), anotando, a cada 60 segundos: a) o substrato ocupado pelo indivíduo observado, b) a altura do solo, c) os indivíduos mais próximos (num raio de 10 m) e d) as atividades não sociais e sociais desempenhadas pelo indivíduo observado (Tabela 3). Para as atividades sociais anotava também o parceiro e a direção do comportamento. A cada dia era realizado um sorteio para determinar a ordem em que os indivíduos seriam observados. As observações focais totalizaram 13.400 minutos, sendo que cada indivíduo foi observado por 340 minutos em média.

Utilizei o método de registro de todas as ocorrências de um comportamento (*all occurrences*, Altmann 1974) para registrar fêmeas no estro e qual o macho que elas seguiam e com quem copulavam.

Tabela 3 - Padrões comportamentais observados.

PADRÃO DE ATIVIDADE	SIGLA	DESCRIÇÃO
Descansar	D	deitar num galho de árvore e permanecer imóvel
Andar	AND	locomover-se através da ilha mesmo que através das árvores
Comer Alimento Provido	CAP	
Comer Alimento Natural	CAN	comer folhas, frutos, insetos o outro alimento não provido.
Solicitar Alimento	SAL	aproximar a boca à boca ou à mãos de um indivíduo que est comendo e/ou segurando alimento
Dividir Alimento	DAL	quando o indivíduo que est comendo e/ou segurando aliment permite que outro pegue dess alimento.
Vigiar	VIG	observar a ilha ou o ambient externo.
Efetuar Catação	Go →	um indivíduo inspeciona e limp outro usando as mãos e a boca.
Receber Catação	Go←	
Solicitar Catação	SGo	o indivíduo deita em frente a outro, geralmente expondo o dorso, e, por vezes, lança olhare ao indivíduo solicitado.
Aproximar-se	AP	quando um indivíduo anda at ficar próximo a outro e permanec nas proximidades.
Afastar-se	AF	quando o indivíduo sai do luga que ocupava próximo a outr indivíduo.
Deslocar ("displacement")	DES	quando um indivíduo causa o afastamento de outro devido à su aproximação.
Ameaçar	AG	o indivíduo exhibe postura d ameaça, balançando o corpo par frente e para os lados, com a boc aberta, mostrando os dentes e a cauda levantada, e pode vocalizar.
Demonstrar Submissão	SUB	o indivíduo abaixa o corpo, e abaixa e levanta os olhos, pod esticar a boca com os dentes pouc à mostra e vocalizar alto e ritmado.
Fazer Aliança	AL	dois ou mais indivíduos aproximam-se, encostam a cabeças e oscilam o corp lateralmente exibindo ameaç contra um terceiro.
Beijar	PL	encostar os lábios em outr indivíduo.
Abraçar	ABR	colocar os braços ao redor do outr indivíduo.
Montar	MO	

Tabela 3 - continuação

Carregar	CAR	transportar um filhote nas costas
Brincadeira Exploratória	BRE	o infante brinca com galhos, folhas e objetos que encontra no ambiente.
Brincadeira Social	BRS	o infante brinca com outros indivíduos.
Brincadeira Turbulenta	BRT	o indivíduo brinca de correr, morder e bater.

Etapa 3 - De setembro de 1992 a janeiro de 1993, continuei realizando observações focais mas foi alterado o método de observação para obter os dados de distância entre os indivíduos. A ilha foi dividida em 22 parcelas de 100 m<sup>2</sup> em que se efetuava uma amostragem de varredura ("scan sampling", Altmann 1974), uma parcela a cada 600 segundos, nos intervalos entre as observações focais. A ordem de observação das parcelas obedecia a um sorteio. Essa modificação foi efetuada após uma análise preliminar dos dados obtidos até então, a fim de verificar se a estrutura encontrada manter-se-ia com um novo método de amostragem.

Nesta terceira etapa realizei filmagens semanais dos primeiros 15 minutos após a colocação da alimentação no cocho, alternando-se a cada dia o cocho filmado. O tempo da filmagem foi estipulado através de observações prévias, em que constatei que o maior aporte de indivíduos no cocho ocorria neste período. Optei por não concentrar o alimento em um cocho apenas - o que facilitaria a amostragem - para não alterar as condições a que os animais estavam habituados. O recurso da filmagem foi utilizado porque a sucessão de indivíduos no cocho e o número de interações sociais observadas, após o fornecimento da alimentação, eram muito grandes. O período de alimentação foi considerado importante porque a maior parte da competição entre os membros do grupo ocorria neste momento.

Etapa 4 - Durante os meses de fevereiro, março e abril de 1993 deu-se continuidade às filmagens do período de alimentação, totalizando 600 minutos de observação.

Etapa 5 - Transcrição das filmagens do período de alimentação. Registrei: a) a ordem em que os indivíduos pulavam no cocho, b) o tempo de permanência no cocho, c) o número de retornos ao cocho, d) os parceiros que se alimentavam juntos no cocho, e) o tempo de duração desta parceria, f) os deslocamentos ativos (considerou-se deslocamento ativo quando havia exibição de comportamento agonístico (ameaça) entre os indivíduos) e

passivos (considerou-se deslocamento passivo quando a simples aproximação de um indivíduo provocava o afastamento daquele que estava anteriormente no cocho, o que era detectado através da emissão de olhares e exibição de comportamentos de submissão) e g) os indivíduos que esperavam para pular no cocho, identificando qual indivíduo era evitado (através da emissão de olhares, e/ou pela entrada do indivíduo que esperava logo após a saída daquele que estava no cocho anteriormente) e qual o tempo de espera. Os itens a, b e c da transcrição não foram considerados porque representavam a ordem de entrada, o tempo de permanência e o número de retornos apenas no cocho filmado, enquanto as mesmas categorias para o segundo cocho não podiam ser registradas.

## 2.2 - *Análise dos Dados*

### 2.2.1 - *Espaçamento Interindividual*

Os dados de espaçamento interindividual foram analisados através de Árvores Geradoras Mínimas, um método da teoria de Grafos (Christofides 1975).

A fim de verificar a organização espacial do grupo utilizamos o seguinte procedimento: para os dados de distância interindividual coletados na segunda etapa da pesquisa, através do método animal focal, foi construída uma matriz Indivíduos x Instantes ( $n \times p$ ), em que cada 60 segundos de amostragem eram considerados um instante. Para cada instante, anotava-se os indivíduos presentes na área próxima ao animal focal, isto é, dentro de um raio de 10 m de distância, aos quais foi atribuído um valor 1 na matriz. Aos indivíduos que estavam distantes do animal focal, isto é, a mais de 10 m, foi atribuído o valor 0 na matriz. Portanto, nesta análise foram desprezados os valores de distância real entre os indivíduos. Para os dados coletados na terceira e quarta etapas, cada amostragem de varredura correspondia a um instante na matriz, em que se anotava os indivíduos presentes na parcela observada (1) e os ausentes (0).

A partir desta matriz  $n \times p$  foi obtida uma matriz de similaridade entre os indivíduos. Para medir a similaridade foi utilizado o índice Jaccard: dados dois indivíduos A e B,

$$Sj(A, B) = \frac{a}{a + b + c},$$

onde  $a$  = número de observações em que A e B estão presentes (isto é, num dado instante A tem valor 1 e B tem valor 1),  $b$  = número de observações de B sem A e  $c$  = número de observações de A sem B. O índice Jaccard foi escolhido porque não leva em conta as concordâncias negativas entre os indivíduos, isto é, as caselas em que A e B têm valor 0, as quais elevariam o valor de similaridade entre os indivíduos. Justifica-se este procedimento, uma vez que não se pode afirmar qual a distância entre os indivíduos, quando ambos estão ausentes da área de observação. O índice de similaridade foi convertido em distância através da transformação recíproca  $\frac{1}{S_j(AB)}$ . Essa distância varia de 0 a 1. A partir da matriz de distância foram construídas árvores geradoras mínimas.

A árvore geradora mínima é um grafo conexo com  $n$  vértices e  $(n - 1)$  arcos ou ligações, ou seja, não apresenta circuitos. Para este trabalho, a construção da árvore foi executada de acordo com o algoritmo de Prim: 1 - escolhe-se arbitrariamente um vértice (indivíduo) como raiz; 2 - deve-se encontrar, entre todos os outros vértices do grafo, aquele com o menor valor de distância em relação à raiz e incorporá-lo à árvore; 3 - deve-se encontrar, entre todos os outros vértices do grafo que ainda não pertencem à árvore, aquele que tiver o menor valor de distância em relação a qualquer vértice da árvore e incorporá-lo à árvore. Procede-se dessa maneira até que todos os vértices pertençam à árvore. Assim, a estrutura gráfica das árvores geradoras mínimas tende a representar as relações mais fortes da matriz e permite a identificação, por exemplo, de sub-grupos característicos de sexo e/ou idade. Ou ainda, supondo que certos membros do grupo formem pequenos bandos distintos, os membros de um bando aparecerão em ramos próximos na árvore, ligados a outro bando através de um ramo maior.

O índice de Jaccard, bem como a transformação recíproca, não são métricos. Uma vez que a árvore geradora foi construída a partir de relações não-métricas, a distância entre dois indivíduos ligados através de um terceiro não era necessariamente igual ou menor que a soma das ligações entre eles. Num exemplo hipotético, seja  $(A,B) = 20$ ,  $(B,C) = 30$  e  $(A,C) = 100$ . Na árvore, A está ligado a B, por uma distância de 20, e B está ligado a C, por uma distância de 30. Imagina-se que A é um indivíduo distante 50 ou menos de C, o que pode não corresponder à realidade. Além disso, a árvore tende a representar apenas as relações mais fortes de cada indivíduo e não permite a formação de circuitos. Por exemplo,



na árvore, A está ligado a B e a C, o que significa que B e C tiveram os valores mais baixos de distância em relação a A. A árvore não permite mostrar a distância entre B e C, se esta for maior que a distância entre A e B e A e C.

Para contornar estas condições pode-se recorrer à matriz, para verificar as distâncias entre indivíduos próximos nas árvores, ou ainda, construir novas árvores, eliminando certos vértices. No exemplo citado acima, B pode ser um indivíduo atraente para outros membros do grupo e, então, estes outros indivíduos aparecerão ligados na árvore através de B. Ao eliminar B da árvore, pode-se observar uma nova estrutura gráfica em que os outros indivíduos estariam dispersos na árvore. Assim, foram construídas árvores com diferentes composições de grupo: a) todos os indivíduos, b) apenas os indivíduos adultos, c) apenas machos, d) apenas fêmeas, e) fêmeas e infantes, f) todos os indivíduos, com exceção de machos jovens, g) todos os indivíduos, com exceção de infantes. A exclusão de certas classes de indivíduos permitiu verificar novos padrões estruturais nas árvores.

Para cada árvore construída foi determinado o índice de organização (IO) (Sato 1991) de certos sub-grupos de classe e sexo formados hipoteticamente. Este índice é derivado da Teoria de Informação, que diz que quanto maior o grau de organização de uma estrutura, menor a informação que ela gera. Segundo Sato, o IO é calculado através da equação

$$IO = \frac{\sum n_i \log n_i}{n \log n}$$

onde  $n$  é o número de indivíduos de um sub-grupo hipotético e  $n_i$  é o número de indivíduos de  $n$  que aparecem agrupados na árvore. Esse índice, variável de 0 a 1, é uma medida do grau de associação entre os indivíduos daquele sub-grupo. Quanto maior o valor de IO, maior a coesão entre os indivíduos daquele sub-grupo. Os sub-grupos para os quais foi calculado o valor de IO eram: a) machos adultos, b) machos jovens, c) fêmeas adultas, d) fêmeas jovens, e) infantes, f) machos adultos + infantes, g) machos jovens + infantes, h) fêmeas adultas + infantes, i) fêmeas jovens + infantes, j) fêmeas adultas + fêmeas jovens, l) machos jovens + fêmeas jovens + infantes, m) macho  $\alpha$  + fêmea  $\alpha$ , n) machos adultos + fêmeas adultas de status intermediário, o) fêmeas adultas subordinadas, p) machos adultos + fêmeas adultas. Os sub-grupos l, m, n e o tinham composição semelhante aos sub-grupos observados por Janson (1990 a, b) ao estudar um grupo selvagem de macaco-prego. Este

autor descreveu a formação de sub-grupos "com comportamento espacial estatisticamente homogêneo", a que chamou de "clique" espacial. O macho e a fêmea dominantes formavam um clique, ocupando principalmente o centro anterior e o centro do grupo. Juvenis formavam outro clique, ocupando o centro posterior e o centro do grupo. Machos sub-adultos e fêmeas de status intermediário formavam um terceiro clique, sem posição preferencial, apenas evitando o centro do grupo. Fêmeas de status inferior e machos pouco tolerados formavam o quarto clique, ocupando a periferia, mais comumente atrás do grupo. Espera-se que o valor de IO dos sub-grupos *l* e *m* sejam altos, pois os indivíduos comeriam juntos, e de *n* e *o* sejam baixos, pois os indivíduos tenderiam a evitar outros membros do grupo durante alimentação.

Em cada árvore construída foi também determinado o grau (GV) dos vértices. Grau é uma medida de importância de um vértice do grafo<sup>5</sup> (Christophides 1975). O grau de um vértice é dado pelo número de arcos ligados a ele. Foram realizadas as provas estatísticas não-paramétricas de Kruskal-Wallis, com o programa STATGRAPH e de Mann-Whitney, com o programa LABSTAT, para verificar a hipótese nula de que o grau dos vértices não varia de acordo com o sexo e a idade dos indivíduos.

Para cada árvore foi calculado o comprimento médio dos arcos (*L*), dado pela soma de todos os arcos pertencentes à árvore ( $\sum l_{ij}$ ), onde *l* = distância entre dois vértices da árvore, dividida pelo número de arcos da árvore (*n* - 1). O comprimento médio dos arcos de uma árvore geradora permite inferir o grau de associação entre os vértices. Quanto menor o valor de *L*, maior a coesão entre os vértices.

A parceria durante alimentação também foi analisada através da construção de árvores geradoras mínimas a fim de comparar a estrutura obtida durante o período de alimentação e durante o restante do dia. A matriz de distância entre os indivíduos foi construída a partir de uma matriz Indivíduo x Indivíduo (*n* x *n*), cujos valores indicavam o tempo de permanência daquela díade no cocho (*t*<sub>AB</sub>) em função da somatória do tempo de observação dos indivíduos no cocho:

$$S(A, B) = \frac{t_{AB}}{t_A + t_B + t_{AB}}$$

---

<sup>5</sup> Num grupo de primatas, um vértice mais importante pode ser o menos rejeitado, ou o mais neutro.

onde  $tA$  = tempo de A sem B,  $tB$  = tempo de B sem A e  $tAB$ , = tempo de A com B. Esta normalização foi efetuada a fim de comparar a força das relações. O tempo de parceria entre os indivíduos foi transformado em índice de distância através da transformação recíproca  $\frac{1}{S_j(AB)}$ . Todos os procedimentos descritos acima foram efetuados para estes dados.

Em uma segunda abordagem para estudar as relações espaciais entre os membros do grupo, foi construída uma nova matriz Indivíduos x Indivíduos ( $n \times n$ ), cujos valores indicavam o tempo de observação (fora do período de alimentação) daquela díade ( $TAB$ ) em contato e ao alcance, isto é, a uma distância de até 0,5 metro, dividido pela soma do tempo de observação de A, em que B estava ausente ( $tA$ ), mais o tempo de observação de B, em que A estava ausente ( $tB$ ) e o tempo de observação em que A e B estavam presentes ( $tAB$ ). Assim,

$$T(A, B) = \frac{tAB}{tA + tB + tAB}$$

Este valor de tempo de contato foi considerado um índice de similaridade  $S(AB)$ , a partir do qual foi obtida uma matriz de distância através da transformação linear  $1 - S(AB)$ . A partir desta matriz foi construída uma árvore geradora mínima das relações de contato. Todos os procedimentos descritos acima foram efetuados para estes dados.

O padrão de espaçamento entre indivíduos pertencentes às diferentes classes de sexo e idade do grupo deve refletir afinidade ou aversão entre os membros dessas classes. Partindo dessa premissa, o número de relações de contato observadas entre as cinco classes de sexo e idade do grupo estudado deveria ser variável. Para testar essa hipótese, foi calculado o número esperado de relações de contato entre as cinco classes de indivíduos do grupo (macho adulto, fêmea adulta, macho jovem, fêmea jovem e infante) e aplicou-se um teste estatístico de  $\chi^2$ . A probabilidade de um indivíduo da classe  $z$  estar em contato com um indivíduo da classe  $x$  depende não apenas da probabilidade de alguém em contato com o indivíduo da classe  $x$  ser da classe  $z$ , mas também da probabilidade condicional ( $\delta_z$ ) de um membro da classe  $z$  estar disponível para estar em contato com esse indivíduo. De acordo com a equação (16) de Altmann & Altmann (1977):

$$E_{xz} = \sum_j \frac{\delta_{zj} m_{zj} m_{zj}}{\sum_k m_{kj} - 1} \frac{N_{zj}}{m_{zj}} \text{ se } x \neq z$$

$$E_{xz} = \sum_j \frac{\delta_{zj} (m_{zj} - 1) m_{zj}}{\sum_k m_{kj} - 1} \frac{N_{zj}}{m_{zj}} \text{ se } x = z$$

onde  $m$  = número de indivíduos,  $m_k$  = número de indivíduos do grupo,  $N$  = frequência de amostragem da classe e  $j$  = período de amostragem com composição de grupo constante (a equação de Altmann & Altmann permite analisar grupos cuja composição varia ao longo do estudo).

A probabilidade condicional ( $\delta_z$ ) de um membro da classe  $z$  estar disponível para amostragem foi calculada como a probabilidade de amostrar um membro da classe  $z$  dentro de um raio de 10 metros de um membro da classe  $x$ , ( $\beta_z$ ), dividida pela probabilidade de um membro qualquer do grupo estar disponível para amostragem nesta área. Essa equação segue Robinson (1981), com a diferença de que o autor considerou  $\beta_z$  como a probabilidade de amostrar um membro da classe  $z$  a 10 metros de qualquer indivíduo do grupo, e não de uma classe específica:

$$\delta_{xzj} = \frac{\beta_{xzj}}{\sum_{ij} \left( \frac{\beta_{xij} m_{ij}}{\sum_k m_{kj}} \right) + \left( \frac{\beta_{xij} m_{ij}}{\sum_k m_{kj} - 1} \right)} \text{ onde } i \neq z$$

### 2.2.2 - Hierarquia de dominância

Foram considerados como indicadores de relações de dominância os comportamentos de Deslocar ("displacement"), Ameaçar e Demonstrar Submissão (Tabela 2), registrados nas observações focais, e Deslocar e Esperar, registrados na transcrição das filmagens do período de alimentação provida. Decidi somar todos estes eventos após uma análise preliminar em que os dados de deslocamentos fora de alimentação e durante alimentação foram considerados separadamente e resultaram em estruturas semelhantes. Também foi feita uma análise preliminar com os dados referentes a espera e a deslocamento

separadamente, cujos resultados indicaram a possibilidade de somar os dados. Tomei a decisão de somar os eventos devido à pequena frequência observada do comportamento.

Estes dados foram analisados através da construção de árvores orientadas de distância mínima ("ditree", Sato 1991). Um grafo  $G(V,A)$  é uma estrutura definida por  $V$ , o conjunto de vértices, e por  $A$ , o conjunto de arcos. Um arco é uma relação de distância ou similaridade entre dois vértices. Um caminho é uma sequência de arcos que se inicia num vértice e pode passar por vários outros vértices. O comprimento de um caminho é dado pela soma de arcos do vértice inicial ao vértice terminal. Por exemplo, o comprimento  $L$  do ramo  $(a,b,c,d)$  é  $L(a,b,c,d) = a(a,b) + a(b,c) + (c,d)$  (Sato, em preparação).

Uma árvore orientada com  $T = (V,A)$  com uma raiz-fonte  $r$  (isto é, todos os caminhos partem dela) é um grafo parcial de  $G$ , no qual apenas um sub-conjunto de arcos de  $A$  está presente. A seleção da raiz não é aleatória, obedecendo as seguintes condições:  $r$  é o vértice inicial de todos os caminhos maximais e há um único ramo de  $r$  a qualquer outro vértice, cujo comprimento é o menor possível. O mesmo é válido para raiz-sumidouro sendo  $r$  a raiz terminal (isto é, todos os caminhos chegam nela). Os caminhos da árvore orientada de distância mínima devem obedecer à condição  $L(r, \dots, j) \leq L(r, \dots, i) + a(i, j)$ .

Para analisar os dados de deslocamento deste trabalho foi construída uma matriz Indivíduo x Indivíduo ( $n \times n$ ), assimétrica, cujos valores representam o total normalizado de eventos de dominância (deslocar, ameaçar, ser esperado ou ser objeto de submissão de outro membro do grupo) observados para cada indivíduo, tanto durante os registros focais como durante a alimentação no cocho. Na linha foram colocados os agentes de deslocamento e na coluna os indivíduos deslocados. Os dados foram normalizados em função da frequência de associação espacial daquele par durante a alimentação (comendo no cocho ao mesmo tempo) e durante o restante do dia (para o que se considerou frequência de contato). O valor de deslocamento correspondia ao número de episódios em que A deslocou B dividido pela frequência da díade ( $f_{AB}$ ) no cocho mais a frequência de contato daquela díade fora do cocho ( $f'_{AB}$ ),

$$D(A, B) = \frac{d(A, B)}{f(A, B) + f'(A, B)}$$

Calculamos do nível de significância da matriz através de um teste de  $\chi^2$ . Para tanto, usamos a matriz de deslocamento absoluto, isto é, com os dados não normalizados em função da frequência de proximidade da diade, a fim de obedecer aos requisitos do teste estatístico. Além do teste para verificar a significância da matriz, caso os valores obtidos sejam estatisticamente significativos, pode-se identificar quais as caselas da matriz têm um valor observado estatisticamente superior ao valor esperado através do resíduo padrão:

$$\left[ \frac{O_{ij} - E_{ij}}{\sqrt{E_{ij}}} \right] \geq 2,58 \quad (p < 0,005)$$

onde  $O_{ij}$  é o número observado de relações entre  $i$  e  $j$  e  $E_{ij}$  é o número esperado (Sato, em preparação).

A partir da matriz inicial de deslocamento foi calculado o índice de Appleby (Appleby, 1983), cuja fórmula é

$$h = 1 - \frac{24}{N^3 - N} d$$

onde  $h$  é o índice de linearidade da hierarquia de dominância,  $N$  é o número de indivíduos pertencentes ao grupo e  $d$  é o número de triades circulares, calculado como

$$d = \left[ \frac{N(N-1)(2N-1)}{12} \right] - \frac{1}{2} \sum (S_i)^2$$

onde  $S_i$  é o número de indivíduos subordinados a cada indivíduo  $i$ .  $S_i$  foi obtido a partir da matriz de deslocamento. Appleby considera o valor 0,5 quando há empate entre dois indivíduos e ressalta que o índice perde a confiabilidade quando há grande número de empates. O valor de  $h$  varia de 0 a 1, 0 indicando ausência completa de linearidade e 1 indicando hierarquia linear.

Para determinar a ordem hierárquica dos membros do grupo estudado, a matriz inicial de de deslocamento foi convertida em uma matriz de distância através da transformação recíproca dos dados ( $1/x$ ), onde  $x$  = número de vezes que A deslocou B, a partir da qual foram construídas as árvores orientadas de distância mínima. Utilizei, então, as seguintes medidas: o número e direção de deslocamentos efetuados e recebidos por indivíduo (Bernstein 1981) e o tamanho médio dos arcos ( $L$ ) da árvore gerada por indivíduo como raiz-fonte. Quanto menor o  $L$  da árvore, maior a coesão entre os vértices, portanto maior a força da relação de dominância. O indivíduo mais dominante deve ter o menor  $L$  quando é uma raiz-fonte. Foram extraídos Coeficientes de correlação entre postos de

Spearman ( $r_s$ ) entre essas medidas e utilizamos os valores significativos ao nível de  $p < 0,05$ .

Através das equações de Altmann, descritas no item 2.2.1, para relações de contato, foi calculado o número esperado de relações de dominância entre classes de idade e sexo dos membros do grupo, a fim de determinar se ocorreram relações preferenciais de acordo com a classe dos indivíduos.

Os mesmos procedimentos, com exceção do cálculo de relações esperadas entre classes de sexo e idade, foram aplicados à matriz de eventos de deslocamento apresentada por Janson (1985) para um grupo selvagem de macacos-prego, a fim de comparar as estruturas encontradas.

### 2.2.3 - Catação

Os dados de catação também foram analisados através da construção de árvores orientadas de distância mínima. Foi construída uma matriz assimétrica de catação em que na coluna foram colocados os indivíduos catadores, e na linha, os indivíduos catados. Os valores de frequência de catação foram normalizados em função do tempo de observação daquela diade em contato fora do período de alimentação  $\left( \frac{G(AB)}{f'(AB)} \right)$ . Para o teste estatístico ( $\chi^2$ ) de significância da matriz de catação, foram utilizados os dados absolutos, como no item anterior. Foi efetuado o teste para encontrar as caselas significativas da matriz, para as quais foram construídas duas árvores orientadas: uma como raiz-fonte e outra como raiz-sumidouro, utilizando-se os valores normalizados. Nas árvores em que a raiz é uma fonte, estão representadas as relações de *catar*, enquanto que nas árvores em que a raiz é um sumidouro, estão representadas as relações de *ser catado*.

Todos os procedimentos descritos para a análise dos dados de dominância foram efetuados para os dados de catação. Além disso foi calculado o índice de linearidade de Sato, que utiliza o cálculo de IO (já explicado no item 2.2.1 do Método), porém substituindo os sub-grupos hipotéticos pelo conjunto de vértices que formam cada caminho

maximal da árvore. Assim  $n$  passa a ser o número total de vértices da árvore e  $n_i$  é o número de vértices em cada caminho maximal da árvore na equação

$$IS = \frac{\sum n_i \log n_i}{n \log n}.$$

Os resultados encontrados para relações de dominância e catação foram comparados através do Coeficiente de correlação entre postos de Spearman ( $r_s$ ) e utilizamos os valores significativos ao nível de  $p < 0,05$ .

#### **2.2.4 - Brincadeira**

As frequências de brincadeira exploratória e social foram analisadas através dos testes estatísticos de Kruskal-Wallis e de Mann-Whitney, a fim de testar a hipótese nula de que brincar independe de sexo e idade dos indivíduos. Foram consideradas três classes: adultos, machos jovens, fêmeas jovens e infantes 3 (porque havia poucas observações de infantes 1 e apenas um indivíduo infante 2).



## RESULTADOS

### 1 - *Espaçamento Interindividual*

#### 1.1 - *Espaçamento fora do período de alimentação*

Inicialmente construímos uma árvore geradora para cada mês de coleta de dados. Constatamos que apareciam sempre as mesmas díades na maior parte das árvores. Assim construímos uma árvore com todos os dados agrupados. A árvore geradora mínima construída com os dados de todos os membros do grupo (Figura 3) não revelou a formação de sub-grupos particulares, e sim uma estrutura basicamente constituída por relações diádicas duradouras. O padrão mais evidente de associação ocorreu entre fêmeas adultas e infantes, o que pode ser constatado através dos valores de índice de organização de sub-grupos hipotéticos (Tabela 4) da árvore, que indicaram que fêmeas adultas e infantes estiveram mais fortemente associados do que outras classes de sexo e idade.

Os infantes foram elementos de coesão entre os indivíduos na árvore. Diversos resultados sustentam essa afirmação. Os sub-grupos hipotéticos formados por {infantes + outra classe de sexo/idade} (sub-grupos 6, 7, 8, 9, 11 da Tabela 4) apresentaram IO significativamente maior ( $M=0,234$ , onde  $M$ =mediana) do que sub-grupos sem infantes ( $M=0,034$ ) ( $U=0,00$ ;  $p=0,008$ ). Esses resultados são comparáveis aos valores de comprimento médio dos arcos ( $L$ ) de cada árvore (Tabela 5). Os menores valores de  $L$ , que indicam maior coesão entre os indivíduos representados na árvore, pertenceram, respectivamente, às seguintes árvores: a) fêmeas + infantes, b) todos os membros do grupo, c) sem machos jovens e d) infantes. Isto é, árvores que incluíram os infantes. Houve diferença significativa entre  $L$  das árvores com infantes ( $M=4,73$ ) e sem infantes ( $M=9,92$ ) ( $U=0,000$ ;  $p=0,008$ ). A importância dos infantes foi verificada também através dos valores de grau dos vértices (GV) da AGM: nas árvores os infantes apresentaram maior número de ligações que outros animais. Assim, houve variação significativa dos valores de GV de acordo com o sexo e a idade dos indivíduos ( $H=9,61$ ;  $p=0,047$ ), sendo os infantes os indivíduos com maior grau na árvore geradora ( $M=2,00$ ) (Figura 4). O teste U de Mann-

Whitney mostrou haver diferença significativa entre o GV de infantes  $\times$  as seguintes classes: fêmeas adultas ( $U=56,50$ ;  $p<0,05$ ), machos jovens ( $U=13,50$ ;  $p<0,05$ ) e fêmeas jovens ( $U=13,00$ ;  $p<0,05$ ). O GV de infantes tendeu a ser maior que GV de machos adultos ( $U=16,50$ ;  $p<0,10$ ).

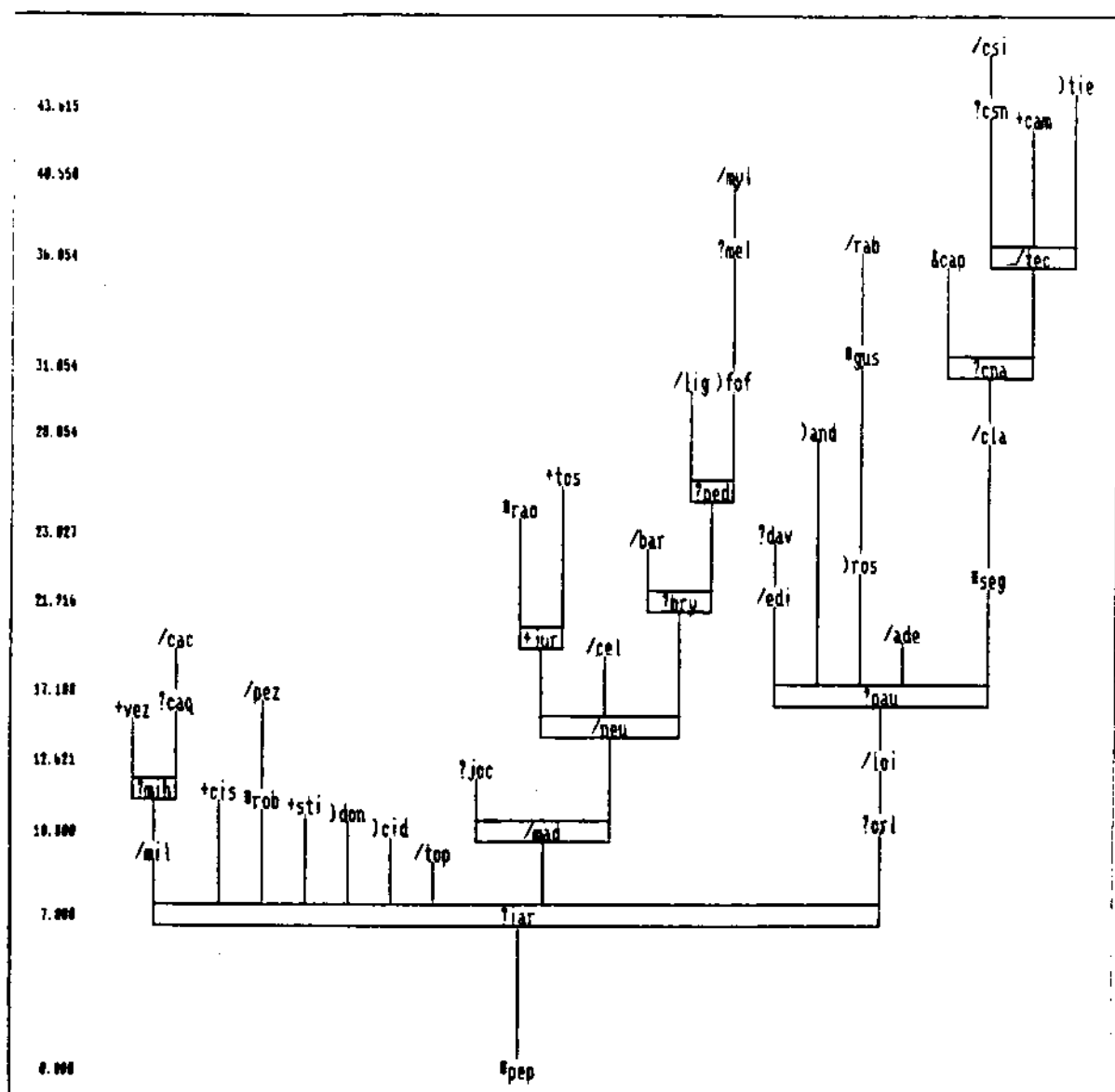


Figura 3 - Árvore geradora mínima de relações de proximidade entre todos os membros do grupo estudado. Os símbolos significam: \* = macho adulto, / = fêmea adulta, + = macho jovem, ) = fêmea jovem, ? = infante.

Tabela 4 - Índice de Organização de sub-grupos hipotéticos de indivíduos representados nas árvores geradoras mínimas (AGMs) do grupo estudado.

ÍNDICE DE ORGANIZAÇÃO DOS SUB-GRUPOS:															
AGM	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
A	0,00	0,13	0,07	0,00	0,14	0,21	0,22	0,71	0,30	0,06	0,32	0,00	0,09	0,00	0,10
B	0,13		0,68									0,42	0,85	0,13	1,00
C	0,61	0,75													
D	0,00		0,68	0,00	0,14	0,21		0,71	0,30	0,06	0,30	0,00	0,13	0,00	0,12
E			0,66	0,00						1,00				0,13	
F			0,11	0,00	0,18			0,92	0,33	0,09				0,00	
G	0,00	0,26	0,52	0,00					0,00	0,69	0,23	0,00	0,71	0,13	0,57
H					0,92										

AGMs: A = todos os indivíduos do grupo, B = machos adultos e fêmeas adultas, C = machos adultos e machos jovens, D = todos os indivíduos do grupo, com exceção de machos jovens, E = fêmeas adultas e fêmeas jovens, F = fêmeas adultas, fêmeas jovens e infantes, G = todos os indivíduos do grupo, com exceção de infantes, H = infantes.

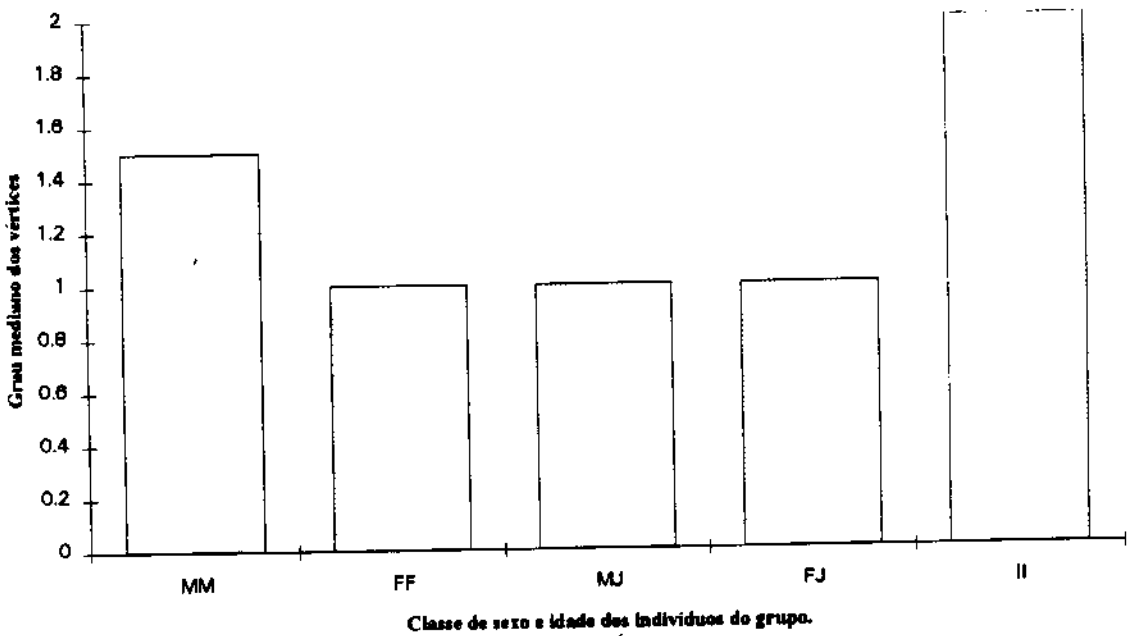
SUB-GRUPOS: 1 = machos adultos, 2 = machos jovens, 3 = fêmeas adultas, 4 = fêmeas jovens, 5 = infantes, 6 = machos adultos e infantes, 7 = machos jovens e infantes, 8 = fêmeas adultas e infantes, 9 = fêmeas jovens e infantes, 10 = fêmeas adultas e fêmeas jovens, 11 = machos jovens, fêmeas jovens e infantes, 12 = macho  $\alpha$ , macho  $\beta$  e fêmea  $\alpha$ , 13 = machos adultos e fêmeas adultas de status intermediário, 14 = fêmeas adultas subordinadas, 15 = machos adultos e fêmeas adultas.<sup>6</sup>

<sup>6</sup> Os sub-grupos 11,12,13 e 14 foram considerados com base nos sub-grupos encontrados por Janson (1985).

**Tabela 5** - Comprimento médio dos arcos das árvores geradoras mínimas (AGMs) de relações de espaçamento entre os membros do grupo.

Classes de sexo e idade presentes na AGM	<i>L</i>
FF/ FJ/ II	4,61
MM/ FF/ MJ/ FJ/ II	4,71
MM/ FF/ FJ/ II	4,74
INFANTES	5,67
MM/ FF/ MJ/ FJ	8,58
MM/ FF	9,23
FF/ FJ	10,60
MM/ MJ	12,47

MM = macho adulto, FF = fêmea adulta, MJ = macho jovem, FJ = fêmea jovem, II = infante.



**Figura 4** - Grau mediano dos vértices de cada classe de sexo e idade do grupo. MM = macho adulto, FF = fêmea adulta, MJ = macho jovem, FJ = fêmea jovem, II = infante.

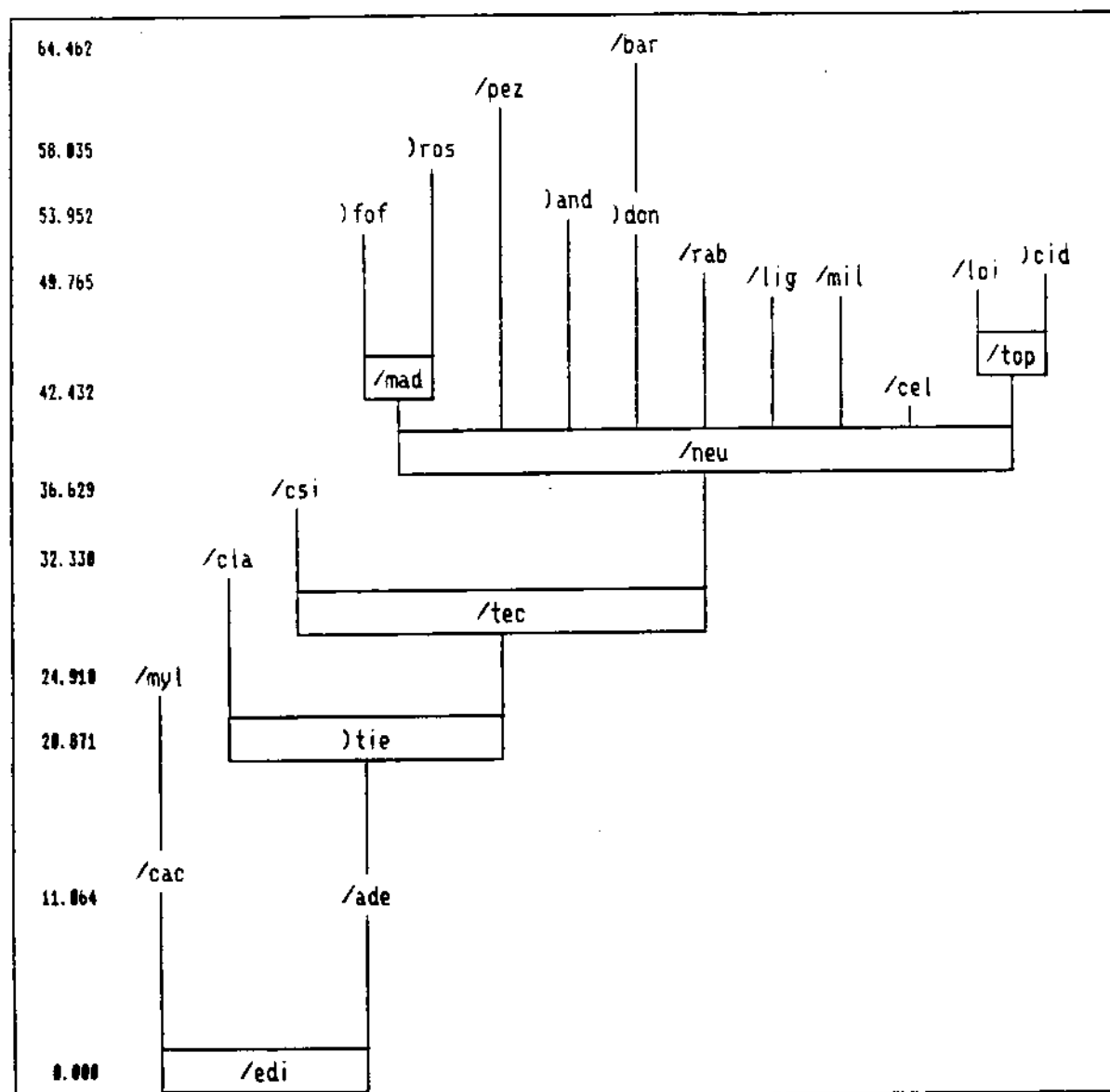
Praticamente não havia infantes nas extremidades dos ramos das árvores, estando sempre ligados às suas mães e a outro infante, e podendo, ainda, estar ligados a outras

fêmeas ou macho adulto, sendo que estas díades estavam ligadas entre si através dos infantes. O elo de ligação entre fêmeas eram os infantes. Isto pode ser verificado através do IO dos sub-grupos. Comparando-se os sub-grupos {fêmeas adultas + infantes} e {fêmeas jovens + infantes} com o sub-grupo {fêmeas adultas + fêmeas jovens}, em todas as árvores, verificou-se que os valores de IO foram significativamente maiores para os sub-grupos com infantes ( $U=3,00$ ;  $p=0,042$ ). Na árvore com fêmeas adultas + fêmeas jovens + infantes o teste estatístico mostrou diferença significativa entre o GV de acordo com classe de sexo e idade ( $H=10,29$ ;  $p=0,0006$ ). O teste U de Mann-Whitney mostrou que infantes apresentaram grau maior que fêmeas adultas ( $U=43,00$ ;  $p<0,02$ ) e que fêmeas jovens ( $U=6,50$ ;  $p<0,02$ ). Não houve diferença significativa entre fêmeas adultas e jovens.

Quando os infantes foram retirados dessa árvore (Figura 5), a maior parte das fêmeas (14, sendo 23 fêmeas presentes na árvore, isto é, 61%) apareceram como vértice terminal de um ramo. O teste estatístico novamente não mostrou diferenças significativas entre o GV de fêmeas adultas e de fêmeas juvenis ( $M=1,00$  para fêmeas adultas e  $M=1,00$  para fêmeas juvenis), embora NEU, uma fêmea adulta, tenha sido o elemento mais importante da árvore, com  $GV=10,00$ . Além disso, a árvore construída apenas com fêmeas teve o segundo maior valor de  $L$  (Tabela 5), indicando menor coesão entre estes indivíduos.

Observou-se, também, pouca proximidade entre machos. O maior valor de  $L$  foi da árvore construída com machos adultos + machos jovens, atestando pouca proximidade entre machos. De fato, na árvore que representou todos os membros do grupo, os machos estavam dispersos, isolados entre si, ligados a infantes (PEP, SEG, ROB e CAP), a fêmeas (ROB, GUS e SEG), a machos juvenis (RAO) e a fêmeas juvenis (GUS). Existiu, por assim dizer, um padrão de não-associação entre machos adultos, o que se verificou através do IO desse sub-grupo (0,00 em todas as árvores). Eliminando classes de indivíduos, tornamos esta estrutura mais clara. Quando apenas os indivíduos adultos estavam representados na árvore, os machos apareceram isolados entre si, ligados a fêmeas, com exceção de PEP e GUS. O padrão de ligação a fêmeas adultas apareceu também na árvore em que foram eliminados apenas os machos juvenis, com exceção de PEP e CAP. Nessa árvore, os valores de IO dos sub-grupos {machos adultos + fêmeas adultas} (sub-grupos 12, 13 e 15 na Tabela 4) foram maiores do que na árvore total. Outro indicativo de associação entre

machos adultos e fêmeas adultas foi a diminuição do valor de  $L$  quando a árvore foi construída com os machos e fêmeas adultos.



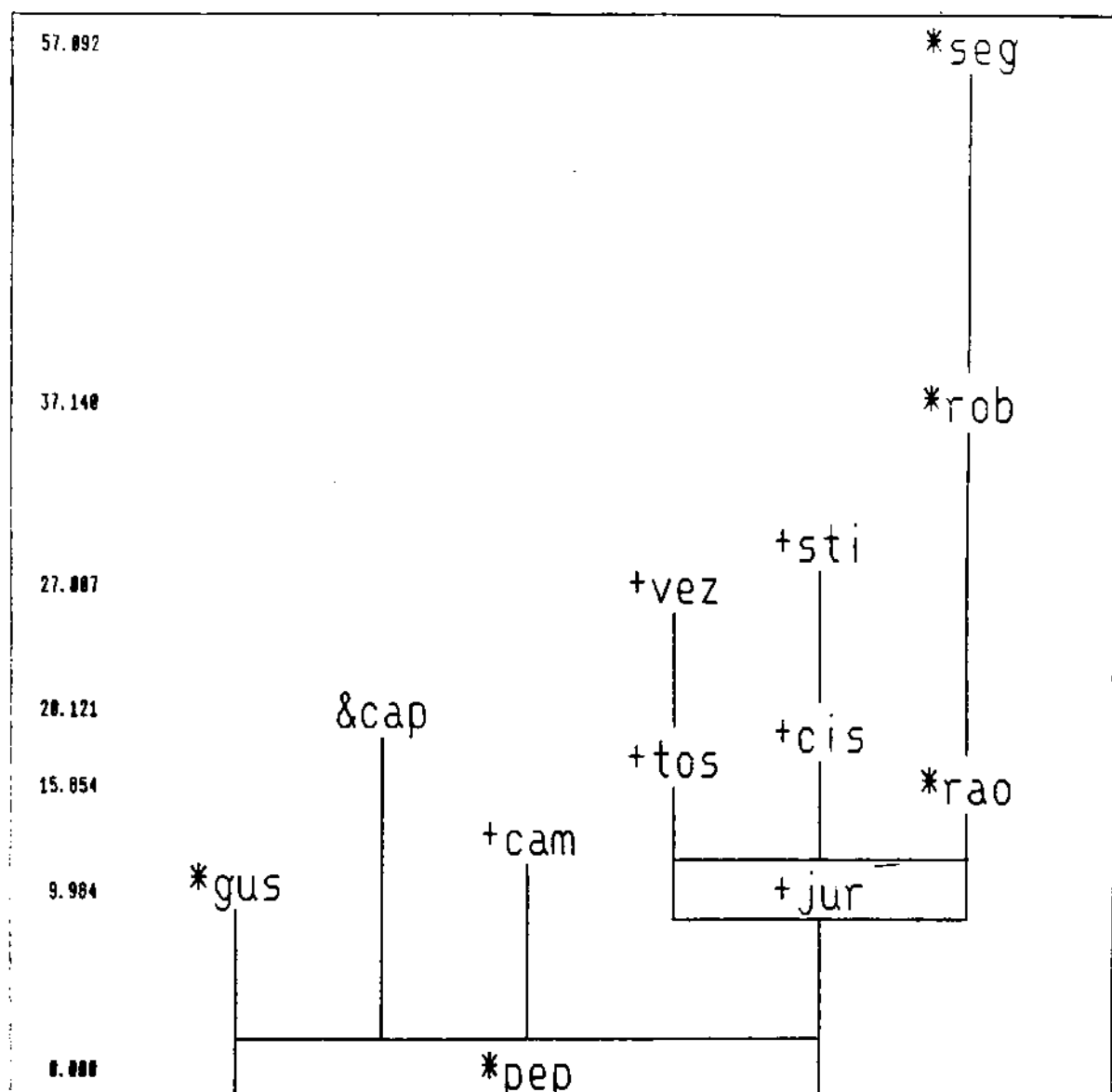
**Figura 5** - Árvore geradora mínima de relações de espaçamento entre fêmeas adultas e fêmeas jovens do grupo estudado. Os símbolos significam: / = fêmea adulta, ) = fêmea jovem.

A árvore que representou apenas os machos do grupo (Figura 6) mostrou que, na ausência de fêmeas, machos adultos apareceram ligados, subdivididos em dois grupos, PEP, GUS e CAP de um lado da árvore e SEG, ROB e RAO de outro lado. Os dois sub-grupos

estavam ligados através de um macho juvenil 2 (JUR), que fez a ligação da árvore a um terceiro sub-grupo formado pelos machos juvenis 2 e 3 (TOS, STI, VEZ e CIS). Apenas CAM, macho juvenil 1, não estava ligado a outros juvenis, e sim a PEP, macho adulto. Não existiu diferença significativa entre *GV* de machos adultos e juvenis ( $U = 18,00$ ;  $p=0,50$ ), mas a árvore apresentou dois vértices mais importantes, PEP, adulto e JUR, juvenil, ambos com  $GV=4,00$ . Embora o IO dos dois sub-grupos tenha sido pouco diferente nesta árvore, foi ligeiramente maior para machos juvenis (Tabela 4).

Estes resultados mostraram diferenças entre a estrutura espacial de machos e de fêmeas. Fêmeas jovens e machos adultos formaram os dois sub-grupos com o menor valor possível de organização. Como já foi colocado anteriormente, fêmeas jovens tiveram IO menor que fêmeas adultas em todas as árvores, enquanto machos adultos tiveram IO menor que machos jovens. Além disso, fêmeas não mostraram sub-grupos típicos de uma classe etária.

Os sub-grupos construídos a partir do trabalho de Janson (1990 a, b) tiveram baixos valores de IO, indicando que os indivíduos pertencentes a estes sub-grupos não ocuparam o mesmo espaço, ao mesmo tempo. A única exceção foi o sub-grupo constituído por {machos jovens + fêmeas jovens + infantes}. Estes resultados só não concordam com Janson no que se refere à associação entre o macho dominante e a fêmea dominante, que não ocorreu em nossas observações.



**Figura 6** - Árvore geradora mínima de relações de espaçamento entre machos adultos e machos jovens do grupo estudado. Os símbolos significam: \* = macho adulto, + = macho jovem.



## 1.2 - Espaçamento durante alimentação

Os resultados encontrados para o espaçamento interindividual durante a alimentação apresentaram algumas semelhanças com o espaçamento fora da alimentação:

1) A estrutura típica encontrada na árvore que apresentou todas as classes de indivíduos do grupo (Figura 7) não era dividida em sub-grupos<sup>7</sup> (não apareceram todos os membros do grupo nesta árvore, pois alguns indivíduos não freqüentaram o cocho).

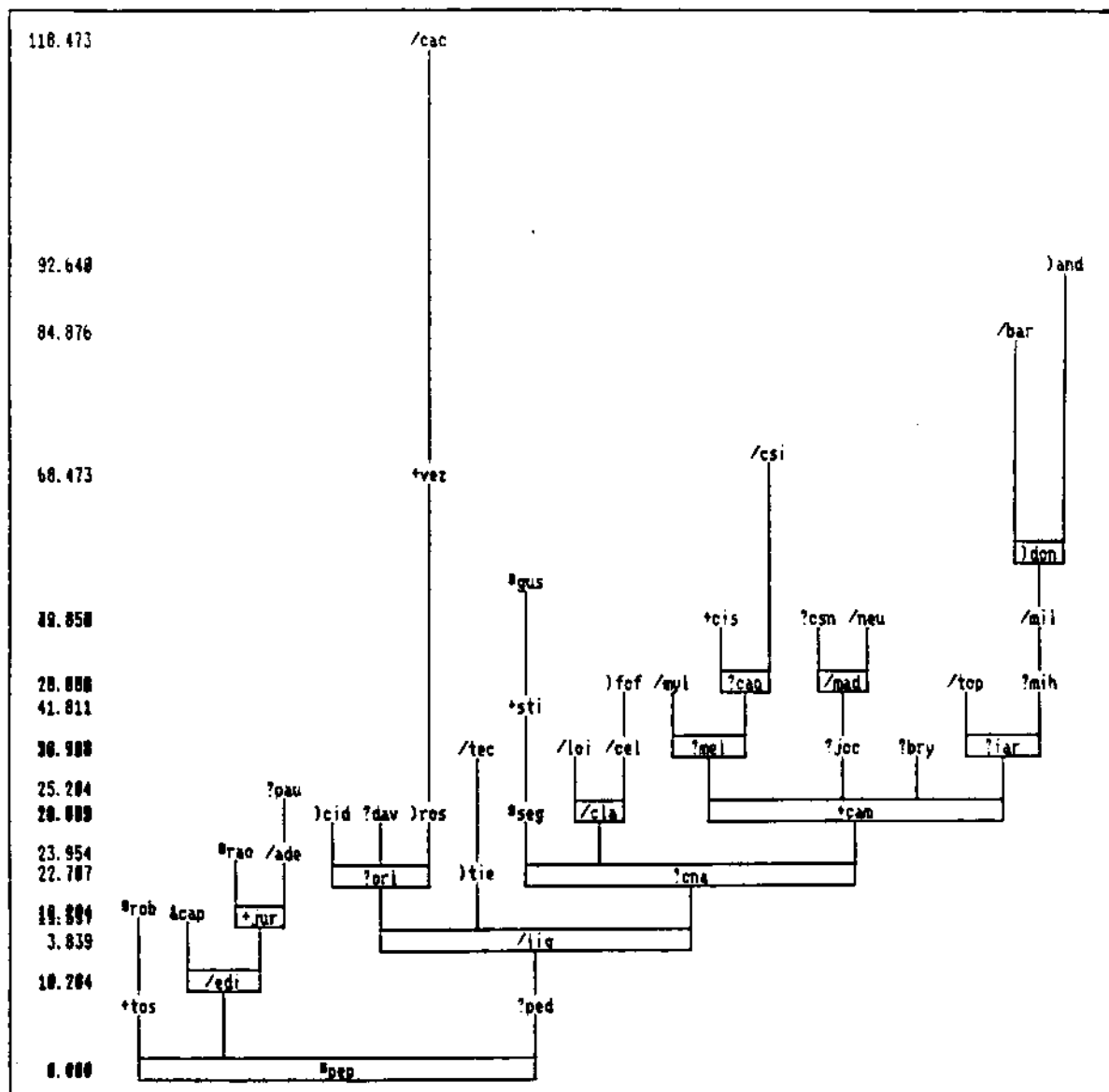
2) Na AGM construída com todos os membros do grupo, os sub-grupos formados por {infantes + outra classe de sexo/idade} (6, 7, 8, 9, 11 na Tabela 6) apresentaram IO significativamente maior ( $M=0,285$ ) do que sub-grupos sem infantes (1, 2, 3 e 4 na Tabela 6) ( $M=0,058$ ) ( $U=0,000$ ;  $p=0,008$ ). Da mesma forma, as árvores que apresentaram valores significativamente menores de  $L$  foram aquelas que apresentaram infantes (Tabela 7) ( $U=0,000$ ;  $p=0,008$ ),

3) Machos adultos formaram um sub-grupo com o menor valor possível de IO (0,00) nas seguintes AGMs: a) todos os indivíduos do grupo b) todos os indivíduos do grupo com exceção de machos jovens e c) todos os indivíduos do grupo com exceção de infantes. A associação preferencial de machos adultos com o sexo oposto foi verificada novamente na árvore construída apenas com os indivíduos adultos. Não ocorreu nenhuma ligação entre machos, estando todos associados a uma ou mais fêmeas. Não houve diferença significativa entre GV de machos e fêmeas, mas se considerarmos IO, o índice de fêmeas adultas foi bem maior (0,66) que o de machos adultos (0,13, na Tabela 6) nesta árvore.

Por outro lado, diversos resultados diferentes dos encontrados para espaçamento fora da alimentação foram encontrados para a organização espacial durante alimentação:

1) A importância dos infantes não se verificou da mesma forma no período da alimentação. O grau dos vértices da árvore que apresentou todos os elementos do grupo não variou significativamente de acordo com idade e sexo dos indivíduos ( $H=4,99$ ;  $p=0,29$ ).

<sup>7</sup> Note-se que não apareceram todos os membros do grupo nesta árvore, pois alguns indivíduos não freqüentaram o cocho.



**Figura 7** - Árvore geradora mínima de relações de proximidade durante alimentação entre todos os indivíduos do grupo estudado. Os símbolos significam: \* = macho adulto, / = fêmea adulta, + = macho jovem, ) = fêmea jovem, ? = infante.

**Tabela 6** - Índice de Organização de sub-grupos hipotéticos de indivíduos representados nas árvores geradoras mínimas (AGMs) para o período de alimentação do grupo estudado.

AGM	ÍNDICE DE ORGANIZAÇÃO DOS SUB-GRUPOS DURANTE ALIMENTAÇÃO														
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
A	0,00	0,00	0,11	0,13	0,14	0,13	0,41	0,39	0,19	0,25	0,38	1,00	0,04	0,00	0,12
B	0,13		0,66									1,00	0,27	0,00	1,00
C	0,00	0,26													
D	0,00		0,11	0,12	0,34	0,38		0,63	0,30	0,25	0,30	1,00	0,04	0,00	0,19
E			0,44	0,13						1,00				0,00	
F			0,11	0,13	0,34			0,80	0,30	0,27				0,00	
G	0,00	0,13	0,20	0,13					0	0,42	0,14	1,00	0,07	0,00	0,22
H					1,00										

**AGMs:** A = todos os indivíduos do grupo, B = machos adultos e fêmeas adultas, C = machos adultos e machos jovens, D = todos os indivíduos do grupo, com exceção de machos jovens, E = fêmeas adultas e fêmeas jovens, F = fêmeas adultas, fêmeas jovens e infantes, G = todos os indivíduos do grupo, com exceção de infantes, H = infantes.

**SUB-GRUPOS:** 1 = machos adultos, 2 = machos jovens, 3 = fêmeas adultas, 4 = fêmeas jovens, 5 = infantes, 6 = machos adultos e infantes, 7 = machos jovens e infantes, 8 = fêmeas adultas e infantes, 9 = fêmeas jovens e infantes, 10 = fêmeas adultas e fêmeas jovens, 11 = machos jovens, fêmeas jovens e infantes, 12 = macho  $\alpha$ , e fêmea  $\alpha$ , 13 = machos adultos e fêmeas adultas de status intermediário, 14 = fêmeas adultas subordinadas, 15 = machos adultos e fêmeas adultas.<sup>8</sup>

<sup>8</sup> Os sub-grupos 11,12,13 e 14 foram considerados com base nos sub-grupos encontrados por Janson (1985).

**Tabela 7** - Comprimento médio dos arcos das árvores geradoras mínimas (AGMs) de relações de parceria entre os membros do grupo durante a alimentação no cocho.

Classes de sexo e idade presentes na AGM	$L_{v_i}$
MM/ FF/ MJ/ FJ/ II	13,17 (4,71)
INFANTES	13,89 (5,67)
MM/ FF/ FJ/ II	14,60 (4,74)
FF/ FJ/ II	14,85 (4,61)
MM/ MJ	15,57 (12,47)
MM/ FF/ MJ/ FJ	18,82 (8,58)
MM/ FF	22,35 (9,23)
FF/ FJ	22,99 (10,60)

MM = macho adulto, FF = fêmea adulta, MJ = macho jovem, FJ = fêmea jovem, II = infante. Os valores entre parêntese são o L para espaçamento fora do período de alimentação

2) A importância dos infantes para as relações entre fêmeas, não ocorreu da mesma forma nas AGMs do período de alimentação. O valor de IO dos sub-grupos formados por {fêmeas adultas + infantes} e {fêmeas jovens + infantes} não foi significativamente maior do que o IO do sub-grupo de {fêmeas adultas + fêmeas jovens} considerando-se as AGMs em que as três classes foram representadas juntas. Também não houve diferença significativa entre GV das três classes de indivíduos na AGM construída com fêmeas adultas + fêmeas jovens + infantes, o mesmo ocorrendo entre fêmeas jovens e fêmeas adultas na AGM construída apenas com fêmeas. A AGM de fêmeas apresentou estrutura diferente, uma vez que não havia tantos vértices terminais (7, quando havia 14 no item anterior) (Figura 8). CLA, fêmea adulta, foi o indivíduo mais importante, com  $GV=5,00$ .

3) As associações entre os indivíduos durante a alimentação eram mais fracas do que as associações que ocorreram fora de alimentação. Nota-se que os valores de  $L$  das árvores construídas com os dados do período de alimentação foram significativamente maiores ( $M=15,21$ ) do que os  $L$ s das árvores de espaçamento fora da alimentação ( $M=7,13$ ) ( $U=0,00$ ;  $p<0,001$ ). Conforme mostra a Tabela 7, também a ordem de tamanho das AGMs,

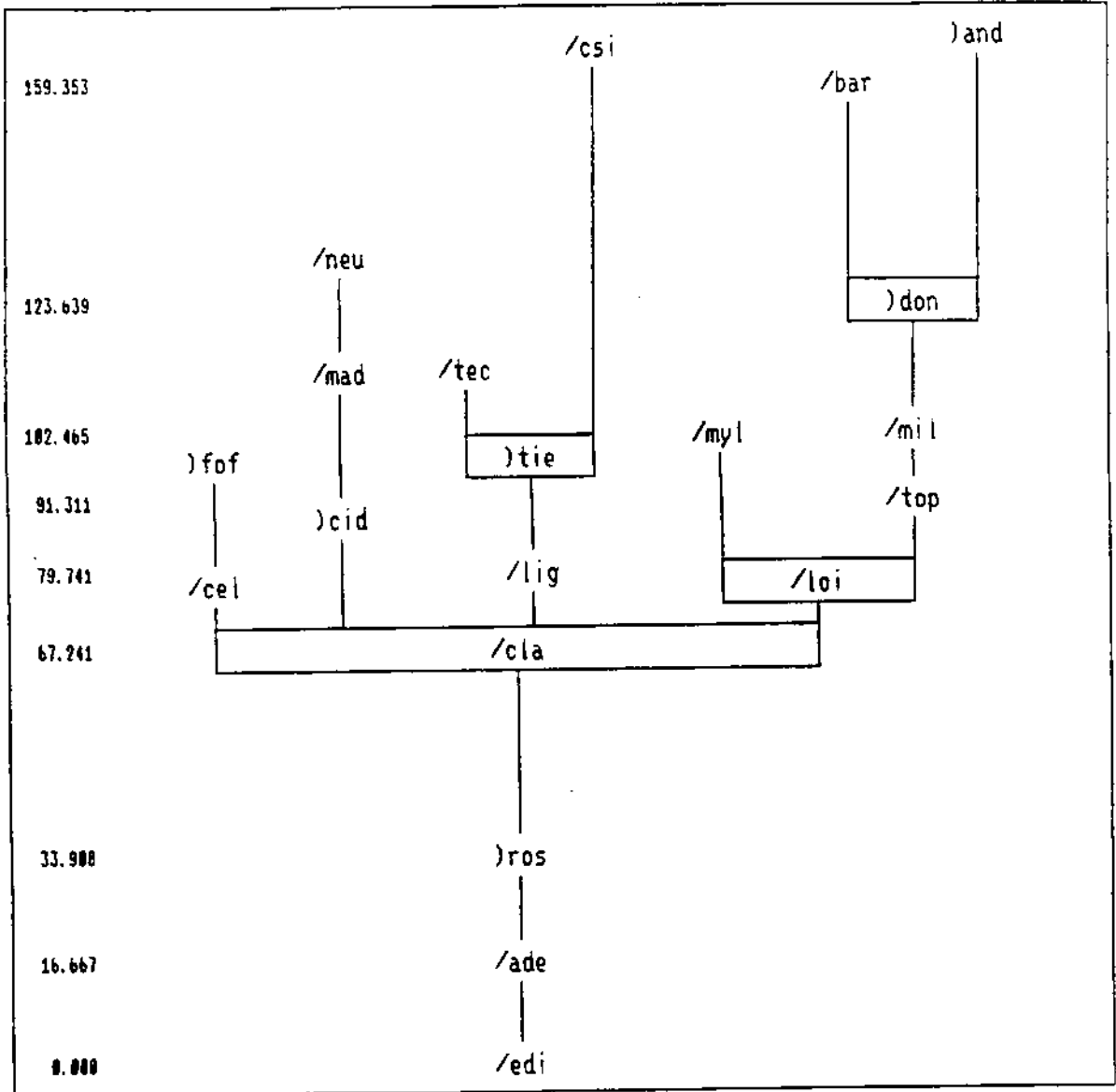
de acordo com sua composição, foi diferente do item anterior. A árvore construída com fêmeas e infantes apresentou o quarto valor de  $L$ . A menor árvore foi aquela que apresentou todos os membros do grupo. Os maiores valores de  $L$  corresponderam às árvores construídas com a) machos adultos e fêmeas adultas e b) fêmeas adultas e fêmeas jovens, indicando menor associação entre estas classes de indivíduos durante alimentação. A AGM de machos teve o quinto valor de  $L$  para o período de alimentação, enquanto foi a maior AGM construída com os dados do período fora da alimentação.

4) O padrão de organização espacial dos machos do grupo também não se repetiu da mesma forma no período de alimentação. Embora o padrão de evitação entre machos adultos tenha sido verificado, não houve a formação de um sub-grupo típico de machos jovens na AGM construída apenas com os machos (Figura 9), embora o índice de organização do sub-grupo de machos jovens tenha sido maior que o IO de machos adultos. Não houve diferença significativa entre GV de machos adultos e machos jovens nesta árvore.

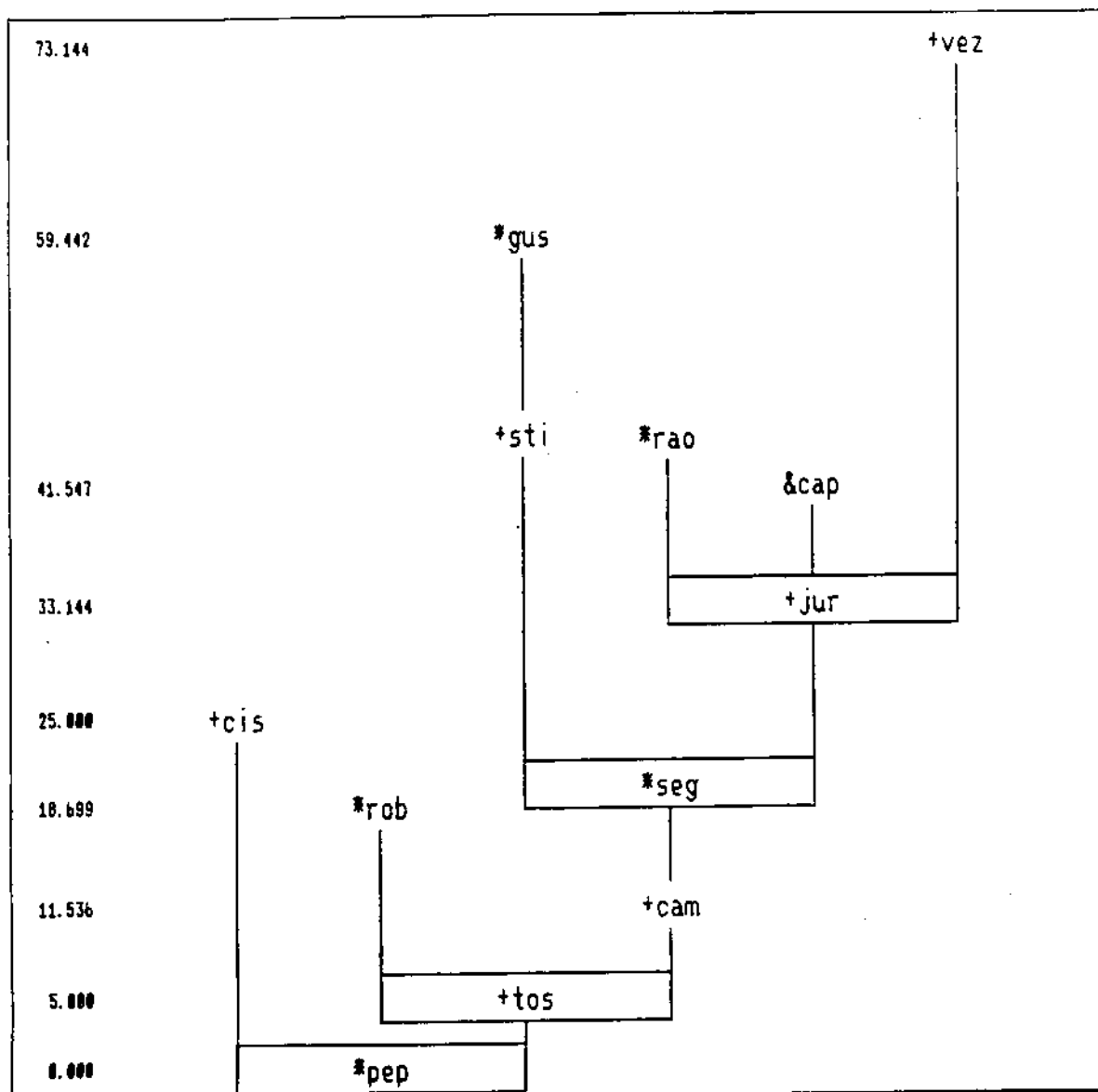
5) O IO de sub-grupos formados com base nos estudos de Janson (1990 a, b) apresentou uma diferença: o sub-grupo formado pelo macho adulto e pela fêmea adulta mais dominantes do grupo (12 na Tabela 6) teve o maior valor de IO em todas as AGMs em que apareceram representados (1,00), indicando que esses indivíduos alimentaram-se juntos. Novamente, o sub-grupo {machos jovens + fêmeas jovens + infantes} teve um dos valores mais altos de IO. No período de alimentação, o padrão de associações observados foi comparável ao que Janson descreveu para um grupo natural.

Os resultados apresentados até agora mostraram que infantes não provocaram maior coesão entre os indivíduos do grupo durante a alimentação como observado fora da alimentação. No entanto, eliminando os machos jovens da árvore (uma vez que o IO de {machos jovens + infantes} foi o segundo maior na árvore) observou-se diferença significativa entre os GVs de acordo com classe de sexo e idade ( $H=7,92$ ;  $p=0,048$ ). O teste U de Mann-Whitney mostrou que os infantes tiveram GV significativamente maior que machos adultos ( $U=13,00$ ;  $p<0,05$ ) e fêmeas adultas ( $U=54,00$ ;  $p<0,05$ ). Os valores de IO dos sub-grupos contendo: a) {machos adultos + infantes}, b) {fêmeas adultas + infantes}, c) {fêmeas jovens + infantes} e d) {machos adultos + fêmeas adultas} aumentaram

significativamente quando os machos jovens foram retirados da árvore ( $U=4,00$ ;  $p=0,048$ ). O sub-grupo formado por fêmeas adultas e infantes apresentou o maior valor de IO desta árvore.



**Figura 8** - Árvore geradora mínima de relações de proximidade durante alimentação entre as fêmeas do grupo estudado. Os símbolos significam: / = fêmea adulta, ) = fêmea jovem.



**Figura 9** - Árvore geradora mínima de relações de proximidade durante alimentação entre os machos do grupo estudado. Os símbolos significam: \* = macho adulto, + = macho jovem.

### 1.3 - *Relações de contato*

Alguns resultados encontrados para relações de contato foram semelhantes àqueles já apresentados nos dois itens anteriores:

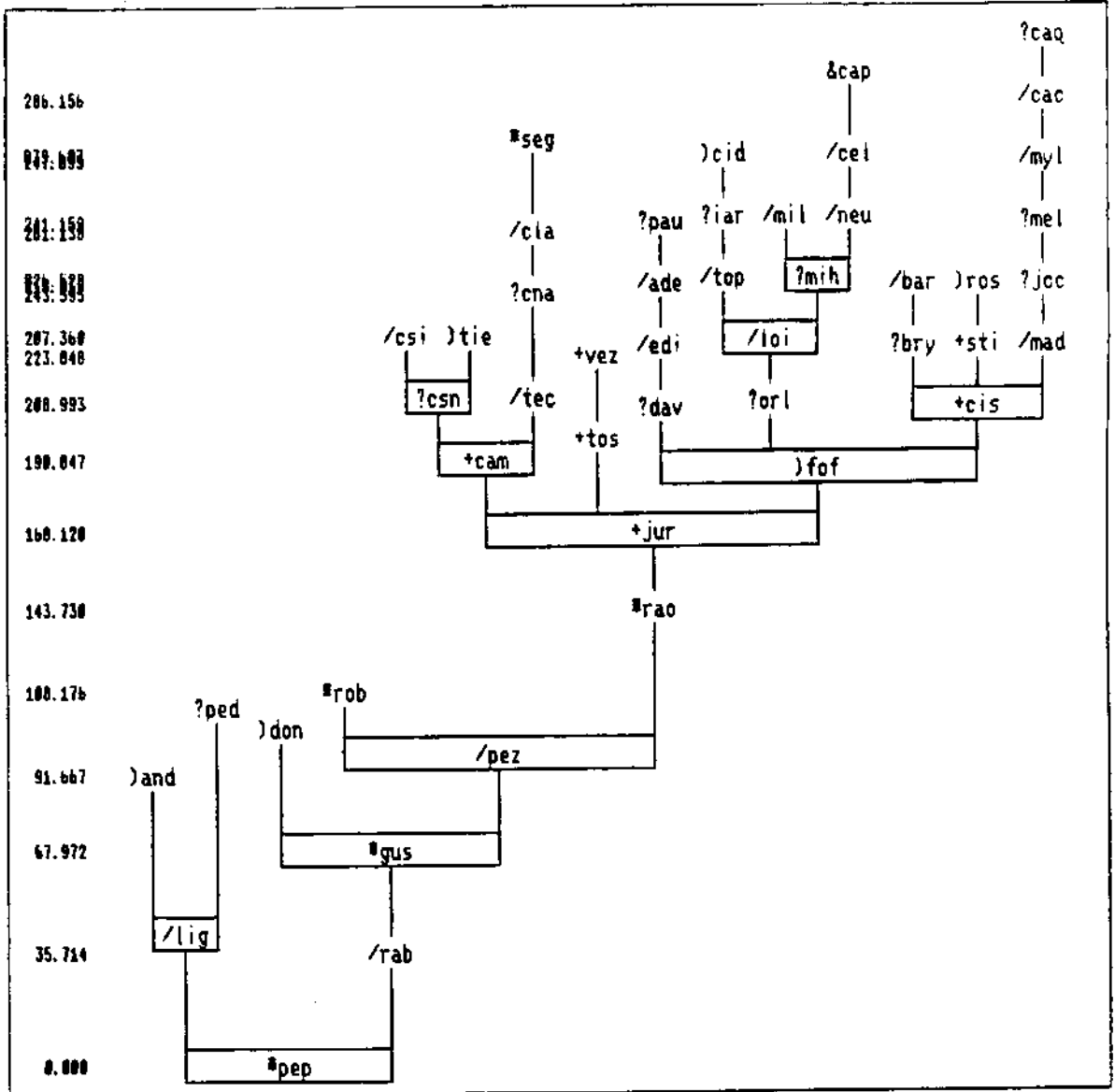
1) A árvore geradora mínima construída pela matriz de tempo de contato entre todos os membros do grupo (Figura 10) não mostrou, novamente, um padrão de formação de sub-grupos de sexo e idade.

2) Detectaram-se, ainda, associações entre fêmeas e infantes, sendo os infantes elementos importantes para ligação entre as fêmeas. Isto foi constatado através do IO (Tabela 8) dos sub-grupos: a) {fêmeas adultas}, b) {fêmeas jovens}, c) {fêmeas adultas + fêmeas jovens} na AGM que apresentava todos os indivíduos do grupo. Quando estas classes estavam associadas a infantes, o IO dos sub-grupos foi significativamente maior ( $U=3,00$ ;  $p=0,02$ ), indicando que os infantes eram um elo de ligação entre fêmeas também em relações de contato. Além disso, o IO dos sub-grupos: a) {fêmea adulta + infante} e b) {fêmea jovem + infante} foi significativamente maior do que o IO do sub-grupo {fêmea adulta + fêmea jovem}, em todas as AGMs em que as três classes foram representadas. Repetiu-se também o papel dos infantes para a coesão entre os indivíduos representados nas AGMs. O valor de  $L$  de árvores construídas com infantes ( $M=25,62$ ) foi significativamente menor do que o  $L$  das AGMs construídas sem infantes ( $M=44,64$ ) ( $U=1,00$ ;  $p=0,029$ ), conforme os itens anteriores.

3) A árvore construída somente com indivíduos adultos revelou um padrão de evitação entre os machos, pois todos estiveram ligados apenas a fêmeas. O índice de organização confirmou o que foi mostrado pela estrutura árvore, IO de machos adultos foi 0,00, enquanto as fêmeas apresentaram IO de 0,45 (Tabela 8). Também na AGM total os machos apareceram ligados a fêmeas e, com a exceção de RAO, apenas a fêmeas (RAO apareceu ligado também ao macho juvenil 2 JUR). As associações entre macho e fêmea adultos encontradas através do critério de presença simultânea dentro de um raio de 10 metros persistiram com o critério de 0,5 metro (GUS-RAB, GUS-PEZ, ROB-PEZ, SEG-CLA, CAP-CEL) e novas associações foram reveladas (PEP-RAB, PEP-LIG, RAO-PEZ). O IO de {machos adultos + fêmeas adultas} foi maior (0,31) que de {machos adultos}



(0,00) e de {fêmeas adultas} (0,11). Outra evidência de evitação entre machos adultos e associação entre machos e fêmeas adultas: os dois maiores valores de  $L$  corresponderam às seguintes AGMs: a) machos adultos + machos jovens e b) fêmeas adultas + fêmeas jovens, sendo que o  $L$  diminuiu quando machos e fêmeas adultos foram representados juntos, como ocorreu para espaçamento fora da alimentação (Tabela 9).



**Figura 10** - Árvore geradora mínima de relações de contato ( $d \leq 0,5m$ ) entre os indivíduos do grupo estudado. Os símbolos significam: \* = macho adulto, / = fêmea adulta, + = macho jovem, ) = fêmea jovem, ? = infante.

**Tabela 8** - Índice de Organização de sub-grupos hipotéticos de indivíduos representados nas árvores geradoras mínimas (AGMs) de relações de contato do grupo estudado.

ÍNDICE DE ORGANIZAÇÃO DOS SUB-GRUPOS PARA CONTATO															
AGM	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
A	0,00	0,64	0,11	0,00	0,05	0,01	0,24	0,41	0,14	0,10	0,47	0,00	0,13	0,13	0,31
B	0,00		0,45									0,42	0,34	0,00	1,00
C	0,51	1,00													
D	0,00		0,14	0,13	0,27	0,39		0,68	0,41	0,13	0,41	0,42	0,16	0,13	0,40
E			0,45	0,13						1,00				0,31	
F			0,21	0,13	0,27			0,78	0,41	0,24				0,31	
G	0,00	0,64	0,22	0,00					0	0,29	0,66	0,42	0,16	0,13	0,54
H					1,00										

**AGMs:** A = todos os indivíduos do grupo, B = machos adultos e fêmeas adultas, C = machos adultos e machos jovens, D = todos os indivíduos do grupo, com exceção de machos jovens, E = fêmeas adultas e fêmeas jovens, F = fêmeas adultas, fêmeas jovens e infantes, G = todos os indivíduos do grupo, com exceção de infantes, H = infantes.

**SUB-GRUPOS:** 1 = machos adultos, 2 = machos jovens, 3 = fêmeas adultas, 4 = fêmeas jovens, 5 = infantes, 6 = machos adultos e infantes, 7 = machos jovens e infantes, 8 = fêmeas adultas e infantes, 9 = fêmeas jovens e infantes, 10 = fêmeas adultas e fêmeas jovens, 11 = machos jovens, fêmeas jovens e infantes, 12 = macho  $\alpha$ , macho  $\beta$  e fêmea  $\alpha$ , 13 = machos adultos e fêmeas adultas de status intermediário, 14 = fêmeas adultas subordinadas, 15 = machos adultos e fêmeas adultas.<sup>9</sup>

<sup>9</sup> Os sub-grupos 11, 12, 13 e 14 foram considerados com base nos sub-grupos encontrados por Janson (1985).

**Tabela 9** - Comprimento médio dos arcos das árvores geradoras mínimas (AGMs) de relações de contato entre os membros do grupo.

Classes de sexo e idade presentes na AGM	<i>L</i>
MM/ FF/ MJ/ FJ/ II	22,17
MM/ FF/ FJ/ II	24,25
FF/ FJ/ II	26,98
MM/ FF/ MJ/ FJ	31,83
INFANTES	40,52
MM/ FF	40,62
FF/ FJ	48,65
MM/ MJ	72,77.

MM = macho adulto, FF = fêmea adulta, MJ = macho jovem, FJ = fêmea jovem, II = infante.

4) Conforme os resultados para espaçamento fora da alimentação, a AGM que apresentou apenas os machos do grupo (Figura 11) teve o maior valor de *L* e mostrou um sub-grupo central formado por todos os machos jovens ( $IO = 1,00$ ), enquanto *IO* de machos adultos foi 0,51.

5) O *IO* de sub-grupos formados com base nos estudos de Janson (1990 a, b) foi baixo com exceção de {machos jovens + fêmeas jovens + infantes}. Como diferença, o sub-grupo formado pelo macho adulto e pela fêmea adulta mais dominantes do grupo (12 na Tabela 8) teve valor alto de *IO* nas AGMs em que não foram representados infantes.

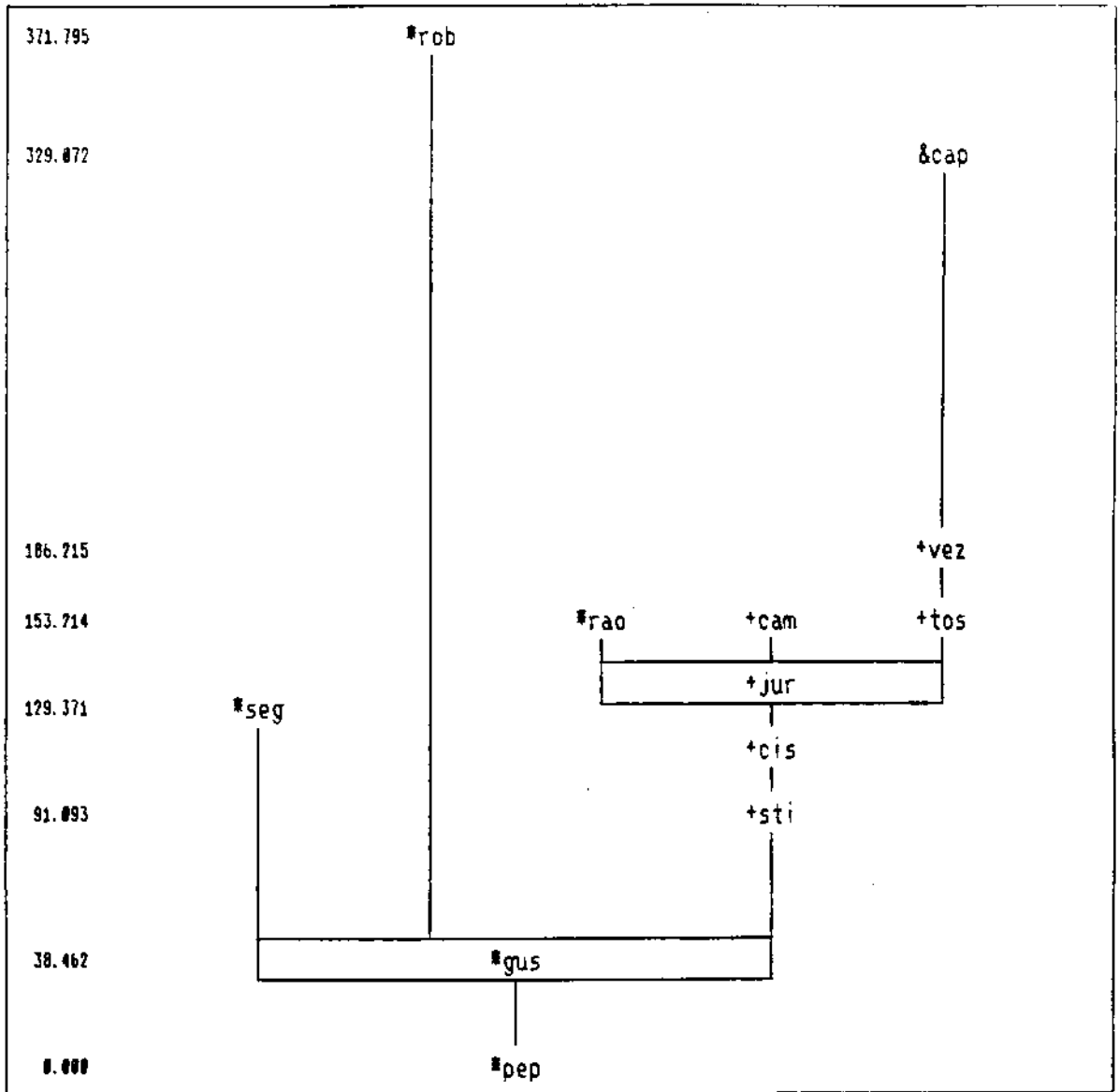
Alguns resultados encontrados para relações de contato foram diferentes dos anteriores:

1) Não se verificou a mesma importância dos infantes que foi verificada para espaçamento dentro de 10 m. O maior valor de *IO* foi do sub-grupo {machos jovens}, seguido de a) {machos jovens + fêmeas jovens + infantes}, b) {fêmeas adultas + infantes} e c) {machos adultos + fêmeas adultas} (Tabela 8). Os sub-grupos formados com infantes não foram os mais coesos desta árvore, os valores de *IO* destes sub-grupos não foram significativamente maiores do que os valores de *IO* dos sub-grupos que não continham infantes. Também as análises de grau dos vértices para a AGM de todos os membros do

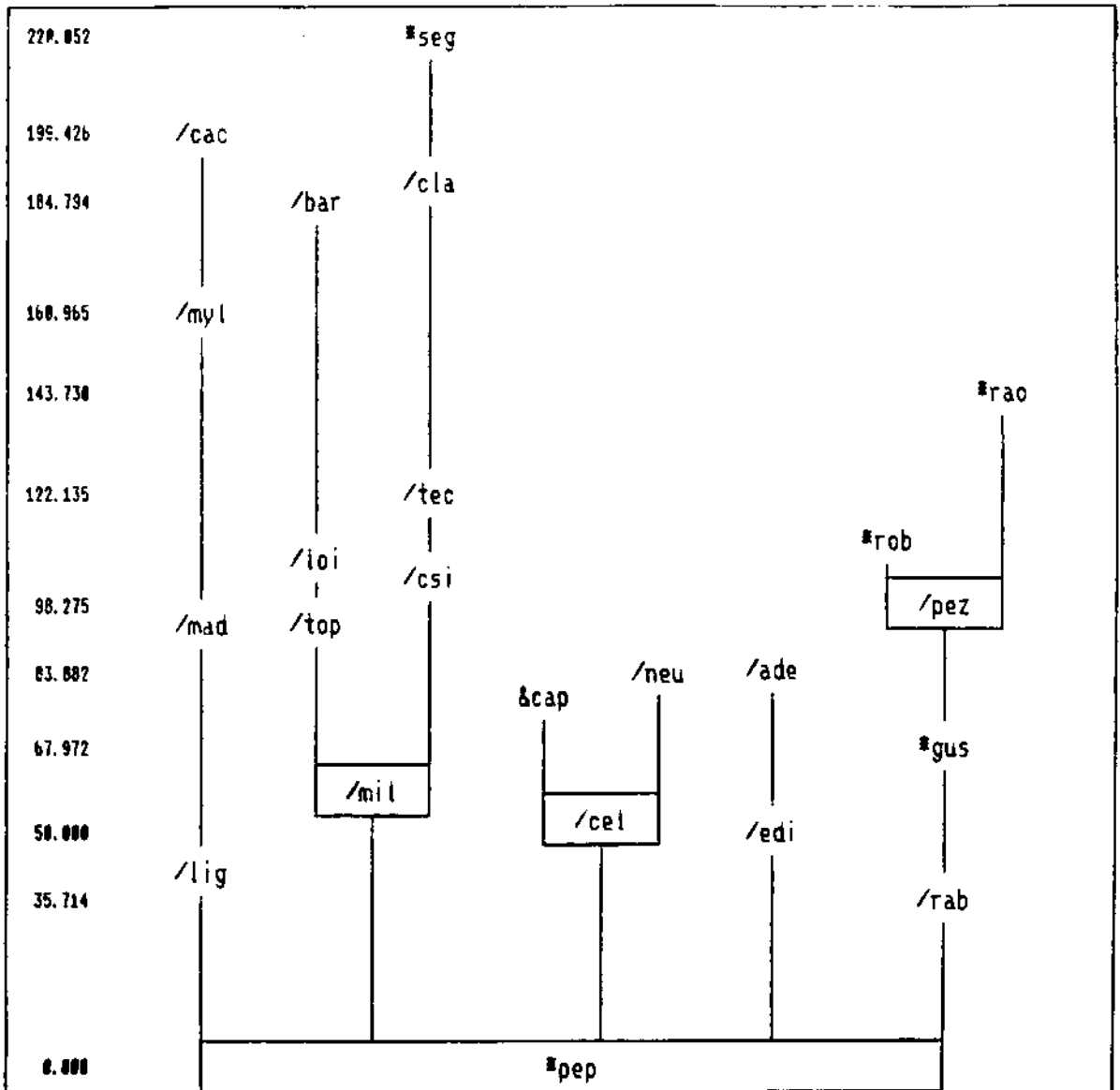
grupo mostraram diferenças em relação aos resultados anteriores. Não houve variação significativa de GV de acordo com o sexo e idade dos indivíduos, o mesmo ocorrendo em todas as AGMs construídas com diferentes composições de grupo, inclusive a AGM de fêmeas adultas + fêmeas jovens + infantes.

2) Os valores de  $L$  das árvores construídas para relações de contato foram significativamente maiores ( $M=36,17$ ) do que os  $L$  das árvores de espaçamento fora da alimentação ( $M=7,13$ ) ( $U=0,00$ ;  $p<0,001$ ), e do que os  $L$  das árvores de parceria durante alimentação ( $M=15,21$ ) ( $U=2,00$ ;  $p<0,001$ ). Isto provavelmente ocorreu porque os animais são mais seletivos para relações de contato do que para permanecer dentro de uma mesma área de 10 m. Assim, a matriz de contato teria mais 0 (zeros) do que a matriz de espaçamento dentro de 10 m, aumentando o índice de distância entre os indivíduos.

3) A árvore construída somente com os indivíduos adultos (Figura 12) mostrou um resultado peculiar. Embora GV de fêmeas e machos não tenha diferido, houve diferença significativa de GV ao considerarmos três classes de indivíduos: a) macho dominante, b) machos adultos subordinados e c) fêmeas adultas ( $H=8,05$ ;  $p=0,02$ ). O indivíduo mais importante nesta árvore foi PEP, o macho dominante, ligado a cinco fêmeas adultas ( $GV=5,00$ ), quando o GV mediano para os machos foi ( $M=1,00$ ) e para fêmeas foi ( $M=2,00$ ). As duas fêmeas mais subordinadas foram as únicas ligadas apenas a machos (PEZ com ROB, RAO e GUS e RAB com GUS e PEP).



**Figura 11** - Árvore geradora mínima de relações de contato entre os machos do grupo estudado. Os símbolos significam: \* = macho adulto, + = macho jovem.



**Figura 12** - Árvore geradora mínima de relações de contato entre os machos adultos e fêmeas adultas do grupo estudado. Os símbolos significam: \* = macho adulto, / = fêmea adulta.

A Tabela 10 mostra as frequências observadas e esperadas de associações de contato entre as classes de sexo e idade do grupo estudado, com os valores de resíduo padronizado para cada casela. A hipótese nula de que as classes de sexo e idade associam-se randomicamente pode ser rejeitada ( $\chi^2=7048,95$ ;  $gl=16$ ;  $p<0,001$ ). As caselas significativas são apresentadas de forma simplificada na Figura 13.

**Tabela 10 - Frequência de associações de contato entre as classes de sexo e idade do grupo.**

		MM	FF	MJ	FJ	II
MM	O	59	427	177	97	141
	E	61,38	606,53	101,42	71,15	60,51
	RP	-0,30	-7,29	7,50	3,06	10,35
FF	O	427	659	256	274	1291
	E	396,83	1568,63	311,30	267,93	362,27
	RP	1,51	-22,97	-3,13	0,37	48,79
MJ	O	177	256	296	300	451
	E	183,83	853,93	179,81	159,25	103,28
	RP	-0,50	-20,46	8,66	11,15	34,21
FJ	O	97	274	300	74	285
	E	111,30	640,18	137,01	64,36	77,15
	RP	-1,35	-14,47	13,92	1,20	23,66
II	O	141	1291	451	285	514
	E	202,81	1898,88	207,04	170,95	202,34
	RP	-4,34	-13,95	16,95	8,72	21,91

MM = macho adulto, FF = fêmea adulta, MJ = macho jovem, FJ = fêmea jovem, II = infante. O = frequência observada, E = frequência esperada, RP = resíduo padronizado.

As classes preferidas para contato (levando em conta a coluna) foram, pela ordem, infantes, machos jovens e fêmeas jovens, enquanto fêmeas adultas foram evitadas. Todas as classes de indivíduos associaram-se acima do esperado com infantes e abaixo do esperado com fêmeas adultas. Embora infantes tenham sido os parceiros de contato preferenciais de fêmeas adultas, a relação não era recíproca. Infantes associaram-se preferencialmente com machos jovens, fêmeas jovens e infantes, o mesmo tipo de associação preferida por machos jovens. Fêmeas jovens também associaram-se significativamente com machos jovens, além de infantes. Os machos adultos associaram-se significativamente também com machos jovens e fêmeas jovens, além de infantes, mas nenhuma classe associou-se significativamente com machos adultos.

	MM	FF	MJ	FJ	II
MM		—	+	+	+
FF		—	—		+
MJ		—	+	+	+
FJ		—	+		+
II	—	—	+	+	+

**Figura 13** - Associações e não associações significativas ( $p < 0,005$ ) entre classes de sexo e idade dos membros do grupo estudado. MM = macho adulto, FF = fêmea adulta, MJ = macho jovem, FJ = fêmea jovem, II = infante.



## 2 - Relações de Dominância

A matriz do total de eventos observados de dominância (Tabela 11) não mostrou relações diferenciais entre os indivíduos do grupo estudado ( $\chi^2 = 1248,9$ ;  $gl=2116$ ,  $p>0,05$ ), isto é, não ocorreram eventos agressivos acima ou abaixo do esperado.

Praticamente não ocorreu linearidade da estrutura (índice de Appleby  $h = 0,08117$ ). O índice de Appleby que calculamos para a matriz de dados de Janson (1990 a, b) foi  $h = 0,63063$ . O baixo valor de  $h$  encontrado na presente pesquisa não foi devido a reversões de relações hierárquicas mas principalmente à ausência de relações, o que pode ser constatado pelo número de caselas vazias da matriz. Isso prejudica o uso do índice de Appleby como indicador de linearidade, como foi explicado no Método. O número total de eventos de dominância observados foi pequeno ( $n = 321$ , numa taxa de 0,0007 eventos por indivíduo por minuto), sendo que 48% ocorreram durante o período de alimentação e 52% ao longo do dia. Porém, ao considerarmos os tempos diferentes de observação dos dois períodos, a relação se inverteu, pois ocorreram 0,0004 eventos por indivíduo por minuto de observação fora do período de alimentação e 0,007 eventos por indivíduo por minuto do período de alimentação (nesta situação, 62% das interações foram relativos a eventos de espera, enquanto 38% significaram deslocamentos). No grupo estudado por Janson, foram observados 0,004 eventos por indivíduo por minuto. Estes resultados sugerem que o padrão de emissão de comportamento agressivo observado por Janson refletiu-se apenas no momento da alimentação do grupo estudado nesta pesquisa.

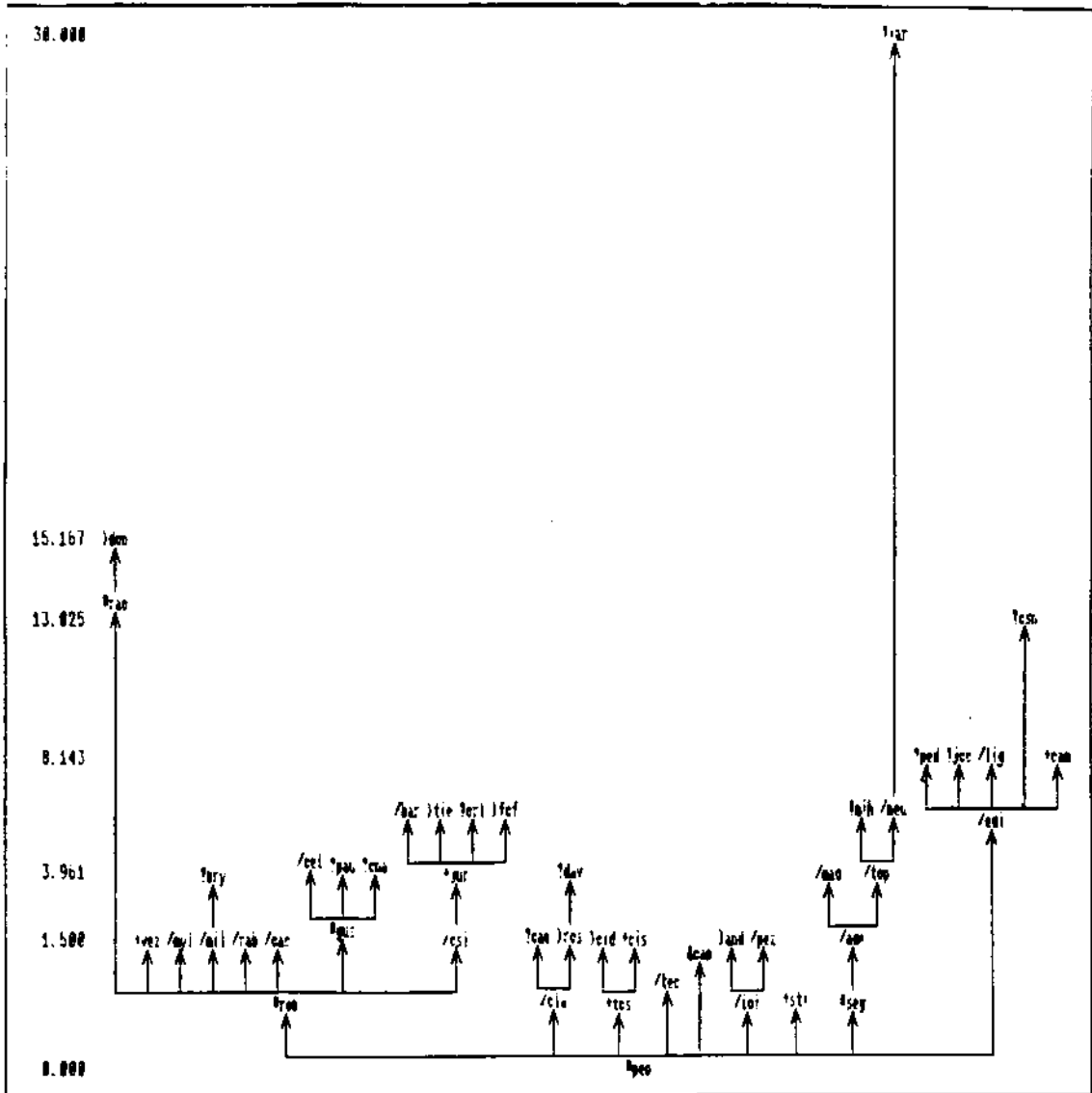
Embora os resultados acima não se ajustem a uma hierarquia de dominância agressiva linear, existiram indícios de relações de dominância lineares no grupo. Pode-se ordenar o macho adulto PEP como o indivíduo mais dominante do grupo, pois a árvore orientada construída para PEP como raiz fonte apresentou 45 arcos (Figura 14), isto é, todos os outros membros do grupo foram atingidos por arcos que partiam direta ou indiretamente da raiz. Além disso, PEP não foi atingido por nenhum outro membro do grupo.







No entanto, através deste método, não se conseguiu estabelecer nenhuma ordem a partir de PEP, uma vez que 17 árvores com diferentes indivíduos como raiz-fonte apresentaram 43 arcos, isto é, não se pode ordená-los a partir dos indivíduos subordinados. No entanto, ao utilizarmos a frequência absoluta de comportamentos de dominância (Tabela 12), pode-se ordenar os indivíduos do grupo. Quando houve empate de número de vitórias o critério para decidir o mais dominante foi o menor número de derrotas. Esta ordenação, no entanto, não foi considerada uma medida adequada de relações de dominância porque não leva em conta os tempos diferentes de observação dos animais durante o período de alimentação no cocho. Foi utilizada apenas como sugestivo da existência de uma hierarquia de dominância linear que não foi evidenciada através de agressão.



**Figura 14** - Árvore Orientada de Distância Mínima para relações de dominância, tendo PEP, macho adulto, como raiz-fonte.

Tabela 12 - Frequência de eventos de dominância por indivíduo do grupo.

INDIVÍDUO	Nº DE VITÓRIAS	Nº DE DERROTAS
PEP (MM)	55	0
GUS (MM)	40	2
EDI (FF)	32	5
RAO (MM)	28	1
ROB (MM)	15	10
SEG (MM)	15	10
CEL (FF)	14	7
JUR (MJ)	13	8
ADE (FF)	11	04
MAD (FF)	11	06
TOS (MJ)	10	13
TOP (FF)	10	17
CAP (MM)	09	03
NEU (FF)	07	11
LIG (FF)	06	04
MIL (FF)	06	07
STI (MJ)	05	05
MYL (FF)	05	06
FOF (FJ)	05	08
LOI (FF)	04	09
CLA (FF)	04	17
ROS (FJ)	03	08
TEC (FF)	02	08
DON (FJ)	02	08
CSI (FF)	02	09
CAC (FF)	02	11
RAB (FF)	02	15
CAM (MJ)	01	04
BAR (FF)	01	05
PEZ (FF)	01	15
MEL (II)	00	01
PAU (II)	00	01
PED (II)	00	01
CSN (II)	00	01
CNA (II)	00	02
MIH (II)	00	02
JOC (II)	00	02
DAV (II)	00	02
IAR (II)	00	03
ORL (II)	00	03
CAQ (II)	00	05
BRY (II)	00	06
CID (FJ)	00	07
TIE (FJ)	00	09
AND (FJ)	00	11
CIS (MJ)	00	12
VEZ (MJ)	00	17

MM = macho adulto, FF = fêmea adulta, MJ = macho jovem, FJ = fêmea jovem, II = infante.

A ordenação dos membros do grupo foi melhor evidenciada através do comprimento médio dos arcos das árvores orientadas,  $L$ , para cada indivíduo como raiz-fonte (Tabela 13). Consideramos o  $L$  das árvores uma medida mais confiável, por levar em conta os tempos diferentes de observação dos animais (as árvores foram construídas a partir da matriz de valores normalizados, conforme foi explicado no Método). O coeficiente de correlação de postos de Spearman revelou uma alta correlação entre o status hierárquico do indivíduo (obtido através das frequências absolutas de comportamentos de dominância) e  $L$  de sua árvore: quanto mais dominante o indivíduo, menor o  $L$  da árvore gerada por ele como raiz-fonte ( $r_s=0,89$ ). Não houve correlação entre o status hierárquico dos indivíduos e o  $L$  das árvores geradas por eles como raiz-sumidouro. No entanto, ao retirarmos os infantes desta análise, observou-se correlação ( $r_s=0,47$ ), embora menor que a observada para as árvores com raiz-fonte. Este efeito provavelmente deveu-se ao fato de que os infantes foram ordenados nos últimos postos da hierarquia por não deslocarem ninguém, mas também praticamente não foram deslocados. Os infantes podem ser considerados como elementos neutros para relações de dominância.

**Tabela 13** - Tamanho médio dos arcos das árvores geradas para cada indivíduo como raiz.

INDIVÍDUO - RAIZ	$L$	n arcos
PEP (MM)	2,3124	45
GUS (MM)	2,5478	43
ROB (MM)	2,4805	43
SEG (MM)	2,6919	43
RAO (MM)	1,9995	43
CAP (MA)	2,3787	44
CAC (FF)	16,7302	7
EDI (FF)	2,5059	43
CSI (FF)	2,8998	43
LOI (FF)	13,2346	9
BAR (FF)	2,5000	2
RAB (FF)	18,6281	7
PEZ (FF)	18,6281	7
CEL (FF)	2,4689	43
MAD (FF)	2,4456	43
MIL (FF)	9,7308	13
MYL (FF)	18,6281	7
TOP (FF)	2,4108	43

Tabela 13 - continuação.

TEC (FF)	8,8333	2
ADE (FF)	2,3953	43
LIG (FF)	2,6423	43
CLA (FF)	11,0000	10
NEU (FF)	2,4108	43
STI (MJ)	3,3821	43
JUR (MJ)	2,8998	43
TOS (MJ)	2,6828	43
FOF (FJ)	2,8766	43
ROS (FJ)	13,5873	9
AND (FJ)	4,0000	1
DON (FJ)	2,5122	43

MM = macho adulto, FF = fêmea adulta, MJ = macho jovem, FJ = fêmea jovem, II = infante.

Procedendo-se a uma análise para classes de sexo e idade, constataram-se padrões de relações de dominância entre as classes de sexo e idade do grupo. Os valores de  $L$  das árvores orientadas com raiz-fonte variaram significativamente de acordo com sexo e idade dos indivíduos ( $H=9,77$ ;  $p=0,02$ ). O teste  $U$  de Mann-Whitney mostrou que machos tiveram árvores significativamente menores do que fêmeas adultas ( $U=22,00$ ;  $p=0,05$ ), machos jovens ( $U=4,00$ ;  $p=0,013$ ), e fêmeas jovens ( $U=4,00$ ;  $p=0,013$ ). Isto significa que machos adultos produziram árvores que refletem maior volume de comportamento de dominância do que estas outras classes. Já os valores de  $L$  das árvores orientadas com raiz-sumidouro não variaram de acordo com sexo e idade dos indivíduos.

Quando a matriz foi analisada através deste enfoque, agrupando os indivíduos por classe de sexo e idade, os dados de dominância tornaram-se mais consistentes. O teste estatístico permitiu rejeitar a hipótese nula de que o número de relações de dominância tem distribuição randômica de acordo com sexo e idade dos indivíduos ( $\chi^2=111,87$ ;  $gl=16$ ;  $p<0,001$ ). A Tabela 13 mostra as freqüências observadas e esperadas de relações de dominância entre as cinco classes de sexo e idade do grupo estudado. As relações que ocorreram acima e abaixado do esperado estão representadas na Figura 15.

Machos adultos deslocaram significativamente machos adultos, machos jovens e fêmeas jovens e deslocaram abaixo do esperado fêmeas adultas e infantes. Fêmeas adultas deslocaram significativamente as fêmeas jovens. Machos jovens deslocaram acima do esperado outros machos jovens. Infantes e fêmeas jovens não mostraram relações



significativas de deslocamento. Machos jovens e fêmeas jovens foram as classes deslocadas pelo maior número de classes.

**Tabela 14 -** Frequência de relações de dominância entre as classes de sexo e idade do grupo.

		MM	FF	MJ	FJ	II
MM	O	20	73	36	23	10
	E	9,83	103,56	16,15	11,34	21,12
	RP	3,24	-3,00	2,77	3,46	-2,42
FF	O	5	66	12	20	16
	E	13,49	58,79	10,70	9,12	26,90
	RP	-2,31	0,94	0,40	3,60	-2,10
MJ	O	1	11	8	7	3
	E	3,25	16,55	3,09	2,78	4,32
	RP	-1,25	-1,36	2,79	2,53	-0,63
FJ	O	0	5	3	1	1
	E	13,49	2,07	1,16	0,66	0,73
	RP	-0,97	2,04	1,71	0,42	0,32
II	O	0	0	0	0	0
	E	0	0	0	0	0
	RP	0	0	0	0	0

M = macho adulto, FF = fêmea adulta, MJ = macho jovem, FJ = fêmea jovem, II = infante. O = frequência observada, E = frequência esperada RP = residuo padronizado.

	MM	FF	MJ	FJ	II
MM	+	-	+	+	-
FF				+	
MJ			+		
FJ					
II					

**Figura 15** - Relações de dominância significativas ( $p < 0,005$ ) entre classes de sexo e idade dos membros do grupo estudado. MM = macho adulto, FF = fêmea adulta, MJ = macho jovem, FJ = fêmea jovem, II = infante.

### 3 - Relações de Catação

A matriz de relações de catação entre os membros do grupo (Tabela 15) mostrou relações diferenciais entre os indivíduos ( $\chi^2=5480,16$ ;  $gl = 1092$ ;  $p<0,001$ ). As relações significativas ( $p<0,0005$ ) foram indicadas na matriz. Constatou-se que a distribuição da catação obedeceu a preferências individuais. Notadamente, houve relações significativas entre macho adulto e fêmea adulta, e entre fêmea adulta e fêmea adulta com filhote dependente. Existiu variabilidade quanto à reciprocidade das relações, tanto em termos da identidade do parceiro (LIG, fêmea adulta, catou MAD, fêmea adulta, que catou LIG, mas TOP, fêmea adulta, catou LOI, fêmea adulta, que não catou TOP), como em termos da classe do maior catador da díade (por exemplo, em duas díades macho adulto+fêmea adulta: para GUS-RAB, RAB, a fêmea, foi a maior catadora, enquanto para ROB-PEZ, ROB, o macho, foi o maior catador).

A análise das árvores orientadas revelou a existência de uma rede de catação, pois a média de indivíduos presentes nas árvores foi  $31,18 \pm 15,94$ . Isso mostra que a maior parte dos indivíduos foi atingida por relações de catação partindo de qualquer membro do grupo, mesmo que indiretamente (Figura 16A e B).

Não existiu hierarquia linear de catação (índice de Appleby  $h=0,005$ ) neste grupo. O macho dominante PEP tanto foi catado pelo maior número de indivíduos do grupo (7) como também foi quem catou o maior número de indivíduos (12). Além disso, PEP, o indivíduo mais dominante do grupo, e PEZ, um dos indivíduos com status mais baixo do grupo, receberam a maior frequência de catação (50) dentre o grupo. No entanto, curiosamente, o coeficiente de Spearman mostrou correlação positiva entre status hierárquico e comportamento de catar ( $r_s=0,75$ ), isto é, como regra geral, quanto mais dominante o indivíduo, mais catador ele se mostrou. Já quanto ao comportamento de ser catado não houve correlação com status hierárquico. Estes resultados sugerem que os indivíduos dominantes são escolhidos como parceiros catadores.











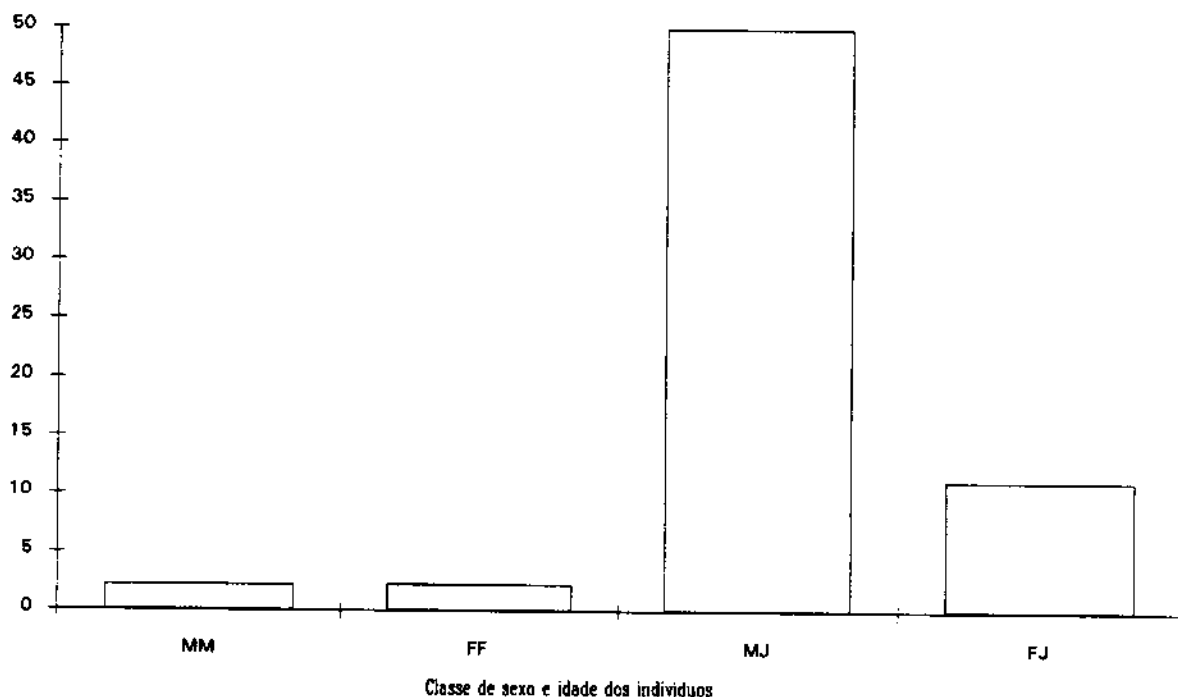


Embora não tenham sido feitas análises a respeito de solicitação de catação (porque a maior parte das observações envolveram episódios que já haviam começado antes do início do focal), esse comportamento pode ser um sugestivo do papel ativo do indivíduo catado na relação de catação. Em todos os episódios de catação que em que o início da interação foi observado (18% do total de relações observadas), o indivíduo catado solicitou a catação. Dentro deste contexto ocorreram episódios em que um indivíduo, após ser ameaçado, emitia vocalizações ininterruptas até que um outro se aproximasse e passasse a catá-lo, quando se acalmava (estes episódios envolveram sempre uma fêmea, na situação de solicitadora, e um macho que vinha catá-la).

Ainda outros resultados corroboram a importância da solicitação de catação. As árvores de catação com raiz-fonte foram significativamente menores ( $M=2,24$ ) do que as árvores com raiz-sumidouro ( $M=7,18$ ) ( $z=12,46$ ;  $p<0,0001$ ), quando retiramos os infantes da análise. Isto é, os indivíduos cataram com maior frequência do que foram catados, novamente sugerindo o papel ativo da solicitação de catação (infantes foram catados e nunca cataram, o que também explica a maior frequência de catar). Além disso, o índice de Sato de linearidade da estrutura indicou que as árvores orientadas com raiz-sumidouro foram significativamente mais lineares ( $M=0,131$ ) que as árvores orientadas com raiz-fonte ( $M=0,019$ ) ( $z=2,63$ ;  $p<0,001$ ), indicando que os indivíduos solicitam a catação a parceiros mais específicos do que aqueles que catam. Estes resultados concordam com o número de parceiros de catação de cada indivíduo do grupo. Houve diferença significativa entre número de indivíduos catados diretamente por indivíduo do grupo ( $M=3,00$ ) e número de indivíduos que cataram diretamente cada indivíduo do grupo ( $M=2,00$ ) ( $z=2,36$ ;  $p<0,02$ ). Os indivíduos que nunca foram catados e nunca cataram foram machos jovens. Infantes nunca cataram nenhum outro indivíduo.

Analisando os dados de acordo com classe de sexo e idade dos indivíduos novamente observamos resultados similares. Houve variação significativa do tamanho médio dos arcos das árvores de catação (raiz-fonte),  $L$ , de acordo com sexo e idade dos indivíduos ( $H=15,99$ ;  $p=0,001$ ) (Figura 17). Machos adultos produziram árvores menores do que machos jovens ( $U=2,00$ ;  $p=0,004$ ) e do que fêmeas jovens ( $U=5,00$ ;  $p=0,02$ ) e fêmeas adultas produziram árvores menores que machos jovens ( $U=4,00$ ;  $p=0,001$ ) e

fêmeas jovens ( $U=23,00$ ;  $p=0,05$ ). Não houve diferença significativa entre  $L$  de macho adulto  $\times$  fêmea adulta e entre macho jovem  $\times$  fêmea jovem. Infantes não efetuaram catação. O  $L$  das árvores de catação com raiz-sumidouro não variou de acordo com sexo e idade dos indivíduos do grupo. Isto é, todas as classes de indivíduos foram catadas com a mesma frequência.



**Figura 17** - Mediana de comprimento médio dos arcos das árvores orientadas construídas para cada classe de sexo e idade dos membros do grupo como raiz-fonte. MM = macho adulto, FF = fêmea adulta, MJ = macho jovem, FJ = fêmea jovem.

Embora tenha sido mostrado um padrão de variabilidade individual para catação, certos padrões de classe de sexo e idade puderam ser observados na matriz, como um grande número de relações significativas entre machos e fêmeas adultos, por exemplo. De fato, numa análise do número de relações de catação entre pares de classes de sexo e idade dos membros do grupo, rejeitamos a hipótese nula de que estas relações distribuem-se randomicamente ( $\chi^2=494,7$ ;  $p<0,001$ ). A Tabela 16 mostra as frequências observadas e esperadas de catação entre as cinco classes do grupo e a Figura 18 mostra as associações e não associações significativas de modo simplificado.

Os resultados mostraram que machos adultos e fêmeas adultas foram os maiores catadores do grupo, catando-se reciprocamente e aos infantes. Além disso, machos adultos cataram-se entre si, o que não ocorreu entre fêmeas. Indivíduos jovens, independentemente de sexo, não foram parceiros atraentes para catação.

**Tabela 16** - Frequência de relações de catação entre as classes de sexo e idade do grupo.

		MM	FF	MJ	FJ	II
MM	O	17	84	0	3	17
	E	7,84	17,28	12,77	8,99	6,63
	RP	3,27	16,05	-3,57	-2,01	4,03
FF	O	62	115	23	25	103
	E	44,52	177,0	34,96	30,06	41,45
	RP	2,62	-4,66	-2,02	-0,92	9,56
MJ	O	0	8	3	0	5
	E	1,60	9,36	1,27	1,25	2,52
	RP	-1,26	-0,44	1,53	-1,12	1,56
FJ	O	1	4	0	0	8
	E	1,43	8,11	1,78	0,83	0,84
	RP	-0,36	-1,44	-1,33	-0,91	7,81
II	O	0	0	0	0	0
	E	0	0	0	0	0
	RP	0	0	0	0	0

M = macho adulto, FF = fêmea adulta, MJ = macho jovem, FJ = fêmea jovem, II = infante. O = frequência observada, E = frequência esperada RP = resíduo padronizado.

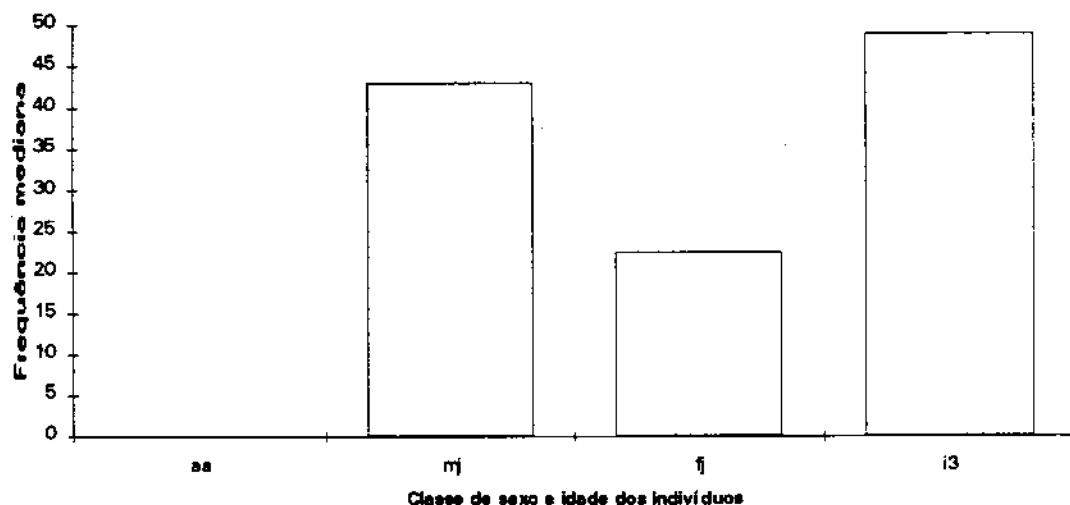
	MM	FF	MJ	FJ	II
MM	+	+	-		+
FF	+	-			+
MJ					
FJ					+
II					

**Figura 18**- Relações de catação significativas ( $p < 0,005$ ) entre classes de sexo e idade dos membros do grupo estudado. MM = macho adulto, FF = fêmea adulta, MJ = macho jovem, FJ = fêmea jovem, II = infante.

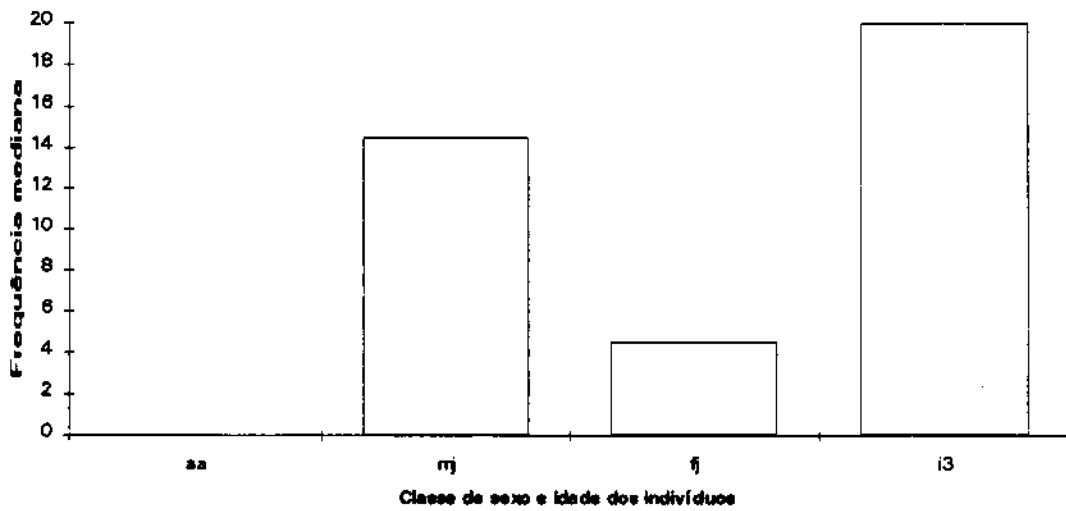
#### 4 - Relações de Brincadeira

Houve variação significativa das frequências de brincadeira de acordo com sexo e idade dos indivíduos, tanto para brincadeira exploratória ( $H=33,31$ ;  $p < 0,0001$ ), como para brincadeira social ( $H=32,40$ ;  $p < 0,0001$ ). O teste U de Mann-Whitney revelou que adultos brincaram socialmente significativamente menos que machos jovens ( $z=4,13$ ;  $p < 0,0001$ ), fêmeas jovens ( $z=4,13$ ;  $p < 0,0001$ ) e infantes 3 ( $z=3,88$ ;  $p=0,0001$ ). Machos jovens brincaram socialmente mais que fêmeas jovens ( $U=3,00$ ;  $p=0,008$ ). Infantes 3 também brincaram mais que fêmeas jovens ( $U=4,00$ ;  $p < 0,05$ ). Não houve diferença significativa entre brincadeira social de infantes 3  $\times$  machos jovens (Figura 18).

Quanto à brincadeira exploratória, novamente os adultos brincaram significativamente menos que machos jovens ( $z=5,21$ ;  $p < 0,0001$ ), que fêmeas jovens ( $z=4,66$ ;  $p < 0,0001$ ) e que infantes 3 ( $z=5,12$ ;  $p < 0,0001$ ). Fêmeas jovens brincaram menos que machos jovens ( $U=5,00$ ;  $p < 0,05$ ) e que infantes 3 ( $U=2,00$ ;  $p < 0,01$ ). Não houve diferença entre as frequências de brincadeira exploratória de machos jovens e infantes 3 (Figura 19).



**Figura 19** - Frequência mediana de Brincadeira Social entre classes de sexo e idade dos membros do grupo. aa = adultos, mj = macho jovem, fj = fêmea jovem, i3 = infantes 3.



**Figura 20** - Frequência mediana de Brincadeira Exploratória entre classes de sexo e idade dos membros do grupo. aa = adultos, mj = macho jovem, fj = fêmea jovem, i3 = infantes 3.

### 5 - Períodos de Estro

A Tabela 17 mostra os resultados dos períodos de estro observados. Cada fêmea, quando entrava em estro, passava a seguir constantemente um macho, com o qual copulava. Em nenhum estro foi observada cópula com mais de um macho.

**Tabela 17** - Estros observados durante o estudo mostrando a fêmea reprodutiva e o macho seguido por ela.

MÊS	FÊMEA	MACHO
março	LIG	SEG
	MYL	SEG
abril	MIL	SEG
	TEC	PEP
	CLA	SEG
	RAB	ROB
maio	MYL	ROB
	ADE	SEG
	MIL	SEG
junho	RAB	PEP
	ADE	SEG*
	LIG	PEP
	CLA	SEG*
	LUC	GUS
	CEL	PEP
julho	LIG	PEP*
	AND	SEG
	LUC	GUS*
outubro	AND	ROB

\* = houve nascimento de filhote após seis meses.

## ***6 - Disponibilidade de Alimento***

A disponibilidade de alimento é um regulador natural do tamanho de populações e grupos de primatas na natureza (Milton 1986). Conforme foi explicado no Método, os animais estavam submetidos a uma condição de excesso alimentar. Podemos utilizar o número de infantes no grupo como um indicativo da nutrição dos animais. No grupo estudado, o número de infantes atingiu 25% do total de indivíduos, enquanto, na natureza, o número de infantes num grupo de macacos-prego corresponde a cerca de 6% do total de indivíduos (Freese & Oppenheimer 1981, Izawa 1980, Janson 1985). Podemos considerar que dois fatores contribuíram para a elevada proporção de filhotes no grupo: as condições nutricionais das fêmeas reprodutivas + disponibilidade de alimento para todos os membros do grupo e a ausência de predadores.

### *Resumo dos Resultados*

1) O espaçamento interindividual do grupo estudado apresentou as seguintes características: a) estrutura de evitação entre machos adultos; b) associação entre macho adulto e fêmea adulta; c) associação entre fêmeas adultas e infantes; d) associação entre formas jovens (machos e fêmeas) e infantes; e) formação de um sub-grupo típico de machos jovens, exceto no período de alimentação.

2) Infantes foram responsáveis por maior coesão entre os indivíduos, principalmente durante espaçamento fora da alimentação. Os infantes estiveram ligados a um menor número de indivíduos durante alimentação e em relações de contato.

3) A estrutura de espaçamento observada durante o período de alimentação concorda com os resultados encontrados por Janson (1990 a, b) para um grupo selvagem de macacos-prego: o macho dominante e a fêmea dominante alimentaram-se juntos; formas jovens e infantes alimentaram-se juntos; fêmeas e machos subordinados não formaram associações típicas, caracterizando uma estrutura de evitação. Durante o restante do dia, a associação de macho dominante e fêmea dominante não foi observada, mas perdurou a associação entre jovens e infantes. Foram observadas fortes relações afiliativas entre certos indivíduos que determinaram o padrão de associação espacial (contato) observado.

4) As relações de contato mostraram associações significativas entre machos adultos com jovens e com infantes; entre fêmeas adultas com infantes; entre fêmeas jovens com infantes e entre machos jovens com fêmeas jovens e com infantes.

5) As relações de dominância observadas também refletiram uma estrutura de evitação. A matriz de eventos de dominância apresentou um grande número de caselas vazias. Foi possível ordenar os indivíduos utilizando-se frequência de comportamentos de dominância, mas o índice Appleby de linearidade foi muito baixo, devido ao número de relações empatadas. Houve deslocamentos significativos entre machos adultos, entre machos adultos e formas jovens, entre fêmeas adultas e fêmeas jovens e entre machos jovens.

6) As relações de catação indicaram a existência de uma rede de catação, em que praticamente todos os indivíduos do grupo são atingidos, partindo-se de qualquer indivíduo



do grupo. Houve relações significativas entre machos adultos, entre machos adultos e fêmeas adultas, entre machos adultos e infantes, entre fêmeas adultas e infantes e entre fêmeas jovens e infantes.

7) A brincadeira foi um comportamento típico de jovens e infantes, significativamente mais freqüente em machos jovens e infantes 3 do que em fêmeas jovens.

8) A elevada taxa de nascimento e sobrevivência de filhotes indica que havia excesso de alimento disponível aos animais do grupo.

## DISCUSSÃO

### *1 - Relações de Dominância e Espaçamento Interindividual*

Aparentemente, os resultados encontrados nesta pesquisa indicaram que a estrutura social típica de um grupo selvagem de *C. apella* estava alterada no semi-cativeiro. Nossa interpretação, no entanto, é de que os resultados indicaram um relaxamento dos efeitos de competição por alimento sobre a estrutura social do grupo, em relação ao observado na natureza. Estes efeitos estiveram concentrados temporalmente no período de fornecimento de alimentação no cocho, quando foram observados padrões de organização espacial relacionados à uma hierarquia de dominância detectada através de interações assimétricas na área do cocho, comparáveis àqueles descritos por Janson (1990 a, b) para um grupo selvagem de macacos-prego. A estrutura de relações de dominância observada não se ajustou à hierarquia linear descrita por Janson (1985). No entanto, a taxa de agressão por indivíduo do grupo por minuto de observação, na área do cocho após fornecimento de alimentação, foi semelhante. Além disso, em ambas as pesquisas, a maior parte das interações agonísticas observadas ocorreu em contexto de competição por recursos alimentares. A competição por alimento é um dos principais fatores que eliciam agressividade entre os indivíduos de um grupo social em primatas. Assim explica-se que, na natureza, interações agonísticas sejam observadas freqüentemente ao longo do dia, associadas à competição pelo recurso alimentar, uma vez que o forrageamento é a principal atividade de um grupo de macacos-prego, representando 67% de sua atividade diária (Freese & Oppenheimer 1981). No semi-cativeiro, esse comportamento torna-se praticamente confinado ao momento do fornecimento da alimentação.

Teoricamente, espera-se que a concentração espaço-temporal do recurso alimentar na situação do cativeiro leve a um aumento de agressão entre os animais do grupo, em relação aos índices do comportamento observado para um grupo selvagem da mesma espécie (Rowell 1974). Não foi o que encontramos neste trabalho. Os resultados mostraram um índice de agressividade dez vezes menor entre os indivíduos do grupo no semi-cativeiro (considerando-se o período total de observação) do que entre os indivíduos do grupo

natural estudado por Janson. Uma possível explicação para a alta tolerância exibida entre os membros do grupo estudado na presente pesquisa reside na estrutura espacial observada, baseada em mecanismos de evitação. A estrutura de evitação entre os indivíduos ficou evidente durante a alimentação. Estes resultados são comparáveis à estrutura espacial descrita por Janson (1990 a, b). Segundo o autor, a estrutura espacial observada para o grupo selvagem que estudou era provavelmente fruto da evitação ativa de dominantes por subordinados não tolerados (como ocorreu na presente pesquisa).

Para entender os mecanismos de evitação no cocho, precisamos recorrer à regulação entre a motivação para comer e para evitar conflito. Segundo Janson (1988 a), a motivação para atividade de forrageamento em primatas é a necessidade de saciação alimentar. Assim os animais de um grupo alimentam-se até o limite de capacidade do seu sistema digestivo ou até esgotar a fonte, dependendo da disponibilidade da fonte alimentar. Segundo o autor, fontes altamente produtivas praticamente eliminam competição por alimento, tanto que pode-se observar grupos de mais de uma espécie alimentando-se ao mesmo tempo na fonte, e os animais podem saciar-se. Em condições de disponibilidade limitada de alimento, os efeitos de competição são aumentados e os indivíduos tendem a aumentar as distâncias entre si até um limite dado pelo perigo de predação. O comportamento de comer é regulado por conflitos agonísticos entre os indivíduos, que, por sua vez, são regulados pela disponibilidade de alimento. Ades (1985), em uma revisão sobre o conceito de motivação animal, afirma que "um organismo, ao mesmo tempo em que busca aumentar seu contato com um incentivo, tende a optar pelas alternativas de resposta que minimizem os custos em esforço". Este raciocínio permeia as idéias de Pring-Mill (1979), para quem a tendência para emissão de um determinado comportamento é uma combinação de fatores externos com um comando interno para realizar uma tarefa. A decisão de beber água seria, então, um balanço entre deficit hídrico (que contribui para um comando interno para beber) e as dificuldades para obter água (fator externo). O comportamento animal seria sujeito a seleção natural, portanto, seqüências comportamentais deveriam ser adaptativas, assim como os mecanismos que as produzem. Segundo o autor, a seleção natural deve favorecer os animais que apresentem a menor discrepância entre sua interpretação dos fatores externos e a real natureza dos fatores externos.

De acordo com essa abordagem, a necessidade de saciação alimentar em primatas atua como comando interno para alimentar-se, enquanto que a disponibilidade das fontes alimentares e, conseqüentemente, a disposição para competição agressiva dos outros membros de um grupo social, atuam como fator externo. Interações agressivas são altamente custosas para os animais, tanto do ponto de vista do risco potencial de injúrias (van Kreveld 1970, Gauthreaux 1978, 1983, de Waal 1986, Waas 1991) como do dispêndio energético (Southwick 1967). Portanto, levando em conta esses riscos, os membros de um grupo de primatas têm de decidir entre saciar sua fome e arriscar-se a um conflito agonístico. A estratégia adotada por animais mais propensos a receber agressão é evitar a exploração de fontes alimentares concomitantemente a indivíduos mais propensos a emitir agressão. No entanto, a escassez de fontes alimentares pode limitar essa estratégia. Janson (1980 a) relatou que a maior parte das interações agressivas observadas entre os indivíduos do grupo de macacos-prego ocorreu em árvores frutíferas, durante estação seca, aparentemente porque dominantes e indivíduos não-tolerados eram forçados à uma grande proximidade na pequena área da copa da árvore.

No presente trabalho, dois fatores podem ter contribuído para a estrutura de evitação: 1) alimento abundante; 2) ausência de predadores. Quanto à alimentação, como foi explicado no Método deste trabalho, diariamente os animais recebiam alimento em quantidade superior às suas necessidades energéticas, além de poderem explorar fontes naturais de alimento. Supomos que o deficit alimentar que ocorre num ambiente como este é menor do que aquele a que animais ficam submetidos na natureza, o que se constatou pela taxa de nascimento de filhotes. Consideramos, então, que a disponibilidade de alimento para o grupo era elevada e, assim, permitiria um maior efeito do perigo externo de agressão do que da tendência interna dos animais para comer sobre a decisão de comer dos indivíduos. A estabilidade dos fatores externos ao longo do tempo permitiria um controle maior por parte dos animais.

Neste contexto, devemos levar em conta a capacidade de aprendizado do macaco-prego, já bastante investigada (Westergaard & Fragaszy 1987, Fragaszy & Visalberghi 1989, Fragaszy et al. 1990, Visalberghi 1990, Fragaszy & Visalberghi 1990 a, b, Anderson 1990, Simons & Holtkötter 1990, Adams-Curtis 1990). Os diversos trabalhos mostraram

que macacos-prego aprendem rapidamente a resolver problemas em estágios imaturos do desenvolvimento do indivíduo. Essa capacidade de resolver problemas pode ser entendida como capacidade de dominar aspectos do ambiente, uma característica da espécie, provavelmente responsável pela sua ampla distribuição geográfica (Fragaszy *et al.* 1990). Os autores atribuem o "sucesso biológico" do gênero *Cebus* à adaptabilidade e variabilidade comportamental "comparáveis ao comportamento humano". Assim, os animais estudados no presente trabalho, estando submetidos à condição de disponibilidade alimentar abundante há anos, podiam modular sua tendência comportamental para alimentar-se no sentido de evitar conflitos agonísticos desnecessários. Dizemos desnecessários porque a quantidade de alimento era tal que todos os indivíduos podiam encontrar comida mesmo após a entrada de muitos outros indivíduos no cocho. A situação de semi-cativeiro impede deslocamento ("travel") do grupo, de forma que um indivíduo subordinado pode esperar que os dominantes comam e se afastem da área do cocho para só então aproximar-se e comer, o que na natureza torna-se mais difícil, porque indivíduos subordinados têm um limite de tempo disponível para comer. Quando o grupo começa a mover-se para procurar outras fontes alimentares, os subordinados precisam acompanhar o deslocamento, sob pena de perder a vantagem da vigilância grupal contra predadores.

A ausência de predadores naturais da espécie é um segundo fator que pode ter contribuído para a estrutura de evitação observada neste trabalho. A estrutura espacial na natureza é determinada também pela ocupação, por dominantes, de posições privilegiadas para desfrutar da vigilância do grupo contra predadores (Janson 1990 a, b). A distância máxima a que indivíduos subordinados podem afastar-se do grupo é dada pelo perigo de predação. Na ausência de predadores, no semi-cativeiro, os subordinados não dependem da vigilância do grupo, de modo que podem intensificar a evitação de dominantes. No Parque, o limite de expansão dos subordinados estaria dilatado, não fosse o fato de estarem confinados à uma área cercada de água. Ainda segundo Janson, jovens e filhotes tendem a ocupar posições centrais do grupo porque são altamente tolerados pelos dominantes. Os resultados obtidos na presente pesquisa, indicando a importância dos infantes para coesão do grupo, podem ser interpretados da mesma forma, isto é, infantes podem ficar próximos a um grande número de indivíduos por serem tolerados. Há ainda o fator de interesse que os

infantes geram em outros membros do grupo, que será discutido adiante. Durante alimentação, os infantes já não eram tão importantes, provavelmente o estímulo do alimento faz com que os indivíduos percam momentaneamente o interesse pelos filhotes. Mesmo assim, jovens e filhotes ainda ocupam posições privilegiadas para alimentar-se, indicando a tolerância de adultos. Os mecanismos de tolerância e interesse por infantes e jovens podem ser associados a um aumento da defesa contra predadores, uma vez que esses indivíduos são os membros mais indefesos do grupo.

Os mecanismos de controle e evitação de confronto agonístico provavelmente foram os responsáveis pela escassez de eventos na matriz de dominância e a ausência de linearidade da estrutura no nosso estudo. Embora estes resultados estejam em desacordo com o trabalho de Janson (1985), são semelhantes à estrutura encontrada em outros trabalhos realizados em situação de cativeiro (Plotnik *et al.* 1968, Welker 1979, Santini 1983). Nesses grupos de cativeiro havia um macho claramente dominante em relação a outros indivíduos do grupo, cuja posição foi estabelecida nos primeiros momentos da formação do grupo e nunca foi contestada. O status dos outros membros do grupo, porém, era dificilmente determinado. Ainda, nossos resultados são semelhantes aos descritos por Izawa (1981) no que se refere a relações de dominância significativas entre classes de sexo e idade dos membros do grupo. Machos deslocaram principalmente machos, e fêmeas deslocaram principalmente fêmeas. Em um estudo com uma população selvagem de *C. apella*, na Argentina, Janson (comunicação pessoal) também não encontrou hierarquia linear. O autor afirmou que não pode descrever linearidade da estrutura de dominância devido à falta de interações diádicas freqüentes. Ocorriam, freqüentemente, interações poliádicas.

A variabilidade de hierarquias de dominância descritas para *C. apella* pode ser um indício de que a estrutura de dominância da espécie varia de acordo com as condições ambientais a que os animais estão submetidos e/ou a composição do grupo. Janson (comunicação pessoal) sugere que hierarquias lineares são visíveis apenas em grupos pequenos com apenas um macho reprodutivo. Quando o grupo é grande, a linearidade da estrutura é quebrada, tanto pela presença de mais de um macho reprodutivo, como ocorreu no grupo estudado na presente pesquisa, como pela formação de estruturas de parentesco.

De fato, o autor considera que a hierarquia linear encontrada para o grupo estudado no Peru não é típica de *Cebus*, representando uma exceção.

Izawa (1980) sugeriu que a variabilidade de relações agonísticas entre grupos de macacos-prego poderia ser decorrência de personalidades diferentes do macho líder de cada grupo. Izawa baseou-se em suas observações de grupos adjacentes àquele que estudou, em que os machos dominantes pareciam ser menos afiliativos que o líder do grupo focalizado. Esta hipótese já foi sugerida para a espécie *Macaca fuscata*, por Itani (1963). Segundo o autor, todos os indivíduos da tropa estudada reconheciam a dominância do líder, considerado como "violento" e "até cruel". O líder adoeceu e morreu e outro macho tomou seu lugar. Sendo o novo líder mais "gentil", a tropa tornou-se mais agregada e aumentou a frequência de contato entre os indivíduos. A personalidade do líder possivelmente afetou o nível de interação social da tropa.

Um outro ponto importante a ser considerado é a extensão temporal da pesquisa que Janson realizou no Peru, que não encontra paralelo em nenhum dos outros estudos. Se considerarmos que as taxas de emissão de comportamento agressivo, tanto pelo grupo estudado por Janson como pelo grupo estudado no presente trabalho (durante alimentação), foram semelhantes, então, ao final de 3.000 horas, teríamos um volume suficiente de interações agonísticas que talvez revelassem maior linearidade da estrutura. Infelizmente, os outros trabalhos citados não forneceram tempo de observação e frequência absoluta de interações agonísticas.

## ***2 - Relações Afiliativas e Espaçamento Interindividual***

Como já foi discutido no item anterior, as pressões exercidas pela competição por alimento estavam restritas a um pequeno espaço de tempo no semi-cativeiro. Passado o breve período de alimentação no cocho, estando os indivíduos saciados, o restante do dia simulava um dilatado período de descanso. Na natureza, o período de descanso é importante para o desenvolvimento de relações afiliativas. Janson (1988) afirmou que um dos limitantes do esforço máximo que um indivíduo pode dispender em forrageamento é a necessidade de "tempo livre" para descanso e desenvolvimento de relações sociais

afiliativas. A redução desse tempo livre acarretaria em custos para o indivíduo, uma vez que desenvolver relações afiliativas aumentaria a aptidão abrangente do indivíduo.

Discutiremos, separadamente, as relações encontradas entre as classes de sexo e idade dos membros do grupo para o período fora da alimentação, com base em teorias que tentam explicar os padrões encontrados do ponto de vista funcional. Não pretendemos testar as teorias porque não dispomos de dados experimentais para tanto. Esta discussão tem o intuito de investigar teorias que permitam entender os padrões de relações observados.

### ***2.1 - Relações entre Machos Adultos***

Os resultados indicaram que, como regra geral, os machos adultos tenderam a isolar-se entre si, não permanecendo em contato e nem mesmo ocupando as mesmas áreas dentro de um raio de 10 metros. Como já foi discutido, ocorreram interações agonísticas significativas entre machos adultos, de forma que as relações de dominância poderiam continuar operando sobre machos adultos independentemente do estímulo de fornecimento de alimento. Por outro lado, num resultado aparentemente contraditório, foram encontradas relações significativas de catação entre machos adultos. Na verdade, esse resultado provavelmente é um artefato do método utilizado para verificar a ocorrência de relações entre classes, que não leva em conta a variabilidade individual. A significância estatística de relações de catação entre machos adultos foi dada por duas díades, PEP+GUS e PEP+CAP, que também apareceram associados espacialmente na mesma área de 10 metros. Poderíamos atribuir estes resultados a uma afinidade particular entre estas díades.

Isso não significa, no entanto, que não houvesse vínculo entre outros machos. Observações *ad libitum* permitiram inferir uma grande afinidade entre machos. Diversas vezes foi observado um "display" em que dois machos adultos (PEP e GUS, PEP e CAP, SEG e ROB, SEG e GUS), quando se avistavam, corriam um em direção ao outro emitindo repetidas vocalizações graves e então, cara a cara, abaixavam seus corpos até encostar no substrato e passavam os braços um sobre o outro. Esse comportamento, que assemelhava-se ao beijo ("lipsmacking", Weigel 1978) entre filhotes e indivíduos mais velhos, jamais foi



observado entre fêmeas adultas. Em uma ocasião, CAP estava se aproximando do cocho na hora da alimentação quando PEP pulou de uma árvore e começou a comer. CAP parou, pegou alimento do chão e foi comer numa árvore próxima. Logo em seguida, PEP saiu do cocho levando alimento e foi sentar-se ao lado de CAP. Ambos ficaram comendo juntos, com a cabeça encostada uma na outra, lateralmente, e emitindo assobios. Também observou-se solicitação de objeto (o mesmo padrão de solicitação de alimento da Tabela 2, só que o indivíduo solicitado possuía algum objeto de interesse) entre machos adultos.

Esse padrão de afinidade entre machos, apesar das fortes relações de dominância, também foi observado por Izawa (1980). O autor considerou-se "capaz de determinar fortes vínculos psicológicos e espirituais entre machos adultos" baseando-se em uma única observação, em que o macho dominante fez com o grupo ficasse parado, num mesmo local, durante cerca de meia hora, ao ouvir vocalizações do macho  $\beta$ , que havia desaparecido. Quando o macho  $\beta$  apareceu, arrastando a perna, o macho  $\alpha$  sentou perto dele, descansaram por cerca de 5 minutos, quando então o  $\alpha$  comandou novamente o deslocamento do grupo. Além disso Izawa também observou catação entre uma díade de machos adultos.

A afinidade entre machos adultos é comum em espécies em que as fêmeas migram entre grupos e os machos permanecem no grupo natal. A afinidade seria reflexo de relações de parentesco, como é sugerido para *Brachyteles arachnoides* (Nishimura *et al.* 1988) e *Ateles* sp (van Roosmalen & Klein 1988). No entanto, em *C. apella*, há evidência de que os machos são os indivíduos que migram (Janson & Robinson 1987), portanto nem sempre machos adultos seriam aparentados. Ainda, no caso do grupo estudado na presente pesquisa, PEP, CAP, ROB e SEG com certeza vieram de populações diferentes (informação fornecida pelo Parque Ecológico). Assim, afinidade por parentesco não parece ser a melhor explicação.

Nota-se que existiram certos pares preferenciais entre os machos, PEP+GUS, PEP+CAP, SEG+ROB e SEG+GUS. Este pode ser um indicativo de que os comportamentos afiliativos entre os machos adultos ocorreram num contexto de aliança. Em várias espécies de primatas já foi mostrado que a formação de alianças é uma forma de garantir ajuda em confrontos agonísticos (Dunbar 1988, Goodall 1990). Esse tipo de aliança

não ocorre necessariamente entre parentes, mas envolve consistentemente os mesmos indivíduos (Walters & Seyfarth 1987). De fato, PEP sempre foi ajudado por CAP e GUS em conflitos agonísticos (muitas vezes ataques à observadora). Em diversas ocasiões em que ROB esteve envolvido em interações agonísticas, PEP intervinha contra ele, que não apresentou relações de afinidade com o dominante.

## 2.2 - Relações entre Machos Adultos e Fêmeas Adultas

As relações entre machos adultos e fêmeas adultas indicaram tolerância e afinidade, caracterizadas por associação espacial dentro da mesma área de 10 metros, frequência de interações agonísticas abaixo do esperado e relações de catação conspícuas. Fêmeas preferiram relacionar-se com o sexo oposto do que dentro da própria classe.

Os resultados apresentados mostraram que, apesar da catação ocorrer significativamente entre as duas classes de indivíduos, nem todos os machos cataram todas as fêmeas e vice-versa. Havia pares preferenciais de catação, o que se observou também para relações de contato. Esse tipo de associação em díades particulares entre os dois sexos foi também registrado por Izawa (1980). Janson (1985) relatou baixa incidência de interações agonísticas dirigidas por machos a fêmeas e afirmou que a catação é a principal atividade dos adultos durante o descanso, sendo que os dominantes envolvem-se nessa atividade em altas frequências (Janson & Robinson 1987). No entanto, estes autores afirmaram que os dominantes recebem o dobro da catação que efetuam, o que não foi verificado nesta pesquisa.

Comparando esta estrutura com a descrita para *Cebus olivaceus* (O'Brien 1991) encontramos diferenças no que diz respeito à preferência das fêmeas por parceiros do sexo oposto. Em *C. olivaceus*, as fêmeas adultas preferem relacionar-se entre si, e quando o fazem com o sexo oposto, escolhem o macho dominante. O'Brien sugeriu que a preferência pelo macho dominante estaria associada a preferência reprodutiva. Essa restrição aos machos subordinados seria uma forma de evitar infanticídio, comportamento que ocorre na espécie. Já em *C. apella*, não há ocorrência de infanticídio. A preferência da fêmea por

copular com machos dominantes seria uma forma de garantir acesso a melhores recursos alimentares.

No entanto, as associações preferenciais observadas entre pares de machos e fêmeas adultas neste trabalho ocorreram independentemente de períodos de estro. Esse tipo de associação já foi descrito em espécies de babuínos (Smuts 1983, 1987). Fêmeas e machos de babuínos da savana (*Papio cynocephalus*) estabelecem relações preferenciais de longa duração, a que a autora atribui a conotação de amizade, caracterizadas por catação freqüente e proximidade. As evidências têm mostrado que tanto machos como fêmeas tendem a escolher um amigo do sexo oposto. Isto parece ser correto também para os macacos-prego estudados nesta pesquisa, uma vez que houve díades em que o macho realizava mais catação e vice-versa. Smuts sugeriu que estas relações conferem benefícios para ambos os membros da díade: as fêmeas receberiam proteção dos machos "amigos" contra agressores e, em contra partida, os machos aumentariam suas chances de cópula, tanto com a fêmea "amiga" como com outras fêmeas (a amizade com uma fêmea seria um indício, para outras fêmeas, de macho protetor, bom cuidador de filhotes).

De fato, os machos associados a fêmeas particulares nesta pesquisa mostraram-se fortes aliados de suas parceiras, inclusive ocorrendo episódios de consolo (ver em de Waal 1986), como foi descrito nos Resultados, em casos de solicitação de catação. Já quanto ao aumento de freqüência de cópula os resultados não foram tão claros. Como mostrou a Tabela 17, os machos preferidos pelas fêmeas para cópula foram SEG e PEP, enquanto os machos com relações mais fortes de amizade com uma fêmea adulta foram GUS e ROB. GUS e ROB foram observados copulando, respectivamente, em dois e três estros, freqüência menor que a observada para PEP e SEG. PEP e SEG eram machos maiores e provavelmente mais velhos, o que os tornaria mais aptos à reprodução do que GUS, ROB e RAO. Além disso, PEP e SEG também apresentaram relações afiliativas particulares com fêmeas, sendo bastante tolerantes, além de bons cuidadores de filhotes (como será discutido no próximo item). Assim, a associação mais freqüente de GUS e ROB com uma fêmea particular pode ser consequência da falta de disponibilidade de outras fêmeas para interagirem, uma vez que estas prefeririam os machos com maior potencial reprodutivo. É possível que as poucas cópulas observadas para GUS e ROB já signifiquem um produto da

estratégia de "ser amigo" de fêmeas. Não se sabe se esses machos copulariam se não fossem associados a alguma fêmea. RAO, que não apresentou fortes relações afiliativas com fêmeas, não foi observado copulando. Consideramos que, para testar estas hipóteses, é necessário um estudo mais detalhado, de longo prazo, a respeito das relações entre machos e fêmeas de macaco-prego, enfocando a escolha de parceiros pela fêmea nos períodos de estro, e investigando a paternidade dos filhotes a fim de determinar o sucesso reprodutivo dos machos. Infelizmente, os dados disponíveis sobre grupos selvagens com mais de um macho reprodutivo não fazem referência a comportamento reprodutivo (Izawa 1980).

Outra característica das relações entre machos e fêmeas foi a atratividade do macho dominante PEP (Figura 12) sobre as fêmeas. Essa atratividade pode ser entendida também através do potencial de proteção que o macho dominante oferece contra outros indivíduos do grupo, não só para a fêmea como para seu filhote (Harcourt 1979, Janson 1984, O'Brien 1991). No próximo item discutiremos a dinâmica das relações que envolveram machos adultos e infantes.

### ***2.3 - Relações entre Machos Adultos e Jovens e Machos Adultos e Infantes***

Trataremos neste item das relações entre os machos adultos com infantes, fêmeas jovens e machos jovens.

Os resultados mostraram que machos foram bastante afiliativos em relação aos infantes, tanto por permanecer em contato como por efetuar catação.

As relações mais conspícuas com infantes envolveram o macho dominante PEP, que por vezes foi observado "tomando conta" dos filhotes enquanto as mães estavam distantes (sentava-se próximo aos filhotes e não permitia aproximação de outros indivíduos), e chegou a carregar nas costas, em várias ocasiões, o infante PED, filhote de LIG durante alimentação no cocho (Figura 7). Outros machos adultos (SEG, CAP) também foram observados carregando filhotes e alimentando-se com diádes mãe-filhote. Esse tipo de comportamento também foi descrito por Izawa (1980) e por Janson & Robinson (1987). Ainda, Janson (1984) relatou alta tolerância de machos adultos em relação a filhotes.

Whitten (1987) afirmou que ocorrem diversos tipos de interações entre machos adultos e infantes em primatas, as quais a autora classificou em: 1) cuidado intensivo, em que os pais desempenham tarefas de cuidado praticamente na mesma proporção que as mães, como ocorre nos calitriquídeos; 2) afiliação, em que os machos dispendem parte do dia engajados em interações afiliativas com um ou mais filhotes, como ocorre com bugios; 3) afiliação ocasional, em que não ocorrem interações afiliativas todo o tempo, como em macacos japoneses; 4) tolerância, em que os machos permitem proximidade dos infantes mas raramente interagem, como em prossímios; 5) uso e abuso, em que os machos interagem com infantes em seu próprio benefício, até mesmo com risco do filhote, como em babuínos.

Parece-nos que os macacos-prego estão entre as a categorias de afiliação e afiliação ocasional, que envolvem proximidade espacial, contatos amigáveis (como abraçar, catar), tolerância à brincadeira e algum cuidado. Essas associações oferecem benefícios importantes para os infantes, como proteção, maior acesso ao alimento (na presente pesquisa, diversos filhotes foram observados comendo dentro do cocho enquanto um macho adulto também estava comendo), e, ainda, possibilidade de continuidade da relação durante a juventude, conferindo vantagens na aquisição de posições hierárquicas (Whitten 1987).

As hipóteses para explicar os padrões de afiliação entre machos e infantes baseadas em investimento paterno no filhote não são suficientes no caso de macacos-prego e outras espécies com estrutura multi-macho que apresentam cuidado dos infantes apesar de pouca certeza de paternidade. O investimento paterno para garantir sua prole parece ser uma explicação mais adequada para espécies em que o pai exerce cuidado quase igual ao da mãe. A afiliação que ocorreu para os macacos-prego, baseada em proximidade e até "tomar conta" parece não requerer dispêndio considerável de energia (embora talvez a presença do filhote reduza eficiência de forrageamento do macho). Uma explicação alternativa foi sugerida por Smuts (1987). A autora sugeriu, baseada em seus estudos com grupos selvagens de babuínos, que afiliações entre macho e infantes em primatas podem ser um produto de escolha de parceiro sexual pela fêmea. Associar-se ao infante pode ajudar a

associar-se com a mãe e futuramente copular com ela. Além disso, mostrar-se bom cuidador de infantes seria uma estratégia para atrair outras fêmeas para cópula.

Janson também sugeriu que as fêmeas de macaco-prego escolheriam copular com o macho dominante para adquirir benefícios de tolerância e cuidado deste macho, o que está de acordo com a sugestão de Smuts. Por esta visão, as fêmeas só escolheriam o dominante se ele realmente demonstrasse as qualidades selecionadas. Um macho dominante, porém intolerante e pouco cuidador não representaria benefício para a fêmea ou para o filhote.

Quanto aos jovens, os machos mostraram associação espacial, permanecendo em contato acima da frequência esperada. Mesmo durante alimentação no cocho era frequente um macho adulto tolerar a presença de jovens e, inclusive, solicitação de alimento.

Por outro lado, machos adultos exibiram número significativo de interações agonísticas direcionadas aos jovens. Cabe ressaltar que a maior parte destas interações agonísticas representaram eventos de espera por parte de jovens, e não agressão por parte dos machos adultos, de fato. O número elevado deste tipo de interação pode ser resultado da grande proximidade a que os jovens se permitiam em relação aos machos adultos. Izawa (1980) também descreveu tolerância de machos adultos em relação aos jovens, enquanto Janson (1985) ressaltou que quando jovens não eram aparentados, altos índices de agressão eram dirigidos a eles pelo macho dominante. Este dado também pode explicar as interações agonísticas observadas entre machos adultos e jovens na presente pesquisa, uma vez que existia mais de um macho reprodutivo no grupo.

Como já foi sugerido anteriormente, a afiliação entre machos adultos e jovens pode ser uma extensão da afiliação aos infantes. Os benefícios para os jovens seriam os mesmos conferidos aos infantes, além da possibilidade de adquirir status mais elevado em função da "amizade" com dominantes.

#### ***2.4 - Relações entre Fêmeas Adultas***

As fêmeas adultas não apresentaram relações significativas entre si, tanto afiliativas como agonísticas. De fato as árvores geradoras mostraram as fêmeas dispersas entre si. No entanto, a matriz de catação mostrou díades particulares significativas de (fêmea adulta +

fêmea adulta com filhote dependente). Esse resultado indica que a presença de filhote provavelmente muda o grau de interesse que fêmeas geram sobre outros indivíduos do grupo, principalmente dentro da própria classe de sexo e idade. As fêmeas catadoras foram vistas, por vezes, carregando o filhote na ausência da mãe.

As relações observadas entre pares de fêmeas adultas podem, então, ser entendidas como comportamento associado ao nascimento de filhotes, o qual envolve alterações na estrutura do grupo, uma vez que a fêmea com cria passa a ser foco de grande parte das atenções, principalmente por parte de outras fêmeas (Nicolson 1987). O elemento de interesse destes indivíduos é o filhote, mas para facilitar o acesso a ele é necessário aproximar-se da mãe. Nossos dados concordam com Seyfarth (1977), que sugeriu que a catação é o meio mais apropriado para aproximar-se de uma fêmea com filhote. Durante catação a mãe relaxa e permite uma maior aproximação ao filhote, até mesmo inspeções como cheirar e lambe (O'Brien & Robinson 1991).

O'Brien e Robinson, estudando o comportamento alomaterno (cuidado do filhote por outros indivíduos que não a mãe) em *Cebus olivaceus*, encontraram correlações entre grau de parentesco, posição hierárquica e idade das fêmeas mais participativas no cuidado alomaterno. As fêmeas mais comumente observadas carregando ou tomando conta de filhotes seriam: 1) suas irmãs, 2) fêmeas de posição hierárquica elevada (o que faria com que a mãe permitisse mais facilmente o acesso) e 3) fêmeas que estariam incluídas nas faixas etárias subadulta (nulípara) ou jovem adulta (primíparas que haviam perdido sua primeira cria). Neste estudo foram obtidos resultados semelhantes. No início das observações, MYL, parceira freqüente de catação de CAC (mãe de CAQ) era uma fêmea nulípara. TOP, parceira de catação de LOI (mãe de ORL), era uma fêmea adulta primípara que havia perdido sua cria (após seis meses TOP teve nova cria que sobreviveu). Além disso, os resultados obtidos para relações de dominância, embora incompletos, indicam que MYL e TOP eram fêmeas com posição hierárquica superior a outras fêmeas de mesma faixa etária, como PEZ e RAB. Não dispomos de dados sobre parentesco entre estas fêmeas. Também observaram-se fêmeas adultas com filhote dependente carregando, às vezes, outro filhote que não o seu. Em geral o infante era o ativo em montar nas costas do outro indivíduo, e

fêmeas, mesmo que tivessem filhote, não recusavam carregar um filhote que subisse em suas costas, desde que o seu próprio filhote não estivesse com ela.

Nicolson (1987) discutiu os benefícios associados ao cuidado alomaterno tanto para a mãe como para a fêmea ajudante. A mãe aumentaria sua eficiência de forrageamento ao deixar seu filhote aos cuidados de outro indivíduo por certos períodos. A fêmea associada poderia beneficiar-se de uma espécie de treinamento para o papel de mãe, o que fica evidenciado pela ocorrência generalizada do comportamento em fêmeas nulíparas em contraste com a indiferença de fêmeas com diversas crias. Além disso, a posse de um filhote conferiria elevação do status do indivíduo, reduzindo taxas de agressão e elevando o acesso a recursos e a outros indivíduos do grupo.

Izawa (1980) não observou catação freqüente entre fêmeas adultas e não faz referência a comportamento alomaterno, apenas indicando que as duas fêmeas que possuíam filhotes no grupo que estudou tendiam a permanecer próximas. Janson & Robinson (1987) consideram que as quatro espécies de *Cebus* apresentam cuidado alomaterno, cujas características são "tomar conta" ("babysitting"), dividir alimento e amamentação. Os três tipos de comportamento foram observados na presente pesquisa. Não podemos afirmar até que ponto havia real amamentação dos filhotes por outras fêmeas que não a mãe, mas ocorria postura de amamentação e a fêmea era tolerante.

### ***2.5 - Relações entre Fêmeas Adultas e Jovens e Fêmeas Adultas e Infantes***

Fêmeas adultas relacionaram-se principalmente com infantes, tanto para associações de contato como catação. Esse tipo de associação já foi discutido no item anterior, como parte do comportamento alomaterno. É claro, porém, que as associações entre fêmeas adultas e infantes envolveram também as diades de mãe e filhote dependente.

O comportamento parental em *C. apella* é caracterizado pelas interações íntimas como carregamento, amamentação, contato corporal e catação (Fragaszy *et al.* 1991) entre filhote e mãe durante tempo prolongado, comparado a outras espécies de primatas neotropicais como *Saimiri sciureus*, por exemplo. No segundo ano de vida, a mãe ainda é o indivíduo mais importante entre as relações do filhote, considerando-se catação e contato



corporal (Welker 1990), e ambos dividem a responsabilidade pela manutenção da relação (Fragaszy *et al.* 1991). Em espécies como rhesus e babuínos a responsabilidade já passa para o filhote aos quatro meses de idade (Nicolson 1987). Fragaszy *et al.* (1991) consideraram que interações íntimas entre a mãe e o filhote em macaco-prego são responsáveis pela manutenção do cuidado materno a idades prolongadas do filhote.

Parece contraditório, no entanto, que nossos resultados tenham mostrado que fêmeas adultas permaneçam significativamente em contato com infantes, mas infantes tenham permanecido em contato com fêmeas numa frequência abaixo do esperado (Tabela 9). Provavelmente esse foi um efeito da maneira como agrupamos os dados, considerando fêmeas adultas (mães + não-mães), como uma única classe. Provavelmente os resultados teriam sido diferentes se considerássemos fêmeas adultas como duas classes distintas: com e sem filhote dependente.

## ***2.6 - Relações entre Jovens e Infantes***

As relações entre jovens caracterizaram-se por diferenças sexuais, sendo machos jovens um sub-grupo unido dentro do grupo social, enquanto fêmeas jovens não se relacionaram significativamente entre si, e sim com o sexo oposto. Neste sentido, o comportamento dos jovens assemelha-se ao comportamento dos adultos. Essa semelhança refletiu-se também em interações agonísticas, pois embora machos jovens fossem mais afiliativos entre si do que fêmeas jovens, deslocaram-se significativamente, enquanto o mesmo não ocorreu entre as fêmeas.

A união de machos jovens é, provavelmente, um reflexo da intensa atividade de brincadeira turbulenta. Fêmeas jovens não se engajaram com a mesma intensidade nesta atividade. A diferença sexual sobre frequência e qualidade de brincadeira de primatas jovens já foi descrita por muitos autores. Do ponto de vista causal, esta diferença provavelmente tem origem hormonal. Além disso, a compleição física menor das fêmeas pode levá-las a "experenciar contatos aversivos durante a brincadeira" (ver revisão em Smith 1978). Assim as fêmeas abandonariam mais cedo a atividade, num comportamento adaptativo por tornar as fêmeas menos suscetíveis a expor seus filhotes a riscos. À medida em que abandonam os

grupos de brincadeira, as fêmeas podem participar de "brincadeira de mãe" ("play mothering" Smith 1978), o que já foi registrado para chimpanzés, langurs e *Saimiri*. Lancaster (1972) sugeriu que o cuidado e carregamento de infantes por fêmeas jovens pode ser interpretado como uma variedade de brincadeira.

De fato, a interação entre fêmeas jovens e infantes foi freqüente no grupo de macacos-prego estudado, tanto por proximidade como catação. Ainda, as fêmeas jovens brincaram freqüentemente com os infantes, mais do que entre si. Smith (1978) sugeriu que a brincadeira "delicada" com um infante pode ser reforçada pela permissão de reter o infante, contingência que moldaria um comportamento de imitação da mãe durante "brincadeira de mãe". Nesse sentido, os benefícios associados ao comportamento de brincar de mãe sobrepor-se-iam aos do próprio comportamento alomaterno, como forma de adquirir experiência no cuidado de filhotes.

Outros benefícios associados ao comportamento de brincar seriam o desenvolvimento de habilidades motoras e a formação de vínculos sociais (Walters 1987). O comportamento de brincadeira, desde a forma exploratória do ambiente até os jogos sociais, é a primeira variável que influencia a formação de amizades (Harlow *et al.* 1978). Parece ser mais importante para machos estabelecer relações entre si, como forma de adquirir aliados dentro de uma hierarquia de dominância (Smith 1978). Essa hipótese parece concordar com os dados de afinidade entre machos adultos encontrada no grupo estudado.

Além disso, em muitas espécies em que os machos migram entre os grupos sociais, machos tendem a brincar mais entre si do que fêmeas desde muito cedo, indicando que o comportamento tem maior importância para machos do que para fêmeas. Sugere-se que o macho precisa aprender a interagir amigavelmente com parceiros futuros, não só do grupo natal, mas dos outros grupos (Smith 1978). Há autores que sugerem que relações afiliativas marcantes entre machos pode ser uma estratégia para migração conjunta (Walters & Seyfarth 1987). Embora essa hipótese pareça infundada no caso de animais de cativeiro, porque teoricamente não há possibilidade de migração, na ilha em que os animais desta pesquisa eram mantidos havia oportunidades para migração. O Parque havia registrado vários casos de animais que saíram da ilha e atravessaram a lagoa, chegando à margem oposta.

Os resultados encontrados para relações entre jovens e infantes estão de acordo com os trabalhos de Welker et al. (1987, 1990) sobre o desenvolvimento de filhotes de macaco-prego. Os autores observaram que, além da mãe, infantes tendem a procurar outros indivíduos (geralmente irmãos e irmãs mais velhas) para contato, sendo os indivíduos ativos nessa interação. Além dos irmãos e irmãs jovens, infantes tendem a ter contato com outros infantes de idade semelhante. Embora não tenhamos dados sobre parentesco entre os membros do grupo estudado, as relações observadas ocorreram com indivíduos da mesma faixa etária encontrada no estudo de Welker *et al.* Os autores observaram, ainda, que os infantes já apresentam algumas diferenças sexuais no sentido de que machos preferem contato com machos e já brincam mais do que fêmeas. Embora tenhamos observado diferenças individuais no padrão de brincadeira entre os infantes do grupo estudado, não pudemos atribuí-las a diferenças sexuais porque não era possível identificar o sexo dos infantes.

### 3 - Catação

Os resultados mostraram que a catação foi um comportamento conspicuo entre os indivíduos do grupo estudado, permitindo caracterizar uma rede de associação entre os indivíduos. Dunbar (1991) afirmou que a estabilidade social de um grupo numeroso pode ser mantida através de uma rede em que cada indivíduo cata apenas alguns poucos parceiros selecionados, cada qual cata outros parceiros selecionados. Ainda, a catação pode servir como meio de reduzir tensões de conviver em grupo e estabelecer alianças entre indivíduos. O significado de alianças deve aumentar com o tamanho do grupo (quanto maior o grupo maior a competição interindividual), assim, o indivíduo passará a ver suas relações particulares como cada vez mais importantes, e, então, dispender cada vez mais tempo de catação com estes parceiros. O tempo de catação observado para o grupo fica concentrado em alguns indivíduos do grupo. Este parece ser o caso da rede de catação observada no grupo estudado na presente pesquisa. Vejamos, por exemplo, o padrão de efetuar catação observado para indivíduos dominantes. Dado que os resultados mostraram que os indivíduos catados são os membros ativos nas díades de catação, as altas frequências de

catar de indivíduos dominantes podem ser um produto da escolha dos outros membros do grupo. Dominantes são os aliados que mais benefícios podem trazer a outros membros do grupo, no sentido de não ameaçá-los e ainda ter maior potencial para defendê-los de terceiros. Neste sentido, pode-se explicar o curioso resultado encontrado nesta pesquisa, em que indivíduos dominantes são catadores freqüentes no grupo. Teoricamente, espera-se uma relação inversa entre catar e status hierárquico, caso a catação tenha função de apaziguamento.

Os resultados sugerem que os benefícios sociais associados à catação, como um comportamento afiliativo, são diversos, e não unicamente aquisição de aliados. Por exemplo, as taxas elevadas de catação entre fêmeas adultas podem estar associadas com comportamento alomaterno. Assim, as estratégias empregadas na escolha de parceiros para o comportamento difere entre os indivíduos do grupo, de acordo com os "seus objetivos" (aquisição de aliados ou permissão para aproximar-se de filhotes, por exemplo).

## CONCLUSÃO

1) O espaçamento interindividual e as relações de dominância do grupo estudado aparentemente estavam alteradas. No entanto, sugerimos que a distribuição temporal destes comportamentos é que estiveram alteradas no semi-cativeiro. A organização espacial e hierarquia de dominância observadas na natureza são produto das pressões ambientais de competição por alimento e evitação de predação. Os resultados desta pesquisa mostraram que, no semi-cativeiro, a situação natural de competição por alimento é refletida apenas no momento de fornecimento de alimentação no cocho. O restante do dia simula um grande período de descanso.

2) A importância dos infantes como elementos de coesão entre os membros do grupo parece ser fruto da tolerância dos adultos em relação a eles, comportamento que aumentaria as chances de proteção dos filhotes contra predação. Nesse contexto pode-se entender também a tolerância a machos e fêmeas jovens.

3) A ausência de interações agressivas é, possivelmente, um produto de estrutura de evitação entre os membros do grupo, especialmente desenvolvida no semi-cativeiro devido à previsibilidade da disponibilidade de recursos alimentares, principal responsável por agressão entre primatas.

4) As relações afiliativas observadas sugeriram que os membros do grupo desenvolvem relações com indivíduos particulares de acordo com estratégias diferentes. De acordo com o sexo, a idade e o status hierárquico do indivíduo, as relações afiliativas podem significar, do ponto de vista funcional, uma forma de adquirir aliados em conflitos agonísticos, adquirir permissão da mãe para ter contato com infantes dependentes, desenvolver competência social, ou ainda, aumentar as oportunidades para cópula. Assim, as associações entre machos adultos propiciariam a formação de alianças, assim como associações entre machos adultos e fêmeas adultas. Ainda, esta última associação conferiria maior sucesso reprodutivo a ambos, aumentando as chances de cópula de machos e a possibilidade de sobrevivência do filhote. A associação entre machos adultos e infantes e entre fêmeas adultas e infantes também aumentaria as chances de sobrevivência dos filhotes,

além de permitir, no caso de fêmeas ajudantes, a aquisição de experiência no cuidado materno. Isso também explicaria a associação entre fêmeas jovens e infantes. A associação entre machos jovens e entre machos jovens e infantes seria uma forma de desenvolver habilidades motoras e estabelecer vínculos sociais, os quais se refletiriam na vida adulta.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Adams-Curtis, L.E. (1990).** Conceptual learning in capuchin monkeys. *Folia Primatol.*, 54: 129 - 137.
- Ades, C. (1985).** Motivação animal: da equilibração clássica à perspectiva ecológica. *Psicol., Teor. Pesqui.*, 1 (2): 147 - 157.
- Alexander, R.D. (1974).** The evolution of social behaviour. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 5: 325 - 383.
- Altmann, J. (1973).** Observational study of behaviour: sampling methods. *Behaviour*, 49: 223 - 265.
- Altmann, S.A. (1979).** Baboon progressions: order or chaos? A study of one-dimensional group geometry. *Animal Behaviour*, 27: 46 - 80.
- Altmann, S.A. (1981).** Dominance relationships: The Cheshire cat's grin? *The Behavioral and Brain Sciences*, 4: 430 - 431.
- Altmann, S.A. & Altmann, J. (1977).** On the analysis of rates of behaviour. *Animal Behaviour*, 25: 362 - 372.
- Anderson, J.R. (1990).** Use of objects as hammers to open nuts by Capuchin Monkeys (*Cebus apella*). *Folia Primatol.*, 54: 138 - 145.
- Appleby, M.C. (1983).** The probability of linearity in hierarchies. *Animal Behaviour*, 31: 600 - 608.
- Assumpção, C.T. (1983).** An ecological study of primates of Southeastern Brazil with a reappraisal on *Cebus apella* races. Tese de Doutorado. Edinburgh University.
- Baldwin, J.D. & Baldwin, J.I. (1972).** The ecology and behavior of squirrel monkeys (*Saimiri oerstedii*) in a natural forest in western Panama. *Folia primatol.*, 18: 161 - 184.
- Banks, E.M.(1981).** Dominance and behavioral primatologists: A case of typological thinking? *The Behavioral and Brain Sciences*, 4: 432 - 433.

- Berman, C.M. (1982).** The ontogeny of social relationships with group companions among free-ranging infant rhesus monkeys. I. social networks and differentiation. *Animal Behaviour*, 30: 149 - 162.
- Bernstein, I.S. (1981).** Dominance: The baby and the bathwater. *The Behavioral and Brain Sciences*, 4: 419 - 457.
- Bernstein, I.S. & Mason, W.A. (1963).** Group formation by rhesus monkeys. *Animal Behaviour*, 11: 28 - 31.
- Bowlby, J. (1969, 1984 ed. bras.).** A teoria do impulso secundário. Primórdios do comportamento de apego. Em *Apego S.P.*: Martins Fontes.
- Brown, A.J. & Colillas, O.J. (1983).** Ecologia de *Cebus apella*. Em *Anais do 1º Congresso Brasileiro de Primatologia*. Belo Horizonte.
- Chalmers, N. (1980).** *Social Behaviour in Primates*. E. Arnold, London.
- Chapais, B. (1983).** Structure of the birth season relationships among adult male and female rhesus monkeys. Em *Primate Social Relationships*. R.A. Hinde, ed. Blackwell, London.
- Chase, I.D. (1974).** Models of hierarchy formation in animal societies. *Behavioral Science*, 19: 374 - 382.
- Cheney, D.L. (1977).** The acquisition of rank and the development of reciprocal alliances among free-ranging immature baboons. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 2: 303 - 318.
- Christofides, N. (1975).** Graph Theory. An Algorithmic Approach. Academic Press, New York.
- Crook, J.H. (1970).** Social Behaviour of Birds and Mammals. Academic Press, London.
- Crook, J.H. & Gartland, J.S. (1966).** On the evolution of primate societies. *Nature*, 210: 1200 - 1203.
- Deag, J.M. (1977).** Aggression and submission in monkey societies. *Animal Behaviour*, 25: 465 - 474.
- DeVore, I. (1965).** Male dominance and mating behavior in baboons. Em *Sex and Behavior*. Wiley, New York.
- Dittus, W.P.J. (1977).** The social regulation of population density and age-sex distribution in the toque monkey. *Behaviour*, 63: 281 - 322.



- Dunbar, R.I.M. (1988).** Primate Social Systems. Cornell University Press, New York.
- Dunbar, R.I.M. (1991).** Functional significance of social grooming in primates. *Folia Primatologica*, 57: 121 - 131.
- Easley, S.P., Coelho, A.M.Jr. & Taylor, L.L. (1989).** Allogrooming, partner choice and dominance in male anubis baboons. *American Journal of Physical Anthropology*, 80(3): 353 - 368.
- Eisenberg, J.F.; Muckenhirn, N.A. & Rudran, R. (1972).** The relation between ecology and social structure in primates. *Science*, 176: 863 - 74.
- Fairbanks, L.A. (1980).** Relationships among adult females in captive vervet monkeys: testing a model of rank-related attractiveness. *Animal Behaviour*, 28: 853 -859.
- Fragaszy, D.A., Visalberghi, E. (1989).** Social influences on the acquisition of tool-using behaviors in tufted capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Journal of Comparative Psychology*, 103 (2): 159 - 170.
- Fragaszy, D.A., Visalberghi, E. & Robinson, J.G. (1990).** Variability and adaptability in the genus *Cebus*. *Folia Primatol.*, 54: 114 - 118.
- Fragaszy, D.A. & Visalberghi, E. (1990).** Social processes affecting the appearance of innovative behaviors in capuchin monkeys. *Folia Primatol.*, 54: 155 - 165.
- Fragaszy, D.A., Baer, J. & Adams-Curtis, L. (1991).** Behavioral development and maternal care in tufted capuchins (*Cebus apella*) and squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*) from birth through seven months. *Developmental Psychobiology*, 24(6): 375 - 393.
- Freese, C.H. & Oppenheimer, J.R. (1981).** The Capuchin Monkeys, Genus *Cebus*. Em *Ecology and Behaviour of Neotropical Primates*, vol. 1. A.F. Coimbra-Filho & R.A. Mittermeier, eds. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro.
- Gartland, J.S. (1968).** Structure and function in primate society. *Folia Primatol.*, 8: 89 - 120.
- Gautheraux Jr., S.A. (1978).** The ecological significance of behavioural dominance. Em *Perspectives in Ethology*, vol. III. Bateson, P.P.G. & Klopfer, P.H. editors. Plenum, New York.

- Gautheraux Jr., S.A. (1981).** Behavioral dominance from an ecological perspective. *The Behavioral and Brain Sciences*, 4: 441.
- Goodall, J. (1990).** Uma Janela para a Vida. Edição brasileira de 1991, Jorge Zahar, Rio de Janeiro.
- Gouzoules, S. & Gouzoules, H. (1986).** Kinship. Em *Primate Societies*. B.B. Smuts, D.L. Cheney, R.M. Seyfarth, R.W. Wrangham & T.T. Struhsaker, eds. University of Chicago Press, Chicago.
- Guhl, A.M. (1956).** A ordem social das galinhas. Em *Psicobiologia, as bases biológicas do comportamento*. Textos do Scientific American. W. H. Freeman & C., San Francisco. Edição brasileira de 1970, Livros Técnicos e Científicos Editora, Rio de Janeiro.
- Hamilton, W.D. (1971).** Geometry for the selfish herd. *Journal of Theoretical Biology*, 31: 295 - 311.
- Harcourt, A. (1979).** Social relationships among adult female mountain gorillas. *Animal Behaviour*, 27: 251 - 264.
- Harlow, H.F. and Zimmermann, R.R. (1959).** Affectional responses in the infant monkey. *Science*, 130: 421 - 432.
- Harlow, H.F, McGagh, J.L. & Thompson, R.F. (1978).** Psicologia. Tradução da Editora Brasiliense, São Paulo.
- Hinde, R.A. (1983).** Primate Social Relationships. Blackwell, London.
- Hinde, R.A. & Datta, S. (1981).** Dominance: An intervening variable. *The Behavioral and Brain Sciences*, 4: 442.
- Hinde, R.A. (1987).** Individuals, Relationships and Culture. Cambridge University Press.
- Horn, H.S. (1968).** Adaptative significance of colonial nesting in the Brewer's blackbird. *Ecology*, 49: 682 - 694.
- Itani, J., Tokuda, K., Furuya, Y., Kano, K. & Shin, Y. (1963).** The social construction of natural troops of japanese monkeys in Takasakyama. *Primates*, 4: 1 - 42.
- Izawa, K. (1980).** Social behaviour of wild black-capped capuchin (*Cebus apella*). *Primates*, 21: 443 - 467.

- Janson, C.H. (1984). Female choice and mating system of the brown capuchin monkey *Cebus apella* (Primates: Cebidae). *Z. Tierpsychol.*, **65**: 177 - 200.
- Janson, C.H. (1985). Aggressive competition and individual food consumption in wild brown capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **18**: 125 - 138.
- Janson, C.H. (1988 a). Intra-specific food competition and primate social structure: a synthesis. *Behaviour*, **105**: 1 - 17.
- Janson, C.H. (1988 b). Food competition in brown capuchin monkeys (*Cebus apella*): quantitative effects of group size and tree productivity. *Behaviour*, **105**: 53 - 76.
- Janson, C.H. (1990 a). Social correlates of individual spatial choice in foraging groups of brown capuchin monkeys, *Cebus apella*. *Animal Behaviour*, **40**: 910 - 921.
- Janson, C.H. (1990 b). Ecological consequences of individual spatial choice in foraging groups of brown capuchin monkeys, *Cebus apella*. *Animal Behaviour*, **40**: 922 - 934.
- Janson, C.H. & Robinson, J.G. (1987). Capuchins, Squirrel Monkeys, and Atelines: Socioecological Convergence with Old World Primates. Em *Primate Societies*. B.B. Smuts, D.L. Cheney, R.M. Seyfarth, R.W. Wrangham & T.T. Struhsaker, eds. University of Chicago Press, Chicago.
- Jennings, T. & Evans, S.M. (1980). Influence of position in the flock and flock size on vigilance in the starling, *Sturnus vulgaris*. *Animal Behaviour*, **28**: 634 - 635.
- Jolly, A. (1972). *The Evolution of Primate Behaviour*. The Macmillan Company, New York.
- Jones, C.B. (1980). The functions of status in the mantled howler monkey (*Alouatta palliata*). *Primates*, **20**: 389 - 405.
- Kavanagh, M. & Dresdale, L. (1975). Observations on the woolly monkey (*Lagothrix lagotricha*) in northern Colombia. *Primates*, **16**: 285 - 294.
- van Kreveld, D. (1970). A selective review of dominance - subordination relations in animals. *Genetic Psychology Monographs*, **81**: 143 - 173.
- Kummer, H. (1984). From laboratory to desert and back: a social system of hamadryas baboons. *Animal Behaviour*, **32**: 965 - 971.

- Lancaster, J. (1971).** Play-mothering: the relations between juvenile females and young infants among free-ranging vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*). *Folia primatologica*, **15**: 161 - 183.
- Landau, H.G. (1968).** Models of social structure. *Bull. Maths. Biophys.*, **30**: 215 - 224.
- Lee, P.C. (1983).** Ecological Influences on Relationships and Social Structure. Em *Primate Social Relationships*. R.A. Hinde, ed. Blackwell, London.
- Maynard-Smith, J. & Packer, G.A. (1976).** The logic of assymmetric contests. *Animal Behaviour*, **24**: 159 - 175.
- Mittermeier, R.A. & Coimbra-Filho, A.C. (1982).** Distribution and Conservation of New World Primate Species used in Biomedical Research. Em *Reproduction in New World Primates*. J. Hearn, ed. MTP press, Hingham.
- Muroyama, Y. (1991).** Mutual reciprocity of grooming in female Japanese macaques (*Macaca fuscata*). *Behaviour*, **119** (3-4): 162 - 169.
- Nagle, C.A. & Denari, J.H. (1982).** The Cebus Monkey (*Cebus apella*). Em *Reproduction in New World Primates*. J. Hearn, ed. MTP press, Hingham.
- Napier, J.R. & Napier, P.H. (1967).** A Handbook of Living Primates. Academic Press, New York.
- Neville, M.K., Glander, E.K., Braza, F. & Rylands, A.B. (1988).** The Howling Monkeys, Genus *Alouatta*. Em *Ecology and Behaviour of Neotropical Primates*, vol. 2. R.A. Mittermeier, A.B. Rylands, A.F. Coimbra-Filho & G.A.B. Fonseca, eds. World Wildlife Fund, Washington.
- Nicolson, N.A. (1986).** Infants, mothers and other females. Em *Primate Societies*. B.B. Smuts, D.L. Cheney, R.M. Seyfarth, R.W. Wrangham & T.T. Struhsaker, eds. University of Chicago Press, Chicago.
- Nishimura, A., Fonseca, G.A.B., Mittermeier, R.A., Young, A.L., Strier, K.B. & Valle, C.M.C. (1988).** The Muriqui, Genus *Brachyteles*. Em *Ecology and Behaviour of Neotropical Primates*, vol. 2. R.A. Mittermeier, A.B. Rylands, A.F. Coimbra-Filho & G.A.B. Fonseca, eds. World Wildlife Fund, Washington.
- O'Brien, T.G. (1991).** Female-male social interactions in wedge-capped capuchin monkeys: benefits and costs of group living. *Animal Behaviour*, **41**: 555 - 567.

- O'Brien, T.G. & Robinson, J.G. (1991). Allomaternal care by female wedge-capped capuchin monkeys: effects of age, rank and relatedness. *Behaviour*, **119**: 31 - 50.
- Packer, C. (1979). Male dominance and reproductive activity in *Papio anubis*. *Animal Behaviour*, **37**: 37 - 45.
- Pertraitis, P.S. (1981). Dominance rankings and problems of intransitive relationships. *The Behavioral and Brain Sciences*, **4**: 445 - 446.
- Plotnick, R. , King, F.A. & Roberts, L. (1968). Effects of competition on the aggressive behavior of squirrel and *Cebus* monkeys. *Behaviour*, **32**: 315 - 332.
- Poole, T.B. (1985). *Social Behaviour in Mammals*. Blackie, Glasgow.
- Poole, T.B. (1993). Meeting the behavioural needs of mammals. Em *Abstracts of the XXIII - International Ethological Conference*. Torremolinos, Espanha.
- Pring-Mill, A.F. (1979). Tolerable feedback: a mechanism for behavioural change. *Animal Behaviour*, **27**: 226 - 236.
- Pulliam, H.R. (1973). On the advantadges of flocking. *Journal of Theoretical Biology*, **38**: 419 - 422.
- Rabenold, K.N. & Christensen, C.R. (1979). Effects of aggregation on feeding and survival in a comunal wren. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **6**: 629 - 643.
- Richards, S.M. (1974). The concept of dominance and methods of assessment. *Animal Behaviour*, **22**: 914 - 930.
- Robinson, J.G. (1981). Spatial structure in foraging groups of wedge-capped capuchin monkeys, *Cebus nigrivittatus*. *Anim. Behav.*, **29**: 1036 - 1056.
- van Roosmalen, M.G.M. & Klein, L.L. (1988). The Spider Monkey, Genus *Ateles*. Em *Ecology and Behaviour of Neotropical Primates*, vol. 2. R.A. Mittermeier, A.B. Rylands, A.F. Coimbra-Filho & G.A.B. Fonseca, eds. World Wildlife Fund, Washington.
- Rowel, T.E. (1974). The concept of social dominance. *Behav. Biol.*, **11**: 131 - 154.

- Sade, D.S. (1967). Determinants of dominance in a group of free-ranging rhesus monkeys. Em *Social Communication Among Primates*. S. Altmann, ed. University of Chicago, Press. Chicago.
- Santini, M.E.L. (1983). Observações sobre o comportamento social e reprodutivo do *Cebus apella* em cativeiro. Em *A Primatologia no Brasil*, Anais do 1º Congresso Brasileiro de Primatologia, Belo Horizonte.
- Sato, T. (1991). O estudo do comportamento através da teoria dos grafos. *Biotemas*, 4(2): 96 - 109.
- van Schaick, C.P. (1983). Why are diurnal primates living in groups? *Behaviour*, 87: 120 - 144.
- Schjelderup-Ebbe, T. (1922). Beiträge zur Sozialpsychologie des Haushuhns. *Zeitschrift für Psychologie*, 88: 225 - 252.
- Seyfarth, R.M. (1977). A model of social grooming among adult female monkeys. *J. Theor. Biol.*, 65: 671 - 698.
- Seyfarth, R.M. (1980). The distribution of grooming and related behaviours among adult female vervet monkeys. *Animal Behaviour*, 28: 798 - 813.
- Sibly, R. (1975). How incentive and deficit determine feeding tendency. *Animal Behaviour*, 23: 437 - 446.
- Simons, D. & Holtkötter, M. (1990). Cognitive processes in *Cebus* Monkeys (*Cebus apella*) when solving problem-box tasks. *Folia Primatol.*, 54: 149 - 163.
- Smith, E.O. (1978). *Social Play in Primates*. Academic Press, New York.
- Smuts, B. (1981). Dominance: An alternative view. *The Behavioral and Brain Sciences*, 4: 448 - 449.
- Smuts, B.B. (1983). Dynamics of "special relationships" between adult male and female olive baboons. Em *Primate Social Relationships*. R.A. Hinde, ed. Blackwell, London.
- Southwick, C.H. (1967). An experimental study of intragroup agonistic behavior in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Behaviour*, 28: 181 - 209.
- Sparks, J. (1967). Allogrooming in primates: A review. Em *Primate Ethology*. D. Morris, ed. Weinfeld & Nicholson, London.

- Stammbach, E. (1978).** On social differentiation in groups of captive female hamadryas baboons. *Behaviour*, **67**: 322 - 338.
- Strum, S.B. & Latour, B. (1987).** Redefining the social link: from baboons to humans. *Social Science Information*, **26**: 783 - 802.
- Syme, G.J. (1974).** Competitive orders as measures of social dominance. *Animal Behaviour*, **22**: 931 - 940.
- Thierry, B., Wunderlich, D. & Gueth, C. (1989).** Possession and transfer of objects in a group of brown capuchins (*Cebus apella*). *Behaviour*, **110**: 294 - 305.
- Tinbergen, N., Impekoven, M. & Franck, D. (1967).** An experiment on spacing out as defence against predators. *Behaviour*, **28**: 307 - 321.
- Troisi, A. & Schino, G. (1986).** Diurnal and climatic influences on allogrooming behaviour in a captive group of Java monkeys. *Animal Behaviour*, **34**: 1420 - 1426.
- Vehrencamp, S.L. (1983).** A model for the evolution of despotic versus egalitarian societies. *Animal Behaviour*, **31**: 667 - 682.
- Visalberghi, E. (1990).** Tool use in *Cebus*. *Folia Primatol.*, **54**: 146 - 154.
- Visalberghi, E. & Fragaszy, D.M. (1990).** Food washing behaviour in tufted capuchin monkeys, *Cebus apella*, and crab-eating macaques, *Macaca fascicularis*. *Animal Behaviour*, **40**: 829 - 836.
- de Waal, F.B.M. (1986).** The integration of dominance and social bonding in primates. *The Quarterly Review of Biology*, **61**(4): 459 - 479.
- Waas, J.R. (1991).** The risks and benefits of signalling aggressive motivation: a study of cave-dwelling little blue penguins. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **29**: 139 - 146.
- Wade, T.D. (1978).** Status and Hierarchy in Nonhuman Primate Societies. Em *Perspectives in Ethology*, vol. III. Bateson, P.P.G. & Klopfer, P.H. editors. Plenum, New York.
- Walters, J.R. (1981).** Inferring kinship from behaviour: maternity determinations in yellow baboons. *Animal Behaviour*, **29**: 126 - 136.
- Walters, J.R. & Seyfarth, R.M. (1987).** Conflict and Cooperation. Em *Primate Societies*. B.B. Smuts, D.L. Cheney, R.M. Seyfarth, R.W. Wrangham & T.T. Struhsaker, eds. University of Chicago Press, Chicago.

- Weigel, R.M. (1978). The facial expressions of the brown capuchin monkey (*Cebus apella*). *Behaviour*, 68: 250 - 276.
- Welker, C., Becker, P., Hohmann, H. & Schafer-Witt, C.(1987). Social Relations in Groups of the Black-Capped Capuchin *Cebus apella* in Captivity. Interactions of group-born infants during their first months of life. *Folia Primatol.*, 49: 33 - 47.
- Welker, C., Becker, P., Hohmann, H. & Schafer-Witt, C.(1990). Social Relations in Groups of the Black-Capped Capuchin *Cebus apella* in Captivity. Interactions of group-born infants during their second half-year of life. *Folia Primatol.*, 54: 16 - 33.
- Westergaard, G.C. & Fragaszy, D.M. (1987). The manufacture and use of tools by capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Journal of Comparative Psychology*, 101 (2): 159 - 168.
- Whitten P.L (1986). Infants and Adult Males. Em *Primate Societies*. B.B. Smuts, D.L. Cheney, R.M. Seyfarth, R.W. Wrangham & T.T. Struhsaker, eds. University of Chicago Press, Chicago.
- Wrangham, R.W. (1980). An ecological model of female-bonded groups. *Behaviour*, 75: 262 - 300.
- Yamada, M. (1966). Five natural troops of Japanese monkeys in Shodoshima Island. I. Distribution and social organization. *Primates*, 7: 315 - 362.