

Universidade de Brasília
Instituto de Ciências Biológicas
Departamento de Ecologia

"Comportamento social de um grupo de
Alouatta caraya (Primates, Cebidae)
em Alegrete, RS, Brasil"

DISSERTAÇÃO DE MESTRADO

Cláudia Calegare - Marques

Brasília - 1992

UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE ECOLOGIA

"Comportamento social de um grupo de
Alouatta caraya (Primates, Cebidae)
em Alegrete, RS, Brasil"

Cláudia Calegari-Marques

Dissertação apresentada ao Departamento
de Ecologia da Universidade de Brasília,
como requisito parcial à obtenção do
grau de Mestre em Ecologia.

BRASÍLIA

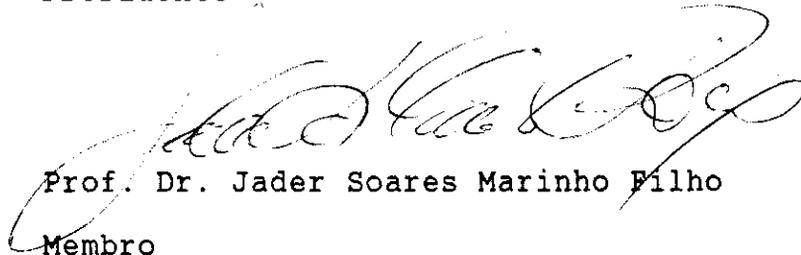
1992

Trabalho realizado junto ao Laboratório de Zoologia e Ecologia Animal do Departamento de Ecologia, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade de Brasília, sob a orientação do Prof. Cleber José Rodrigues Alho.

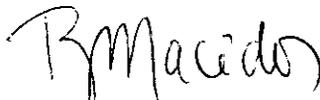
Aprovado por:



Prof. Dr. Cleber José Rodrigues Alho
Presidente



Prof. Dr. Jader Soares Marinho Filho
Membro



Profa. Dra. Regina Helena Ferraz Macedo
Membro

Dedico esta dissertação
ao meu esposo Júlio César
e aos meus pais Silvio e Zaira

AGRADECIMENTOS

Agradeço ao Prof. Cleber José Rodrigues Alho, pela orientação, apoio e críticas ao trabalho.

Aos Profs. Jader Soares Marinho Filho, Regina Helena Ferraz Macedo e Alexandre Fernandes Bamberg de Araújo, membros da banca examinadora, pelas sugestões e críticas ao trabalho.

A família Osório, pela permissão para desenvolver este estudo na Estância Casa Branca e pelo apoio e amizade durante a coleta de dados. E aos trabalhadores da estância, pelo excelente convívio durante este período.

Aos professores, funcionários e estudantes do Laboratório de Zoologia e Ecologia Animal e do curso de Mestrado em Ecologia pela amizade e convívio do dia-a-dia.

Aos colegas Carmem Rachel Scavazzini Marcondes Faria, Ricardo de Araújo Pereira e Simone Vieira de Figueiredo, pela amizade e colaboração.

Ao biólogo Mauro Guilherme Rieger, pelos desenhos de bugios presentes neste trabalho.

Ao Prof. Flávio Freitas Faria, pelo auxílio na análise estatística.

Aos meus pais, Silvio e Zaira, e sogros, Carlos e Elza, pelo apoio, amizade e confiança.

Ao Júlio César, meu marido, pela datilografia e leitura crítica do texto e confecção das figuras. Mas, principalmente, pela amizade, dedicação, amor e estímulo que tornaram possível a realização deste trabalho.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pela bolsa de estudos a mim concedida.

Enfim, a todas as pessoas e instituições que tornaram possível este estudo.

RESUMO

Entre fevereiro e julho/1990 foi realizado um estudo sobre o comportamento social de um grupo de bugios-pretos (*Alouatta caraya* Humboldt, 1812), cuja composição variou de 15 a 16 indivíduos, em uma mata semi-natural localizada na Estância Casa Branca, Alegrete, Rio Grande do Sul, Brasil. Foram realizadas amostragens dos tipos "todas as ocorrências" e "varredura ou 'scan' instantânea". Através da amostragem de "varredura instantânea" foram coletados 9.447 registros comportamentais, cuja análise mostrou que o grupo gastou, em média, apenas 4,1% do seu período de atividade em interações sociais. Dos 1.365 registros de comportamento social (exceto vocalização) coletados através da amostragem "todas as ocorrências", 45,3% foram brincadeiras, 28% comportamentos agressivos, 13% cuidados alomaternais, 5,1% catações, 4,8% comportamentos sexuais e 3,9% outros comportamentos (exibições, suplantação, marcações e cerimônia de saudação). Brincadeira foi a categoria comportamental mais comum em indivíduos imaturos (exceto fêmea subadulta), provavelmente devido à sua importância nos processos de desenvolvimento físico e social. Agarramento foi o tipo de brincadeira mais frequentemente observado e, principalmente, na postura corporal pendurada. O repertório comportamental agressivo dos bugios-pretos foi mais observado em indivíduos adultos e incluiu desentendimentos, investidas, brigas, implicações e

enfrentamentos. Estes comportamentos foram utilizados em disputas por alimento, locais de alimentação e de descanso e no impedimento de relações sexuais envolvendo machos subadultos e de cuidados alomaternais. Os cuidados alomaternais foram realizados, principalmente, por fêmeas jovens, sugerindo que a aprendizagem no trato de infantes é uma importante função deste tipo de comportamento para fêmeas nulíparas. Quanto à catação, além de sua função primária de remoção de detritos do pêlo dos animais, pareceu haver relação com a manutenção dos laços sociais do grupo e com o acesso a animais de maior posição hierárquica, sendo que as classes sexo-etárias que mais cataram foram fêmea adulta e fêmea jovem e as que mais foram catadas, fêmea adulta e macho infante. Foram observadas 40 cópulas durante o período entre agosto/1989 e julho/1990, 34 entre adultos e seis entre macho subadulto e fêmea adulta. Machos subadultos copularam apenas quando as fêmeas haviam, provavelmente, ultrapassado o pico estral e, principalmente, quando o macho adulto acasalava com outra fêmea. Interrupções de cópula, inspeções sexuais e comportamentos pré-copulatórios também foram observados. A partir de dois nascimentos, ocorridos em abril e maio/1990, foi estimado um período de gestação de 152 a cerca de 195 dias. Neste estudo, sete emigrações foram observadas, seis por fêmeas (duas subadultas e quatro jovens) e uma por um macho subadulto. Em várias ocasiões as fêmeas adultas do grupo de estudo foram observadas "encorajando" estas emigrações, através de perseguições e

ameaças às fêmeas expulsas. O maior número de expulsões de fêmeas pode estar relacionado com uma inibição de um crescimento exagerado do grupo. Onze tipos de vocalização foram identificados (rugido, rugido incipiente, latido masculino, latido feminino, grito, rosnado, choro, resmungo, qüé-qüé, ú-ú-ú e cõ-cõ-cõ), sendo que o mais freqüentemente empregado foi o grito, utilizado em situações de tensão ou insatisfação. O rugido - vocalização característica dos bugios - foi emitido em poucas situações, provavelmente devido à situação de isolamento do grupo na área de estudo. Através da amostragem de "varredura instantânea" constatou-se que os animais tendem a manter uma maior proximidade com aqueles indivíduos com os quais interagem mais. Além disso, foi observado que as fêmeas adultas formam um "sub-grupo" com seus infantes e indivíduos jovens (provavelmente seus filhos mais velhos).

ABSTRACT

Between February and July/1990, I studied the social behavior of a black howler monkey (*Alouatta caraya* Humboldt, 1812) group, the composition of which ranged from 15 to 16 individuals, in a seminatural forest located at Estância Casa Branca, Alegrete, Rio Grande do Sul State, Brazil. The sampling procedures utilized were "all occurrences" and "instantaneous scan". A total of 9,447 behavioral records were collected through the "instantaneous scan" sampling procedure, the analysis of which shows that the group spent an average of only 4.1% of their activity period in social interactions. Through the "all occurrences" sampling procedure I collected a total of 1,365 records of social interactions (except vocalization), of which 45.3% were play, 28% aggressive behavior, 13% allomaternal care, 5.1% grooming, 4.1% sexual behavior and 3.9% of other behaviors (displays, supplantation, markings and greeting ceremony). Play was the behavioral category most commonly seen in immature individuals (except for subadult females), probably due to its importance in the processes of physical and social development. Grappling was the most frequent play type observed and usually occurred in the hanging posture. The aggressive behavioral repertoire of the black howler monkeys was most frequently displayed by adult individuals and included disagreements, charges, fights, badgering and confrontations. These behaviors were utilized in competition

for food, feeding and resting sites, and to prevent sexual relations involving subadult males or allomaternal care. Allomaternal care was performed mainly by juvenile females, suggesting that the learning of infant-care is an important function of this type of behavior for nulliparous females. As for grooming, despite its primary fur-cleaning function, it appears important in the maintenance of social bonds within the group and in the access to animals of higher hierarchical rank. The main groomers' age-sex classes were adult female and juvenile female, while the main groomees' were adult female and infant male. Forty copulations were observed in the period from August/1989 to July/1990, 34 of which occurred between adults and six between subadult male and adult female. Subadult males probably copulated only when the females were past their estrous peak and, usually, when the adult male was mating with another female at the peak of her reproductive cycle. Copulation interruptions, sexual inspections and pre-copulatory behaviors were also observed. A gestation length of 152 to about 195 days was inferred from two births that occurred in April and May/1990. In this study, seven emigrations were observed, six by females (two subadults and four juveniles) and only one by a subadult male. On several occasions adult females were observed "encouraging" these emigrations through chases or threats to the expelled females. The greater number of female evictions may be related to the limitation of the group's excessive growth. Eleven vocalizations were

identified (howl, incipient howl, male bark, female bark, scream, snarl, whimper, rumble, qûé-qûé, ú-ú-ú and cō-cō-cō). The most often heard vocalization was the scream, utilized in stressful situations. The howl - the species' characteristic vocalization - was employed in few situations, probably due to the group's insulation at the study site. Through the "instantaneous scan" sampling it was verified that the animals tend to remain in closer proximity to those individuals with whom they have more interactions. Moreover, adult females constitute a "sub-group" with their infants and juvenile individuals (probably their older offspring).

SUMÁRIO

	Página
Agradecimentos	iv
Resumo	vi
Abstract	ix
Lista de Tabelas	xiv
Lista de Figuras	xvi
Capítulo 1 - INTRODUÇÃO	1
Capítulo 2 - MATERIAL E MÉTODOS	11
2.1. Área de estudo	11
2.2. Grupo de estudo	14
2.3. Métodos	18
Capítulo 3 - RESULTADOS E DISCUSSÃO	32
3.1. Brincadeira	38
3.2. Comportamento agressivo	60
3.3. Cuidado alomaternal	76
3.4. Catação	90
3.5. Comportamento sexual	101
3.6. Exibições	111
3.7. Suplantação	115
3.8. Marcação	116

	Página
3.9. Cerimônia de saudação	118
3.10. Emigração	119
3.11. Vocalização	124
3.12. Interações interespecíficas	135
3.13. Relações de proximidade	137
Capítulo 4 - CONCLUSÃO	146
BIBLIOGRAFIA	150

LISTA DE TABELAS

	Página
TABELA 1 - Composição do grupo de estudo durante a pesquisa e indivíduos presentes em cada classe sexo-etária	16
TABELA 2 - Número de amostras de "varredura instantânea", de registros e de registros por amostra por mês	22
TABELA 3 - Distâncias limites, ponto médio e recíproco do ponto médio para cada classe de proximidade (segundo STRIER, 1986)	25
TABELA 4 - Frequência absoluta dos comportamentos sociais (exceto vocalização) observados durante os meses de coleta de dados através da amostragem "todas as ocorrências"	34
TABELA 5 - Número de indivíduos das classes sexo-etárias nos diferentes tamanhos de grupo de brincadeira (N=frequência de observação dos tamanhos de grupo de brincadeira)	55

TABELA 6 - Número de indivíduos das classes sexo-etárias por tamanho de grupo nos diferentes tipos de brincadeira (N=frequência de observação dos tamanhos de grupo de brincadeira)	57
TABELA 7 - Frequência das posturas corporais utilizadas pelas classes sexo-etárias durante agarramentos	59
TABELA 8 - Frequência de cuidados dispensados aos infantes pelas alomães	81
TABELA 9 - Número de cuidados alomaternais dispensados aos infantes durante os meses de estudo (fevereiro a julho/1990)	87
TABELA 10 - Distribuição das cópulas entre os machos (adulto e subadultos) e as fêmeas adultas .	102
TABELA 11 - Datas e número de acasalamentos por fêmea	105
TABELA 12 - Porcentagem dos tipos de vocalização observados durante o período de estudo e identificação das prováveis vocalizações semelhantes citadas por outros autores (N= 821 registros)	125

LISTA DE FIGURAS

	Página
FIGURA 1 - Fêmea adulta e macho adulto de <i>A. caraya</i> .	5
FIGURA 2 - Vista parcial da área de estudo	12
FIGURA 3 - Localização (A, B, C e D) e mapa (E) da área de estudo na Estância Casa Branca	13
FIGURA 4 - Comportamento "quebrar galho" de ameaça ao observador	19
FIGURA 5 - Movimento de língua característico de ameaça ao observador	20
FIGURA 6 - Porcentagem de observação dos principais comportamentos sociais durante os meses de estudo	35
FIGURA 7 - Padrão de comportamento social observado nas classes sexo-etárias (N= número de inte rações sociais observadas para cada classe)	37

FIGURA 8 - Matriz sociométrica das relações de brincadeira entre as classes sexo-etárias, onde o número apresentado no cruzamento de duas classes indica a quantidade de brincadeiras na qual ambas as classes interagiram	40
FIGURA 9 - Matriz sociométrica das relações de brincadeira entre os indivíduos do grupo de estudo, onde o número apresentado no cruzamento de dois indivíduos indica o número de vezes em que um indivíduo participou de brincadeiras com o outro	42
FIGURA 10 - Freqüências (observada e esperada) de realização do comportamento brincadeira por classe sexo-etária	46
FIGURA 11 - Agarramento entre dois indivíduos imaturos, na postura pendurada	52
FIGURA 12 - Porcentagem das observações das brincadeiras dos tipos agarramento (A), cutucão (C), perseguição (P) e luta (L) (N= número de interações)	53

FIGURA 13 - Distribuições observada e esperada de brincadeiras ao longo do dia	61
FIGURA 14 - Comportamento agressivo do tipo desentendimento	64
FIGURA 15 - Porcentagem das observações de comportamentos agressivos dos tipos desentendimento (D), investida (I), briga (B), implicância (K) e enfrentamento (E) (N = número de interações)	65
FIGURA 16 - Matriz sociométrica do comportamento agressivo do tipo investida entre as classes sexo-etárias, onde o número apresentado no cruzamento de dois indivíduos indica o número de vezes em que um indivíduo (agressor) agrediu outro (agredido) (Número total de investidas = 91)	69
FIGURA 17 - Frequências observadas e esperadas de investidas: (A) agressores e (B) agredidos	70

FIGURA 18 - Matriz sociométrica de investidas entre os indivíduos do grupo de estudo, onde o número apresentado no cruzamento de dois indivíduos representa o número de vezes em que um indivíduo (agressor) investiu sobre outro (agredido) (Número total de investidas = 91) 72

FIGURA 19 - Matriz sociométrica das relações de comportamento agressivo (exceto investida) entre as classes sexo-etárias, onde o número apresentado no cruzamento de duas classes indica a frequência deste comportamento que envolveu estas classes 73

FIGURA 20 - Matriz sociométrica das relações de comportamento agressivo (exceto investida) entre os indivíduos do grupo de estudo, onde o número apresentado no cruzamento de dois indivíduos indica o número de vezes em que estes indivíduos interagiram agressivamente entre si 75

FIGURA 21 - Frequências observadas e esperadas de cuidado alomaternal por classe sexo-etária 78

FIGURA 22 - Cuidado alomaternal da fêmea infante BRA pela fêmea jovem CAO em julho/1989	82
FIGURA 23 - Macho adulto carregando macho infante durante locomoção pelo chão	83
FIGURA 24 - Matriz sociométrica das relações de catação entre as classes sexo-etárias, onde o número apresentado no cruzamento de duas classes indica o número de vezes em que uma classe (catador) catou a outra (catado) (Número total de catações = 69)	93
FIGURA 25 - Frequências observadas e esperadas de catadores (A) e catados (B) por classe sexo-etária	94
FIGURA 26 - Matriz sociométrica das relações de catação entre os indivíduos do grupo de estudo, onde o número apresentado no cruzamento de dois indivíduos indica o número de vezes em que um indivíduo (catador) catou o outro (catado) (Número total de catações = 69)	96

	Página
FIGURA 27 - Cópula entre o macho adulto TYS e a fêmea adulta LEO ocorrida em agosto/1989	103
FIGURA 28 - Inspeção sexual realizada pelo macho adulto TYS na fêmea adulta CAN	108
FIGURA 29 - Macho e fêmeas adultos emitindo vocalização do tipo rugido	127
FIGURA 30 - Expressão facial característica da vocalização grito	132
FIGURA 31 - Interação entre o macho subadulto MAG e um joão-de-barro (<i>Furnarius rufus</i>)	136
FIGURA 32 - Porcentagem de observação das diferentes classes de proximidade entre vizinhos mais próximos (N = Número de observações)	139
FIGURA 33 - Escores de proximidade calculados entre os indivíduos do grupo de estudo	140

FIGURA 34 - Relações entre as classes sexo-etárias e seus respectivos três vizinhos mais próximos. O sentido do vetor indica o vizinho mais próximo: (____) primeiro, (- - -) segundo e (.....) terceiro vizinho mais próximo 141

FIGURA 35 - Relações entre os indivíduos do grupo de estudo e seus respectivos três principais vizinhos. O sentido do vetor aponta para o vizinho mais próximo: (____) primeiro, (- - -) segundo e (.....) terceiro vizinho mais próximo 142

Capítulo 1

INTRODUÇÃO

O gênero *Alouatta*, subfamília Alouattinae, família Cebidae, ocorre desde o México (20°-21°N)(SMITH, 1970; WATTS et al., 1986) até cerca de 30°S no Brasil (BICCA-MARQUES, 1990; PRATES, 1989), sendo o gênero de distribuição geográfica mais ampla dentre os primatas neotropicais (NEVILLE et al., 1988).

Possui sete espécies reconhecidas: *A. belzebul* Linnaeus 1766, *A. seniculus* Linnaeus 1766, *A. caraya* Humboldt 1812, *A. palliata* Gray 1849, *A. fusca* Ihering 1914, *A. pigra* Lawrence 1933 (= *A. villosa* Gray 1845) e *A. coibensis* Goldman 1920 (COIMBRA-FILHO & MITTERMEIER, 1981; FROEHLICH & FROEHLICH, 1987; HILL, 1962; MITTERMEIER et al., 1988).

Destas espécies, quatro ocorrem no território brasileiro: *A. seniculus* na Amazônia (ao norte do rio Amazonas e, também, ao sul deste rio na área a oeste do rio Purus)(RYLANDS & MITTERMEIER, 1982), *A. belzebul* na Amazônia (ao longo da margem sul do rio Amazonas até a margem leste do rio Purus), nos estados do Maranhão e Ceará e na Mata Atlântica do Nordeste (nos estados de Alagoas e Paraíba)(BONVICINO et al., 1989; LANGGUTH et al., 1987), *A.*

fusca na Mata Atlântica da Bahia ao Rio Grande do Sul (MITTERMEIER, 1982; SILVA, 1981) e *A. caraya* na região do Cerrado (SANTINI, 1985) ocorrendo no Paraguai, leste da Bolívia, norte da Argentina (nas Províncias de Formosa, Salto, Chaco, Misiones e Corrientes) e, no Brasil, nos estados de Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Goiás, Minas Gerais, São Paulo, Paraná, Santa Catarina (HILL, 1962; IHERING, 1914; VIEIRA, 1944, 1955) e Rio Grande do Sul (BICCA-MARQUES, 1990; BICCA-MARQUES & CALEGARO, 1987; CABRERA & YEPES, 1960; IHERING, 1892; KINZEY, 1982; SILVA, 1981, 1984; VOSS, 1973). *A. belzebul* e *A. fusca*, portanto, são espécies endêmicas do Brasil. Os macacos pertencentes a este gênero são popularmente conhecidos por bugios, barbados, guaribas ou carajás, conforme a região de sua ocorrência.

Os bugios estão entre os maiores primatas do Novo Mundo, perdendo apenas para *Brachyteles* (ZINGESER, 1973), com adultos pesando, em média, de 7 a 9 kg (WALKER, 1968). Todas as espécies apresentam dimorfismo sexual quanto ao peso dos adultos (NEVILLE et al., 1988). O comprimento da cabeça e tronco é de cerca de 56 a 91 cm e o da cauda, de 58 a 91 cm (WALKER, 1968).

O gênero caracteriza-se principalmente pela:

- Hipertrofia do osso hióide (CABRERA & YEPES, 1960; CROCKETT & EISENBERG, 1987) que funciona como um ressonador e amplificador das vocalizações características produzidas pelos animais (CABRERA & YEPES, 1960; CROCKETT &

EISENBERG, 1987; GAULIN & GAULIN, 1982; HERSHKOVITZ, 1977; HILL, 1962; LÖNNBERG, 1941; MOYNIHAN, 1976; NEVILLE et al., 1988; SCHÖN, 1971; WALKER, 1968; WATANABE, 1982). Ambos os sexos o possuem hipertrofiado, sendo mais desenvolvido nos machos (CABRERA & YEPES, 1960; CROCKETT & EISENBERG, 1987);

- Presença de cauda preênsil (CABRERA & YEPES, 1960; EGLER, 1987; GRAND, 1968; HERSHKOVITZ, 1972, 1977; HILL, 1962; MOYNIHAN, 1976; NAPIER & NAPIER, 1967; NEVILLE et al., 1988; ROSENBERGER, 1983; WALKER, 1968), cujo terço inferior distal é nua (CABRERA & YEPES, 1960; WALKER, 1968), característica presente também em *Ateles*, *Brachyteles* e *Lagothrix* (ROSENBERGER, 1983);

- Presença de espessa barba em ambos os sexos (CABRERA & YEPES, 1960; MOYNIHAN, 1976).

São diurnos e pouco ativos, passando mais da metade do seu período de atividade descansando (ALTMANN, 1959; BICCA-MARQUES, no prelo; BRAZA et al., 1981b; CHIVERS, 1969; GAULIN & GAULIN, 1982; MENDES, 1989; MILTON, 1980; MITTERMEIER, 1973; NEVES, 1985; RICHARD, 1970; SCHLICHTE, 1978; ZUNINO, 1986). São classificados como folivoro-frugívoros devido ao alto consumo de folhas e frutos na sua dieta (CROCKETT & EISENBERG, 1987).

As populações de *Alouatta* organizam-se em grupos compostos por adultos de ambos os sexos e imaturos de diferentes faixas etárias. O tamanho médio destes grupos varia de 3,3 (*A. seniculus* - NUNES et al., 1988) a 20,8 indivíduos (*A. palliata* - MILTON, 1982).

A espécie alvo deste estudo, o bugio-preto *A. caraya*, distingue-se das demais espécies do gênero, exceto *A. fusca clamitans*, pela presença de dicromatismo sexual (HILL, 1962; THORINGTON et al., 1979, 1984), fenômeno presente em apenas outras cinco espécies de primatas: *Pithecia pithecia*, *Hylobates concolor*, *H. hoolock*, *H. pileatus* e *Lemur macaco* (CROCKETT, 1987). Os machos adultos de *A. caraya* são pretos enquanto as fêmeas adultas apresentam uma coloração que varia do bege ao marrom-claro (Figura 1).

Comportamento social, por definição, implica na interação de dois ou mais indivíduos ou na influência de um sobre o outro (DETHIER & STELLAR, 1970). Conceitualmente, é importante distinguir quando começa o verdadeiro comportamento social, individualmente e filogeneticamente, e como este pode mudar no tempo, tanto no curso normal do desenvolvimento quanto em resposta a variações nas pressões ecológicas (WALLACE, 1979).

A maioria das espécies de primatas vive em grupos sociais; algumas, no entanto, podem ser solitárias (*Daubentonia madagascariensis* - TATTERSALL, 1982; *Microcebus murinus* - RICHARD, 1987; *Mirza coquereli* - TATTERSALL, 1982; *Phaner furcifer* - RICHARD, 1987; *Lepilemur mustelinus* - RICHARD, 1987; *Galago* sp. - BEARDER, 1987; *Arctocebus calabarensis* - BEARDER, 1987; *Perodicticus potto* - BEARDER,



FIGURA 1 - Fêmea adulta e macho adulto de *A. caraya*.

1987; *Tarsius bancanus* - BEARDER, 1987; *Pongo pygmaeus* - RODMAN & MITANI, 1987). Os comportamentos sociais de cada indivíduo são direcionados e influenciados por seus companheiros de grupo (CHALMERS, 1979) e o fato de indivíduos pertencerem a um grupo social permite, por exemplo, a sobrevivência de animais que em vida solitária pereceriam ou poderiam ter menor sucesso reprodutivo (DEAG, 1981).

Estes grupos podem incluir, aproximadamente, igual número de machos e fêmeas ou, como é mais comum, existir uma predominância de fêmeas (CLUTTON-BROCK, 1974). Os limites sociais de um grupo podem ser mais ou menos permeáveis a animais externos, mas dentro de um grupo os animais conhecem-se muito bem (JAY, 1965b).

Todo comportamento social envolve comunicação, que é a transferência de informação de um animal para outro por meio de sinais que evoluíram para esta função (DEAG, 1981). Comunicação social entre indivíduos varia de um simples sinal-estímulo a gestos e linguagem (DETHIER & STELLAR, 1970). Admite-se que ocorreu comunicação quando o comportamento de um animal altera a probabilidade de comportamento de outro animal. A informação trocada entre animais pode ser um dado sobre o ambiente, o estado fisiológico ou as intenções do emissor (DEAG, 1981).

As causas de variação na organização social (indivíduos solitários, pares monógamos com descendentes, grupos com apenas um macho adulto, grupos com machos adultos

de diferentes idades e grupos com muitos machos adultos) estão relacionadas com diferenças no habitat, onde fatores como disponibilidade de alimento e predação exercem forte influência, bem como diferenças intrínsecas do grupo (CROOK, 1970; EISENBERG et al., 1972; WALLACE, 1979).

A organização social exerce benefícios na adaptação do indivíduo e da espécie em relação ao ambiente e, também, exerce pressões sobre o indivíduo (DETHIER & STELLAR, 1970). As interações entre os indivíduos são frequentemente determinadas pela posição hierárquica dos participantes na estrutura de dominância do grupo, e os padrões de comportamento que tem se desenvolvido são aqueles que mantêm o grupo coeso (JAY, 1965b).

No início do desenvolvimento da vida há períodos críticos para a ocorrência de mudanças morfológicas ou de comportamento que são cruciais para o processo de socialização típico da espécie, como as respostas afetivas em primatas (DETHIER & STELLAR, 1970).

Vários estudos tem enfocado aspectos do comportamento social do gênero *Alouatta*:

(a) Brincadeira - *A. caraya* (JONES, 1983), *A. fusca* (KATZ, 1990; MENDES, 1989; PRATES et al., 1990), *A. belzebul* (BONVICINO, 1989), *A. seniculus* (GAULIN & GAULIN, 1982; MACK, 1979; NEVILLE, 1972b), *A. palliata* (ALTMANN, 1959; BALDWIN & BALDWIN, 1973, 1978; BERNSTEIN, 1964; BOLIN, 1981; CARPENTER, 1934, 1965; RICHARD, 1970);

(b) Comportamento agressivo - *A. caraya* (BENTON, 1976; JONES, 1983; SANTINI, 1985; SHOEMAKER, 1978), *A. fusca* (MENDES, 1989; PRATES et al., 1990), *A. seniculus* (CROCKETT & POPE, 1988; NEVILLE, 1972b; SAAVEDRA, 1989; SEKULIC, 1982a, 1983b, 1983c), *A. palliata* (ALTMANN, 1959; CARPENTER, 1934, 1965; JONES, 1980b; RICHARD, 1970; YOUNG, 1981b, 1983);

(c) Cuidado alomaternal - *A. caraya* (LINDBERGH, 1978; LINDBERGH & SANTINI, 1984), *A. seniculus* (MACK, 1979; NEVILLE, 1972b; SEKULIC, 1983a), *A. palliata* (BALDWIN & BALDWIN, 1973; GLANDER, 1974; SMITH, 1977), *A. pigra* (BOLIN, 1981);

(d) Catação - *A. caraya* (JONES, 1983; NEVILLE, 1983; SANTINI, 1985; SHOEMAKER, 1979; THORINGTON et al., 1984), *A. fusca* (MENDES, 1989; PRATES et al., 1990), *A. belzebul* (BONVICINO, 1989), *A. seniculus* (GAULIN & GAULIN, 1982; NEVILLE, 1972b; SAAVEDRA, 1989), *A. palliata* (JONES, 1979, 1980b; RICHARD, 1970; SMITH, 1977; YOUNG, 1983), *A. pigra* (BOLIN, 1981);

(e) Comportamento sexual - *A. caraya* (ALVES, 1983; COLILLAS & COPPO, 1978; JONES, 1983; LINDBERGH, 1978; LINDBERGH & SANTINI, 1984; POPE, 1966; RUMIZ, 1987; SHOEMAKER, 1978, 1979, 1982), *A. fusca* (MENDES, 1989), *A. belzebul* (BONVICINO, 1989), *A. seniculus* (BRAZA et al., 1981a; CROCKETT & RUDRAN, 1987a, 1987b; CROCKETT & SEKULIC, 1982; NEVILLE, 1972a, 1972b; SEKULIC, 1983a; SOINI, 1986), *A. palliata* (BALDWIN & BALDWIN, 1973; BERNSTEIN, 1964;

CARPENTER, 1934, 1965; CLARKE, 1983; COLLIAS & SOUTHWICK, 1952; ESTRADA, 1982; GLANDER, 1980; JONES, 1980a, 1985; MILTON, 1982; SMITH, 1977; YOUNG, 1981a, 1982), *A. pigra* (HORWICH, 1983);

(f) Exibições - *A. caraya* (JONES, 1983; LINDBERGH, 1978), *A. seniculus* (NEVILLE, 1972b), *A. palliata* (JONES, 1980b);

(g) Suplantação - *A. caraya* (JONES, 1983), *A. palliata* (JONES, 1980b);

(h) Marcação - *A. belzebul* (BONVICINO, 1989), *A. seniculus* (BRAZA et al., 1981b; NEVILLE, 1972b; SEKULIC & EISENBERG, 1983), *A. palliata* (COLLIAS & SOUTHWICK, 1952; MILTON, 1975; YOUNG, 1982), *A. pigra* (HORWICH, 1983);

(i) Cerimônia de saudação - *A. caraya* (JONES, 1983), *A. palliata* (GLANDER, 1980), *A. pigra* (HORWICH, 1983);

(j) Dispersão - *Alouatta* (CROCKETT, 1987), *A. fusca* (MENDES, 1989), *A. seniculus* (CROCKETT, 1984; CROCKETT & POPE, 1988; CROCKETT & SEKULIC, 1984; GAULIN & GAULIN, 1982; RUDRAN, 1979), *A. palliata* (CLARKE, 1983; ESTRADA, 1982; GLANDER, 1980; JONES, 1980a, 1980b);

(k) Vocalização - *A. caraya* (LINDBERGH, 1978; SANTINI, 1985; SHOEMAKER, 1978; THORINGTON et al., 1984), *A. fusca* (MENDES, 1989; PRATES et al., 1990), *A. belzebul* (BONVICINO, 1989), *A. seniculus* (NEVILLE, 1972b; SCHÖNN-YBARRA, 1986; SEKULIC, 1982a, 1982b, 1982c, 1983c), *A. palliata* (ALTMANN, 1959; BALDWIN & BALDWIN, 1973, 1976;

BERNSTEIN, 1964; CARPENTER, 1934, 1965; CHIVERS, 1969; JONES, 1982; LUNDY, 1954; SOUTHWICK, 1962; WHITEHEAD, 1987, 1989), *A. pigra* (HORWICH & GEBHARD, 1983).

Os principais objetivos deste estudo foram:

- Determinar o padrão de comportamento social de *A. caraya* e de suas diferentes classes sexo-etárias a fim de detectar a ocorrência de variações relacionadas ao sexo e à idade dos indivíduos e testar hipóteses como: (a) indivíduos imaturos tendem a brincar mais que indivíduos adultos, já que uma importante função da brincadeira parece ser o desenvolvimento de habilidades físicas e sociais; e (b) o cuidado alomaternal tende a ser realizado principalmente por fêmeas, especialmente imaturas, pois este representa um treinamento no cuidado com filhotes, importante para fêmeas nulíparas;

- Descrever as relações sociais entre os indivíduos do grupo de estudo e sua possível influência na manutenção da estrutura hierárquica da população;

- Inferir linhas de parentesco entre os indivíduos a partir de dados de proximidade (vizinho mais próximo), objetivando relacionar a maior ocorrência de certas interações sociais entre determinados pares de indivíduos ao seu grau de parentesco;

- Identificar possíveis relações entre os padrões de comportamento social observados e a adaptação da população à área de estudo.

Capítulo 2

MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Área de estudo

A área de estudo (29°37'S, 56°17'W), que compreende uma pequena mata semi-natural de dois hectares rodeada por pastagens (Figura 2), está localizada na Estância Casa Branca (ECB), Município de Alegrete, Rio Grande do Sul (Figura 3). Neste trabalho, considera-se esta formação vegetal como uma mata semi-natural, devido à sua origem e composição florística (com espécies nativas e exóticas), não tratando-se, portanto, de um fragmento alterado de uma mata natural originalmente mais extensa.

Nessa região, considerada o limite sul da distribuição geográfica da espécie (BICCA-MARQUES, 1990), as populações de *A. caraya* estão restritas às matas de galeria e semi-naturais, tendo em vista que a vegetação predominante é o campo. A cerca de 2.200 e 4.000 metros da área de estudo existem as matas de galeria dos arroios Itapororó e Ibirocaizinho (Figura 3).

O clima da região é subtropical, sendo temperado quente com chuvas abundantes bem distribuídas ao longo dos meses e estações bem caracterizadas, conforme o tipo Cfa da



FIGURA 2 - Vista parcial da área de estudo.

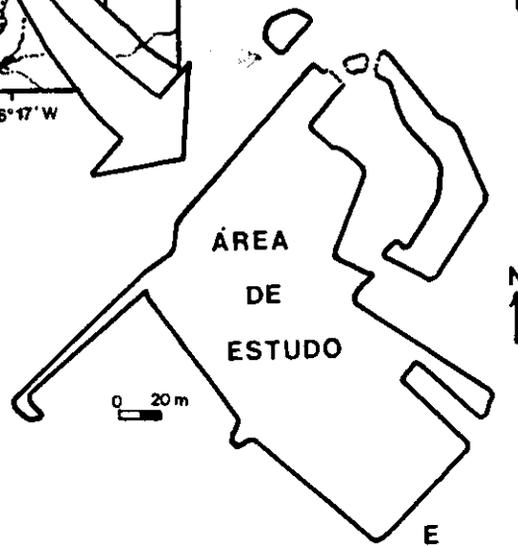
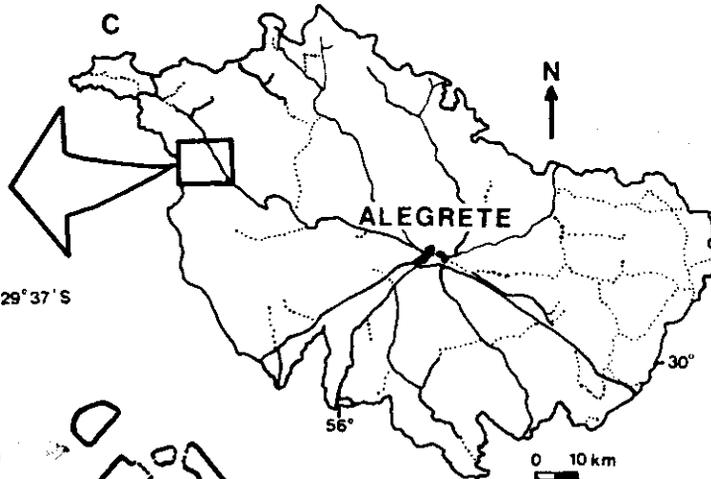
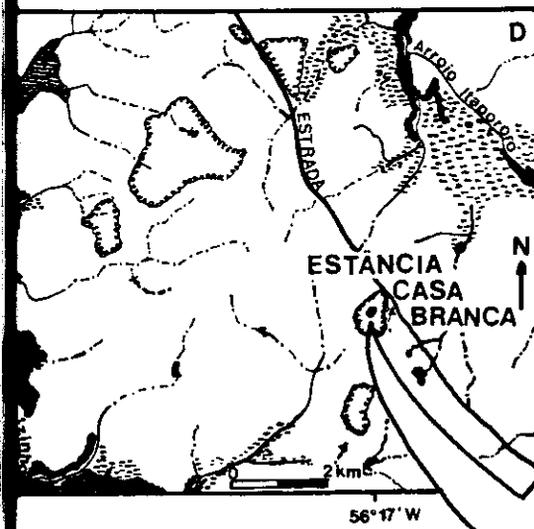
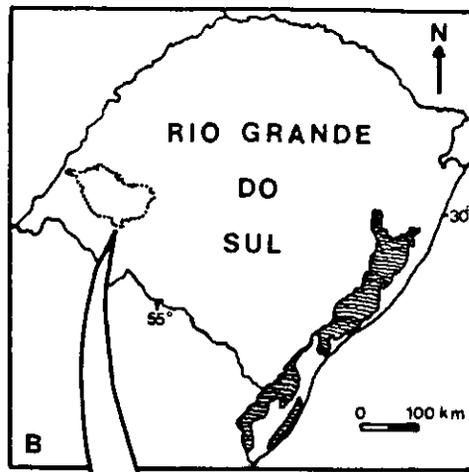
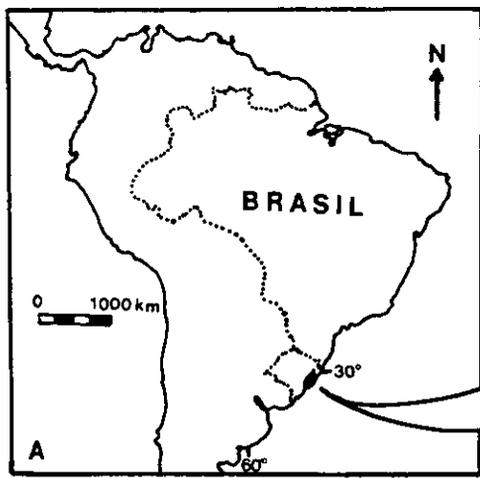


FIGURA 3 - Localização (A, B, C e D) e mapa (E) da área de estudo na Estância Casa Branca.

classificação de Koeppen (MORENO, 1961). Através dos dados climáticos coletados pela Estação Meteorológica de Alegrete (29°46'47''S, 55°47'15''W) constatou-se para o município uma temperatura média anual de 18,6°C e uma precipitação anual média de aproximadamente 1.500 mm (IPAGRO, 1989).

A vegetação da área de estudo está representada por espécies nativas e exóticas. BICCA-MARQUES (1991) identificou 67 espécies pertencentes a 56 gêneros de 35 famílias das divisões Pteridophyta, Gymnospermae e Angiospermae. Dentre as espécies nativas mais representativas estão o angico-vermelho (*Parapiptadenia rigida*) e o umbú (*Phytolacca dioica*). Entre as espécies exóticas a tuna-rosa (*Pereskia aculeata*), o eucalipto (*Eucalyptus* sp.), a laranjeira (*Citrus sinensis*) e o cinamomo (*Melia azedarach*) são as mais abundantes.

Dados mais detalhados sobre clima e vegetação e uma listagem de espécies das faunas de mamíferos, aves e répteis são apresentados por BICCA-MARQUES (1991).

2.2. Grupo de estudo

O grupo originou-se a partir de um macho adulto capturado por um peão em 1950 em uma mata de galeria da região e libertado na área de estudo. Este macho permaneceu solitário durante um ano até o aparecimento de uma fêmea proveniente, provavelmente, de um grupo da região. Através

do cruzamento destes indivíduos e da chegada de novos imigrantes o grupo cresceu e permaneceu no local.

O tamanho do grupo durante o estudo (fevereiro a julho/1990) variou de 15 a 16 indivíduos, sendo que em julho/1989, época em que começou a habituação e identificação dos animais, o grupo era formado por 17 indivíduos, e em julho/1991, um ano após o término da pesquisa, por 13 indivíduos. As variações no tamanho e composição do grupo de estudo, resultantes de nascimentos, mortes, expulsões e mudanças de faixa etária, são apresentadas na Tabela 1.

Machos e fêmeas nascem muito semelhantes quanto à coloração, porém os machos a partir dos primeiros meses de vida tornam-se gradativamente mais escuros até atingirem a coloração totalmente preta característica da idade adulta. A determinação do sexo pode ser realizada poucos dias após o nascimento do infante pela presença do escroto nos machos e do clitóris, muitas vezes ereto, nas fêmeas.

A diferenciação das classes sexo-etárias foi realizada pelas características coloração, tamanho corporal, genitália e comportamento. A característica coloração é variável entre os diversos grupos de *A. caraya*, fato constatado através da coloração de machos jovens e infantes de um grupo que habita uma mata semi-natural distante cerca de 1,5 km da área de estudo, a qual era bem mais clara e muito semelhante a das fêmeas jovens da ECB. Neste estudo

TABELA 1 - Composição do grupo de estudo durante a pesquisa e indivíduos presentes em cada classe sexo-etária.

Classe	JUL	NOV	FEV	MAR	ABR	JUN	JUL	JUL
sexo-etária	89	89	90	90	90	90	90	91
Macho adulto	1	1	1	1	1	1	1	-*
Fêmea adulta	4	4	4	4	4	4	4	4
Macho subadulto	1	1	2 ^e	2	2	2	3 ^e	2*
Fêmea subadulto	1	2 ^e	1*	-*	-	-	-	-
Macho jovem	2	2	1 ^e	1	1	1	- ^e	2 ^e
Fêmea jovem	5	4 ^e	4	4	3*	3	3	1 ^e *
Macho infante	2	2	2	2	2	3 ⁺	3	2 ^e +
Fêmea infante	1	1	1	1	2 ⁺	2	2	1 ^e
Indeterminado	-	-	-	-	-	-	-	1 ⁺
TOTAL	17	17	16	15	15	16	16	13

‡ Mudança de faixa etária; * Emigração ou expulsão; + Nascimento; † Morte

Macho adulto (MAD): TYS* (Tyson)

Fêmea adulta (FAD): LEO (Leoa), CAN (Canhota), ESQ (Esquimó)
PEN (Penteada),

Macho subadulto (MSB): MAG (Maguila), SER^e* (Sério),
GUI^e (Guigó)

Fêmea subadulto (FSB): SUB* (Suba), SEM* (Semi)

Macho jovem (MJV): SER^e, GUI^e, ESC^e (Escuro), ALV^e (Alvinho)

Fêmea jovem (FJV): SEM*, PAL* (Palha), SET* (Seta),
COR* (Coroa), CAO* (Coração), BRA^e (Branca)

Macho infante (MIN): ESC^e, ALV^e, CHI⁺ (Chico), FRE⁺ (Fred)

Fêmea infante (FIN): BRA^e, NAN⁺ (Nancy)

Indeterminado: ALE⁺ (Alex)

foram utilizados os critérios de BICCA-MARQUES (1991), na qual os caracteres morfológicos e comportamentais diagnósticos das classes sexo-etárias na área de estudo são os seguintes:

Macho adulto - indivíduo com pelagem totalmente preta, sexualmente maduro e ativo e que emite o ronco característico do gênero *Alouatta*;

Fêmea adulta - tamanho menor que o do macho adulto; coloração bege-acinzentada a marrom clara dorsalmente e bege ventralmente, sendo a região proximal inferior da cauda marrom-avermelhada; mamilos alongados, pois as quatro fêmeas adultas do grupo são multiparas; sexualmente madura e ativa;

Macho subadulto - tamanho inferior ao do adulto; cabeça totalmente preta e ombros, costas e porções dorsais dos membros enegrecidos; regiões ventrais mais claras, variando do bege ao cinza; começa a atingir a maturidade sexual e a demonstrar interesse por fêmeas no cio, tentando, por vezes, copular;

Fêmea subadulta - tamanho inferior ao da fêmea adulta; coloração bege a bege-acinzentada clara, inclusive na região proximal inferior da cauda; mamilos pequenos; não apresenta-se sexualmente madura e ativa;

Macho jovem - menor e com coloração mais clara que a do subadulto, sendo a cabeça incompletamente negra; sexualmente imaturo e desinteressado por fêmeas no cio;

Fêmea jovem - tamanho inferior e coloração semelhante à subadulta, embora mais clara;

Macho infante - menor que o jovem; coloração semelhante à das fêmeas ao nascer, começando a escurecer na cabeça, ombros e porção superior das costas nos primeiros meses de vida; possui uma forte ligação com a mãe e pode mamar até atingir cerca de 1,5 anos;

Fêmea infante - menor e de coloração semelhante à fêmea jovem; mantém grande proximidade com a mãe e pode mamar até a idade de 1,5 anos, aproximadamente.

2.3. Métodos

Por tratar-se de uma pesquisa sobre comportamento social, foi necessário o reconhecimento de todos os indivíduos do grupo por caracteres como cor e volume da pelagem, tamanho corporal, cicatrizes, etc. Como as amostragens foram realizadas mensalmente qualquer variação nestes caracteres foi facilmente detectada.

O período de reconhecimento dos animais foi de quatro meses (setembro/1989 a janeiro/1990) e, anteriormente a este, houve um período (julho a agosto/1989) para habituação dos animais com a presença dos pesquisadores.

Inicialmente os animais mostraram-se ariscos e apresentaram comportamentos agressivos, como quebrar galhos (Figura 4), movimentos de língua (Figura 5) e subir para as



FIGURA 4 - Comportamento "quebrar galho" de ameaça ao observador.



FIGURA 5 - Movimento de língua característico de ameaça ao observador.

partes mais altas das árvores. Com o passar dos dias acostumaram-se à presença dos pesquisadores e chegaram a permanecer a menos de um metro dos mesmos. Quando pessoas estranhas aproximavam-se, apresentavam os mesmos comportamentos arredios do início da habituação e vocalizavam; quando estas pessoas saíam, voltavam a exibir seu comportamento normal.

As observações do grupo de estudo foram realizadas com o auxílio de um binóculo Carl Zeiss/Jena 8X30, durante cinco dias por mês, do amanhecer ao pôr-do-sol, no período de fevereiro a julho/1990, totalizando 349,5 horas de amostragem. Exceção feita ao comportamento sexual, cujos dados foram coletados desde os primeiros contatos com os animais, mesmo durante a sua habituação e reconhecimento (agosto/1989 a janeiro/1990). Em dias chuvosos não foram realizadas amostragens.

A coleta de dados foi realizada através das amostragens de "varredura ou 'scan' instantânea" e "todas as ocorrências" (ALTMANN, 1974). A amostragem de "varredura instantânea" teve por finalidade o registro do vizinho mais próximo e sua respectiva distância. Foram realizadas observações de dez minutos com intervalo de 20 minutos entre cada amostragem, coletando-se um total de 9.447 registros (Tabela 2). Nesta amostragem eram anotados o nome do indivíduo, o comportamento, o vizinho mais próximo e a distância entre eles. Quando não era possível a identificação do indivíduo, anotava-se sua classe sexo-

TABELA 2 - Número de amostras de "varredura instantânea",
de registros e de registros por amostra por mês.

Mês	Nº. amostras	Nº. registros	Nº. registros/amostra
Fevereiro	125	1.550	12,4
Março	127	1.597	12,6
Abril	115	1.513	13,2
Maiο	114	1.585	13,9
Junho	110	1.566	14,2
Julho	108	1.636	15,1
TOTAL	699	9.447	13,5

etária, tomando-se o cuidado para não registrá-lo novamente na mesma amostragem.

Seis categorias de comportamento foram consideradas:

- Descanso: período em que o animal está inativo;
- Alimentação: o indivíduo morde, mastiga e engole o alimento;
- Locomoção: deslocamento individual ou em grupo, por curtas ou longas distâncias, direcional ou não-direcional;
- Social: interação entre dois ou mais indivíduos, incluindo brincadeira, comportamento agressivo, sexual e outros. Comportamentos como exhibições, marcações e vocalizações que funcionam como meios de comunicação visual, olfativa e auditiva, respectivamente, podem ser realizados por indivíduos solitários;
- Beber: ato de ingerir água com ou sem o auxílio da mão;
- Vocalização: emissão de sons envolvendo geralmente interações sociais.

Para o estudo da associação entre os indivíduos foram registradas as distâncias entre cada indivíduo e seu vizinho mais próximo (contato, <1 m, 1, 2, ..., 9 m). Estas foram agrupadas em três classes de proximidade: 0 a 1 m, 2 a 5 m e 6 a 9 m. Indivíduos cujo vizinho mais próximo estava a uma distância superior a nove metros foram considerados como estando sem vizinho. Foi utilizado o método de SMUTS (1982)

apud STRIER (1986) que considera o ponto médio de cada intervalo e o seu recíproco ($1/\text{ponto médio do intervalo}$)(Tabela 3). Neste método, o valor real dos escores individuais não tem significado biológico, mas eles podem ser comparados em relação aqueles de outros indivíduos para determinar os padrões de associações sociais. Relações de parentesco, principalmente a maternidade de indivíduos jovens também podem ser inferidas a partir destes dados, se considerarmos a tendência que os imaturos apresentam de manterem uma associação mais íntima com sua mãe do que com outras fêmeas adultas.

O cálculo dos escores de proximidade de cada indivíduo com os demais componentes do grupo de estudo foi realizado da seguinte maneira: soma do recíproco do ponto médio de todas as vezes em que o vizinho mais próximo de A foi B, por exemplo, dividido (para evitar as desigualdades nas frequências de observação) pelo número total de vezes em que A teve vizinho.

O animal amostrado pode apresentar mais de um vizinho, pois vários indivíduos podem estar à mesma distância dele e esta ser a menor; além disso, dois indivíduos não são necessariamente vizinhos mais próximos mútuos.

Com o intuito de registrar o maior número possível de interações sociais entre os indivíduos do grupo de estudo foi utilizada a amostragem "todas as ocorrências", onde registrava-se o tipo de comportamento social, os indivíduos

TABELA 3 - Distâncias limites, ponto médio e recíproco do ponto médio para cada classe de proximidade (segundo STRIER, 1986).

Classes de proximidade (m)	Distâncias limites (m)	Ponto médio	Recíproco do ponto médio
$0 \leq x < 1$	0 - 1	0,5	2,0
$2 \leq x < 5$	2 - 5	3,5	0,2857
$6 \leq x < 9$	6 - 9	7,5	0,1333

x = 0 Contato
x > 9 Sem vizinho

que estavam interagindo, o contexto e, quando possível, o tempo de duração. Em situações nas quais não foi possível a identificação do indivíduo procedeu-se como citado para a amostragem de "varredura instantânea".

Os comportamentos sociais observados durante esta pesquisa foram:

- Brincadeira: interação não agressiva entre dois ou mais indivíduos, podendo ou não ocorrerem vocalizações. Neste estudo foram identificados quatro tipos de brincadeira: (a) agarramento - os indivíduos envolvidos no agarramento puxam-se e empurram-se com os membros e, algumas vezes, mordem-se. Nesta brincadeira os animais podem estar pendurados pela cauda, sentados, deitados ou sobre as quatro patas (em pé), nas árvores ou no chão; (b) luta - esta categoria é semelhante ao agarramento, no entanto, o contato corporal é muito mais intenso; os indivíduos envolvidos agarram-se fortemente com braços e/ou pernas, só soltando-se no final da interação; em geral envolve mordidas; (c) cutucão - um indivíduo puxa os membros superiores ou inferiores, barba, pêlos ou cauda de outro na tentativa de induzi-lo a brincar. Pode evoluir para um agarramento ou luta ou não resultar em qualquer outro tipo de brincadeira; (d) perseguição - quando um ou mais indivíduos correm atrás de outro;

- Comportamento agressivo: interação agonística entre dois ou mais indivíduos, com ou sem contato corporal. Geralmente envolve vocalizações. Foi classificado em cinco

tipos: (a) desentendimento/discussão - geralmente envolve dois indivíduos disputando um alimento, local de alimentação ou de descanso, envolvendo vocalização do tipo grito e algumas vezes rosnados. Pode ser considerado um comportamento agressivo leve e de fácil resolução; (b) briga - é semelhante ao desentendimento, porém em um contexto muito mais tenso e envolvendo, em geral, vários indivíduos. Várias vocalizações podem ser empregadas durante este tipo de interação social; (c) investida - um indivíduo arremete rapidamente seu corpo na direção de outro, que geralmente deixa o local imediatamente, emitindo vocalização do tipo grito; (d) enfrentamento - semelhante a uma investida, porém o indivíduo que é ameaçado não deixa o local, enfrentando o agressor; (e) implicância - um indivíduo cutuca, morde, puxa membros superiores ou inferiores, cauda, pêlos ou barba de um outro indivíduo em situações agonísticas. Pode envolver vocalizações dos tipos rosnado e grito;

- Cuidado alomaternal: cuidados dispensados aos infantes por qualquer indivíduo, independente de sexo, que não a sua própria mãe. Cuidados alomaternalis incluem: (a) transporte - o infante é carregado dorsal ou ventralmente durante deslocamentos longos ou curtos, direcionais ou não direcionais do grupo; (b) conforto - durante períodos de descanso, o infante fica agarrado, aconchegado a um indivíduo; (c) socorro - um ou mais

indivíduos ajudam um infante em situações embaraçosas, tais como transposições de passagens difíceis entre árvores;

- Catação: comportamento relacionado à limpeza da pele e pêlo dos indivíduos, consistindo na procura de ectoparasitas e/ou detritos, com o auxílio, principalmente, das mãos e, algumas vezes, da boca. Pode ser realizado por um indivíduo em outro (alocatação) ou em si mesmo (autocatação - que não é considerado um comportamento social);

- Comportamento sexual: interação sexual que envolve as classes macho adulto e fêmea adulta e algumas vezes macho subadulto. Estão incluídos nesta categoria comportamental: (a) cópula - o ato no qual o macho monta a fêmea, penetra-a e realiza movimentos pélvicos, com ou sem ejaculação (JONES, 1983, 1985); (b) interrupção de cópula - ato no qual um indivíduo, pertencente ao casal ou não, impede a finalização da cópula; (c) comportamento pré-copulatório - envolve, principalmente, mordidas leves nos membros e dedos e tapinhas e carícias na barba; (d) inspeção sexual - um macho toca, cheira e lambe a genitália feminina;

- Exibição do clitóris: comportamento realizado por fêmeas imaturas onde observa-se o clitóris ereto, com ou sem direcionamento para outro indivíduo;

- Exibição da vulva: a fêmea, com o corpo imóvel, levanta a cauda deixando a vulva à mostra frente a um receptor;

- Exibição do pênis: realizada por machos, independente de classe etária, onde observa-se a ereção do pênis, com ou sem direcionamento para outro indivíduo;

- Exibição do escroto: o macho, com o corpo imóvel, de costas para o indivíduo receptor, levanta a cauda deixando o escroto bem visível;

- Suplantação: mediante a aproximação de um indivíduo, outro desloca-se do local onde se encontrava e o primeiro passa a ocupá-lo;

- Marcação: um indivíduo, em pé ou deitado, esfrega alguma região do corpo, com movimentos rítmicos, em um galho;

- Cerimônia de saudação: duas fêmeas sentam-se uma em frente à outra, abraçam-se e cada uma coloca sua cabeça na área axilar da outra, alternadamente.

A análise dos dados coletados através da amostragem de "varredura instantânea", referente à distância entre vizinhos mais próximos, foi realizada com o auxílio do programa dBase III Plus. Posteriormente estes dados foram organizados em matrizes sociométricas.

Com os dados obtidos através da amostragem "todas as ocorrências" foram realizados testes estatísticos de qui-quadrado (x^2) (SIEGEL, 1975) para alguns dos comportamentos sociais observados.

As frequências esperadas de realização dos diferentes tipos de comportamento social por cada classe sexo-etária e indivíduo foram calculadas, mensalmente,

levando em consideração a frequência observada do comportamento nos respectivos meses e a composição do grupo, conforme realizado por GOULD (1992), ROBINSON (1986) e STRIER (1986). As frequências esperadas mensais foram somadas, resultando na frequência esperada de execução do comportamento em questão para a classe ou indivíduo em todo o período de estudo. Segundo COCHRAN (1954), quando houverem mais de duas categorias, o teste qui-quadrado para uma amostra não deve ser usado se mais de 20% das frequências esperadas forem inferiores a cinco ou se qualquer uma delas for inferior a um. SIEGEL (1975) aconselha, nestes casos, a combinação de categorias adjacentes a fim de aumentar as frequências esperadas e permitir o uso do teste. Desta forma, a classe fêmea subadulta, devido ao fato de estar presente no grupo apenas até fevereiro/1990 e assim apresentar baixas frequências esperadas de execução dos comportamentos (exceto brincadeira), foi agrupada com a classe fêmea jovem para a realização do teste em relação aos comportamentos agressivo, cuidado alomaternal e catação. Para catação outras categorias foram agrupadas: macho subadulto com macho jovem e macho infante com fêmea infante. Estes agrupamentos foram realizados levando-se em consideração a semelhança entre os padrões comportamentais das respectivas classes agrupadas. As classes subadultas foram agrupadas com as classes jovens de mesmo sexo devido ao fato de que alguns autores não fazem distinção entre estas, incluindo-as em uma única categoria, além da

semelhança comportamental citada acima. Os histogramas apresentados, independente destes agrupamentos, mostram as frequências observadas e esperadas de execução dos comportamentos por cada classe sexo-etária separadamente.

Os infantes NAN e CHI, que nasceram durante a pesquisa, só foram considerados após o segundo mês de vida para brincadeira e comportamento agressivo, e para catação e cuidado alomaternal (executores) não foram incluídos. Com relação ao cuidado alomaternal, os infantes ESC, ALV e BRA não foram incluídos como possíveis executores deste comportamento na composição do grupo nos dois primeiros meses da pesquisa (fevereiro e março), pois eram os únicos infantes e suas idades eram semelhantes. Após o nascimento de NAN e CHI passaram a ser considerados, pois realizavam cuidados alomaternais.

A taxa de execução de um comportamento foi obtida dividindo o número total de observações deste comportamento pelo número total de horas de observação do grupo.

Capítulo 3

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Durante o período de coleta de dados pela amostragem de "varredura instantânea" (fevereiro a julho/1990) o grupo de estudo gastou, em média, 68,5% (6470 registros) do seu período diurno descansando, 13,6% (1289) alimentando-se, 13,4% (1263) locomovendo-se, 0,4% (36) bebendo e apenas 4,1% (389) em interações sociais.

A partir da amostragem "todas as ocorrências" foi coletado um total de 1.365 registros de comportamento social, exceto vocalização. Destes comportamentos o mais freqüentemente observado foi a brincadeira que representou 45,3% das observações (618 registros). Além da brincadeira outros comportamentos sociais foram comumente observados neste estudo: comportamento agressivo - 28% (382 registros); cuidado alomaternal - 13% (178 registros); catação - 5,1% (69 registros) e comportamento sexual - 4,8% (65 registros). O restante das observações (3,9%) esteve distribuído entre os comportamentos dos tipos exibições (clitóris, pênis e escroto), suplantação, marcação e cerimônia de saudação.

JONES (1983) também observou os comportamentos brincadeira e catação entre os mais freqüentemente realizados por *A. caraya* no cativeiro, porém observou uma alta porcentagem de realização de suplantações, o que talvez

reflita a necessidade de afirmação de posições hierárquicas entre os indivíduos. Além disso, a diferença na proporção de suplantações observadas entre este estudo e JONES (1983) talvez deva-se ao fato deste comportamento ocorrer, muitas vezes, em silêncio, o que dificulta sua detecção na natureza, sendo, portanto, mais facilmente observado sob as condições de cativeiro, onde o espaço é mais restrito, podendo este comportamento ter uma maior importância na determinação da estrutura hierárquica do grupo.

Através das frequências absolutas observadas para cada comportamento social durante o período de estudo (fevereiro a julho/1990) (Tabela 4) e das porcentagens de observação de cada comportamento (Figura 6) pode-se observar que as porcentagens de brincadeira mantiveram-se altas nos dois primeiros meses (fevereiro e março), apresentando uma queda a partir de abril, período no qual ocorreu um aumento nas observações de comportamento agressivo e cuidado alomaternal. Estes três comportamentos sociais apresentaram diferenças significativas quanto à sua distribuição nos seis meses de amostragem ($\chi^2 = 268,038$ - brincadeira; $\chi^2 = 138,092$ - cuidado alomaternal; $\chi^2 = 60,712$ - comportamento agressivo; g.l. = 5; $p < 0,001$). Os cuidados alomaternal foram principalmente observados nos meses de junho e julho, como consequência do nascimento de filhotes no grupo de estudo nos meses de abril e maio (Figura 6). O aumento na proporção de comportamento agressivo parece estar relacionado ao nascimento dos filhotes e a tentativa dos indivíduos de

TABELA 4 - Frequência absoluta dos comportamentos sociais (exceto vocalização) observados durante os meses de coletas de dados através da amostragem "todas as ocorrências".

Meses	FEV	MAR	ABR	MAI	JUN	JUL	Total
Comportamento							
Brincadeira	144	235	62	58	37	82	618
C. agressivo	28	62	42	108	76	66	382
C. alomaternal	4	12	8	27	77	50	178
Catação	10	23	10	9	5	12	69
C. sexual	20	23	6	-	-	16	65
Exibições	14	16	-	8	2	3	43
Suplantação	4	2	-	1	1	-	8
Marcação	1	-	-	-	-	-	1
C. de saudação	-	1	-	-	-	-	1
Total	225	374	128	211	198	229	1365

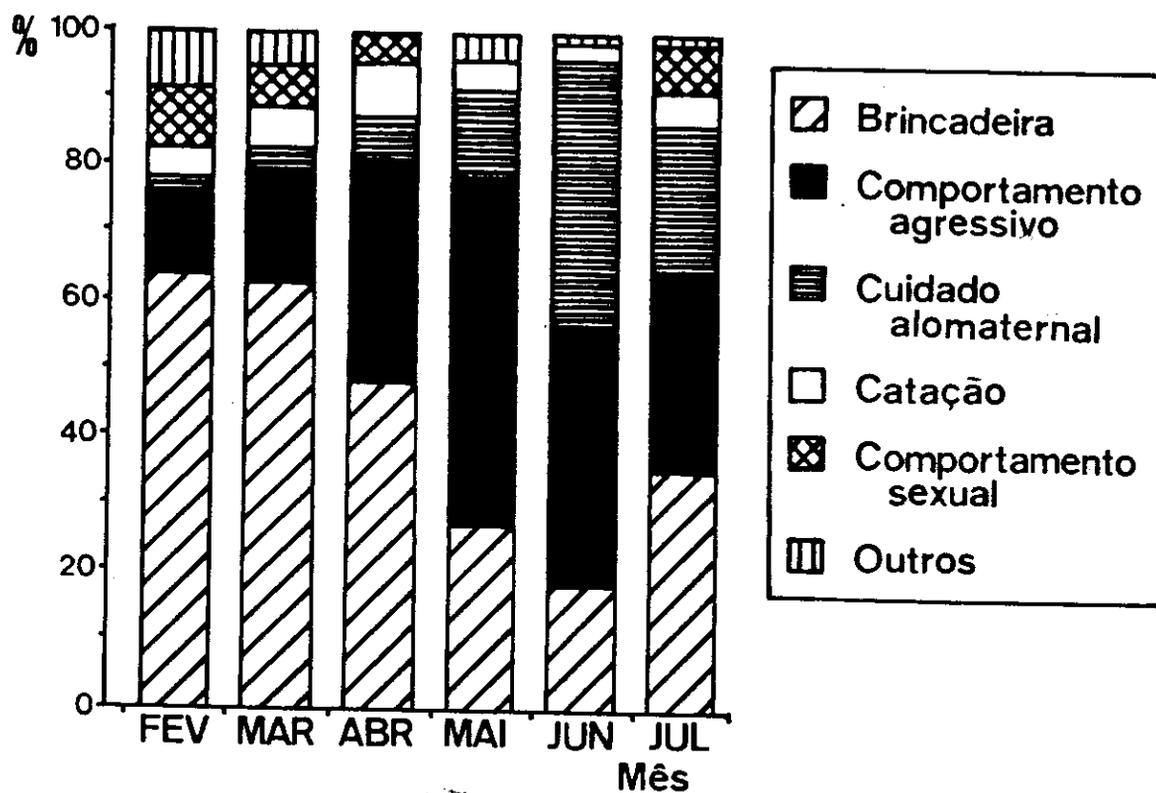


FIGURA 6 - Porcentagem de observação dos principais comportamentos sociais durante os meses de estudo.

realizarem cuidados alomaternais, impedidos pela mãe (muitas vezes através de agressão). A medida que o filhote cresce, no entanto, observa-se que a mãe torna-se mais acessível, permitindo que seu filhote seja cuidado por outros indivíduos e exibindo comportamentos menos agressivos.

Indivíduos adultos gastaram menos de 30% de suas interações sociais em brincadeiras, especialmente fêmeas (16,3%) (Figura 7). Para indivíduos imaturos, no entanto, estas porcentagens estiveram entre 59% e 82,7%, exceto para a classe fêmea subadulta (40%) (Figura 7). Machos tendem a dedicar uma maior proporção de seu comportamento social a brincadeiras do que fêmeas de mesma classe etária, sendo macho jovem a classe sexo-etária que apresentou a maior porcentagem (82,7%) de interações sociais dedicadas a brincadeiras (Figura 7).

O inverso foi observado com relação ao comportamento agressivo, onde macho e fêmeas adultos apresentaram porcentagens de observação de 37,8% e 49,6% respectivamente, enquanto para indivíduos imaturos estas porcentagens foram menores do que 30%, especialmente para macho jovem (8,2%) (Figura 7).

A classe sexo-etária fêmea subadulta apresentou, proporcionalmente, a maior porcentagem de observação de cuidados alomaternais (20%), apesar de não estar presente no grupo de estudo após o nascimento dos infantes NAN e CHI. Fêmeas jovens dedicaram 12,7% e fêmeas adultas 10% do seu comportamento social a cuidados alomaternais, enquanto as

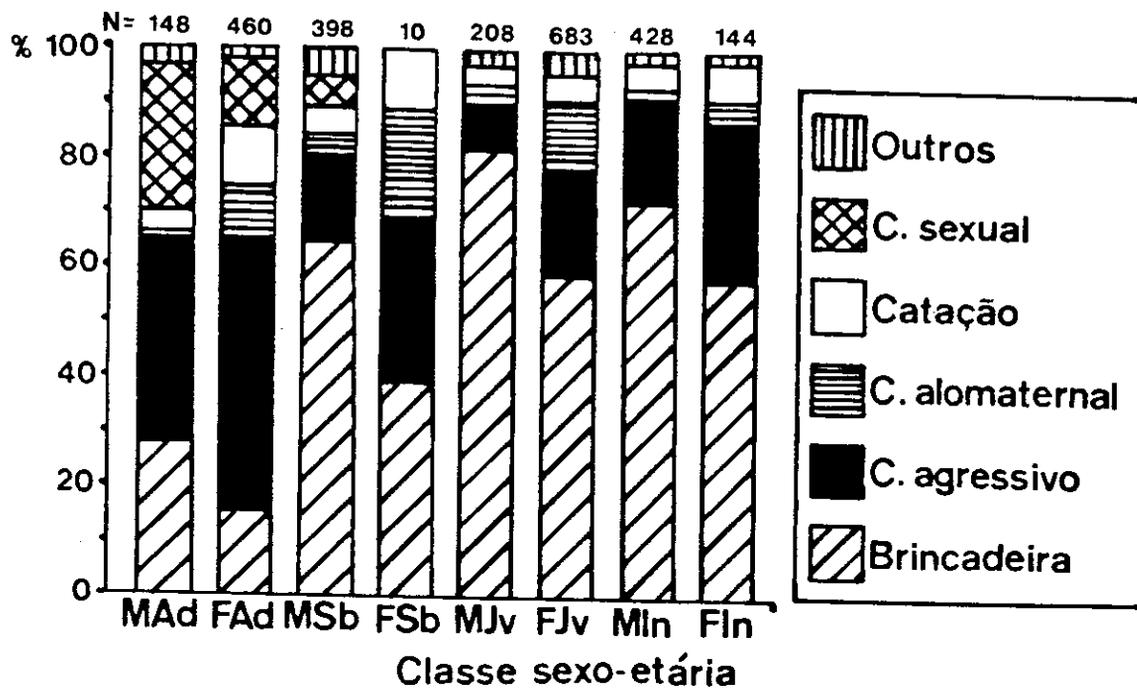


FIGURA 7 - Padrão de comportamento social observado nas classes sexo-etárias (N= número de interações sociais observadas para cada classe).

demais classes sexo-etárias dedicaram porcentagens menores do que 5% ao cuidado de infantes (Figura 7). O macho adulto dedicou menos de 1% de suas interações sociais a cuidados alomaternais (Figura 7), apesar de todos os infantes do grupo de estudo serem provavelmente seus filhos.

Fêmeas adultas e subadultas gastaram uma maior porcentagem de seu tempo dedicado a interações sociais em catações (10,4% e 10% respectivamente) do que as demais classes sexo-etárias (Figura 7).

Comportamentos sexuais foram executados somente por adultos e machos subadultos (Figura 7). Boa parte das interações sociais do macho adulto (26,4%) estiveram relacionadas a comportamentos sexuais (Figura 7) direcionados a fêmeas adultas durante seus períodos de receptividade.

A classe sexo-etária fêmea subadulta apresentou baixa freqüência em todos os comportamentos sociais observados devido ao fato de estar presente no grupo de estudo apenas no primeiro mês de amostragem (Tabela 1).

3.1. Brincadeira

Brincadeira é uma interação social que incorpora muitos dos componentes físicos dos padrões de comportamento do adulto, tais como aqueles usados em agressão, mas sem as suas conseqüências funcionais imediatas. A brincadeira é

também mais exagerada, repetitiva e variada que o comportamento "não-brincadeira" correspondente (FAGEN, 1981 apud WALTERS, 1987).

As classes que mais participaram de brincadeiras foram fêmea jovem (30,7% dos pares de brincadeira observados), macho infante (24,3%), macho subadulto (16,9%) e macho jovem (13,9%)(Figura 8). Segundo CARPENTER (1965) os jovens de *A. palliata* brincam durante cerca de 80% do seu período diurno. Em *A. fusca clamitans* a brincadeira é comum entre machos jovens (3-4 anos)(KATZ, 1990). NAKAMICHI (1989) observou que machos jovens de *Macaca fuscata* gastam mais tempo em brincadeiras do que fêmeas jovens. Em *Presbytis entellus* a brincadeira é a principal atividade consumidora de tempo nos jovens (JAY, 1965a). A brincadeira é realizada, principalmente, por machos jovens também em *Cebus* sp., porém é comum entre infantes, jovens e subadultos de ambos os sexos, se parceiros apropriados estão disponíveis (FREESE & OPPENHEIMER, 1981).

Como observado por BALDWIN & BALDWIN (1981), constatou-se, neste trabalho, que enquanto as fêmeas diminuem consideravelmente as suas frequências de brincadeira com o aumento da idade, os machos continuam brincando durante todo o estágio subadulto. Machos subadultos brincaram mais do que o esperado em *Brachyteles arachnoides* (STRIER, 1986) e em *Saimiri* esta classe engaja-se em vários tipos de brincadeiras com os jovens (BALDWIN, 1969). Já em *A. seniculus*, os machos subadultos

	FAd	MSb	FSb	MJv	FJv	MIn	FIn	Σ
MAd	7	16	.	9	10	3	.	45
FAd	6	12	1	6	23	15	13	83
MSb	58	.	64	55	58	13		276
FSb		-	.	1	2	.		4
MJv			-	58	81	9		227
FJv				115	193	46		501
MIn					25	20		397
FIn						.		101

FIGURA 8 - Matriz sociométrica das relações de brincadeira entre as classes sexo-etárias, onde o número apresentado no cruzamento de duas classes indica a quantidade de brincadeiras na qual ambas as classes interagiram.

ocasionalmente respondem ativamente ou ainda iniciam atividades com jovens (NEVILLE, 1972b).

Brincadeira envolvendo infantes ocorre frequentemente em *A. seniculus* (MACK, 1979), *A. palliata* (BALDWIN & BALDWIN, 1978) e *Pygathrix n. nemaus* (LIPPOLD, 1977). Embora as brincadeiras com infantes sejam incomuns em *Saimiri*, eles frequentemente tentam iniciar tais brincadeiras, mas os jovens mostram pouco interesse em brincar com infantes novos. Com o passar do tempo, os infantes adquirem os padrões comportamentais típicos das brincadeiras dos jovens e, então, as interações entre infantes e jovens tornam-se mais frequentes (BALDWIN, 1969; BALDWIN & BALDWIN, 1974). Em *Cebus apella*, os infantes machos parecem ser preferidos como companheiros sociais por outros indivíduos (WELKER et al., 1987), o que parece corresponder com o observado em *A. caraya* na ECB para brincadeiras, já que os machos infantes participaram de mais brincadeiras do que as fêmeas infantes (Figuras 8 e 9).

Os pares de brincadeiras mais frequentes foram fêmea jovem - macho infante (11,8% dos pares de brincadeira) e fêmea jovem - fêmea jovem (7%)(Figura 8). As brincadeiras entre infantes e fêmeas jovens são comuns em *A. seniculus* (MACK, 1979). Em *Presbytis entellus*, as fêmeas jovens gastam poucas horas do dia em brincadeiras, porém quando o fazem é mais provável que ocorra com outras fêmeas jovens ou infantes (JAY, 1965a).

TYS	ESQ	CAN	PEN	LEO	MAG	SER	SEM	GUI	COR	CAO	SET	PAL	ESC	ALV	CHI	BRA	NAN	FAD	MSB	FJV	MIN	Σ
	3	2	1	8	7	10	1	4	2	1	2	1	2	1	1	1	1	1	1	2	2	45
ESQ	1	1	3	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	1	5	5	5	5	5	5	5	16
CAN	2	2	1	2	2	2	1	1	1	1	1	1	1	5	5	5	5	5	5	5	5	22
PEN	2	1	2	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	1	4	4	4	4	4	4	4	28
LEO	1	2	1	2	1	2	2	2	2	2	2	2	2	1	2	2	2	2	2	2	2	20
MAG	48	37	7	5	4	3	7	10	8	1	5	1	5	1	8	8	8	8	8	8	8	150
SER	36	5	4	7	3	13	11	3	1	3	1	3	1	3	1	3	1	3	1	3	1	148
SEM	1	2	1	2	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	4
GUI	7	7	7	15	12	47	43	8	1	22	3	256	119	109	147	97	218	188	87	14	3	119
COR	9	20	11	23	19	10	1	3	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	109
CAO	19	15	18	19	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	109
SET	11	26	20	10	3	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	147
PAL	20	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	97
ESC	25	8	2	8	2	8	2	8	2	8	2	8	2	8	2	8	2	8	2	8	2	218
ALV	8	2	8	2	8	2	8	2	8	2	8	2	8	2	8	2	8	2	8	2	8	188
CHI	8	2	8	2	8	2	8	2	8	2	8	2	8	2	8	2	8	2	8	2	8	188
BRA	8	2	8	2	8	2	8	2	8	2	8	2	8	2	8	2	8	2	8	2	8	188
NAN	8	2	8	2	8	2	8	2	8	2	8	2	8	2	8	2	8	2	8	2	8	188
FAD	8	2	8	2	8	2	8	2	8	2	8	2	8	2	8	2	8	2	8	2	8	188
MSB	1	2	3	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6
FJV	21	8	123	16	16	16	16	16	16	16	16	16	16	16	16	16	16	16	16	16	16	16

FIGURA 9 - Matriz sociométrica das relações de brincadeira entre os indivíduos do grupo de estudo, onde o número apresentado no cruzamento de dois indivíduos indica o número de vezes em que um indivíduo participou de brincadeiras com o outro.

Os indivíduos que mais participaram de brincadeiras foram GUI, ESC, ALV, MAG, SER e SET (Figura 9). Devido à alta frequência de brincadeiras envolvendo fêmeas jovens não identificadas é possível que a seqüência dos indivíduos que mais brincaram se alterasse se estes valores tivessem sido computados para os indivíduos correspondentes.

Os pares de brincadeira mais frequentemente observados foram MAG-SER (48 interações), GUI-ESC (47), GUI-ALV (43), MAG-GUI (37) e SER-GUI (36)(Figura 9). Apesar de fêmea jovem ter sido a classe que mais participou de brincadeiras, talvez devido à sua maior representatividade no grupo de estudo, os pares citados acima incluem apenas machos imaturos, que foram as classes que gastaram as maiores proporções de seus respectivos comportamentos sociais em brincadeiras (Figura 7). Isto pode estar relacionado ao fato de os machos serem mais seletivos quanto a seus pares de brincadeira que as fêmeas e/ou ao grande número de brincadeiras envolvendo fêmeas jovens indeterminadas.

Além disso, observa-se na Figura 9 que a fêmea infante NAN participou de poucos pares de brincadeira (14 pares) e o macho infante CHI não participou. Este fato deve-se, provavelmente, à pouca idade destes indivíduos durante a coleta dos dados, fase na qual ainda apresentavam uma alta dependência materna (veja seção 3.13) e estavam começando a desenvolver suas habilidades motoras, e, portanto, não haviam atingido as condições ideais para o exercício da

brincadeira. Pesquisas realizadas com *A. seniculus* (MACK, 1979) e *A. palliata* (BALDWIN & BALDWIN, 1973) detectaram o início das brincadeiras nos infantes durante o terceiro ou quarto mês de vida e durante o estágio infante-2 (cerca de seis meses), respectivamente, o que concorda com o citado anteriormente. Em estudo com *A. fusca clamitans*, KATZ (1990) também observou baixa frequência de brincadeira nos infantes mais novos, porém argumentou que este fato teria sido ocasionado pela falta de parceiros da mesma idade. Discordando de KATZ (1990) acredita-se que esta baixa frequência esteja mais relacionada ao fato destes infantes mais novos engajarem-se, principalmente, na exploração de seu ambiente e na aquisição das habilidades motoras citadas anteriormente.

Fêmeas adultas, em geral, participaram de poucos pares de brincadeira (Figura 9) e quando o fizeram foi principalmente com seus próprios infantes. O fato de que fêmeas adultas brincam pouco é comum em várias espécies de primatas neotropicais (*A. fusca clamitans* - KATZ, 1990; *A. seniculus* - NEVILLE, 1972b; *A. palliata* - BALDWIN & BALDWIN, 1978; *Aotus* sp. - WRIGHT, 1981; *Cebuella pygmaea* - SOINI, 1988).

Embora BALDWIN & BALDWIN (1978) tenham observado poucas brincadeiras envolvendo machos adultos em *A. palliata*, neste estudo com *A. caraya*, o macho adulto interagiu com vários indivíduos, principalmente com machos jovens e subadultos (Figura 8).

Embora brincadeira não seja uma característica notável da vida adulta, indivíduos adultos de algumas espécies realizam este tipo de interação social com baixa frequência e curta duração. Muitos autores não encontraram explicações claras para este fato, porém, segundo DOLHINOW & BISHOP (1972), parte da explicação tem relação com o perigo potencial durante a corrida de aproximação, o contato físico da brincadeira e as dificuldades em deixar claro para o companheiro que a intenção é somente brincar. Talvez a razão real esteja relacionada ao fato das funções atribuídas à brincadeira visarem principalmente a aquisição de habilidades físicas e sociais, que já devem estar bem desenvolvidas na vida adulta.

Neste estudo, observou-se que o comportamento brincadeira não apresentou uma distribuição uniforme entre as diferentes classes sexo-etárias ($\chi^2 = 521,967$; g.l. = 7; $p < 0,001$). Esta diferença deve-se, principalmente, ao fato de que a classe fêmea adulta brincou muito menos do que o esperado pela composição do grupo e as classes macho jovem e macho infante brincaram muito mais que o esperado (Figura 10).

Como em qualquer outro comportamento social, diversas variáveis afetam a quantidade, qualidade e duração da brincadeira. O sexo dos indivíduos envolvidos é uma destas variáveis, tendo-se em vista que existem diferenças na brincadeira de primatas machos e fêmeas (LEE, 1983;

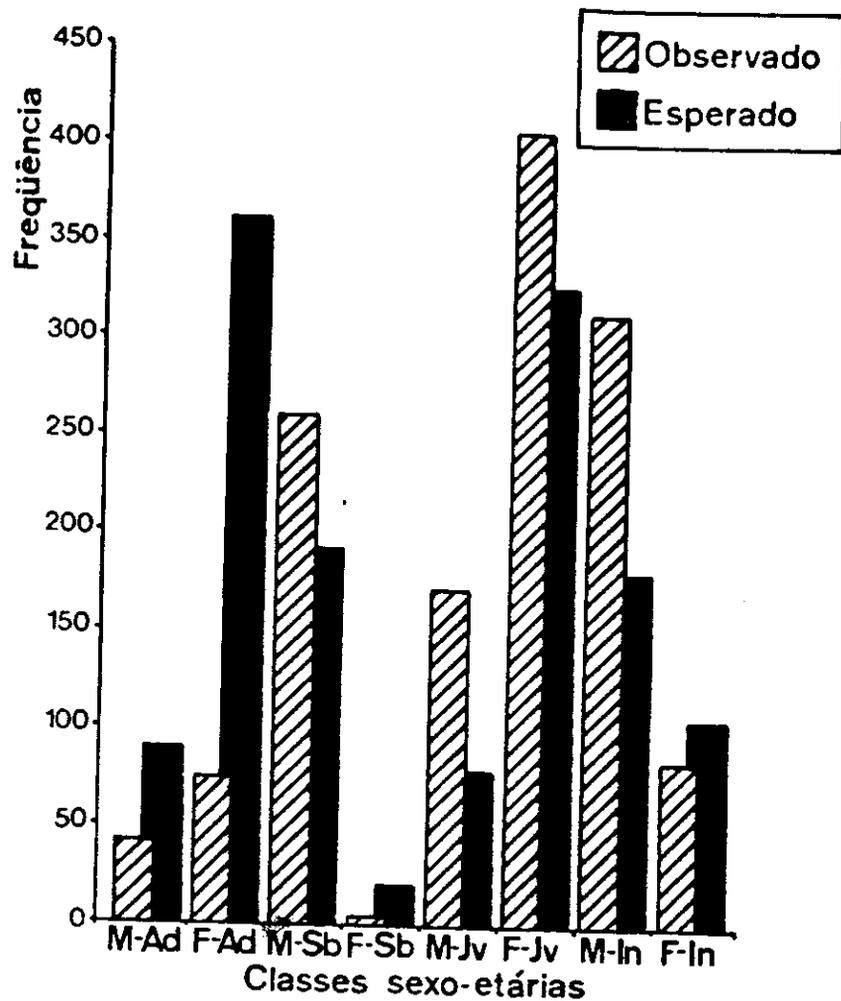


FIGURA 10 - Frequências (observada e esperada) de realização do comportamento brincadeira por classe sexo-etária.

POIRIER et al., 1978). Assim, se considerarmos que durante as brincadeiras os indivíduos realizam comportamentos semelhantes aos utilizados por adultos em outras situações é de se esperar que existam diferenças sexuais. Em geral, os machos brincam mais frequentemente e de forma mais agitada (WALTERS, 1987; WHITE, 1977). O fato de que machos são geralmente maiores e mais fortes e as diferenças nos níveis hormonais entre os dois sexos seriam fatores que poderiam explicar estas diferenças sexuais (POIRIER et al., 1978).

A idade é outra variável que influencia a quantidade de brincadeira, que em geral começa com níveis baixos, atinge um pico e depois diminui com o aumento da idade do indivíduo (LEE, 1983; POIRIER et al., 1978; WHITE, 1977).

Além disso, os animais tendem a brincar com companheiros da mesma faixa etária (BALDWIN & BALDWIN, 1978; GOODALL, 1965; JAY, 1965a; LEE, 1983; ROOSMALEN & KLEIN, 1988; SOUTHWICK et al., 1965; WALTERS, 1987), isto porque idades semelhantes dão força, habilidade e estilos preferidos de interação similares, aos companheiros de brincadeira.

Vários autores tem atribuído numerosas funções à brincadeira, as quais podem ser organizadas dentro de quatro categorias gerais:

- Desenvolvimento físico: a brincadeira parece oferecer uma oportunidade para a estimulação física necessária ao desenvolvimento próprio do tecido muscular,

esqueleto e sistema nervoso central, bem como o desenvolvimento de habilidades motoras essenciais para a sobrevivência (BALDWIN & BALDWIN, 1981; CARPENTER, 1965; CHALMERS, 1979; DOLHINOW & BISHOP, 1972; FREESE & OPPENHEIMER, 1981; JOLLY, 1985; LEE, 1983; POIRIER et al., 1978; SMITH, 1978; WALTERS, 1987; WHITE, 1977);

- Desenvolvimento e integração social: a brincadeira é vista como um importante aspecto do desenvolvimento psico-social normal e facilitaria a integração de um indivíduo dentro da estrutura do grupo e a formação de laços sociais (BALDWIN & BALDWIN, 1981; CARPENTER, 1965; DOLHINOW & BISHOP, 1972; LEE, 1983; MASON, 1965; POIRIER et al., 1978; SMITH, 1978; WALTERS, 1987);

- Estabelecimento de hierarquia de dominância (CARPENTER, 1934, 1965; MASON, 1965; POIRIER et al., 1978; SMITH, 1978; SYMONS, 1978; WALTERS, 1987);

- Comunicação social: a brincadeira pode facilitar a aprendizagem de respostas comunicativas apropriadas e o desenvolvimento de habilidades comunicativas (MASON, 1965; SMITH, 1978; WALTERS, 1987; WHITE, 1977).

A brincadeira pode, portanto, proporcionar vários benefícios durante todo o desenvolvimento ontogenético do indivíduo. Na ECB, o tempo dedicado ao estudo do comportamento social não foi suficiente para comprovar estes benefícios, porém acredita-se que sejam válidos para a espécie, já que brincadeira foi um comportamento mais realizado por indivíduos imaturos do que por adultos.

A brincadeira, no entanto, também implica em custos potenciais imediatos em termos de risco de lesão e gasto de tempo e energia. Porém, pode-se especular que os benefícios derivados da brincadeira sejam sempre maiores que os custos (WALTERS, 1987).

A freqüência de brincadeiras tem sido relacionada com a posição hierárquica da mãe, onde infantes de fêmeas de alta posição brincam mais e apresentam uma série mais extensa de companheiros de brincadeira (CHENEY, 1978b; DOLHINOW & BISHOP, 1972). No entanto, muitas vezes a escolha de companheiros para brincadeiras parece ser determinada pela composição etária do grupo (LEE, 1983) ou pela estrutura social da espécie (WALTERS, 1987). Além disso, na maioria e, talvez, em todas as espécies, as brincadeiras entre imaturos geralmente aparecem em contextos relaxados, quando o stress ambiental e social são mínimos (DOLHINOW & BISHOP, 1972; LEE, 1983), reduzindo consideravelmente sua freqüência se existe baixa disponibilidade de alimento e água (LEE, 1983), condições de tempo ruins, presença de inimigos e tensão intergrupar (WHITE, 1977). No grupo de estudo da ECB, durante situações de tensão intragrupal causadas, por exemplo, por interações agressivas, qualquer tipo de brincadeira cessava imediatamente. O mesmo ocorrendo quando pessoas estranhas ao grupo aproximavam-se e durante condições climáticas adversas. A freqüência observada de brincadeiras diminuiu consideravelmente durante os meses de junho e julho, quando as temperaturas apresentaram-se

bastante baixas (temperaturas médias de 11,6°C e 15,5°C, respectivamente). O mês de maio, apesar de não apresentar temperaturas tão baixas (temperatura média de 20,5°C) foi o segundo mês com menor frequência de brincadeiras, isto pode ser devido ao fato deste mês ter apresentado, segundo BICCA-MARQUES (1991), um maior consumo de folhas que são mais pobres em energia do que frutos e flores (TEMERIN et al., 1984); já que brincadeiras são consideradas energeticamente dispendiosas, elas só são possíveis se existe uma abundância de alimentos (ALTMANN, 1959) e é de se esperar que sua frequência baixe nos meses mais frios, uma vez que os animais necessitam de mais energia para manterem sua temperatura corporal em níveis ideais (KATZ, 1990). Em um grupo de *Saimiri*, estudado por BALDWIN & BALDWIN (1974), nenhuma interação de brincadeira foi observada. Havia escassez de seus alimentos preferidos e 95% do seu período diurno foram gastos em forrageamento, deixando pouco tempo para outras atividades.

Esta sensibilidade a condições sociais e ecológicas sugere que brincadeira não é frequentemente um componente social indispensável para a capacidade de formar e manter relações entre indivíduos jovens. A privação de brincadeira periódica não necessariamente produz um adulto socialmente incompetente. Isto também sugere que brincadeira não precisa ocorrer dentro de um tempo fixo ou em uma rígida sequência durante o desenvolvimento. No entanto, quando ocorrem brincadeiras, o contexto social no qual aparecem e a

natureza das interações de brincadeira podem aumentar as habilidades físicas e a complexidade das relações entre os imaturos (LEE, 1983).

Observa-se ainda na Figura 10 que a fêmea subadulta participou de brincadeiras menos que o esperado pela composição do grupo de estudo. Com o aumento da idade, fêmeas passam a participar cada vez menos de brincadeiras, preferindo gastar seu tempo com fêmeas adultas que tenham parido recentemente (CHALMERS, 1979) em relações como catação e cuidado alomaternal.

Das 618 brincadeiras registradas, o tipo agarramento (Figura 11) foi o mais freqüentemente observado (87,4%) (Figura 12), como nas espécies *A. seniculus* (MACK, 1979) e *Brachyteles arachnoides* (STRIER, 1986), enquanto os demais tipos (cutucão, perseguição e luta) tiveram baixas freqüências de observação (Figura 12).

Agarramentos ocorrem, também, em espécies como *Cacajao calvus rubicundus* (FONTAINE & DUMOND, 1977) e *Cebus* sp. (FREESE & OPPENHEIMER, 1981);

Alguns pesquisadores (por exemplo, BALDWIN & BALDWIN, 1974; SCHALLER, 1965; SOUTHWICK et al., 1965) não fazem distinção entre as brincadeiras do tipo agarramento e luta, incluindo-os em uma única categoria, comumente denominada luta.

Embora perseguições tenham sido pouco observadas neste estudo, é um padrão comportamental registrado em



FIGURA 11 - Agarramento entre dois indivíduos imaturos, na postura pendurada.

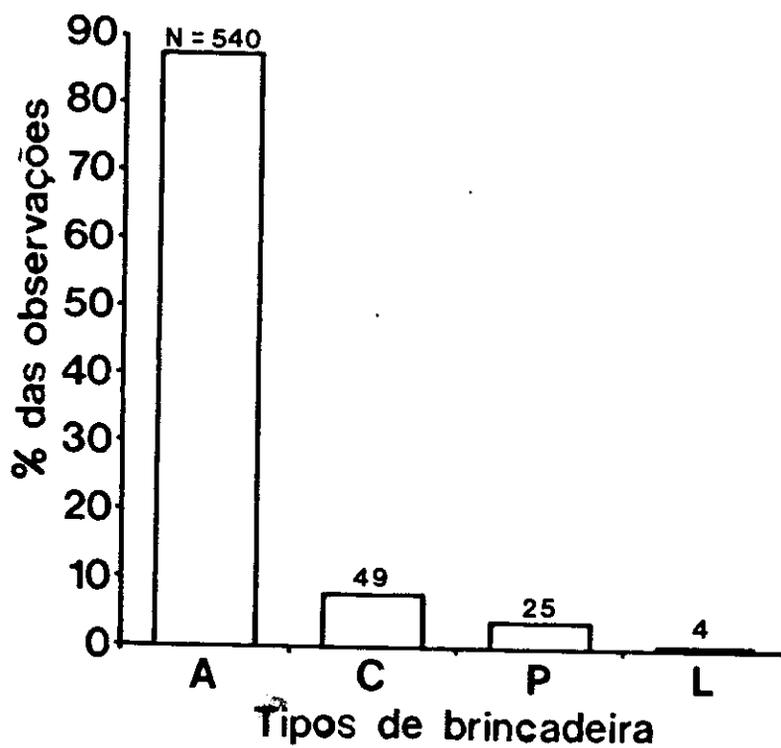


FIGURA 12 - Porcentagem das observações das brincadeiras dos tipos agarramento (A), cutucão (C), perseguição (P) e luta (L) (N= número de interações).

várias espécies de primatas (por exemplo, *A. palliata* - BALDWIN & BALDWIN, 1978; CARPENTER, 1934; *Lagothrix* sp. - RAMIREZ, 1988; *Ateles p. paniscus* - ROOSMALEN & KLEIN, 1988; *Cebus* sp. - FREESE & OPPENHEIMER, 1981; *Saimiri* sp. - BALDWIN & BALDWIN, 1974; *Macaca mulatta* - SOUTHWICK et al., 1965; *Gorilla gorilla beringei* - SCHALLER, 1965);

O tamanho do grupo de brincadeira variou de dois a nove indivíduos (Tabela 5), sendo que os grupos mais freqüentemente observados foram os compostos por dois indivíduos (85,8%)(Tabela 5). Este último foi, também, o tamanho de grupo geralmente observado em espécies como *A. palliata* (BALDWIN & BALDWIN, 1978), *Brachyteles arachnoides* (STRIER, 1986), *Cebus capucinus* (FREESE & OPPENHEIMER, 1981), *Saimiri sciureus* (BALDWIN, 1969) e *Gorilla gorilla beringei* (SCHALLER, 1965). Em *Lagothrix* sp. (RAMIREZ, 1988) e *Cebuella pygmaea* (SOINI, 1988) os grupos de brincadeira variaram de dois a quatro indivíduos e em *Presbytis entellus* (JAY, 1965a) chegaram a conter 16 participantes, porém o tamanho médio variou de dois a quatro indivíduos.

SOUTHWICK et al. (1965) registraram em *Macaca mulatta* que grupos de brincadeira entre infantes eram de somente dois ou três indivíduos, enquanto em brincadeiras entre jovens os grupos freqüentemente consistiam de quatro a dez participantes. CARPENTER (1934) observou que em *A. palliata* os grupos de brincadeira aumentam em tamanho com a idade do indivíduo até atingirem o estágio jovem, e a partir daí, coincidentemente com o declínio na quantidade de

TABELA 5 - Número de indivíduos das classes sexo-etárias nos diferentes tamanhos de grupo de brincadeira (N = freqüência de observação dos tamanhos de grupo de brincadeira).

Tamanho do grupo (N)	Classe sexo-etária							
	MAD	FAD	MSB	FSB	MJV	FJV	MIN	FIN
2 (530)	39	60	208	4	130	299	247	73
3 (70)	3	15	46	-	34	59	43	10
4 (9)	-	-	3	-	3	17	11	2
5 (6)	-	-	1	-	4	19	6	-
6 (2)	-	-	-	-	-	8	4	-
9 (1)	-	-	2	-	1	4	2	-
Total (618)	42	75	260	4	172	406	313	85

brincadeiras, menos animais interagem juntos. No grupo de estudo da ECB, este fato é corroborado com relação às fêmeas enquanto nos machos este declínio foi observado apenas a partir da idade adulta.

Os indivíduos adultos, independente do sexo, só estiveram presentes em grupos pequenos de brincadeira (dois ou três indivíduos)(Tabela 5).

O maior grupo observado continha nove indivíduos, a brincadeira foi do tipo agarramento e ocorreu no chão. Assim, agarramento foi o tipo de brincadeira que envolveu maiores grupos, seguido de perseguição. Luta e cutucão tiveram grupos de, no máximo, três indivíduos (Tabela 6).

Em 272 ocasiões, foram anotadas as posturas corporais utilizadas por cada animal envolvido em agarramentos (Tabela 7). A partir destes dados pode-se observar que a postura de agarramento mais utilizada foi a pendurada (71,7%)(Figura 11), o que concorda com o observado em *A. seniculus* (MACK, 1979) e *A. palliata*, onde a luta (= agarramento + luta, neste estudo) pendurada é a mais frequentemente observada, embora também possa ocorrer enquanto os participantes estão, face a face, em um grande galho (CARPENTER, 1934). As classes sexo-etárias que mais utilizaram este tipo de postura, em relação ao seu número total de observações, foram macho infante (83,6%), fêmea jovem (79,3%) e macho jovem (69,2%)(Tabela 7).

Brincadeiras foram observadas durante todo o dia, porém houve diferença significativa quanto à sua

TABELA 6 - Número de indivíduos das classes sexo-etárias por tamanho de grupo nos diferentes tipos de brincadeira (N = frequência de observação dos tamanhos de grupo de brincadeira).

a) Agarramento

Tamanho do grupo (N)		Classe sexo-etária							
		MAD	FAD	MSB	FSB	MJV	FJV	MIN	FIN
2	(469)	33	47	188	3	115	262	231	59
3	(60)	2	9	39	-	29	55	41	5
4	(5)	-	-	1	-	3	7	8	1
5	(4)	-	-	1	-	3	12	4	-
6	(1)	-	-	-	-	-	4	2	-
9	(1)	-	-	2	-	1	4	2	-
Total (540)		35	56	231	3	151	344	288	65

b) Cutucão

Tamanho do grupo (N)		Classe sexo-etária							
		MAD	FAD	MSB	FSB	MJV	FJV	MIN	FIN
2	(42)	5	11	11	1	9	23	13	11
3	(7)	1	6	2	-	2	3	2	5
Total (49)		6	17	13	1	11	26	15	16

TABELA 6 - Continuação

c) Perseguição

		Classe sexo-etária							
Tamanho do grupo (N)		MAD	FAD	MSB	FSB	MJV	FJV	MIN	FIN
2	(16)	1	-	7	-	5	14	2	3
3	(2)	-	-	3	-	2	1	-	-
4	(4)	-	-	2	-	-	10	3	1
5	(2)	-	-	-	-	1	7	2	-
6	(1)	-	-	-	-	-	4	2	-
Total	(25)	1	-	12	-	8	36	9	4

d) Luta

		Classe sexo-etária							
Tamanho do grupo (N)		MAD	FAD	MSB	FSB	MJV	FJV	MIN	FIN
2	(3)	-	2	2	-	1	-	1	-
3	(1)	-	-	2	-	1	-	-	-
Total	(4)	-	2	4	-	2	-	1	-

TABELA 7 - Frequência das posturas corporais utilizadas pelas classes sexo-etárias durante agarramentos.

Postura	Classe sexo-etária								Total
	MAD	FAD	MSB	FSB	MJV	FJV	MIN	FIN	
Pendurado	-	2	24	-	36	65	61	7	195
Deitado	1	2	11	-	5	8	10	3	40
Sentado	1	4	5	1	9	8	1	1	30
Em pé	1	-	1	-	2	1	1	1	7
Total	3	8	41	1	52	82	73	12	272

distribuição entre as classes horárias ($\chi^2 = 84,59$; g.l. = 13, $p < 0,001$). Para este teste os valores esperados foram calculados levando-se em consideração o número de horas de observação em cada classe horária. Picos de brincadeiras foram observados no final da manhã (entre 10:00 e 12:00) e no final da tarde (entre 17:00 e 18:00) (Figura 13). As atividades de brincadeira foram freqüentemente observadas em outras espécies entre 10:00 e 12:00 (BERNSTEIN, 1964; LIPPOLD, 1977), assim como no final do dia (BERNSTEIN, 1964; FREESE & OPPENHEIMER, 1981; LIPPOLD, 1977; SOINI, 1988), quando o grupo está preparando-se para passar a noite (DOLHINOW & BISHOP, 1972; FREESE & OPPENHEIMER, 1981).

3.2. Comportamento agressivo

As formas e intensidades das interações agressivas utilizadas por indivíduos dentro do seu grupo variam fortemente dependendo da espécie, organização social, contexto social e local de estudo (WALTERS & SEYFARTH, 1987). Estas interações geralmente incluem mordidas (MENDES, 1989; NICOLSON, 1987; STRIER, 1986; WELKER et al., 1987), empurrões (MENDES, 1989), bofetadas (MENDES, 1989; RICHARD, 1987), aproximações bruscas, expressões faciais (ZUNINO, 1986), lutas (RICHARD, 1970, 1987; RODMAN & MITANI, 1987; WELKER et al., 1987) e ameaças (NICOLSON, 1987; WELKER et al., 1987).

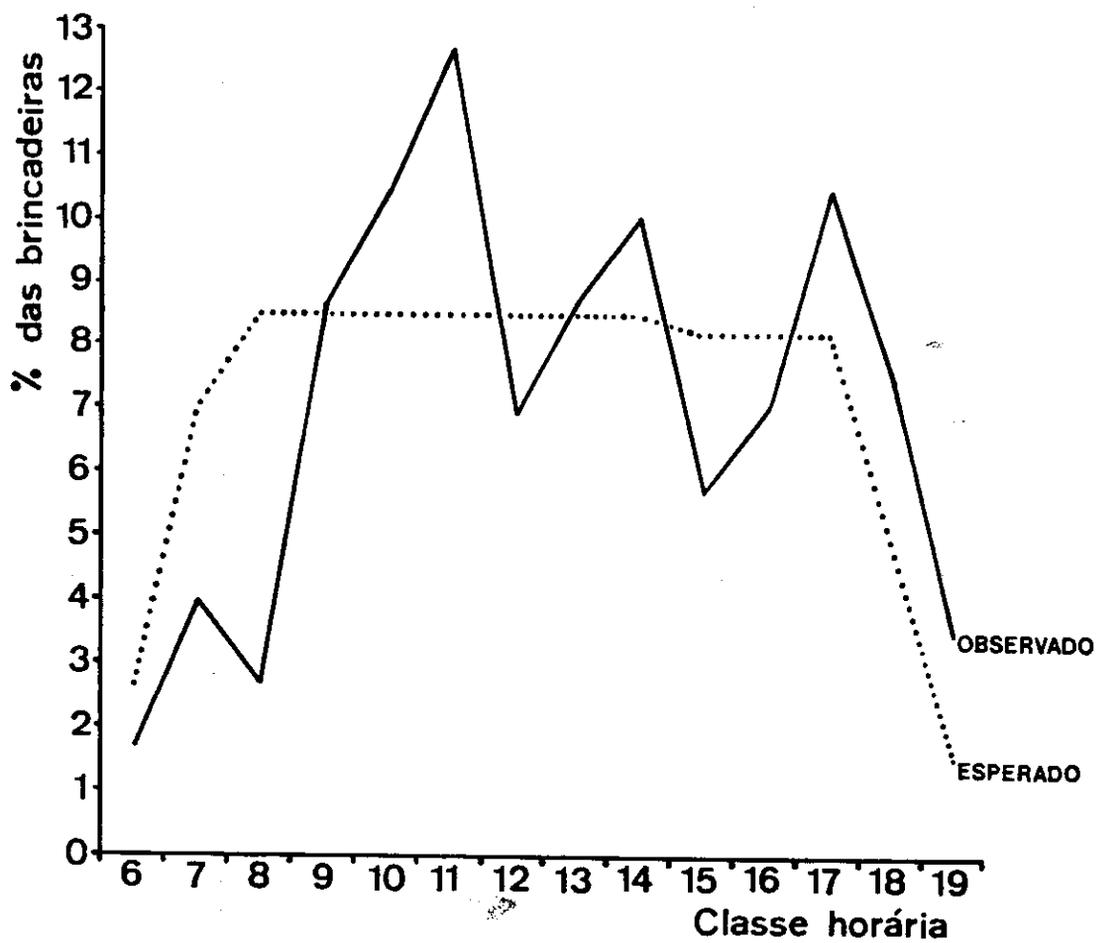


FIGURA 13 - Distribuições observada e esperada de brincadeiras ao longo do dia.

Os bugios tem sido considerados muito pacíficos em suas interações intragrupais (ALTMANN, 1959; BERNSTEIN, 1964; CARPENTER, 1934; CROCKETT & POPE, 1988; NEVILLE, 1972b), resultado, provavelmente, de uma adaptação a uma dieta predominantemente folívora (JOLLY, 1985; MENDES, 1989; SEKULIC, 1983b), onde a presença de compostos secundários impõem forças seletivas aos indivíduos determinando altos limiares de agressão (JONES, 1980b). Assim, para indivíduos com dieta folívora, considerada energeticamente pobre, pode ser muito dispendioso interagir agressivamente com outros (MENDES, 1989). Além disso, posturas, gestos e, principalmente, vocalizações em *Alouatta*, são sistemas altamente desenvolvidos de interações comunicativas, os quais, quando operados efetivamente, reduzem conflitos e lutas (CARPENTER, 1965).

Para se caracterizar agressividade considera-se não somente suas frequências absoluta e relativa, mas também sua severidade (WALTERS & SEYFARTH, 1987), para isto levando-se em consideração lesões apresentadas pelos indivíduos como ossos quebrados, dígitos inflexíveis, dobrados ou ausentes, falta de membros, orelhas rasgadas, falta de dentes, feridas recentes e cicatrizes (que indicam lesões passadas) (CROCKETT & POPE, 1988).

Assim, apesar da reputação de passividade dos bugios, registros de lesões sugerem que embora a agressão possa ser infreqüente, comumente é severa resultando em lesões físicas (CROCKETT & POPE, 1988). Lesões foram

observadas por CHIVERS (1969) em machos adultos de *A. palliata* e por NEVILLE (1972a) e RUDRAN (1979) em *A. seniculus*.

No grupo de estudo, nenhuma lesão resultante dos encontros agressivos ocorridos durante o período de estudo foi notada. Porém, no início das amostragens, dois indivíduos apresentavam lesões físicas: a fêmea adulta CAN tinha o braço esquerdo fraturado (provavelmente devido à uma queda ao chão) e o macho subadulto MAG, a ausência de um dente canino.

Das 382 observações de comportamento agressivo, o tipo desentendimento (Figura 14) foi o mais freqüentemente observado (69,9% das interações agressivas)(Figura 15). Investidas ocorreram em 23,8% das observações de comportamento agressivo (Figura 15). JONES (1983) também observou investidas em *A. caraya* cativo, envolvendo, geralmente, disputa por um local de alimentação ou descanso, as quais podiam resultar em suplantações.

Os demais tipos de comportamento agressivo (briga, implicância e enfrentamento) tiveram baixas freqüências de observação (4,2, 1,8 e 0,3%, respectivamente)(Figura 15).

Perseguições são muitas vezes utilizadas por várias espécies de primatas (MENDES, 1989; RICHARD, 1987; RODMAN & MITANI, 1987; SANTINI, 1985; STRIER, 1986; WELKER et al., 1987; YOUNG, 1981b). Em *A. palliata*, YOUNG (1981b) observou um macho adulto mais velho perseguindo outro macho adulto por aproximadamente três minutos. Na ECB, perseguições foram



FIGURA 14 - Comportamento agressivo do tipo desentendimento.

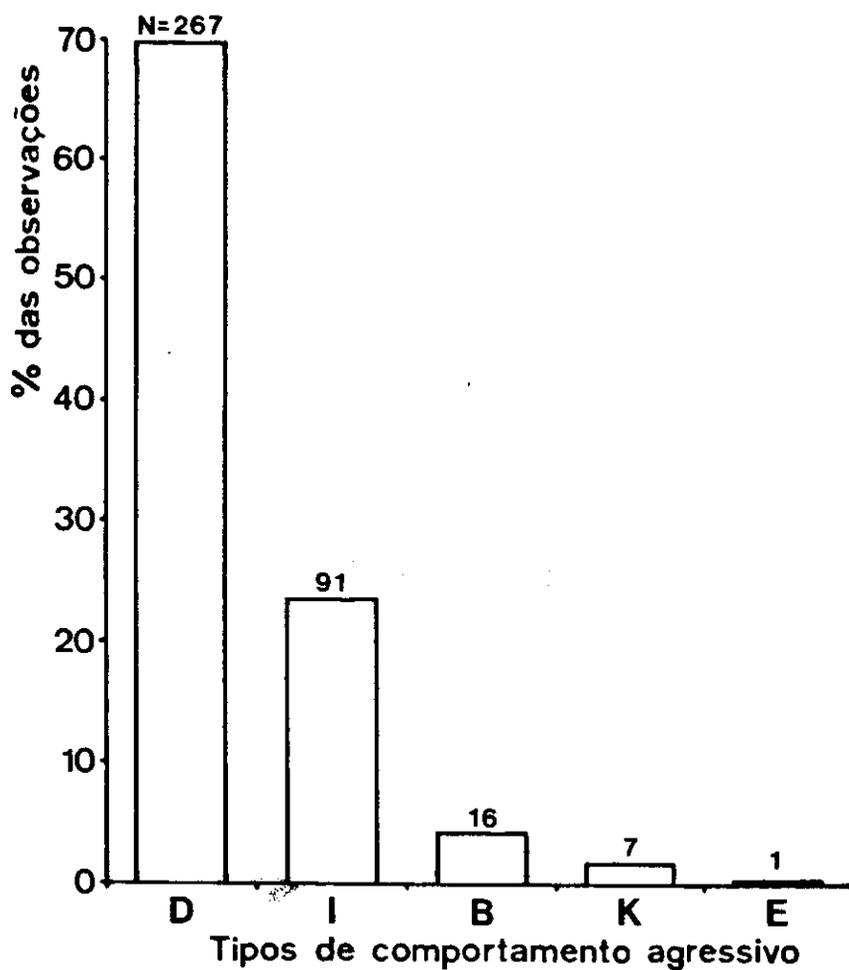


FIGURA 15 - Porcentagem das observações de comportamentos agressivos dos tipos desentendimento (D), investida (I), briga (B), implicância (K) e enfrentamento (E) (N = número de interações).

observadas durante o avistamento de indivíduos expulsos do grupo.

Muitos autores tem freqüentemente argumentado que machos são mais agressivos que fêmeas. Porém, segundo SMUTS (1987), a análise em termos de freqüência de interações agonísticas sugere que não existe nenhuma diferença sexual consistente. Em alguns estudos, machos engajam-se em interações agonísticas mais freqüentemente que fêmeas, mas em outros o inverso é verdadeiro (SMUTS, 1987). Os machos exibem mais comportamento agressivo do que fêmeas em *Ateles*, enquanto em *Cebus*, interações agonísticas envolvem tanto machos quanto fêmeas (ROBINSON & JANSON, 1987). Em *Saimiri*, na época de acasalamento, a agressão ocorre mais freqüentemente entre machos, enquanto, no restante do ano, é mais comumente direcionada para machos por fêmeas (BALDWIN & BALDWIN, 1981). Porém, as agressões podem ser mais severas entre machos (SMUTS, 1987).

Antigamente pensava-se que o comportamento agressivo em *Alouatta* também envolvia principalmente os machos adultos. Mais recentemente, evidências tem sugerido que outros grupos sexo-etários também envolvem-se neste tipo de interação social (CROCKETT & POPE, 1988). As razões pelas quais os indivíduos interagem agressivamente variam muito dentro e entre espécies. Em bugios, agressão tem sido observada por fêmeas do grupo direcionada para fêmeas solitárias (SEKULIC, 1982b), inferida entre fêmeas em contexto de dispersão forçada de fêmeas imaturas por fêmeas

reprodutivas (CROCKETT, 1984)(ver Emigração), e em contextos de defesa dos infantes de potenciais infanticídios e perseguição de novos machos imigrantes (CROCKETT & SEKULIC, 1984; SEKULIC, 1983a). A agressão pode estar relacionada com competição reprodutiva (CROCKETT & POPE, 1988; SEKULIC, 1983b; SMUTS, 1987; WALTERS & SEYFARTH, 1987) e com o status dos membros do grupo (CROCKETT & POPE, 1988; JONES, 1980b). Em *A. seniculus* esta competição reprodutiva é violenta para machos e fêmeas. Para ambos os sexos os benefícios ganhos através de competição agressiva intrasexual é a oportunidade para entrar ou permanecer em um grupo estável, o que é um pré-requisito para o sucesso reprodutivo nesta espécie (CROCKETT & POPE, 1988). O comportamento agressivo pode, ainda, estar envolvido em disputas por alimento, água e locais de alimentação ou descanso (WALTERS & SEYFARTH, 1987).

Relações de parentesco parecem influenciar a distribuição da agressão. Pode-se dizer que a quantidade de tolerância destinada aos diferentes parentes correlaciona-se com seu grau de similaridade genética (CLUTTON-BROCK & HARVEY, 1976). Deste modo, em cebineos e atelineos, fêmeas mostram pouca agressão para seus infantes dependentes e são freqüentemente relativamente tolerantes com seus jovens mais velhos. Machos também podem mostrar redução de agressão em relação a prováveis filhotes (ROBINSON & JANSON, 1987).

Para o tipo investida, foram confeccionadas matrizes por individuo e por classe sexo-etária. Isto porque, ao

contrário dos demais tipos de comportamento agressivo, durante as investidas podia-se visualizar claramente o agressor e o agredido.

Assim, considerando-se apenas as investidas, fêmea adulta foi a classe sexo-etária mais agressora (51,6% das investidas), seguida pela classe macho adulto (30,8%)(Figura 16). E as classes sexo-etárias mais agredidas foram macho subadulto (34,1%) e fêmea jovem (33,0%)(Figura 16). Observou-se diferença significativa entre as classes sexo-etárias, tanto em relação aos agressores ($x^2 = 128,035$, g.l. = 6, $p < 0,001$) quanto aos agredidos ($x^2 = 44,067$, g.l. = 6, $p < 0,001$). Em termos de agressores, as classes que agrediram mais do que o esperado foram macho adulto e fêmea adulta, enquanto as demais agrediram menos que o esperado (Figura 17A). Para agredidos, macho subadulto, fêmea subadulta e fêmea jovem foram as classes sexo-etárias agredidas mais que o esperado (Figura 17B).

A grande maioria das investidas foi realizada por adultos (82,4%), as quais geralmente foram direcionadas para indivíduos imaturos (89,3%)(Figura 16). Isto pode indicar que investidas, em geral, são realizadas por indivíduos dominantes sobre subordinados.

Fêmeas adultas investindo em fêmeas jovens foi o par mais frequentemente observado (22 registros), seguido pelo macho adulto investindo em macho subadulto (20)(Figura 16). Ocorreu um aumento na frequência de investidas de fêmeas adultas sobre fêmeas jovens após o nascimento dos infantes

		Agressor							Σ	
		MAd	FAd	MSb	FSb	MJv	FJv	MIn		FIn
Agredido	MAd	-	1	1
	FAd	1	6	2	.	.	1	1	1	12
	MSb	20	10	1	31
	FSb	1	.	.	-	1
	MJv	.	.	2	.	-	.	.	.	2
	FJv	4	22	1	.	2	.	1	.	30
	MIn	2	2	1	.	.	1	.	1	7
	FIn	.	6	1	7
Σ	28	47	7	.	2	2	2	3	91	

FIGURA 16 - Matriz sociométrica do comportamento agressivo do tipo investida entre as classes sexo-etárias, onde o número apresentado no cruzamento de dois indivíduos indica o número de vezes em que um indivíduo (agressor) agrediu outro (agredido) (Número total de investidas = 91).

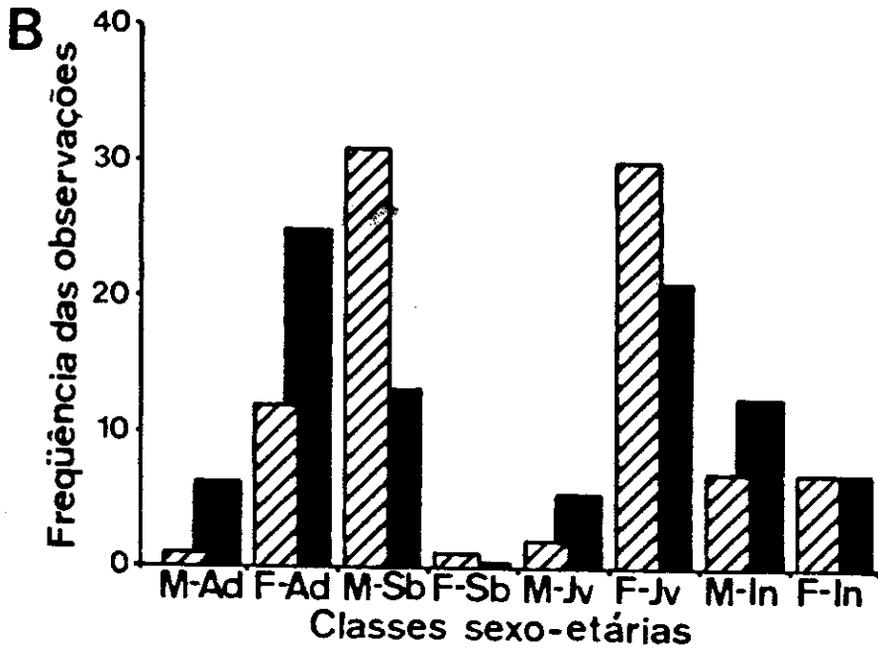
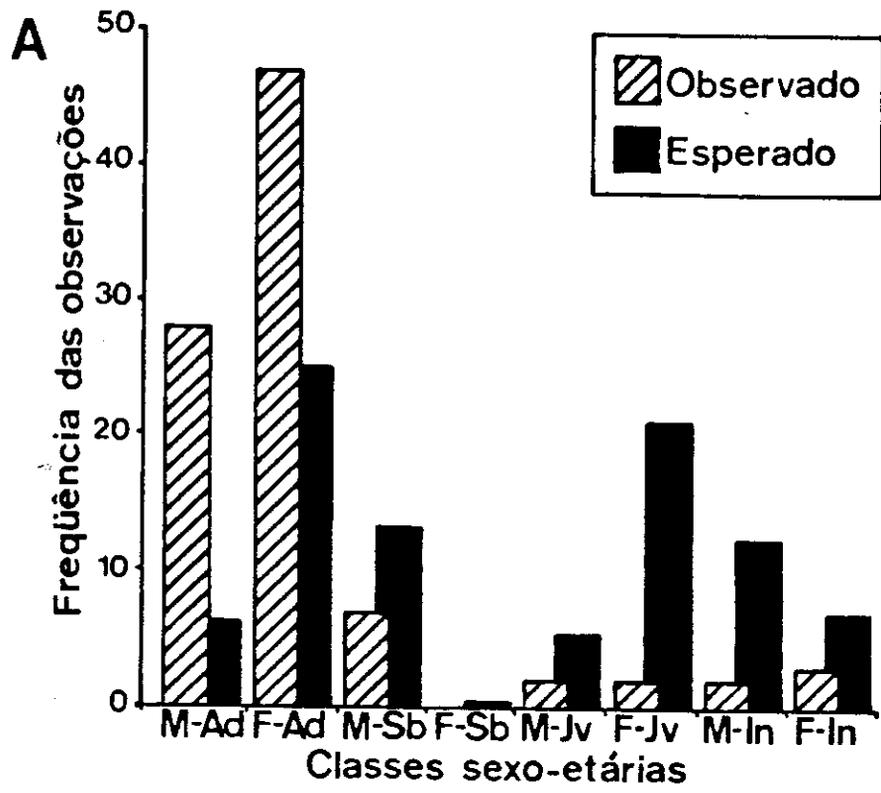


FIGURA 17 - Frequências observadas e esperadas de investidas:
 (A) agressores e (B) agredidos.

NAN e CHI. Em vista da insistência das fêmeas jovens em pegar os recém-nascidos, as fêmeas adultas investiam sobre elas na tentativa de dissuadi-las de pegar o infante. Com relação ao macho adulto, observa-se que das 28 investidas realizadas por ele, 64,3% foram sobre um macho subadulto (SER). Esta alta frequência de investidas de TYS sobre SER deveu-se provavelmente ao grande interesse sexual mostrado por SER pela fêmea, sexualmente receptiva, CAN durante o período em que TYS acasalava com ela. TYS mostrou-se ofensivo perante qualquer aproximação de SER. CARPENTER (1965) observou que a maior incidência de conflitos ocorre entre machos adultos e machos adultos mais novos ou jovens mais velhos.

Em termos de indivíduo, pode-se observar na Figura 18 que, para investida, TYS - macho adulto (28 registros) e PEN e ESQ - fêmeas adultas (21 e 14, respectivamente) foram os indivíduos mais agressores, sendo, SER - macho subadulto (21) e SET - fêmea jovem (17) os indivíduos mais agredidos.

Com relação aos demais comportamentos agressivos, cuja grande maioria foram desentendimentos, as classes sexo-etárias mais envolvidas foram fêmea adulta (27,3%) e fêmea jovem (23,6%), ao contrário das classes macho jovem (2,7%) e fêmea subadulta (0,5%)(Figura 19). Segundo WALTERS (1987), as fêmeas imaturas são receptoras e iniciantes mais frequentes de agressões relacionadas com competição por alimento e por companheiros sociais do que machos imaturos, isto porque fêmeas representam competição de maior duração

Agressor

	TYS	ESQ	CAN	PEN	LEO	MAG	SER	SEM	GUI	COR	CAO	SET	PAL	ESC	ALV	CHI	BRA	NAN	?FJV	Σ	
TYS	—	.	.	1	1
ESQ	.	—	.	1	.	1	2
CAN	1	1	—	4	.	.	1	1	.	.	.	8
PEN	.	.	.	—
LEO	—	1	1	2
MAG	2	5	.	1	.	—	1	.	.	.	9
SER	18	.	3	.	.	.	—	21
SEM	1	—	1
GUI	.	.	1	.	.	2	.	.	—	3
COR	1	1	.	3	—	5
CAO	.	1	.	1	1	.	.	.	2	.	—	5
SET	3	3	2	6	2	—	1	17
PAL	1	—	1
ESC	1	—	1
ALV	1	.	1	1	1	.	1	.	.	.	—	6
CHI	—
BRA	.	3	1	1	.	1	—	.	.	.	6
NAN	.	.	.	1	—	.	.	1
?FJV	.	.	.	1	.	.	1	—	.	2
Σ	28	14	8	21	4	4	2	.	3	.	2	.	.	1	1	.	3	.	.	91	

Agredido

FIGURA 18 - Matriz sociométrica de investidas entre os indivíduos do grupo de estudo, onde o número apresentado no cruzamento de dois indivíduos representa o número de vezes em que um indivíduo (agressor) investiu sobre outro (agredido) (Número total de investidas = 91).

	FAd	MSb	FSb	MJv	FJv	MIn	FIn	?	Σ
MAd	7	6	2	.	12	2	.	.	29
FAd	14	28	.	4	54	28	17	2	154
MSb	11	8	4	1	58
FSb	.	-	.	.	.	1	.	.	3
MJv	.	.	-	.	4	3	4	.	15
FJv	.	.	.	-	9	21	2	20	133
MIn	4	5	7	.	79
FIn	4	.	36
?	23	57

FIGURA 19 - Matriz sociométrica das relações de comportamento agressivo (exceto investida) entre as classes sexo-etárias, onde o número apresentado no cruzamento de duas classes indica a frequência deste comportamento que envolveu estas classes.

por recursos, já que os machos eventualmente emigram de seus grupos. Isto, no entanto, provavelmente não ocorre na ECB, onde ambos os sexos emigram (ver Emigração).

Os pares de classes sexo-etárias mais freqüentemente observados em comportamentos agressivos sempre envolveram fêmeas adultas que interagem com fêmeas jovens (54 registros), machos subadultos (28) e machos infantes (28)(Figura 19).

As fêmeas adultas PEN (62 registros) e CAN (55) e a fêmea jovem SET (56), foram os indivíduos mais freqüentemente envolvidos em comportamentos agressivos e os pares mais comumente observados foram PEN-SET (18), CAN-ALV (15) e CAN-SER (13) (Figura 20).

A presença do par PEN-SET deve-se a tentativa de PEN em afastar SET de seu filhote recém-nascido NAN. O par CAN-ALV (mãe e filho) aparece devido à insistência de ALV em mamar mesmo em idade bastante avançada e de CAN já encontrar-se grávida. E, CAN-SER, pelo grande e insistente interesse demonstrado por SER durante o período de receptividade da fêmea adulta CAN.

Segundo WALTERS & SEYFARTH (1987), a freqüência de agressão entre dois indivíduos não necessariamente reflete a agressividade total de sua relação social. Desde que taxas de agressão são em alguma extensão dependentes da freqüência com que indivíduos ficam em contato, animais que associam-se regularmente podem parecer mais agressivos um com o outro do que aqueles que gastam menos tempo juntos.

	ESQ	CAN	PEN	LEO	MAG	SER	SEM	GUI	COR	CAO	SET	PAL	ESC	ALV	CHI	BRA	NAN	FAD	MSB	FJV	MIN	?	Σ
TYS	1	4	1	1	2	4	2	.	.	.	7	.	.	2	5	.	.	29
ESQ	3	4	.	4	1	.	.	1	2	5	.	3	.	.	7	2	33
CAN	6	.	1	13	.	4	1	.	3	.	1	15	.	2	2	.	.	55
PEN	1	1	4	.	1	5	4	18	.	1	3	.	8	.	8	4	1	.	62
LEO	2	1	2	.	1	3	6	.	.	17
MAG	1	2	.	2	.	.	.	2	1	.	.	18
SER	1	1	3	.	.	2	.	1	1	32
SEM	1	3
GUI	3	1	1	3	4	.	5	1	.	.	23
COR	2	1	1	1	4	3	.	2	21
CAO	3	3	1	20
SET	56
PAL	3
ESC	4	31
ALV	48
CHI	1	1
BRA	35
NAN	1
FAD	1
MSB
FJV	5	2	10																				37
MIN	.	.	3																				3
?			23																				57

FIGURA 20 - Matriz sociométrica das relações de comportamento agressivo (exceto investida) entre os indivíduos do grupo de estudo, onde o número apresentado no cruzamento de dois indivíduos indica o número de vezes em que estes indivíduos interagiram agressivamente entre si.

3.3. Cuidado alomaternal

O cuidado alomaternal tem sido registrado em uma grande variedade de mamíferos e aves, sendo muito freqüentemente observado em (1) grupos relativamente pequenos e fechados caracterizados por um alto grau de parentesco entre os membros; (2) grupos familiares nos quais os filhotes permanecem com seus pais por um ou dois anos após o desmame ou mesmo após alcançarem a maturidade reprodutiva; e (3) grupos altamente sociais e cooperativos onde indivíduos são freqüentemente aparentados (embora não necessariamente) (RIEDMAN, 1982).

Em *Alouatta* este comportamento tem sido descrito e estudado sob condições de semi-cativeiro (*A. caraya* - LINDBERGH, 1978) e liberdade (*A. seniculus* - NEVILLE, 1972b; SEKULIC, 1983a; *A. palliata* - BALDWIN & BALDWIN, 1973; *A. pigra* - BOLIN, 1981).

O estudo de LINDBERGH (1978) sugere que há uma mudança significativa na taxa de desenvolvimento de infantes criados socialmente em decorrência do cuidado alomaternal.

No presente trabalho, houve uma diferença significativa quanto à realização de cuidados alomaternalis pelas diferentes classes sexo-etárias ($\chi^2 = 77,198$; g.l. = 6; $p < 0,001$). Esta diferença deve-se, principalmente, ao fato de que as classes fêmea jovem e macho adulto tiveram freqüências observadas muito alta e muito baixa, respectivamente, em relação a freqüência esperada. Além

destas, as classes sexo-etárias machos subadulto e infante e fêmea subadulta também contribuíram com esta diferença, porém não tão acentuadamente (Figura 21).

Além de fêmea jovem, as únicas classes que foram observadas realizando cuidados alomaternalis mais do que o esperado foram fêmeas adulta e subadulta (Figura 21).

Muitos dos exemplos documentados de cuidado alomaternal envolvem fêmeas jovens. Em estudo com *A. caraya*, LINDBERGH (1978) observou que a maioria (86,3%) dos transportes dispensados aos infantes foram realizados por fêmeas jovens, e em um estudo com *Cebus apella*, WELKER et al. (1987) registraram que 73% dos cuidados alomaternalis foram realizados por esta classe.

Além disso, são as fêmeas, independente da idade, os indivíduos mais interessados em fêmeas adultas com infantes (BALDWIN, 1969; LINDBERGH, 1978; MASON, 1965; NEVILLE, 1972b). Em *A. caraya*, o socorro alomaternal é oferecido por fêmeas de todas as idades (LINDBERGH, 1978). Em *A. seniculus*, as fêmeas adultas são os indivíduos mais frequentemente envolvidos em cuidado alomaternal (MACK, 1979).

Observa-se, ainda na Figura 21, que todos os machos, independente de classe etária, realizaram uma frequência menor de cuidados alomaternalis do que o esperado.

Em *Alouatta*, em geral, machos não participam ativamente do cuidado alomaternal (BOLIN, 1981; SMITH, 1977), porém exibem um alto grau de tolerância com os

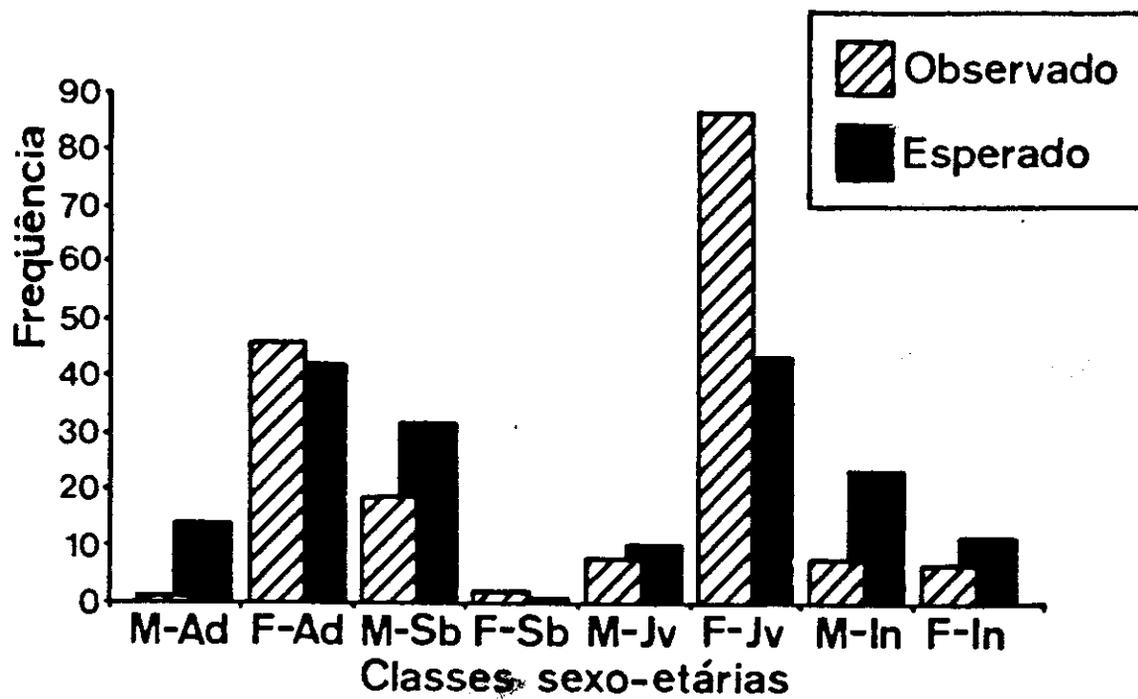


FIGURA 21 - Frequências observadas e esperadas de cuidado alomaternal por classe sexo-etária.

infantes (BALDWIN & BALDWIN, 1973; BOLIN, 1981; NEVILLE, 1972b) e ajudam em situações de perigo (BOLIN, 1981; LINDBERGH, 1978; SMITH, 1977).

A participação ativa do macho adulto na criação do filhote é comum em espécies monogâmicas (BOLIN, 1981). Estudos (KLEIMAN, 1977) tem demonstrado que a relação entre o peso do infante ao nascer e o peso da mãe, é um fator decisivo no cuidado realizado pelo macho em espécies onde os filhotes nascem proporcionalmente maiores. Em bugios, além desta relação ser pequena, nasce apenas um infante por vez, enquanto em algumas espécies monogâmicas do Novo Mundo, o nascimento de gêmeos é a regra (BOLIN, 1981).

Além disso, em espécies onde o potencial reprodutivo do macho é efetivamente o mesmo das fêmeas (espécies monogâmicas), o cuidado paternal ocorre mais freqüentemente. Já em sociedades onde os machos tem a oportunidade de acasalar com mais de uma fêmea, fato comum em *Alouatta*, um extensivo cuidado paternal é menos provável de desenvolver-se, pois eles podem produzir mais filhotes por unidade de tempo do que as fêmeas e, assim, cada infante representa para o macho um rendimento menor do potencial reprodutivo do que para as fêmeas (CLUTTON-BROCK & HARVEY, 1976).

BOLIN (1981), no entanto, em seu estudo com *A. pigra* em Belize, observou que os machos de seus grupos, apesar da semelhança com outros grupos de *Alouatta*, distinguiram-se por engajarem-se mais ativamente no cuidado dos infantes, embora ocorressem variações entre eles.

De acordo com a Tabela 8 os indivíduos que mais realizaram cuidados alomaternal foram as fêmeas jovens SET (51 cuidados), COR (18) e CAO (16) (Figura 22), as fêmeas adultas LEO (27) e CAN (15) e o macho subadulto MAG (17). Este último apesar de pertencer a uma classe sexo-etária que cuidou menos do que o esperado está entre os principais indivíduos que realizaram este comportamento.

Apenas um indivíduo não realizou cuidado alomaternal durante o período deste estudo, a fêmea adulta PEN. Isto, provavelmente, porque teve filhote dependente praticamente durante todo o período, e, também, talvez indique que esta fêmea seja dominante. Os machos TYS e SER, adulto e subadulto, respectivamente, e a fêmea jovem PAL realizaram apenas um cuidado cada (Tabela 8). Apesar da baixa frequência de cuidados alomaternal realizados pelo macho adulto no período de observação, durante a fase de reconhecimento dos animais, algumas vezes, ele foi visto carregando um macho infante, provavelmente ESC, durante deslocamentos pelo chão, conforme observa-se na Figura 23. No caso de PAL, a baixa frequência de cuidados deve-se, provavelmente, ao fato de ela estar presente no grupo de estudo apenas até março/1990, época em que os infantes ESC, ALV e BRA estavam com idades entre 8 e 11 meses e mostravam-se bastante independentes, e NAN e CHI ainda não haviam nascido.

Várias hipóteses tem sido propostas para determinar os benefícios decorrentes do cuidado alomaternal. Os

TABELA 8 - Frequência de cuidados dispensados aos infantes pelas alomães.

Infante	ESC	ALV	CHI	BRA	NAN	Total
Alomãe						
TYS				01		01
LEO	01	07	02	04	13	27
CAN		**	02	01	12	15
ESQ			**	**	04	04
PEN	**				**	00
MAG				01	16	17
SER					01	01
SEM			**	02	**	02
GUI	01				08	09
PAL		01	**		**	01
SET		02	01		48	51
COR		01	02		15	18
CAO			05	01	10	16
?FJV					01	01
ESC	**				05	05
ALV		**			03	03
BRA				**	07	07
Total	02	11	12	10	143	178

** Relação alomãe-infante impossível



FIGURA 22 - Cuidado alomaternal da fêmea infante BRA pela fêmea jovem CAO em julho/1989.



FIGURA 23 - Macho adulto carregando macho infante durante locomoção pelo chão.

benefícios citados para a alomãe são (1) prática maternal: fêmeas imaturas e nulíparas podem aprender a cuidar de seus próprios infantes pela prática com outros infantes (GOULD, 1992; JOLLY, 1985; LANCASTER, 1971; RIEDMAN, 1982); (2) aumento do "status" do indivíduo que realiza cuidados alomaternais: de acordo com esta hipótese a posse de um infante, particularmente se sua mãe tiver alta posição hierárquica, dá ao indivíduo certos privilégios (por exemplo, redução de agressão, aumento no acesso a indivíduos de alta posição hierárquica e a recursos) (NICOLSON, 1987; RIEDMAN, 1982). Em *Papio cynocephalus ursinus* e *Cercopithecus aethiops*, por exemplo, os infantes de fêmeas de maior posição hierárquica recebem maior atenção de alomães, as quais são raramente abusivas (NICOLSON, 1987); (3) pela associação com infantes e suas mães, fêmeas imaturas podem estar tentando maximizar suas chances de permanecerem no grupo natal (SEKULIC, 1983a) e integrarem-se na estrutura social das fêmeas adultas (CHENEY, 1978a).

Para a mãe, o principal benefício que tem sido proposto, é o aumento na eficiência de forrageamento enquanto os infantes estão sendo cuidados por outro indivíduo (GOULD, 1992; JOLLY, 1985; MASATAKA & KOHDA, 1988; NICOLSON, 1987; RIEDMAN, 1982; SEKULIC, 1983a). No grupo de *A. caraya* da ECB e em *A. palliata* (GLANDER, 1974), *Saimiri sciureus* (DUMOND, 1968), *Cercopithecus aethiops* (LANCASTER, 1971) e, possivelmente, *Gorilla gorilla* (SCHALLER, 1963) mães foram observadas deixando seus infantes com outras

fêmeas exatamente no momento de sua partida para áreas de alimentação. Devido à alta frequência de tentativas de realização de cuidado alomaternal, principalmente por fêmeas jovens, observada neste estudo, um outro benefício para a mãe em permitir o cuidado alomaternal, talvez seja o simples fato desta poder descansar sem ser perturbada pelas insistentes alomães.

Tem sido sugerido que, para o infante, os benefícios que o cuidado alomaternal pode trazer são (1) aumento da chance de um infante ser adotado se sua mãe morrer (NICOLSON, 1987; SEKULIC, 1983a); (2) socorro em situações de perigo (GOULD, 1992; SEKULIC, 1983a); e (3) melhoria do "status" (SEKULIC, 1983a) e socialização do infante (GOULD, 1992; SEKULIC, 1983a).

O comportamento alomaternal é influenciado pela idade do infante, a posição hierárquica da mãe, o parentesco entre o par mãe-filhote e as potenciais alomães e a idade e a experiência reprodutiva das alomães (NICOLSON, 1987).

O infante que mais recebeu cuidados foi a fêmea NAN (143 cuidados = 80,3%) principalmente de SET e MAG (Tabela 8).

GLANDER (1974) observou que em *A. palliata* fêmeas jovens mostram maior interesse que machos jovens pelos infantes, independente do sexo. LINDBERGH (1978) também observou que fêmeas jovens de *A. caraya* mostram maior interesse, porém com acentuada preferência por machos infantes. LINDBERGH (1978) concluiu, ainda, que as

principais alomães são os prováveis irmãos mais velhos dos infantes, o que não foi comprovado no grupo de estudo com relação a NAN, pois o indivíduo que mais a cuidou foi a fêmea jovem SET, cujo grau de parentesco não foi determinado. No entanto, COR, sua provável irmã, esteve entre os três principais indivíduos que a cuidaram. No caso de CHI, apesar da baixa frequência de cuidados alomaternalis, o indivíduo que mais realizou este comportamento foi sua provável irmã CAO.

Como observa-se na Tabela 8, os outros infantes receberam pouco cuidado alomaternal. No caso de ESC e ALV (machos) e BRA (fêmea) isto deve estar relacionado às suas idades no princípio da coleta sistemática dos dados comportamentais (10 a 11 meses - machos e 8 a 9 meses - fêmea), idades nas quais os infantes já apresentam um certo grau de independência. Este fato concorda com o observado por LINDBERGH (1978), onde infantes com idade superior a nove meses não foram vistos recebendo cuidado alomaternal. Já o macho infante CHI foi pouco cuidado, provavelmente, devido à sua pouca idade (aproximadamente dois meses) no término desta pesquisa.

Analisando a Tabela 9 nota-se que os cuidados alomaternalis destinados aos infantes NAN e CHI (nascidos em 06/abril e 15-25/maio/1990, respectivamente) tiveram baixas frequências no primeiro mês de suas vidas. Este padrão comportamental foi também observado em outras espécies de *Alouatta*, como *A. palliata* (BALDWIN & BALDWIN, 1973; BOLIN,

TABELA 9 - Número de cuidados alomaternais dispensados aos
 infantes durante os meses de estudo (fevereiro a
 julho/1990).

Infante	ESC	ALV	CHI	BRA	NAN	Total
Mês						
FEV		01	--	03	--	04
MAR	01	05	--	06	--	12
ABR	01	05	--	01	01	08
MAI			--		27	27
JUN			03		74	77
JUL			09		41	50
Total	02	11	12	10	143	178

-- Infante ausente durante o período em questão

1981), bem como em espécies como *Cebus apella* (WELKER et al., 1987), e pode estar relacionado com o fato de que as mães parecem evitar aproximações e contatos dos indivíduos do grupo com o infante logo após o seu nascimento. Porém, aos poucos, parece aumentar a sua tolerância e começa a permitir estes contatos (MACK, 1979; MASON, 1965).

A fêmea infante NAN, nos primeiros dias, foi cuidada apenas uma vez pela fêmea adulta LEO, provavelmente a mais velha do grupo:

10/abril/1990 - 15:00 - NAN fica agarrada ao braço de PEN que tenta sem sucesso tirá-la dali. LEO, então, aproxima-se e puxa NAN delicadamente para acomodá-la melhor. Depois que a situação se normaliza LEO afasta-se novamente.

Em *A. caraya* semicativo o transporte de infantes por fêmeas adultas multiparas foi limitado aos infantes com menos de quatro dias de idade, parecendo haver relação com a cor da pelagem do infante ao nascer, a qual seria atrativa para estes indivíduos; além disso, o cuidado alomaternal por fêmeas adultas pode ser comum quando as filhas ficam adultas ou quando as fêmeas de um mesmo grupo conhecem-se desde a infância (LINDBERGH, 1978). Ambas as hipóteses podem ter relação com o observado na ECB.

No final do primeiro mês de vida houve um aumento nos cuidados destinados a NAN, atingindo um máximo, durante o período de observação, no início de seu terceiro mês de vida. Depois disso ocorreu um decréscimo no final do

terceiro e início do quarto mês. LINDBERGH (1978) observou que em *A. caraya* o cuidado alomaternal também foi freqüente no terceiro mês, continuando comum até o oitavo mês.

Com relação ao macho infante CHI observa-se na Tabela 9 que este recebeu apenas 12 cuidados alomaternalis durante o período de estudo. Ao comparar o número de cuidados recebidos por NAN e CHI em idades semelhantes, observa-se que CHI recebeu muito menos cuidados que NAN. Isto deve-se, provavelmente, ao fato de NAN, em idade semelhante a CHI, ter sido o único infante novo do grupo. Além disso, após o nascimento de CHI, NAN estava em um período de maior atratividade, tendendo a receber mais cuidados que CHI.

Observa-se, ainda, que os infantes ESC, ALV e BRA, após o nascimento de NAN não receberam mais cuidados (Tabela 9), passando, no entanto, a realizá-los, embora em baixa freqüência (Tabela 8).

Dos 178 casos de cuidado alomaternal, 120 (67,4%) foram do tipo transporte. Em duas ocasiões a fêmea adulta ESQ foi observada carregando a fêmea infante NAN juntamente com seu infante CHI, um dorsal e outro ventralmente, durante locomoção direcional. Comportamento semelhante foi registrado por GLANDER (1974) em *A. palliata*. Neste estudo, prováveis "seqüestros" de infantes por alomães fazem parte desta categoria. No entanto, o seqüestro seria um tipo abusivo de cuidado alomaternal. A alomãe, ao seqüestrar o infante, afasta-se rapidamente da mãe cada vez que esta

aproxima-se na tentativa de recuperar seu filhote. Os três seqüestros de infantes observados foram por fêmeas jovens. Em *A. caraya* cativo foram observados seqüestros de infantes por parte de fêmeas jovens e também por fêmeas adultas (NEVILLE et al., 1988).

O cuidado alomaternal do tipo conforto ocorreu em 52 ocasiões (29,2%) e o socorro foi observado em apenas seis ocasiões (3,4%). Como observado por LINDBERGH (1978), os casos mais comuns de socorro envolveram o auxílio na transposição de passagens difíceis. Indivíduos podem fazer peso para baixar um galho para que o infante possa alcançá-lo ou "fazer ponte", servindo as costas do indivíduo como ponte para o infante atravessar uma "falha" entre dois galhos. Comportamento do tipo "fazer ponte" tem sido registrado para algumas espécies de *Alouatta* (*A. caraya* - LINDBERGH, 1978; *A. palliata* - COLLIAS & SOUTHWICK, 1952), porém nunca foi observado em *A. seniculus* por NEVILLE (1972b). Em espécies como *Brachyteles arachnoides* tem sido observado em fêmeas adultas (STRIER, 1986).

3.4. Catação

Níveis e usos da catação variam enormemente entre as espécies, algumas permanecendo como um par ou grupo social com pouca ou nenhuma catação (MOYNIHAM, 1976),

enquanto em outras, sessões de catação refletem relações diárias (JOLLY, 1985).

Catação apresenta a função de manutenção dos laços sociais do grupo, além da remoção de detritos do pêlo dos animais (CHALMERS, 1979; CHENEY et al., 1987; HALL & DEVORE, 1965; OKY & MAEDA, 1973; SCHALLER, 1965; SEYFARTH, 1983), que catam seletivamente as partes do corpo que indivíduos não podem alcançar por si próprios (HUTCHINS & BARASH, 1976), como cabeça, pescoço e costas (MARLER, 1965).

As sessões de catação nos bugios são geralmente curtas, durando frequentemente cerca de um minuto (CROCKETT & EISENBERG, 1987; NEVILLE, 1972b).

A taxa de catação encontrada para o grupo de estudo foi 0,20 catações/hora. Para *A. palliata*, JONES (1979, 1980b) encontrou taxas de 0,03 e 0,09 para dois grupos de bugios em dois habitats de floresta tropical seca. Em um grupo cativo de *A. caraya* foi encontrada uma taxa de 6,35 catações/hora (JONES, 1983).

Catação é um comportamento social que manifesta-se diferentemente conforme a classe sexo-etária, a posição social (SANTINI, 1985) e o parentesco (SILK, 1987). Segundo SILK (1987), as catações são primeiramente direcionadas para parentes, mas interações entre não parentes também são observadas. Assim, SEYFARTH (1983) argumenta que a atratividade de um indivíduo como par de catação está relacionada com os benefícios que este pode oferecer aos outros; desta maneira, se parentes genéticos próximos

permitem, provavelmente, mais o acesso a locais de alimentação e a formação de alianças, então catação ocorrerá mais frequentemente entre estes indivíduos. No entanto, em espécies que apresentam hierarquias de dominância, indivíduos de alta posição podem oferecer maiores benefícios futuros, sendo então os companheiros preferidos de catação (SEYFARTH, 1983).

A distribuição por classe sexo-etária das 69 observações de catação é apresentada na Figura 24, onde pode-se observar que as classes que mais cataram foram fêmea adulta (31,9%) e fêmea jovem (30,4%) e as que foram mais catadas, fêmea adulta (37,7%) e macho infante (18,8%). Apesar destes resultados, não encontrou-se diferença significativa tanto entre catadores ($x^2 = 6,494$, g.l.= 4, $p > 0,05$) (Figura 25A) quanto entre catados ($x^2 = 9,081$, g.l.= 4, $p > 0,05$) (Figura 25B).

Observa-se, ainda na Figura 24, algumas tendências principais nas relações de catação: (a) fêmeas adultas catam, principalmente, outras fêmeas adultas e infantes, enquanto são mais catadas por machos subadultos e fêmeas adultas; (b) machos subadultos catam, principalmente, fêmeas adultas; (c) fêmeas jovens catam adultos e infantes; (d) macho adulto foi catador em poucas ocasiões; e (e) fêmea subadulta apresentou baixas frequências de catação.

A maior participação das fêmeas adultas como catadoras assemelha-se ao observado em *A. caraya* (NEVILLE, 1983), *A. fusca* (MENDES, 1989) e *A. seniculus* (NEVILLE,

		Catador							Σ	
		MAd	FAd	MSb	FSb	MJv	FJv	MIn		FIn
Catado	MAd	-	1	.	.	.	4	.	.	5
	FAd	1	8	10	.	.	5	2	.	26
	MSb	.	1	1	.	1	2	1	.	6
	FSb	.	1	.	-	1
	MJv	.	1	.	.	-	.	1	1	3
	FJv	.	2	1	.	2	1	.	3	9
	MIn	.	7	.	.	1	4	1	.	13
	FIn	.	1	.	.	.	5	.	.	6
Σ	1	22	12	.	4	21	5	4	69	

FIGURA 24 - Matriz sociométrica das relações de catação entre as classes sexo-etárias, onde o número apresentado no cruzamento de duas classes indica o número de vezes em que uma classe (catador) catou a outra (catado) (Número total de catações = 69).

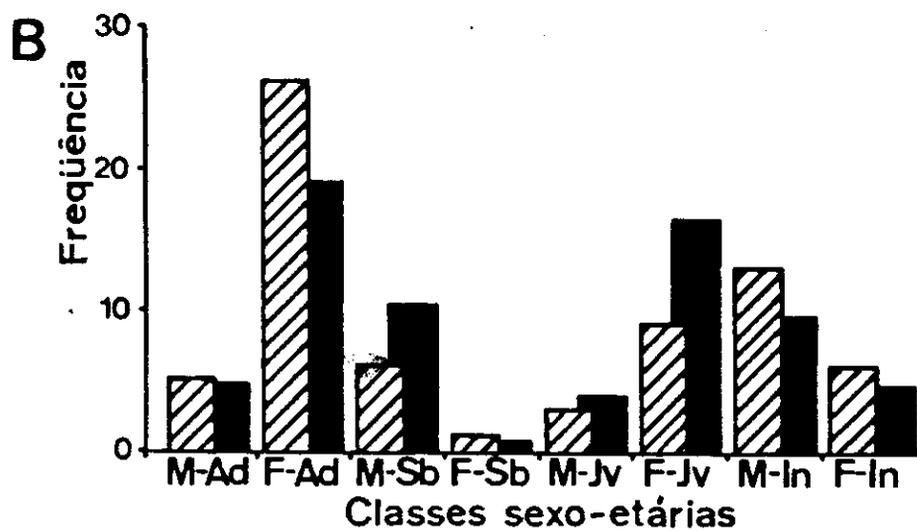
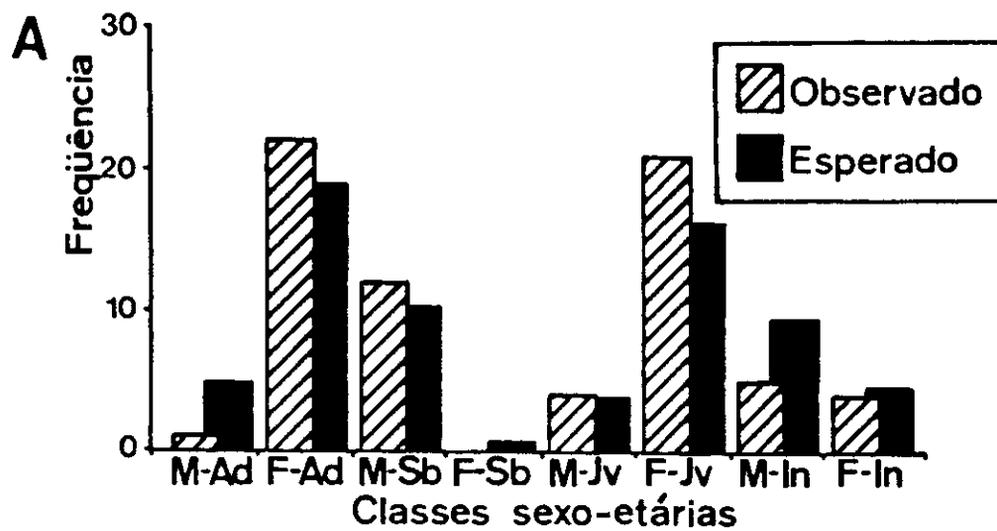


FIGURA 25 - Frequências observadas e esperadas de catadores (A) e catados (B) por classe sexo-etária.

1972b). Em *Cebus* (FREESE & OPPENHEIMER, 1981) e *Cacajao* (FONTAINE, 1981) fêmeas adultas também são os principais catadores.

Pares de catação formados por fêmeas são freqüentemente encontrados em primatas como *Cebus apella* (WELKER et al., 1987) e *Papio hamadryas* (STAMMBACH, 1987), e especialmente entre fêmeas adultas em *Cebus nigrivittatus* (OPPENHEIMER & OPPENHEIMER, 1973), *Cacajao calvus rubicundus* (FONTAINE & DUMOND, 1977), *Colobus guereza* (RICHARD, 1985), *Pygathrix n. nemaeus* (LIPPOLD, 1977) e *Macaca mulatta* (SOUTHWICK et al., 1965).

As catações entre fêmeas adultas de bugio-preto talvez estejam relacionadas com uma hierarquia de dominância. JONES (1983) afirma que para *A. caraya*, subordinados catam dominantes. Assim, observando-se a Figura 26 pode-se esperar que ESQ seja a fêmea dominante, pois foi a mais catada pelas outras fêmeas adultas. Além disso, ESQ foi o único componente do grupo que recebeu catação do macho adulto (TYS).

Segundo SEYFARTH (1983) a atratividade de fêmeas adultas como companheiras de catação está relacionada com a sua posição e, a competição pelo acesso a animais de posição mais alta tem um importante efeito na distribuição de catação em primatas.

Comportamento semelhante ocorre entre as fêmeas de *Papio cynocephalus ursinus*, *Cercopithecus aethiops* e *Macaca radiata*, que possuem uma rígida hierarquia, onde fêmeas

Catador

	TYS	ESQ	CAN	PEN	LEO	MAG	SER	SEM	GUI	COR	CAO	SET	PAL	ESC	ALV	BRA	FAD	FJV	Σ		
TYS	—	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	5	
ESQ	·	—	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	6
CAN	·	·	—	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	8
PEN	·	·	·	—	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	1
LEO	·	·	·	·	—	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	9
MAG	·	·	·	·	·	—	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	4
SER	·	·	·	·	·	·	—	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	1
SEM	·	·	·	·	·	·	·	—	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	1
GUI	·	·	·	·	·	·	·	·	—	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	4
COR	·	·	·	·	·	·	·	·	·	—	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	1
CAO	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	—	·	·	·	·	·	·	·	·	·	3
SET	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	—	·	·	·	·	·	·	·	·	·
PAL	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	—	·	·	·	·	·	·	·	3
ESC	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	—	·	·	·	·	·	·	4
ALV	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	—	·	·	·	·	·	9
BRA	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	—	·	·	·	·	6
FAD	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	—	·	·	·	2
FJV	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	—	·	·	2
Σ	1	1	9	10	2	6	4	·	6	·	9	4	4	2	3	4	·	·	·	4	69

Catado

FIGURA 26 - Matriz sociométrica das relações de catação entre os indivíduos do grupo de estudo, onde o número apresentado no cruzamento de dois indivíduos indica o número de vezes em que um indivíduo (catador) catou o outro (catado) (Número total de catações = 69).

adultas tendem a catar fêmeas de mais alta posição (GOUZOULES & GOUZOULES, 1987). No entanto, SEYFARTH (1976) argumenta que as interações de catação entre fêmeas estão relacionadas com futuros comportamentos vantajosos entre elas e, evidenciando esta hipótese, está o fato de que em muitas espécies de primatas, pares freqüentes de catação são os que mais comumente alimentam-se juntos, suportam o outro em alianças, etc.

Todos os indivíduos do grupo de estudo estiveram engajados em sessões de catação, no entanto, alguns mais freqüentemente que outros (Figura 26). As catações de fêmeas adultas em infantes ocorreram, geralmente, entre mãe e filhote, sendo que 75% destas foram realizadas por CAN em ALV (Figura 26).

As interações de catação entre mãe e infante são comuns em muitas espécies de primatas (*A. belzebul* - BONVICINO, 1989; *A. caraya* - SANTINI, 1985; NEVILLE, 1983; *A. fusca* - MENDES, 1989; *Ateles fusciceps robustus* - EISENBERG, 1976; *Cacajao* sp. - FONTAINE, 1981; *Cacajao calvus rubicundus* - FONTAINE & DUMOND, 1977; *Cebus capucinus* - FREESE & OPPENHEIMER, 1981; Cebinae e Atelinae - ROBINSON & JANSON, 1987; *Macaca* sp. - GOUZOULES & GOUZOULES, 1987; *Macaca fuscata* - NAKAMICHI, 1989; *Papio* sp. - HALL & DEVORE, 1965), mesmo naquelas onde a catação é considerada um comportamento infreqüente como *Brachyteles arachnoides* (MILTON, 1984), *Ateles* sp. (CARPENTER, 1935; ROOSMALEN & KLEIN, 1988) e *Saimiri sciureus* (BALDWIN, 1969). Outras

fêmeas também iniciaram sessões de catação com infantes, como ocorre em *Lagothrix* (KAVANAGH & DRESDALE, 1975) e *A. caraya* (SHOEMAKER, 1979).

Catação entre machos e fêmeas adultas em algumas espécies ocorre em taxas altas quando fêmeas estão sexualmente receptivas, enquanto em outras, as mudanças reprodutivas parecem ter pouco efeito (WALTERS & SEYFARTH, 1987).

Apesar de pelo menos 50% das catações de machos subadultos em fêmeas adultas terem ocorrido em períodos onde não houveram cópulas envolvendo tais fêmeas, talvez estas relações tenham ligação com o acesso dos machos subadultos às fêmeas adultas receptivas, servindo como em *Aotus* como um fortalecedor dos laços entre o par (WRIGHT, 1981). Machos imaturos de espécies de *Macaca* e *Papio* parecem, também, apresentar preferência por fêmeas sexualmente receptivas (WALTERS, 1987).

Das nove catações realizadas pelas fêmeas jovens em indivíduos adultos, 44,4% foram no macho TYS, enquanto o restante foi distribuído entre as fêmeas ESQ, LEO e CAN (Figura 26). Nos infantes, 55,6% das catações foram na fêmea BRA (Figura 26), filha de ESQ, as quais podem estar envolvidas em uma tentativa de ascensão hierárquica, já que acredita-se ser ESQ a fêmea dominante, no entanto a maioria destas catações foram realizadas por sua provável irmã CAO.

Esta tendência das fêmeas jovens em catar indivíduos adultos e infantes, também é encontrada nos

babuínos onde elas preferem catar indivíduos com idade superior (adulto ou jovem), mas apresentam também forte atração pelos infantes (JOLLY, 1985). No entanto, a preferência entre os adultos, em muitas espécies, é por fêmeas, como em *A. seniculus* (NEVILLE, 1972b), *Cebus* sp. (FREESE & OPPENHEIMER, 1981) e *Pygathrix n. nemaus* (LIPPOLD, 1977), principalmente quando estão com filhote, como resultado do apaziguamento por parte das fêmeas jovens que desejam ter contato com o infante (OPPENHEIMER, 1969).

Em *Alouatta* catações por machos adultos são muito raras (CROCKETT & EISENBERG, 1987). Em estudo realizado no Riverbanks Zoological Park com *A. caraya*, JONES (1983) e NEVILLE (1983) observaram que a classe macho adulto tende a receber mais catação do que catar, padrão que também foi encontrado nos bugios-pretos da ECB. Em *A. belzebul* os machos adultos só foram observados realizando autocatação (BONVICINO, 1989).

NEVILLE (1983) afirma que machos envolvem-se pouco em atividades de catação, porém os dados são insuficientes para provar que esta diferença comportamental começa no estágio infantil, mas é aparente no estágio juvenil e somente quando adulto começa a receber mais catação.

JONES (1983) afirma que a catação pode ser favorecida como uma tática competitiva não danificadora com a qual um indivíduo tenta modificar a probabilidade de resposta de um outro, onde a agressão ou alguma outra alternativa comportamental acarreta maiores custos.

Posturas de solicitação para catação foram observadas, usualmente com a exibição, por um indivíduo, das partes a serem catadas a um potencial catador. Geralmente, em *A. caraya* o solicitador deita-se de costas em frente ao catador (JONES, 1983). JONES (1979) não observou solicitação de catação em *A. palliata*, enquanto em *A. seniculus* o solicitador simplesmente posiciona-se em frente ao catador (NEVILLE, 1972b).

Em uma solicitação de catação, o solicitador assume uma postura subordinada em relação ao outro indivíduo. Esta parece ser utilizada quando o interesse do solicitador é de apaziguamento, permitindo ao catador expressar predominância em um contexto particular, pelo emprego de comportamento não danificador, possivelmente refletindo a interdependência e reciprocidade da vida do grupo que freia indivíduos de interações agressivas (JONES, 1983).

Sessões de catação ocorreram durante todo o dia, embora tenham sido mais frequentes no período entre 11:00 e 14:00 horas.

Catação mútua nunca foi observada no grupo da ECB, assim como no estudo de SANTINI (1985); enquanto autocatação ocorreu em raras ocasiões, em geral por fêmeas adultas, não tendo sido realizada, no entanto, coleta de dados quantitativos.

3.5. Comportamento sexual

O comportamento reprodutivo de *A. caraya* tem sido descrito sob condições de cativeiro (COLILLAS & COPPO, 1978; JONES, 1983; SHOEMAKER, 1978, 1979, 1982) e semi-cativeiro (LINDBERGH, 1978).

Um total de 40 cópulas completas foram observadas (Tabela 10), 34 (85%) entre adultos (Figura 27) e seis (15%) entre macho subadulto e fêmea adulta. A maior freqüência de cópulas por parte do macho adulto (macho "alfa" do grupo) corrobora as expectativas de JONES (1985) de que machos dominantes copulam mais que machos de menor posição hierárquica. Quatro (67%) das seis cópulas envolvendo um macho subadulto ocorreram após o macho adulto ter copulado com a fêmea envolvida em dias anteriores, enquanto as outras duas (33%) ocorreram quando o macho adulto estava copulando com outra fêmea adulta. Da mesma forma, observações de cópulas por machos subadultos sugerem que o macho adulto "alfa" permite o acesso de machos hierarquicamente inferiores a fêmeas fora do pico estral, concordando com o citado por GLANDER (1980) e JONES (1983, 1985).

A postura usualmente empregada durante a cópula foi também descrita para *A. seniculus* (NEVILLE, 1972b), *A. pigra* (HORWICH, 1983) e *A. palliata* (CARPENTER, 1934), onde a fêmea permanece agachada sobre as quatro patas, enquanto o macho penetra-a por trás suportado nas patas traseiras e com

TABELA 10 - Distribuição das cópulas entre os machos (adulto e subadultos) e as fêmeas adultas.

	Machos	TYS	MAG*	SER*	Total
Fêmeas					
LEO		10	05	-	15 (37,5%)
CAN		20	-	01	21 (52,5%)
ESQ		03	-	-	03 (7,5%)
PEN		01	-	-	01 (2,5%)
Total		34 (85,0%)	05 (12,5%)	01 (2,5%)	40 (100%)

* Macho subadulto



FIGURA 27 - Cópula entre o macho adulto TYS e a fêmea adulta LEO ocorrida em agosto/1989.

as mãos agarradas às suas ancas ou região ventral (Figura 27).

As fêmeas foram observadas copulando durante períodos de um a cinco dias, sendo que uma mesma fêmea pode copular de uma a cinco vezes por dia (Tabela 11). Considerando-se este período de receptividade feminina ou aumento do comportamento sexual como indicativos da ocorrência de cio ou estro (CROCKETT & SEKULIC, 1982; NEVILLE et al., 1988; RICHARD, 1985), observa-se uma semelhança entre o comprimento do período de receptividade sexual observado e o citado por CARPENTER (1934) - 2 a 3 dias, CROCKETT & SEKULIC (1982) - 2,5 a 3 dias, GLANDER (1980) - 2 a 4 dias e JONES (1985) - com médias de 1,5 e 2,25 dias, embora o período de receptividade das fêmeas do grupo de estudo possa ser maior, pois qualquer caso que inclua o primeiro ou o último dia de amostragem mensal só pode ser visto como uma estimativa mínima do mesmo. Assim, quando uma fêmea adulta estava no cio, fato que ocorreu várias vezes por ano, confirmando ser *Alouatta* um animal poliéstrico (CARPENTER, 1934; COLILLAS & COPPO, 1978; CROCKETT & SEKULIC, 1982; GLANDER, 1980; JONES, 1985), o macho adulto e, algumas vezes, um macho subadulto passavam a segui-la, em certas ocasiões, por mais de um dia, fato também citado por CROCKETT & EISENBERG (1987) e HORWICH (1983). Não foram observados, no entanto, sinais morfológicos externos que evidenciassem a ocorrência do cio, concordando com as observações de CARPENTER (1934) de A.

TABELA 11 - Datas e número de acasalamentos por fêmea.

Fêmeas	LEO	CAN	ESQ	PEN
Datas				
06/ago/89	5			
12/set/89	1			
06/out/89		1		
07/out/89			2	
10/out/89		2		
04/nov/89				1
05/nov/89			1	
06/nov/89		2		
07/nov/89		1		
04/dez/89	1			
05/dez/89	1			
06/dez/89	1			
05/fev/90	2			
06/fev/90	1			
07/fev/90	1	3		
04/mar/90		1		
06/mar/90		1		
07/mar/90		2		
08/abr/90		1		
09/abr/90		2		
04/jul/90		2		
05/jul/90	1	2		
07/jul/90		1		
08/jul/90	1			
Total	15	21	3	1

palliata e de CROCKETT & SEKULIC (1982) de *A. seniculus*, embora GLANDER (1980) cite mudanças na pele sexual e JONES (1985) o inchamento e avermelhamento da vulva, exsudação de um fluido vaginal viscoso e a presença de urina com odor pungente relacionados ao cio.

O tempo médio de duração de uma cópula registrado foi de 41 ± 11 segundos ($n = 18$), variando de 25 a 70 s, com 25 a cerca de 65 estocadas ($\bar{x} = 45 \pm 12$ estocadas, $n = 12$). A duração das cópulas observadas por BONVICINO (1989), CARPENTER (1934), HORWICH (1983), JONES (1985), NEVILLE (1972b) e YOUNG (1981a, 1982) está dentro dos limites observados neste trabalho, embora BONVICINO (1989) tenha registrado uma cópula com quase dois minutos de duração e MENDES (1989), por outro lado, cite cópulas com duração de 5 a 15 segundos para *A. fusca*. No entanto, *A. caraya* parece realizar movimentos pélvicos mais rápidos, devido ao maior número de estocadas quando comparado com *A. seniculus* (NEVILLE, 1972b) e *A. palliata* (CARPENTER, 1934 - 8 a 24 estocadas; YOUNG, 1982 - 5 a 25). JONES (1985), por sua vez, observou um número semelhante de estocadas para *A. palliata*. Nenhuma ejaculação foi visualmente detectada como NEVILLE (1972b), embora pausas nas estocadas antes do macho retirar o pênis, citadas por JONES (1985) como evidências de ejaculação, tenham sido observadas.

Em nove ocasiões houve interrupção de cópula, quatro (44%) pela fêmea do par após ser montada (três vezes pelo macho adulto e uma, por um subadulto), quatro (44%)

pelo macho adulto, interrompendo cópulas envolvendo um macho subadulto, e uma (11%), envolvendo o macho adulto, por um subadulto. A interrupção de cópula envolvendo o macho adulto por um macho subadulto parece ser uma tática competitiva não danificadora efetiva para um macho subordinado empregar, já que esta pode diminuir as chances do dominante de inseminação da fêmea (JONES, 1983). Apesar da alta densidade de *A. caraya* na área de estudo, não foi observada nenhuma interrupção realizada por fêmea não pertencente ao par em cópula, fenômeno citado por YOUNG (1981a), segundo o qual, pode estar relacionado a altas densidades populacionais, visando diminuir o sucesso reprodutivo de determinadas fêmeas e, conseqüentemente, reduzir a taxa de crescimento populacional.

Inspeções sexuais semelhantes às observadas neste trabalho (Figura 28) foram citadas, também, por CARPENTER (1934), CROCKETT & SEKULIC (1982), GLANDER (1980), HORWICH (1983), MENDES (1989) e NEVILLE (1972b) relacionados à obtenção de informação olfativa e gustativa acerca da condição sexual das fêmeas (CROCKETT & SEKULIC, 1982).

Os comportamentos pré-copulatórios foram iniciados tanto por machos como por fêmeas. Segundo HORWICH (1983), estes comportamentos talvez estejam relacionados à necessidade da fêmea de manter um contato visual (cara-a-cara) com o macho. O movimento lingual ("tongue flick"), padrão estereotipado no qual tanto machos como fêmeas realizam rápidos movimentos rítmicos de língua para dentro e



FIGURA: 28 - Inspeção sexual realizada pelo macho adulto TYS
na fêmea adulta CAN.

para fora da boca e para cima e para baixo (NEVILLE et al., 1988), descrito inicialmente por CARPENTER (1934) e considerado um importante comportamento pré-copulatório (CARPENTER, 1934; CROCKETT & EISENBERG, 1987; HORWICH, 1983; JONES, 1983, 1985; MENDES, 1989; YOUNG, 1981a, 1982), foi observado apenas uma vez, sem a ritmicidade descrita por NEVILLE (1972b), e executado por um macho subadulto.

A falta de sazonalidade reprodutiva citada para *Alouatta* (CARPENTER, 1934, 1965; COLILLAS & COPPO, 1978; CROCKETT & EISENBERG, 1987; CROCKETT & SEKULIC, 1982; ESTRADA, 1982; GLANDER, 1980; LINDBERGH, 1978; MILTON, 1982; RUMIZ, 1987; SEKULIC, 1983a; SHOEMAKER, 1979, 1982; SOINI, 1986) parece ser verdadeira na área de estudo em termos da distribuição dos acasalamentos ao longo do ano, os quais não foram observados apenas em janeiro, maio e junho (Tabela 11).

Os nascimentos, no entanto, parecem ocorrer, principalmente, no período março-julho, concordando, pelo menos parcialmente, com a sazonalidade de nascimentos citada por BALDWIN & BALDWIN (1973), BRAZA et al. (1981a), CROCKETT & RUDRAN (1987a), JONES (1980a) e POPE (1966).

No dia 06/abril/1990 nasceu uma fêmea, filha de PEN, e entre 15 e 25/maio/1990, um macho, filho de ESQ. Ambos filhotes permaneciam vivos e saudáveis em julho/1991. A partir destes dois nascimentos estimou-se um período de gestação de 152 a cerca de 195 dias. Esta estimativa foi considerada como o tempo decorrido entre o nascimento do

filhote e a última cópula observada da fêmea em questão, apesar de LINDBERGH (1978) considerar este método impróprio para tal, já que observou fêmeas copulando apenas dez semanas antes do nascimento de seu filhote. LINDBERGH (1978) sugere a utilização da primeira cópula observada. Isto, no entanto, talvez não seja apropriado, pois, segundo GLANDER (1980), a ocorrência de cópula não está necessariamente limitada a períodos de fertilidade. Este método, no entanto, assemelha-se ao utilizado por CROCKETT & SEKULIC (1982) e GLANDER (1980), que determinaram o período de gestação pela contagem do número de dias do nascimento até (para trás) o último período de receptividade ou até a última dilatação completa da vulva e região perianal, quando as cópulas ocorrem.

A estimativa de 195 dias assemelha-se ao período de gestação citado por CROCKETT & SEKULIC (1982) para *A. seniculus* - 184 a 194 dias (\bar{x} = 191 dias, n = 6), GLANDER (1980) para *A. palliata* - 180 a 194 dias (\bar{x} = 186 dias, n = 4) e SHOEMAKER (1979) para *A. caraya* - 187 dias, podendo as diferenças estarem relacionadas a diferenças no peso das fêmeas (CROCKETT & SEKULIC, 1982). A estimativa de 152 dias, no entanto, foi consideravelmente menor. Estas diferenças talvez estejam relacionadas, também, ao método utilizado no cálculo do período de gestação e a não observação de possíveis períodos de cio ocorridos em épocas nas quais não foram realizadas amostragens comportamentais (em média 25 dias por mês) já que o ciclo sexual parece repetir-se, em

média, cada 20 dias em *A. caraya* (COLILLAS & COPPO, 1978; LINDBERGH, 1978), 16 em *A. palliata* (GLANDER, 1980; JONES, 1985) e 17 (mediana) em *A. seniculus* (CROCKETT & SEKULIC, 1982).

Estimando-se a idade dos infantes presentes no grupo de estudo no início do trabalho em três meses (fêmea, filha de ESQ) e 5 - 6 meses (machos, filhos de PEN e CAN), os períodos entre nascimentos devem ter sido de 13 a 15 meses, os quais estão dentro dos limites citados por SHOEMAKER (1982) - 7 a 16 meses ($\bar{x} = 11$, $n = 16$) para animais em cativeiro, LINDBERGH (1978) - 9 a 14, CROCKETT & SEKULIC (1982) - 10,5 a 26 ($\bar{x} = 16,6$), CROCKETT & RUDRAN (1987b) - 10,5 a 26 ($\bar{x} = 17,4$), MILTON (1982) - cerca de 17 meses e GLANDER (1980) - 21 a 23 ($\bar{x} = 22,5$, $n = 16$). Segundo LINDBERGH (1978) uma alta frequência de comportamento alomaternal por parte de indivíduos jovens, observada na área de estudo, pode colaborar para a redução dos períodos entre nascimentos, enquanto SHOEMAKER (1982) cita o acréscimo na maturação e estabilidade psicológicas femininas como o responsável pela diminuição do período entre nascimentos a partir do segundo filhote.

3.6. Exibições

A exibição do clitóris foi realizada em 22 ocasiões, sempre por fêmeas imaturas, sendo que os

indivíduos que apresentaram maiores frequências deste comportamento foram SET (31,8%) e PAL e COR (22,7% cada uma). Embora JONES (1983) cite este padrão comportamental como uma postura de apaziguamento dos indivíduos subordinados frente aos dominantes, na tentativa de diminuir a probabilidade de conflitos danificadores ou solucionar estes conflitos (MAYNARD SMITH & PRICE, 1973), no grupo de estudo nem sempre a exibição do clitóris foi direcionada para indivíduos dominantes.

Isto pode estar relacionado com o fato de que JONES (1983) somente considera a exibição do clitóris quando este está visivelmente direcionado para algum indivíduo, e neste estudo, o simples fato do clitóris estar ereto já foi considerado como uma exibição. Apesar desta diferença metodológica, em nenhuma ocasião fêmeas adultas foram observadas realizando exibição do clitóris, o que está de acordo com os dados de JONES (1983).

A exibição do clitóris foi mais frequente durante brincadeiras (54,5%) e parece estar relacionada com situações de excitação como agarramentos, desentendimentos e seqüestros de infantes; assim como em *Saimiri*, onde a exibição do clitóris, especialmente em jovens, em muitas circunstâncias, simplesmente sinaliza excitação (BALDWIN & BALDWIN, 1981). Fêmeas jovens e infantes de *A. seniculus* apresentaram em algumas ocasiões, durante brincadeiras, o clitóris ereto (NEVILLE, 1972b).

LINDBERGH (1978) observou que fêmeas jovens deixam-se tocar, com suas faces oferecidas às carícias, pelos infantes, apresentando em muitas destas situações, o clitóris ereto.

A exibição do pênis foi realizada por todos os machos do grupo de estudo, com exceção do macho infante CHI, embora com diferentes frequências. Das 20 exibições, nove (45%) foram realizadas pelo macho subadulto SER, sendo que 88,9% destas observações foram durante o estro da fêmea adulta CAN, pela qual SER mostrou grande interesse. Sendo assim, pode-se supor que, neste contexto, a exibição do pênis estaria sinalizando, como em *Saimiri*, forte atração sexual (BALDWIN & BALDWIN, 1981). Devido à constante presença do macho adulto TYS junto à CAN, a exibição do pênis pode estar relacionada também a uma alta excitação por parte de SER nesta situação.

A exibição do pênis foi observada, também, durante brincadeiras (30%), como observado por NEVILLE (1972b), e em situações indeterminadas (20%), provavelmente durante excitação dos indivíduos envolvidos.

A exibição do escroto foi observada apenas uma vez, tendo sido realizada pelo macho subadulto MAG e direcionada para a fêmea adulta LEO, que estava no estro:

06/fevereiro/1990 - 13:07 - LEO deitada sobre um galho em comportamento pré-copulatório com TYS (TYS lambendo genitália de LEO). MAG próximo à cabeça de LEO exhibe o

escroto. TYS suplanta MAG que locomove-se para a parte traseira de LEO e toca, cheira e lambe sua genitália.

Neste registro a exibição do escroto esteve relacionada com o período de receptividade de LEO e o alto grau de interesse apresentado por MAG, que chegou a copular com esta por duas vezes neste período.

JONES (1983) em seu estudo de *A. caraya* observou que este comportamento é mais freqüente em interações entre machos (56%), ocorrendo sempre em condições tensas, mas nunca levando a brigas, mostrando-se um padrão comportamental efetivo em reverter encontros potencialmente agressivos.

Embora JONES (1983) tenha observado várias vezes a exibição ritualizada da vulva, relacionada com a posição hierárquica das fêmeas, neste estudo, durante a coleta sistemática dos dados comportamentais, não foi observado este comportamento.

Porém, durante o período de reconhecimento dos animais foi observada uma exibição da vulva:

08/janeiro/1990 - 17:15 - A fêmea adulta LEO fica imóvel com a parte traseira de seu corpo direcionada para o macho subadulto MAG e ergue sua cauda, exibindo a vulva.

Segundo JONES (1983), a função de exibições da vulva direcionadas para machos pode tanto estar relacionada a interações sexuais quanto agressivas.

3.7. Suplantação

Suplantações foram observadas em apenas 0,6% (8 registros) das observações de comportamento social. A baixa frequência de suplantações observada neste estudo talvez esteja relacionada com o fato deste comportamento ser, muitas vezes, silencioso, tornando sua observação mais difícil quando comparado com comportamentos mais violentos e/ou que comumente envolvem vocalizações.

Geralmente, suplantações ocorrem durante disputas por locais de alimentação e descanso (JONES, 1983); e, para machos, pelo acesso a fêmeas no período reprodutivo (JONES, 1980b, 1983), o que está de acordo com o observado na ECB, onde todas as suplantações realizadas pelo macho adulto, foram direcionadas para machos subadultos, quando estes aproximavam-se de alguma fêmea durante o seu período fértil.

Suplantações foram utilizadas por JONES (1980b, 1983) para determinar relações de dominância, mostrando a prioridade do suplantador de acesso ao recurso (JONES, 1980b).

JONES (1983) observou que suplantações ocorrem como resultado de sinais visuais, táteis ou vocais, ou como resultado de brincadeiras.

Em uma ocasião, uma fêmea jovem carregando um infante suplantou um macho subadulto. Este fato poderia indicar que a posse de infantes daria a indivíduos de menor posição hierárquica a aquisição temporária de dominância

sobre determinados indivíduos. Além da importância do comportamento alomaternal na aprendizagem de fêmeas jovens no cuidado de infantes, o exposto acima talvez seja um fator adicional na explicação da grande insistência destes indivíduos em realizar cuidados alomaternalis.

3.8. Marcação

Ocorreu apenas uma vez no período entre fevereiro e julho/1990 (0,1% das observações de comportamento social):

03/fevereiro/1990 - 10:46 - Maguila deitado, realiza marcação de um galho, esfregando nele as suas costas.

Marcação com as costas foram observadas em *A. pigra* (HORWICH, 1983), e foram freqüentes em *A. seniculus* após ou durante chuvas (NEVILLE, 1972b).

Bugios podem, também, fazer marcações pelo cheiro esfregando seu queixo, pescoço, peito, partes da face e região anogenital (BONVICINO, 1989; BRAZA et al., 1981b; COLLIAS & SOUTHWICK, 1952; HORWICH, 1983; NEVILLE, 1972b; SEKULIC & EISENBERG, 1983; YOUNG, 1982). Podem ainda realizar marcações com a urina (MILTON, 1975).

Durante o período de reconhecimento dos animais, três outras marcações foram observadas:

09/outubro/1989 - 08:20 - LEO após defecar e urinar esfregou sua região anogenital em um galho em posição sentada;

07/novembro/1989 - 06:28 - TYS esfregou a região do pescoço

em um tronco, que parece ter ficado engraxado;

09/dezembro/1989 - 17:15 - TYS esfregando queixo em um galho

COLLIAS & SOUTHWICK (1952) observaram uma fêmea exibindo comportamento semelhante ao de LEO e o relacionaram com o comportamento provocativo realizado, às vezes, por fêmeas pouco antes do macho iniciar a cópula. No entanto, no período em que foi observada esta marcação por LEO, ela não apresentou atividade sexual.

Em *A. seniculus*, os resultados sugerem que indivíduos subordinados não são inibidos comportamentalmente pela marcação pelo cheiro com o pescoço (SEKULIC & EISENBERG, 1983).

A marcação de galhos parece ocorrer como uma resposta a irritações na pele induzidas por insetos, mordidas, infecções parasíticas, fungos dermofílicos ou substâncias vegetais. No entanto, estes fatores deveriam afetar todas as classes sexo-etárias em frequências semelhantes (YOUNG, 1982). Este tipo de marcação realizado por um macho adulto solitário de *A. palliata*, sugere, segundo YOUNG (1982), que seja improvável sua realização apenas como uma resposta a irritações na pele, principalmente se for levado em consideração que, após duas semanas, o mesmo tornou-se o macho dominante de um grupo.

Marcação de galhos ocorre em contextos sexuais (HORWICH, 1983; MOYNIHAN, 1976) e em reações hostis para com coespecíficos (MOYNIHAN, 1976; SEKULIC & EISENBERG, 1983).

SEKULIC & EISENBERG (1983) observaram marcações associadas a perturbações por outras espécies, incluindo humanos, o que parece estar de acordo com o observado neste estudo, onde uma das marcações foi, provavelmente, uma reação à presença e proximidade do observador.

3.9. Cerimônia de saudação

Foi observado em apenas uma ocasião (0,1% das observações de comportamento social):

09/março/1990 - 10:23 - duas fêmeas adultas (CAN e PEN), sentadas frente a frente, abraçam-se e colocam a cabeça na região axilar uma da outra, alternadamente.

Cerimônia de saudação foi também observado por GLANDER (1980), HORWICH (1983) e JONES (1983) em *A. palliata*, *A. pigra* e *A. caraya*, respectivamente.

Devido ao fato deste comportamento não estar associado a emissão de qualquer tipo de vocalização, é possível que ele tenha deixado de ser visualizado em algumas situações durante o período de estudo.

Além de cheirar a região axilar, GLANDER (1980) observou indivíduos que também cheiravam a região genital.

Este comportamento foi observado por GLANDER (1980) entre indivíduos do mesmo sexo, sendo que em fêmeas teve alta frequência durante o ciclo reprodutivo. Na época em que

foi observado neste estudo, a fêmea CAN estava no final de um período reprodutivo.

3.10. Emigração

Em quase todas as espécies de primatas que tem sido estudadas, tem-se encontrado que, com o passar do tempo, alguns animais deixam o seu grupo natal e outros entram neste grupo (CHALMERS, 1979). Em muitas ocasiões, animais dispersantes podem transferir-se diretamente de um grupo bissexual para outro, mas em outras, os indivíduos podem tornar-se solitários ou juntar-se a grupos não reprodutores por períodos variáveis. Utilizando-se a terminologia de CROCKETT (1984), o termo emigração indica a dispersão de animais que juntam-se a indivíduos extragrupo; quando estes indivíduos unem-se a grupos já estabelecidos (que tenham produzido filhotes) a migração é denominada transferência.

Algumas espécies são caracterizadas pela ocorrência de dispersão de machos (prossímios sociais e todas as espécies do Velho Mundo, exceto *Papio hamadryas*, *Colobus badius* e, possivelmente, *Colobus satanas* (PUSEY & PACKER, 1987)), outras por dispersão de fêmeas (*Pan troglodytes* - NISHIDA & HIRAIWA-HASEGAWA, 1987; *Gorilla gorilla* - STEWART & HARCOURT, 1987; *Colobus badius* - STRUHSAKER & LELAND, 1987) e, ainda, existem algumas espécies que se caracterizam pela dispersão de ambos os sexos (*A. seniculus*, *A. palliata*,

Papio hamadryas e algumas populações de *Colobus badius*) (PUSEY & PACKER, 1987). Nestas últimas, embora ambos os sexos apresentem altas taxas de emigração, existe freqüentemente uma maior tendência de um sexo em emigrar (PUSEY & PACKER, 1987). Pouco se sabe sobre padrões de dispersão da maioria das espécies de primatas do Novo Mundo (PUSEY & PACKER, 1987).

Na maioria das espécies de primatas políginos são os machos que geralmente emigram, enquanto a emigração de fêmeas é incomum (WRANGHAM, 1980). Como consequência, a maior parte dos primatas políginos habitam grupos matrilocais (WRANGHAM, 1980), com filhas acasalando em seus grupos natais e filhos transferindo-se para outros grupos (CROCKETT, 1984).

No entanto, algumas espécies de primatas categorizadas como matrilocais apresentam transferência de fêmeas, entre elas *A. palliata* e *A. seniculus* (WRANGHAM, 1980). Algumas fêmeas destas duas espécies conseguem permanecer em seus grupos natais e reproduzem. Contudo, aquelas que abandonam o seu grupo provavelmente formam novos grupos com machos e fêmeas extragrupo ao invés de transferir-se para grupos existentes onde fêmeas residentes oferecem muita oposição (CROCKETT, 1984). Isto foi observado durante o período de estudo quando ocorreram três emigrações por fêmeas, duas subadultas (em janeiro e fevereiro/1990) e uma jovem (em março/1990). Em julho/1991 observou-se que mais quatro indivíduos haviam emigrado do grupo (um macho

subadulto e três fêmeas jovens) no período entre julho/1990 e julho/1991. Estes indivíduos começaram a formar um novo grupo na área de estudo a partir de uma fêmea subadulta e uma jovem, permanecendo na área natal com exceção das fêmeas subadultas que haviam desaparecido, uma delas entre janeiro e fevereiro/1990. Estas observações de emigrações de fêmeas corroboram as expectativas de CROCKETT (1987) que acredita, apesar da falta de estudos de longo prazo publicados sobre *A. caraya* e *A. fusca*, que a primeira também apresenta emigração de fêmeas.

Em *A. palliata*, JONES (1980b) observou dispersões por duas fêmeas e dois machos; ESTRADA (1982) por uma fêmea adulta nova e por um macho que esteve solitário por pelo menos três anos; e, em *A. seniculus*, RUDRAN (1979) registrou várias dispersões por ambos os sexos em seus grupos de estudo; CROCKETT (1984) observou emigrações de machos e fêmeas com frequências bastante aproximadas; e GAULIN & GAULIN (1982) concluíram, pela presença de machos solitários na população de estudo e pela transferência de uma fêmea adulta nova, que ambos os sexos podem emigrar de seus grupos natais.

A emigração de fêmeas em *A. seniculus* parece ser uma consequência de competição entre fêmeas por um número limitado de posições de acasalamento, complicado por benefícios incertos associados com oportunidades de colonização (CROCKETT, 1984).

Os indivíduos podem influenciar no tamanho do seu grupo, limitando o número de fêmeas que irão reproduzir. Isto parece ser realizado pelas próprias fêmeas. O recurso que determina a natureza da competição intrasexual é o alimento, e fêmeas seriam selecionadas para maximizar o seu consumo (CROCKETT, 1984).

A emigração de fêmeas de *A. seniculus* coincide com a aproximação da idade reprodutiva em fêmeas jovens. A reprodução destas fêmeas aumentaria potencialmente o tamanho do grupo, além do que acarretaria em um número maior de indivíduos para alimentar-se na área de uso do grupo. Algumas fêmeas podem ser ativamente excluídas de reproduzir no seu grupo natal e como consequência, ou em antecipação, emigram. Esta emigração é muitas vezes encorajada por outras fêmeas, muito mais frequentemente do que por machos (CROCKETT, 1984).

Na ECB, em várias ocasiões, fêmeas adultas foram observadas perseguindo, ameaçando, vocalizando e induzindo rugidos do macho adulto mediante a aproximação das fêmeas imaturas expulsas ou o simples avistamento destas. Parece que as emigrações do grupo de estudo ocorreram como consequência dos mesmos fatores citados por CROCKETT (1984) para *A. seniculus*, tendo em vista o pequeno tamanho da área de uso, impossível de ser aumentado, com uma consequente limitada disponibilidade de recursos alimentares, além do grande tamanho do grupo de estudo. Estas fêmeas emigrantes estariam sendo perseguidas e ameaçadas provavelmente por

suas mães, o que também foi observado em *Hylobates klossii* (PUSEY & PACKER, 1987).

Além disso, é possível que fêmeas emigrem para encontrar oportunidades de acasalamento fora do grupo natal. No entanto, imigrações para grupos estabelecidos são raras e resistidas por fêmeas residentes, assim transferência não é uma opção comum e a formação de novos grupos é uma alternativa viável (CROCKETT, 1984). Neste estudo transferências não foram observadas. No entanto, é difícil inferir se este comportamento é comum ou não para *A. caraya* tendo-se em vista que o grupo estava isolado na área de estudo. Dispersões podem ainda ocorrer para evitar consequências genéticas deletérias decorrentes de endocruzamentos (BEARDER, 1987; PACKER, 1979).

Apesar das supostas vantagens decorrentes de emigrações, elas podem acarretar em alguns custos para os animais: (a) as taxas de mortalidade são provavelmente maiores para imaturos extragrupo do que para imaturos residentes; (b) fracasso para reproduzir - algumas fêmeas podem ficar solitárias ou viver em associações extragrupais não reprodutivas; e (c) relativa perda de sucesso reprodutivo, tendo em vista que fêmeas emigrantes, provavelmente, começarão a reproduzir em idade mais avançada do que aquelas que continuam residindo em seus grupos (CROCKETT, 1984).

3.11. Vocalização

A natureza e a complexidade das relações sociais em um grupo são uma função do sistema de comunicação deste grupo (ALTMANN, 1959). Vocalizações são extremamente importantes no sistema comunicativo de bugios. Em espécies que geralmente habitam florestas densas, onde a comunicação visual só é possível a curtas distâncias, a seleção favoreceu modos de comunicação auditiva, especialmente com relação a longas distâncias (WHITEHEAD, 1989). Isto observa-se com relação aos bugios, cujos rugidos podem ser ouvidos ao longe por outros indivíduos e grupos vizinhos (BALDWIN & BALDWIN, 1976; WHITEHEAD, 1987).

Neste estudo, 11 tipos de vocalização foram identificados; suas porcentagens de observação e a identificação de prováveis vocalizações semelhantes citadas por outros pesquisadores estão listadas na Tabela 12.

A vocalização característica do gênero *Alouatta* é o rugido (ALTMANN, 1959; BONVICINO, 1989; CROCKETT & EISENBERG, 1987), que é produzido pelo osso hióide alargado, diagnóstico do gênero (ALTMANN, 1959; MOYNIHAN, 1976), e que funciona como uma caixa de ressonância (ALTMANN, 1959; BONVICINO, 1989; CROCKETT & EISENBERG, 1987) e amplificadora da vocalização (CROCKETT & EISENBERG, 1987). A posição corporal assumida durante a emissão dos rugidos foi em pé sobre as quatro patas ou sentado, o que está de acordo com o

TABELA 12 - Porcentagem dos tipos de vocalização observados durante o período de estudo e identificação das prováveis vocalizações semelhantes citadas por outros autores (N = 821 registros).

Vocalização	% das observações	Prováveis vocalizações semelhantes
Rugido	4,0	A ₁ (1, 2); 1 (3)
Rugido incipiente	0,4	A ₂ (1, 2); 3 (3); prelúdio de rugido (4, 6)
Latido masculino	0,4	C ₁ (1, 2); C ₂ (1, 2); 9 (3)
Latido feminino	5,2	B (1); B ₁ (2); B ₂ (2); D ₁ (1, 2); D ₂ (1, 2)
Grito (inhé)	59,0	I (2); rangido de porta (5)
Rosnado	15,1	
Choro	10,7	G (1); 5 (3); gemido (6)
Resmungo	2,1	Estrondo (4); resmungo (6)
Quê-quê	2,9	
Ū-ú-ú	0,1	
Cô-cô-cô	0,1	

(1) ALTMANN, 1959; (2) BALDWIN & BALDWIN, 1976;

(3) CARPENTER, 1934; (4) LINDBERGH, 1978; (5) NEVILLE,

1972b; (6) SANTINI, 1985.

observado por ALTMANN (1959), NEVES (1985) e SCHÖN-YBARRA (1986).

Esta vocalização tem sido freqüentemente ouvida em estudos com *Alouatta* (ALTMANN, 1959; BALDWIN & BALDWIN, 1976; BERNSTEIN, 1964; BONVICINO, 1989; CARPENTER, 1934; CHIVERS, 1969; HÖRWICH & GEBHARD, 1983; LINDBERGH, 1978; MENDES, 1989; NEVES, 1985; SCHÖN-YBARRA, 1986; SEKULIC, 1982a, 1982b, 1983c; SOUTHWICK, 1962; WHITEHEAD, 1987, 1989).

SANTINI (1985), durante seu estudo com *A. caraya*, não registrou a ocorrência desta vocalização, fato que pode ser interpretado como indicador da ausência de uma população estruturada. Além disso, o espaçamento entre grupos não era necessário já que o grupo de estudo ocupava uma mata isolada.

Os rugidos, em geral, são produzidos todos os dias ao amanhecer e ocasionalmente em outras horas do dia (ALTMANN, 1959; BALDWIN & BALDWIN, 1976). Na ECB, eles foram emitidos a qualquer hora do período diurno, representando apenas 4,0% dos registros de vocalização e sendo sempre emitidos pelo macho adulto; em algumas ocasiões, no entanto, rugidos foram emitidos pelo macho adulto com o auxílio de fêmeas adultas e machos subadultos (Figura 29). Nenhuma outra classe sexo-etária foi observada rugindo.

Vários fatores podem influenciar a emissão de rugidos. Neste estudo, o simples avistamento de uma fêmea subadulta solitária, que fora expulsa do grupo de estudo,



FIGURA: 29 - Macho e fêmeas adultos emitindo vocalização do tipo rugido.

foi o motivo mais freqüentemente observado provocar vocalizações deste tipo, o que concorda com o observado por SEKULIC (1982a), onde todos os roncos emitidos pelo seu grupo de estudo de *A. seniculus*, foram devido a proximidade de uma fêmea solitária. Na ECB, estas vocalizações, geralmente, eram induzidas por latidos das fêmeas adultas.

Outros fatores que influenciaram este tipo de vocalização na ECB foram: conflitos dentro do grupo (também observado por LINDBERGH (1978) em *A. caraya* e por SEKULIC (1982c) em *A. seniculus*), chuva forte (observado em *A. palliata* - BALDWIN & BALDWIN, 1976; BERNSTEIN, 1964; CARPENTER, 1934 e em *A. seniculus* - SEKULIC, 1983c) e trovões (citado para *A. palliata* - CARPENTER, 1934).

Fatores como encontros entre grupos (BALDWIN & BALDWIN, 1976; CROCKETT & EISENBERG, 1987; MENDES, 1989; SEKULIC, 1982c), encontros com machos solitários (CROCKETT & EISENBERG, 1987; SEKULIC, 1982c), ameaça ou ataque por um predador (BALDWIN & BALDWIN, 1976; CARPENTER, 1934), queda de um filhote (CARPENTER, 1934), após a sesta do meio dia (ALTMANN, 1959; BALDWIN & BALDWIN, 1976), ventania (BALDWIN & BALDWIN, 1976; CARPENTER, 1934), som de motores de avião (BALDWIN & BALDWIN, 1976; BERNSTEIN, 1964; CARPENTER, 1934) e perturbações por homens ou cachorros (SEKULIC, 1983c) podem influenciar a emissão de rugidos.

A principal função, citada na literatura, para este tipo de vocalização é a manutenção do espaçamento entre grupos (ALTMANN, 1959; BALDWIN & BALDWIN, 1976; CARPENTER,

1934, 1965; CHIVERS, 1969; SOUTHWICK, 1962). Assim, a baixa frequência de rugidos no grupo da ECB deve-se provavelmente ao fato deste encontrar-se isolado na área de estudo não havendo necessidade da emissão de rugidos, como observado também por SANTINI (1985). No período de agosto/1989 a janeiro/1990, muito poucos rugidos foram emitidos e sempre com durações muito curtas (< 10 s). Porém, a partir do momento em que observou-se uma fêmea solitária na área (expulsa do grupo de estudo) rugidos foram ouvidos mais frequentemente e com maior duração.

Estas vocalizações usadas durante confrontos entre grupos servem como ameaça agressiva, as quais evitam brigas e substituem conflitos agressivos diretos (SOUTHWICK, 1962) que são muito dispendiosos em termos de energia (SEKULIC, 1982a).

WHITEHEAD (1989) fornece evidências que suportam outras funções para a emissão de rugidos: coordenação da coesão dentro do grupo, transmissão de informação sobre a localização de recursos, atração de companheiros reprodutivos e iniciação e subsequente direção dos movimentos do grupo.

O rugido incipiente foi observado em apenas 0,4% das vocalizações e foi sempre emitido pelo macho adulto. Observando *A. palliata*, ALTMANN (1959) concluiu que quando o estímulo que provocaria um rugido é suave, o macho pode dar somente o áspero e estourado prefácio de um rugido completo.

Os rugidos incipientes ocorrem antes, durante pausas e após os rugidos matinais, confrontos entre grupos, chuva e vento (BALDWIN & BALDWIN, 1976). Já BERNSTEIN (1964) observou que o rugido incipiente foi ouvido em muitas situações onde o estímulo produtor do rugido não estava presente, particularmente precedendo e durante movimentos do grupo. Neste estudo, o rugido incipiente foi emitido durante desentendimento entre indivíduos do grupo, provavelmente sendo utilizado, como observado por LINDBERGH (1978), para acalmar "bate-bocas".

Emitidos sempre pelo macho adulto, os latidos masculinos foram observados em raras ocasiões (0,4%). Ocorreram durante interrupção de pré-copulatório e na presença de pessoas estranhas ao grupo. Estas situações estão de acordo com as citadas por outros autores, que observaram que quando os bugios são perturbados pela presença humana, os latidos masculinos começam, todas as atividades do grupo param, os indivíduos olham na direção em que o macho está olhando e assim geralmente avistam a fonte da perturbação (ALTMANN, 1959; CARPENTER, 1934).

Latidos masculinos podem ser emitidos em resposta a algumas situações sociais dentro do grupo (BALDWIN & BALDWIN, 1976), como foi observado neste estudo durante a interrupção de pré-copulatório.

BALDWIN & BALDWIN (1976) sugerem que existe uma relação entre latidos masculinos e rugidos, já que os latidos ocorriam frequentemente antes, durante pausas e após

sessões de rugidos, além disso, eles observaram que as situações de estímulo das duas vocalizações eram semelhantes, com a diferença de que para latidos masculinos estas eram menos intensas. Neste estudo não foram encontradas evidências que suportem esta relação.

Latidos "femininos" foram mais freqüentemente observados (5,2% das vocalizações). Exceto por uma ocasião onde o indivíduo que emitiu a vocalização não foi visualizado, todos os latidos femininos foram emitidos por fêmeas adultas.

A grande maioria das observações de latidos femininos (95,3%) foram durante avistamentos das fêmeas expulsas do grupo. Estes latidos freqüentemente estimulavam os rugidos do macho adulto. Em apenas uma ocasião, uma fêmea adulta latiu para seu filhote não querendo deixá-lo mamar.

ALTMANN (1959) cita, porém, que os latidos das fêmeas são dados, às vezes, quando o grupo é perturbado pela presença humana. No entanto, BALDWIN & BALDWIN (1976) observaram fêmeas adultas emitindo vocalizações de acompanhamento do rugido, especialmente em confrontações entre grupos durante o dia. Concordando com o observado neste estudo, estas vocalizações são, assim, muitas vezes proferidas nos mesmos tipos de situações que evocam os rugidos. BALDWIN & BALDWIN (1976) também observaram estas vocalizações sendo emitidas por indivíduos jovens.

As vocalizações mais freqüentemente observadas foram os gritos (59,0%)(Figura 30). Estas foram geralmente



FIGURA 30 - Expressão facial característica da vocalização grito.

emitidas por indivíduos imaturos, principalmente fêmeas jovens e infantes de ambos os sexos. O macho adulto e o macho jovem nunca emitiram gritos.

Os gritos foram geralmente observados em situações de tensão ou insatisfação (95,7%), o que está de acordo com o observado por BALDWIN & BALDWIN (1976) e NEVILLE (1972b). Estas situações envolveram comportamentos agressivos como desentendimentos, brigas e investidas, e contextos de insatisfação como durante implicâncias e enquanto um indivíduo tenta insistentemente pegar um infante recém-nascido. Gritos foram ouvidos, também, durante brincadeiras (4,3%), principalmente agarramentos.

Parece que os gritos são emitidos por indivíduos subordinados em resposta a comportamentos agressivos de indivíduos dominantes em relação a eles. Já o contrário parece ocorrer em relação aos rosnados, que são geralmente direcionados de indivíduos dominantes para subordinados.

Rosnados foram observados em 15,1% dos registros de vocalização. Como os gritos, estiveram mais freqüentemente presentes em situações de tensão (91,9%). Foram observados algumas vezes, também, durante brincadeiras.

Fêmea adulta foi a classe sexo-etária que mais freqüentemente emitiu esta vocalização. Com exceção do macho jovem, todas as demais classes sexo-etárias rosnaram, sendo que os infantes rosnaram pouco (1,6% para machos e 0,8% para fêmeas).

Choros foram escutados em 10,7% das vocalizações. Nunca foram emitidos por indivíduos adultos, o que concorda com o observado por SANTINI (1985), e subadultos. Infantes, machos e fêmeas, foram os principais emissores desta vocalização (43,2% e 35,2%, respectivamente).

As situações onde choros apareceram foram aquelas que provavelmente geraram medo, insatisfação ou sensação de abandono. Situações geradoras de choros semelhantes a estas foram observadas por ALTMANN (1959), CARPENTER (1934) e SANTINI (1985). CARPENTER (1934) observou o choro de um filhote que caiu ao chão. Através deste a mãe e outros membros do grupo, especialmente machos, puderam localizá-lo e resgatá-lo.

A vocalização do tipo resmungo foi escutada em 2,1% dos registros. Em 94,1% dos casos foi emitida durante a alimentação, geralmente enquanto mastigavam itens alimentares suculentos, como frutos de umbú *Phytolacca dioica* e pessegueiro *Prunus persica*. Resmungos foram também registrados por LINDBERGH (1978) e SANTINI (1985) em situações semelhantes. Em uma ocasião foi dado por uma fêmea adulta enquanto era importunada por outro indivíduo que queria pegar o seu infante.

A vocalização quê-quê foi observada em 2,9% dos registros e foi sempre emitida pelo macho subadulto SER, durante o estro da fêmea adulta CAN, em resposta a comportamentos agressivos do macho adulto e da própria CAN

sobre SER que insistia na tentativa de realização de comportamentos sexuais com ela.

As vocalizações ú-ú-ú e cô-cô-cô foram emitidas apenas uma vez cada, pela fêmea infante BRA e pelo macho adulto, respectivamente. A última sendo emitida durante um comportamento pré-copulatório.

3.12. Interações interespecíficas

Todas as interações interespecíficas observadas foram com aves e realizadas por indivíduos imaturos que demonstravam grande interesse e curiosidade com relação a estas.

Em duas ocasiões as interações foram com um joão-de-barro (*Furnarius rufus*) (Figura 31) que mediante a aproximação do seu ninho por dois indivíduos, apresentou reação de defesa, atacando os bugios.

Em outra interação, alguns indivíduos espantaram uma pomba que chocava em seu ninho e um deles aproximou-se e mexeu em um ovo que ali estava, depois afastou-se. Passados alguns minutos a pomba retornou para o ninho.

Duas interações com corujinhas-do-mato (*Otus choliba*) também foram observadas, com os bugios demonstrando grande curiosidade em relação a elas. Vários indivíduos aproximaram-se vagarosamente da coruja, provenientes de várias direções. Esta ao sentir-se encurralada voou para



FIGURA: 31 - Interação entre o macho subadulto MAG e um
joão-de-barro (*Furnarius rufus*).

outro galho a uns poucos metros de distância e, permanecendo à vista, os bugios voltaram a importuná-la.

A única ave com a qual os bugios interagiram e que poderia ser um predador, foi um caracará (*Polyborus plancus*). Porém não apresentaram o comportamento de alarme observado, em outras espécies, mediante a aproximação de predadores (CARPENTER, 1934). Ao contrário, vários indivíduos aproximaram-se mostrando muita curiosidade em relação à ave. Esta ao detectar a aproximação dos bugios voou para longe. A reação demonstrada pelos bugios talvez indique que caracarás não sejam considerados uma forte ameaça para a população local.

3.13. Relações de proximidade

Os dados apresentados nos itens anteriores mostram que alguns bugios interagem mais frequentemente que outros. Por exemplo, indivíduos imaturos brincam mais e adultos realizam mais investidas. As distâncias entre vizinhos mais próximos foram utilizadas para determinar se os bugios são encontrados em maior proximidade com indivíduos com os quais costumam interagir, além de inferir relações de parentesco.

Apesar da baixa frequência de interações sociais, os bugios gastaram grande parte do seu tempo em proximidade com outros. Dos 9.447 registros obtidos através da amostragem de varredura instantânea, 96,7% envolveram bugios

que estavam a menos de 10 metros de distância de, pelo menos, outro bugio, e 66,3% com distância interindividual menor ou igual a um metro (Figura 32).

A Figura 33 apresenta os escores de proximidade de todos os bugios do grupo com seus vizinhos mais próximos. As fêmeas adultas foram analisadas separadamente dependendo se estavam com filhotes dependentes (recém-nascidos) ou não. Existiu pouca sobreposição entre os vizinhos mais próximos de fêmeas carregando ou não infantes sugerindo que as associações de fêmeas podem variar conforme seu estado reprodutivo.

A proximidade apresentada pelas classes macho e fêmea adultos (Figura 34) deve-se principalmente às interações entre TYS e as fêmeas CAN e LEO (Figuras 33 e 35), provavelmente devido ao interesse sexual demonstrado por TYS, que copulou em várias ocasiões com estas duas fêmeas durante o período de coleta dos dados de vizinho mais próximo (fevereiro a julho/1990)(Tabela 11).

Os machos subadultos também estiveram entre os vizinhos mais próximos das fêmeas adultas (Figura 34) e do macho adulto. Isto deve-se, provavelmente, ao interesse demonstrado por estes machos por fêmeas sexualmente receptivas (MAG-LEO e SER-CAN)(Figura 33 e 35). Além disso, 66,7% das catações realizadas por MAG foram em LEO.

As fêmeas adultas estiveram bastante próximas de machos e fêmeas infantes (Figura 34). Esta relação reflete o forte vínculo apresentado entre mãe e filhote (Figura 35),

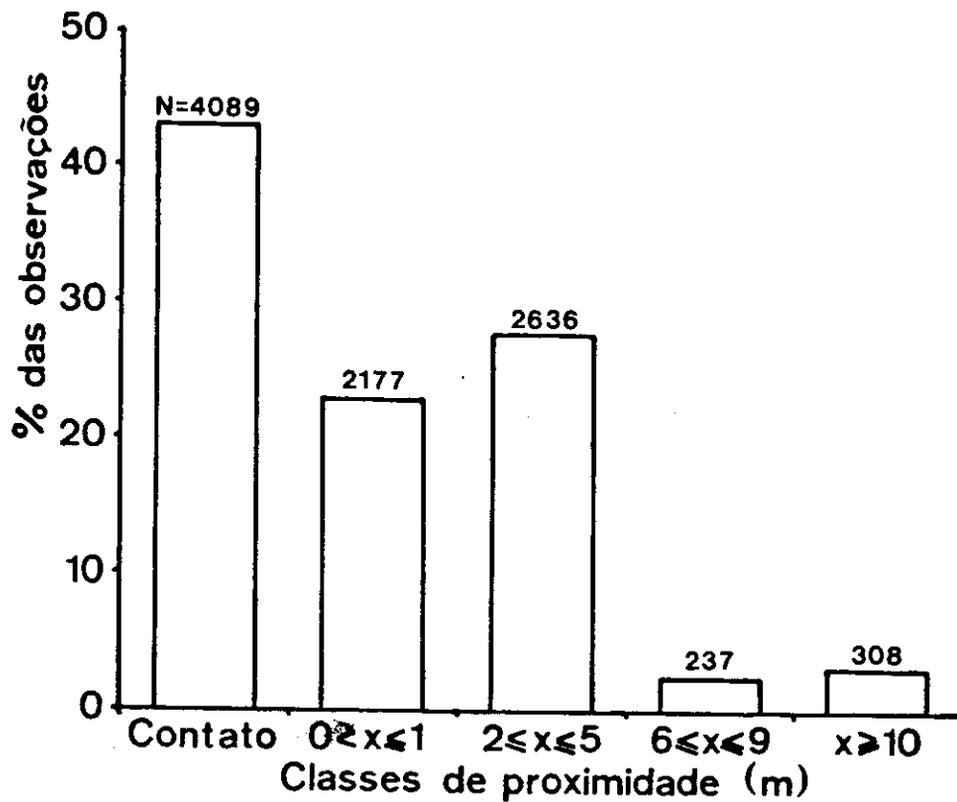


FIGURA 32 - Porcentagem de observação das diferentes classes de proximidade entre vizinhos mais próximos (N = Número de observações).

Vizinho + próximo

Indivíduo	TYS	LEO	CAN	PEN	PE+	ESQ	ES+	?FAD	MAG	SER	GUI	?MSB	PAL	SET	COR	CAO	?FJV	ESC	ALV	CHI	?MIN	BRA	NAN	
TYS	-.20	.54	.03	.04	.03	.03	.01	.07	.11	.08	.01	.07	.10	.38	-.08	-.06	.02	.10						
LEO	.22	—	-.08	.04	.11	.05	.07	.00	.35	.07	.15	.02	.01	.02	-.04	-.06	.03	.07	.06	.01	.00	.08	.03	
CAN	.55	.07	—	-.03	.10	.04	.06	.07	.17	.05	.06	.01	.07	.05	-.04	-.01	.00	.65						
PEN	.10	.10	.12	—	-.09	.08	.12	.07	.05	.16	.03	.07	.09	.03	.05	.28	.04							
PE+	.10	.18	.20	—	-.05	-.09	.08	.05	.07	.01	—	-.20	.38	.18	-.03	.21	.05							
ESQ	.08	.05	.09	.05	.04	—	-.04	.08	.04	.14	.01	.03	.04	.08	.01	.03	.03							
ES+	.09	.18	.21	.15	—	—	.08	.09	.01	—	-.05	.25	.53	.01	.03	.04								
?FAD	.26	.01					.08	.10	.10	.11				.01	-.37									
MAG	.08	.34	.07	.05	.06	.03	.02	.01	—	.25	.19	.08	.05	.04	.07	.06	.04	.05	.06	—				
SER	.16	.07	.21	.04	.03	.06	.03	.00	.26	—	.18	.05	.07	.05	.10	.07	.04	.08	.09	—				
GUI	.08	.16	.06	.03	.03	.03	.00	.00	.19	.19	—	.03	.13	.06	.07	.08	.05	.09	.08	—				
?MSB	.70							.22				.25												
SEM	.18	.02	.14	.20	—	-.08	—	-.08	.05	.05	—	-.09	.03	.00	.07	.08	.05	—						
PAL	.16	.04	.07	.01	—	-.02	—	.11	.12	.21	—	-.15	.04	.08	.04	.28	.12	—						
SET	.48	.03	.06	.04	.12	.03	.02	.06	.09	.07	.00	.07	.15	—	.10	.09	.10							
COR	.11	.05	.09	.07	.25	.04	.10	.00	.10	.07	.07	.07	.06	.10	.13	.02	.14	.09	.02					
CAO	.08	.07	.06	.01	.09	.04	.23	.01	.09	.08	.10	.10	.06	.09	.12	—	.02	.12	.09	.03				
?FJV	.18	.08	.08	.06	.04	.02	.02	.03	.12	.14	.10	.00	.05	.03	.01	.43	.15	.15						
ESC	.04	.09	.01	.15	.13	.02	.02	.00	.08	.09	.10	.07	.20	.10	.12	.12	.06	—	.16					
ALV	.11	.06	.73	.00	.02	.02	.01	.05	.08	.09	.04	.05	.08	.08	.08	.04	.12	—						
CHI	.01							1.94	—		—	—	—	.02	.02									
?MIN	.40						.80	.40	.20	.20					.80									
BRA	.03	.08	.05	.02	.04	.38	.20	.06	.04	.06	.05	.07	.10	.10	.20	.04	.11	.09						
NAN	.02	.04	.02	1.56	—	.01	.01	.05		.03	—	—	.16	.04	.02	.03	.01							

FIGURA 33 - Escores de proximidade calculados entre os indivíduos do grupo de estudo.

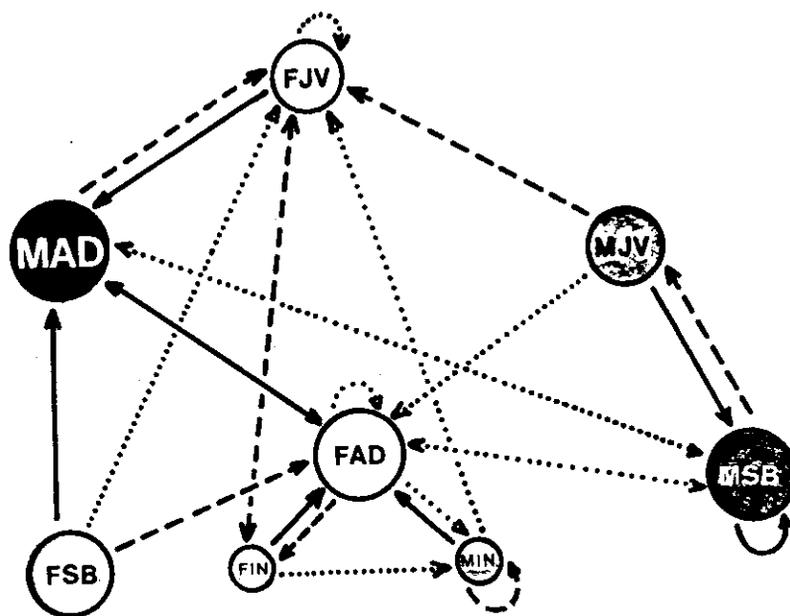


FIGURA 34 - Relações entre as classes sexo-etárias e seus respectivos três vizinhos mais próximos. O sentido do vetor indica o vizinho mais próximo: (____) primeiro, (- - -) segundo e (.....) terceiro vizinho mais próximo.

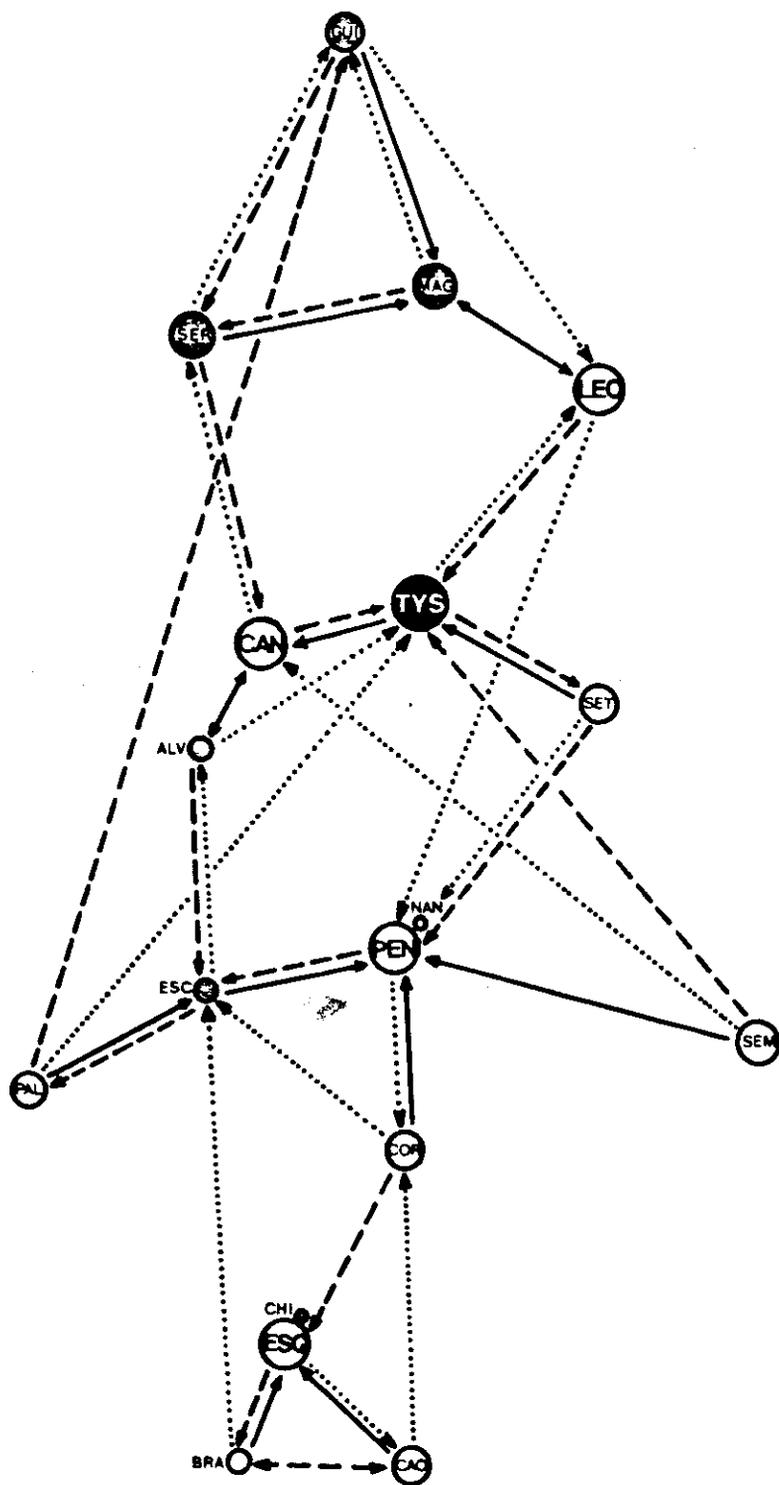


FIGURA 35 - Relações entre os indivíduos do grupo de estudo e seus respectivos três principais vizinhos. O sentido do vetor aponta para o vizinho mais próximo: (____) primeiro, (- - -) segundo e (.....) terceiro vizinho mais próximo.

como pode se observar nos índices de proximidade entre PEN-NAN, PEN-ESC, ESQ-CHI, ESQ-BRA e CAN-ALV (Figura 33). Isto ocorre devido à alta dependência dos últimos, que, durante um certo período, dependem delas para se alimentar (mamar) e proteger-se.

Os machos subadultos apresentaram relações de proximidade bastante acentuadas entre si e com o macho jovem (Figura 34), indicando uma tendência de agregação e "companheirismo" entre os indivíduos destas classes (cujos repertórios comportamentais são muito semelhantes), corroborada pela ausência de interações agressivas entre os subadultos e uma baixa frequência entre estes e os jovens. Além disso, brincadeiras foram frequentes entre indivíduos destas classes.

A relação entre fêmea subadulta e macho adulto (Figura 34) parece refletir uma mudança no repertório comportamental desta classe na transição de um comportamento juvenil para um característico de fêmeas adultas sexualmente maduras. O mesmo foi observado em relação às fêmeas jovens (Figura 34) mais velhas, PAL e SET (Figura 35). PAL esteve bastante próxima de TYS no mês de amostragem anterior à sua emigração. O fato destas fêmeas terem sido expulsas do grupo de estudo pelas adultas parece corroborar a idéia de que elas poderiam logo competir com estas pelo acesso ao macho adulto e por posições hierárquicas mais elevadas.

A relação entre fêmea subadulta e fêmea adulta está provavelmente relacionada à forte tendência da primeira em

realizar cuidados alomaternais, apesar de ter permanecido no grupo somente até fevereiro/1990, mês no qual os infantes presentes no grupo de estudo já apresentavam uma maior independência devido à sua maior idade, não necessitando de cuidados freqüentes. Esta associação talvez esteja relacionada, também, a uma tentativa de fortalecer os laços com fêmeas adultas e, assim, diminuir a probabilidade de sua expulsão do grupo por estas. Enquanto esteve presente no grupo de estudo, a fêmea subadulta SEM apresentou índices de proximidade relativamente altos com as fêmeas adultas PEN e CAN (Figura 33), sendo a primeira, provavelmente, uma fêmea de alta posição hierárquica no grupo.

A relação entre infantes e fêmeas jovens parece relacionar-se ao grande interesse destas por indivíduos recém-nascidos e a uma alta freqüência de brincadeiras envolvendo fêmeas jovens e infantes mais velhos.

As fortes relações de proximidade observadas entre indivíduos de mesma classe sexo-etária ou etária deve estar relacionada ao interesse dos indivíduos envolvidos em manterem um contato mais íntimo com animais que apresentem repertórios comportamentais semelhantes e, portanto, tendam a interagir mais.

Do exposto acima, pode-se concluir que, no grupo de estudo, houve uma tendência dos bugios-pretos de manterem uma maior proximidade daqueles indivíduos com os quais interagiram mais. O mesmo não foi observado por STRIER (1986), a qual cita que embora os machos de seu grupo de

estudo tenham mantido uma maior proximidade entre si, estes não foram seus principais companheiros em interações sociais.

A partir destes dados de distâncias entre vizinhos mais próximos pode-se inferir relações de parentesco (principalmente mãe-filho), pois observou-se que as fêmeas adultas formaram um núcleo de associação com seus infantes e alguns indivíduos imaturos (seus prováveis filhos)(Figura 35). Isto foi observado nas associações da fêmea adulta ESQ que apresentou grandes índices de proximidade com seus infantes CHI e BRA e com a fêmea jovem CAO, que acredita-se ser sua filha. O mesmo ocorreu em relação a PEN que apresentou íntima associação com NAN e ESC e com sua provável descendente COR (Figuras 33 e 35). Estas fêmeas jovens pareciam apresentar uma tendência de procurar as respectivas fêmeas adultas em situações de tensão e para descansar.

Capítulo 4

CONCLUSÃO

Os resultados encontrados neste trabalho indicam que o grupo de estudo, mesmo vivendo em um ambiente de dimensões restritas e com uma alta densidade, apresentou o mesmo padrão de comportamento social observado em *A. caraya* e em outras espécies do gênero sob condições mais naturais. A partir destes resultados pode-se chegar a conclusões tais como:

- Apenas 4,1% do período de atividades do grupo de estudo foi gasto em interações sociais, as quais influenciam no desenvolvimento de habilidades e no estabelecimento e manutenção de posições hierárquicas e laços entre os indivíduos;

- O comportamento social mais observado foi a brincadeira (45,3% das interações). Foi realizada, principalmente, por indivíduos imaturos, indicando ser importante nos processos de desenvolvimento físico, social e de habilidades comunicativas;

- Comportamentos agressivos (28% das interações) foram executados, principalmente, por adultos;

- A grande quantidade de cuidados alomaternalis realizada por fêmeas jovens sugere que a aprendizagem no

trato de infantes é uma importante função deste tipo de comportamento;

- Comportamentos sexuais (4,8%) foram realizados somente por machos (adultos e subadultos) e fêmeas adultas, sendo que o macho adulto (alfa) do grupo permitiu o acesso a fêmeas receptivas por outros machos (neste caso, subadultos) quando estas já haviam ultrapassado o pico estral e, principalmente, quando existia outra fêmea no auge de seu ciclo reprodutivo;

- As emigrações observadas foram realizadas por indivíduos imaturos de ambos os sexos. A maior quantidade de expulsões de fêmeas imaturas parece estar relacionada com a inibição de um crescimento exagerado do grupo (incapaz de ser suportado pelo habitat), principalmente tendo-se em vista que estas foram expulsas, pelas fêmeas adultas, em ordem decrescente de idade;

- A baixa frequência de rugidos esteve relacionada à situação de isolamento do grupo na área de estudo, principalmente se for considerado que após a expulsão de alguns indivíduos, os quais permaneceram na área formando um outro grupo, os rugidos tornaram-se mais frequentes e de maior duração. Isto parece comprovar que a manutenção do espaçamento entre grupos é uma importante função desta vocalização;

- A vocalização do tipo grito foi a mais ouvida, sendo utilizada, principalmente, por indivíduos imaturos durante situações de tensão ou insatisfação;

A razão fêmeas adultas:imatuross observada indica, segundo HELTNE et al. (1976), o estado "saudável" da população, fato corroborado pelo cálculo do número esperado de indivíduos imatuross no grupo, como o realizado por MILTON (1982), que sugere uma taxa de mortalidade de imatuross muito baixa na área de estudo.

A elaboração de programas que visem construir parcelas ("patches") de matas entre a área de estudo e as matas ciliares da região, onde também existem populações de *A. caraya*, sugerida por BICCA-MARQUES (1991), é de suma importância para o bem-estar futuro da espécie na ECB. Estas parcelas poderiam servir de refúgios e corredores para os animais expulsos do grupo de estudo e das demais populações da região, permitindo um maior intercâmbio genético entre eles e, assim, diminuindo o risco de ocorrência de problemas genéticos deletérios decorrentes de um excessivo endocruzamento.

BICCA-MARQUES (1991) sugere, ainda, que devido à dificuldade de adaptação de *Alouatta* spp. às condições de cativeiro e sua conseqüente baixa taxa reprodutiva neste ambiente, estas pequenas parcelas deveriam, também, ser desenvolvidas em jardins zoológicos para servirem como criadouros de espécies ameaçadas, como *A. fusca*. A observação de um repertório comportamental completo de *A. caraya* e a sua alta taxa reprodutiva observada neste estudo e em BICCA-MARQUES (1991), sugere, ainda, que os animais nascidos nestas parcelas seriam, também, mais capazes de

sobreviver em habitats naturais se utilizados em programas de reintrodução do que animais nascidos em regimes tradicionais de cativeiro, pois poderiam viver com menos interferência humana, alimentando-se e interagindo com outros indivíduos e, assim, atingindo um bem-estar psicológico e físico através deste enriquecimento ambiental e comportamental.

BIBLIOGRAFIA

- ALTMANN, J. 1974. Observational study of behavior: Sampling methods. Behaviour, 49: 227-267.
- ALTMANN, S.A. 1959. Field observations on a howling monkey society. J. Mammal., 40 (3): 317-330.
- ALVES, I.M.S.C. 1983. Comportamento e hábito alimentar de um grupo de bugios (Alouatta caraya Humboldt, 1811) em ambiente semi-natural (Primates, Cebidae). Dissertação de Bacharelado, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, 34 pp..
- BALDWIN, J.D. 1969. The ontogeny of social behaviour of squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*) in a seminatural environment. Folia primatol., 11: 35-79.
- BALDWIN, J.D. & J.I. BALDWIN. 1973. Interactions between adult female and infant howling monkeys (*Alouatta palliata*). Folia primatol., 20: 27-71.
- BALDWIN, J.D. & J.I. BALDWIN. 1974. Exploration and social play in squirrel monkeys (*Saimiri*). Am. Zool., 14 (1): 303-315.

- BALDWIN, J.D. & J.I. BALDWIN. 1976. Vocalizations of howler monkeys (*Alouatta palliata*) in southwestern Panama. Folia primatol., 26: 81-108.
- BALDWIN, J.D. & J.I. BALDWIN. 1978. Exploration and play in howler monkeys (*Alouatta palliata*). PRIMATES, 19 (3): 411-422.
- BALDWIN, J.D. & J.I. BALDWIN. 1981. The squirrel monkeys, genus *Saimiri*, pp. 277-332. In: A.F. COIMBRA-FILHO & R.A. MITTERMEIER (eds.) Ecology and Behavior of Neotropical Primates, Vol. 1. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro.
- BEARDER, S.K. 1987. Lorises, bushbabies, and tarsiers: Diverse societies in solitary foragers, pp. 11-24. In: B.B. SMUTS; D.L. CHENEY; R.M. SEYFARTH; R.W. WRANGHAM & T.T. STRUHSAKER (eds.) Primate Societies. The University of Chicago Press, Chicago.
- BENTON, L., JR. 1976. The establishment and husbandry of a black howler *Alouatta caraya* colony at Columbia Zoo. Int. Zoo Yrbk., 16: 149-152.
- BERNSTEIN, I.S. 1964. Field study of the activities of howler monkeys. Anim. Behav., 12 (1): 92-97.

BICCA-MARQUES, J.C. 1990. A new southern limit for the distribution of *Alouatta caraya* in Rio Grande do Sul State, Brazil. PRIMATES, 31 (3): 449-451.

BICCA-MARQUES, J.C. 1991. Ecologia e comportamento de um grupo de bugios-pretos *Alouatta caraya* (Primates, Cebidae) em Alegrete, RS, Brasil. Dissertação de Mestrado, Universidade de Brasília, XXIV + 200 pp..

BICCA-MARQUES, J.C. No prelo. Padrão de atividades diárias do bugio-preto *Alouatta caraya* (Primates, Cebidae): Uma análise temporal e bioenergética. In: M.E. YAMAMOTO & M.B. CORDEIRO DE SOUSA (eds.) A Primatologia no Brasil-4. Sociedade Brasileira de Primatologia.

BICCA-MARQUES, J.C. & C.S. CALEGARO. 1987. Desmatamento: Uma ameaça aos primatas brasileiros. Natureza em Revista, 12: 24-27.

BOLIN, I. 1981. Male parental behavior in black howler monkeys (*Alouatta palliata pigra*) in Belize and Guatemala. PRIMATES, 22 (3): 349-360.

BONVICINO, C.R. 1989. Ecologia e comportamento de *Alouatta belzebul* (Primates: Cebidae) na Mata Atlântica. Rev. Nordestina Biol., 6 (2): 149-179.

- BONVICINO, C.R.; A. LANGGUTH & R.A. MITTERMEIER. 1989. A study of pelage color and geographic distribution in *Alouatta belzebul* (Primates: Cebidae). Rev. Nordestina Biol., 6 (2): 139-148.
- BRAZA, F.; F. ALVAREZ & T. AZCARATE. 1981a. Datos sobre la reproducción de *Alouatta seniculus* en los Llanos de Venezuela. Acta Vertebrata, 8: 321-323.
- BRAZA, F.; F. ALVAREZ & T. AZCARATE. 1981b. Behaviour of the red howler monkey (*Alouatta seniculus*) in the llanos of Venezuela. PRIMATES, 22 (4): 459-473.
- CABRERA, A. & J. YEPES. 1960. Mamíferos Sud-Americanos. 2ª. ed.. Ediar, Buenos Aires.
- CARPENTER, C.R. 1934. A field study of the behavior and social relations of howling monkeys. Comp. Psychol. Monogr., 10 (2): 1-168.
- CARPENTER, C.R. 1935. Behavior of red spider monkeys in Panama. J. Mammal., 16 (3): 171-180.
- CARPENTER, C.R. 1965. The howlers of Barro Colorado Island, pp. 250-291. In: I. DEVORE (ed.) Primate Behavior: Field Studies of Monkeys and Apes. Holt, Rinehart and Winston, New York.

- CHALMERS, N. 1979. Social Behavior in Primates. Edward Arnold, London, 256 pp..
- CHENEY, D.L. 1978a. Interactions of immature male and female baboons with adult females. Anim. Behav., 26 (2): 389-408.
- CHENEY, D.L. 1978b. The play partners of immature baboons. Anim. Behav., 26: 1038-1050.
- CHENEY, D.L.; R.M. SEYFARTH; B.B. SMUTS & R.W. WRANGHAM. 1987. The study of primate societies, pp. 1-8. In: B.B. SMUTS; D.L. CHENEY; R.M. SEYFARTH; R.W. WRANGHAM & T.T. STRUHSAKER (eds.) Primate Societies. The University of Chicago Press, Chicago.
- CHIVERS, D.J. 1969. On the daily behaviour and spacing of howling monkey groups. Folia primatol., 10: 48-102.
- CLARKE, M.R. 1983. Infant-killing and infant disappearance following male takeovers in a group of free-ranging howling monkeys (*Alouatta palliata*) in Costa Rica. Am. J. Primatol., 5: 241-247.
- CLUTTON-BROCK, T.H. 1974. Primate social organisation and ecology. Nature, 250: 539-542.

CLUTTON-BROCK, T.H. & P.H. HARVEY. 1976. Evolutionary rules and primate societies, pp. 195-237. In: P.P.G. BATESON & R.A. HINDE (eds.) Growing Points in Ethology. University Press, Cambridge.

COCHRAN, W.G. 1954. Some methods for strengthening the common χ^2 tests. Biometrics, 10: 417-451.

COIMBRA-FILHO, A.F. & R.A. MITTERMEIER. 1981. Systematics: Species and subspecies, pp. 29-109. In: A.F. COIMBRA-FILHO & R.A. MITTERMEIER (eds.) Ecology and Behavior of Neotropical Primates. Vol. 1. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro.

COLILLAS, O. & J. COPPO. 1978. Breeding *Alouatta caraya* in Centro Argentino de Primates, pp. 201-214. In: D.J. CHIVERS & W. LANE PETER (eds.) Recent Advances in Primatology, Vol. 2, Conservation. Academic Press, London.

COLLIAS, N. & C. SOUTHWICK. 1952. A field study of population density and social organization in howling monkeys. Proc. Amer. Phil. Soc., 96 (2): 143-156.

CROCKETT, C.M. 1984. Emigration by female red howler monkeys and the case for female competition, pp. 159-173. In: M. SMALL (ed.) Female Primates: Studies by Women Primatologists. Alan R. Liss, Inc., New York.

CROCKETT, C.M. 1987. Diet, dimorphism and demography: Perspectives from howlers to hominids, pp. 115-135. In: W.G. KINZEY (ed.) The Evolution of Human Behavior: Primate Models. State University of New York Press, New York.

CROCKETT, C.M. & J.F. EISENBERG. 1987. Howlers: Variations in group size and demography, pp. 54-68. In: B.B. SMUTS; D.L. CHENEY; R.M. SEYFARTH; R.W. WRANGHAM & T.T. STRUHSAKER (eds.) Primate Societies. The University of Chicago Press, Chicago.

CROCKETT, C.M. & T. POPE. 1988. Inferring patterns of aggression from red howler monkey injuries. Am. J. Primatol., 15: 289-308.

CROCKETT, C.M. & R. RUDRAN. 1987a. Red howler monkey birth data I: Seasonal variation. Am. J. Primatol., 13: 347-368.

- CROCKETT, C.M. & R. RUDRAN. 1987b. Red howler monkey birth data II: Interannual, habitat and sex comparisons. Am. J. Primatol., 13: 369-384.
- CROCKETT, C.M. & R. SEKULIC. 1982. Gestation length in red howler monkeys. Am. J. Primatol., 3: 291-294.
- CROCKETT, C.M. & R. SEKULIC. 1984. Infanticide in red howler monkeys (*Alouatta seniculus*), pp. 173-191. In: G. HAUSFATER & S.B. HRDY (eds.) Infanticide - Comparative and Evolutionary Perspectives. Aldine Publishing Co., New York.
- CROOK, J.H. 1970. The socio-ecology of primates, pp. 103-159 In: J.H. CROOK (ed.) Social Behaviour in Birds and Mammals. Academic Press, New York.
- DEAG, J.M. 1981. O Comportamento Social dos Animais. E.P.U.-EDUSP, São Paulo, 118 pp..
- DETHIER, V.G. & E. STELLAR. 1970. Comportamento Animal. Edgar Blücher Ltda., São Paulo, 151 pp..
- DOLHINOW, P.J. & N. BISHOP. 1972. The development of motor skills and social relationships among primates through play, pp. 312-337. In: P. DOLHINOW (ed.) Primate Patterns. Holt, Rinehart and Winston, New York.

DUMOND, F.V. 1968. The squirrel monkey in a seminatural environment, pp. 87-146. In: L.A. ROSENBLUM & R.W. COOPER (eds.) The Squirrel Monkey. Academic Press, New York.

EGLER, S.G. 1987. Estudos de ecologia e controle ambiental na região do reservatório da UHE de Balbina: Estudos populacionais de primatas. Relatório técnico submetido à ELETRONORTE, 27 pp..

EISENBERG, J.F. 1976. Communication mechanisms and social integration in the black spider monkey, *Ateles fusciceps robustus* and related species. Smithsonian Contributions to Zoology, 213: 1-108.

EISENBERG, J.F.; N.A. MUCKENHIRN & R. RUDRAN. 1972. The relation between ecology and social structure in primates. Science, 176 (4037): 863-874.

ESTRADA, A. 1982. Survey and census of howler monkeys (*Alouatta palliata*) in the rain forest of "Los Tuxtlas", Veracruz, Mexico. Am. J. Primatol., 2: 363-372.

FAGEN, R. 1981. Animal Play Behavior. Oxford University Press, Oxford. Apud: WALTERS, J.F. 1987. Transition to adulthood, pp. 358-369. In: B.B. SMUTS; D.L. CHENEY; R.M. SEYFARTH; R.W. WRANGHAM & T.T. STRUHSAKER (eds.) Primate Societies. The University of Chicago Press, Chicago.

FONTAINE, R. 1981. The uakaris, genus *Cacajao*, pp. 443-493. In: A.F. COIMBRA-FILHO & R.A. MITTERMEIER (eds.) Ecology and Behavior of Neotropical Primates. Vol. 1. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro.

FONTAINE, R. & F.V. DUMOND. 1977. The red ouakary in a seminatural environment: Potentials for propagations and study, pp. 167-236. In: H.S.H. PRINCE RAINIER III OF MONACO & G.H. BOURNE (eds.) Primate Conservation. Academic Press, New York.

FREESE, C.H. & J.R. OPPENHEIMER. 1981. The capuchin monkeys, genus *Cebus*, pp. 331-390. In: A.F. COIMBRA-FILHO & R.A. MITTERMEIER (eds.) Ecology and Behavior of Neotropical Primates. Vol. 1. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro.

FROELICH, J.W. & P.H. FROELICH. 1987. The status of Panama's endemic howling monkeys. Primate Conservation, 8: 58-62.

- GAULIN, S.J.C. & C.K. GAULIN. 1982. Behavioral ecology of *Alouatta seniculus* in Andean cloud forest. Int. J. Primatol., 3 (1): 1-32.
- GLANDER, K.E. 1974. Baby-sitting, infant sharing, and adoptive behavior in mantled howling monkeys. Am. J. Phys. Anthropol., 41: 482.
- GLANDER, K.E. 1980. Reproduction and population growth in free-ranging mantled howling monkeys. Am. J. Phys. Anthropol., 53: 25-36.
- GOODALL, J. 1965. Chimpanzees of the Gombe Stream Reserve, pp. 425-473. In: I. DEVORE (ed.) Primate Behavior: Field Studies of Monkeys and Apes. Holt, Rinehart and Winston, New York.
- GOULD, L. 1992. Alloparental care in free-ranging *Lemur catta* at Berenty Reserve, Madagascar. Folia primatol., 58 (2): 72-83.
- GOUZOULES, S. & H. GOUZOULES. 1987. Kinship, pp. 299-305. In: B.B. SMUTS; D.L. CHENEY; R.M. SEYFARTH; R.W. WRANGHAM & T.T. STRUHSAKER (eds.) Primate Societies. The University of Chicago Press, Chicago.

GRAND, T.I. 1968. The functional anatomy of the lower limb of the howler monkey (*Alouatta caraya*). Am. J. Phys. Anthrop., 28: 163-182.

HALL, K.R.L. & I. DEVORE. 1965. Baboon social behavior, pp. 53-110. In: I. DEVORE (ed.) Primate Behavior: Field Studies of Monkeys and Apes. Holt, Rinehart and Winston, New York.

HELTNE, P.G.; D.C. TURNER & N.C. SCOTT, JR. 1976. Comparison of census data on *Alouatta palliata* from Costa Rica and Panama, pp. 10-19. In: R.W. THORINGTON JR. & P.G. HELTNE (eds.) Neotropical Primates. Field Studies and Conservation. National Academy of Sciences, Washington, D.C..

HERSHKOVITZ, P. 1972. Notes on New World monkeys. Int. Zoo Yrbk., 12: 3-12.

HERSHKOVITZ, P. 1977. Living New World Monkeys (Platyrrhini) Vol. 1. The University of Chicago Press, Chicago, 1117 pp..

HILL, W.C.O. 1962. Primates: Comparative Anatomy and Taxonomy, V, Cebidae, Part B. Willey Interscience, New York, 537 pp..

- HORWICH, R.H. 1983. Breeding behaviors in the black howler monkeys (*Alouatta pigra*) of Belize. PRIMATES, 24 (2): 222-230.
- HORWICH, R.H. & K. GEBHARD. 1983. Roaring rhythms in black howler monkeys (*Alouatta pigra*) of Belize. PRIMATES, 24 (2): 290-296.
- HUTCHINS, M. & D.P. BARASH. 1976. Grooming in primates: Implications for its utilitarian function. PRIMATES, 17: 145-150.
- IHERING, H. VON. 1892. Os mamíferos do Rio Grande do Sul. An. Est. Rio Grande do Sul, 1892: 96-123.
- IHERING, H. VON. 1914. Os bugios do gênero *Alouatta*. Rev. Mus. Paul., 9: 231-256.
- IPAGRO. 1989. Atlas Agroclimático do Estado do Rio Grande do Sul. Secretaria da Agricultura - RS, Porto Alegre, 3 v..
- JAY, P. 1965a. The common langur of north India, pp. 197-249. In: I. DEVORE (ed.) Primate Behavior: Field Studies of Monkeys and Apes. Holt, Rinehart and Winston, New York.

- JAY, P. 1965b. Field studies, pp. 525-591. In: A.M. SCHRIER; H.F. HARLOW & F. STOLLNITZ (eds.) Behavior of Nonhuman Primates. Vol. 2. Academic Press, New York.
- JOLLY, A. 1985. The Evolution of Primate Behavior. 2nd. ed. Macmillan Publishing Co., New York, 526 pp..
- JONES, C.B. 1979. Grooming in the mantled howler monkey, *Alouatta palliata* GRAY. PRIMATES, 20 (2): 289-292.
- JONES, C.B. 1980a. Seasonal parturition mortality and dispersal in the mantled howler monkey, *Alouatta palliata* Gray. Brenesia, 17: 1-10.
- JONES, C.B. 1980b. The functions of status in the mantled howler monkey, *Alouatta palliata* GRAY: Intraspecific competition for group membership in a folivorous neotropical primate. PRIMATES, 21 (3): 389-405.
- JONES, C.B. 1982. A field manipulation of spatial relations among male mantled howler monkeys. PRIMATES, 23 (1): 130-134.
- JONES, C.B. 1983. Social organization of captive black howler monkeys (*Alouatta caraya*): "Social competition" and the use of non-damaging behavior. PRIMATES, 24 (1): 25-39.

- JONES, C.B. 1985. Reproductive patterns in mantled howler monkeys: Estrus, mate choice and copulation. PRIMATES, 26 (2): 130-142.
- KATZ, B. 1990. Comportamento lúdico do bugio (*Alouatta fusca clamitans* Cabrera, 1940)(Primates: Cebidae: Alouattinae). Dissertação de Bacharelado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 63 pp..
- KAVANAGH, M. & L. DRESDALE. 1975. Observations on the woolly monkey (*Lagothrix lagotricha*) in northern Colombia. PRIMATES, 16: 285-294.
- KINZEY, W.G. 1982. Distribution of primates and forest refuges, pp. 455-482. In: G.T. PRANCE (ed.) Biological Diversification in the Tropics. Columbia University Press, New York.
- KLEIMAN, D.G. 1977. Monogamy in mammals. Quart. Rev. Biol., 52 (1): 39-69.
- LANCASTER, J.B. 1971. Play-mothering: The relations between juvenile females and young infants among free-ranging vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*). Folia primatol., 15: 161-182.

LANGGUTH, A.; D.L.M. TEIXEIRA; R.A. MITTERMEIER & C.R. BONVICINO. 1987. The red-handed howler monkey in northeastern Brazil. Primate Conservation, 8: 36-39.

LEE, P.C. 1983. Play as a means for developing relationships pp. 82-89. In: R.A. HINDE (ed.) Primate Social Relationships. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

LINDBERGH, S.M. 1978. A preliminary report on the alloparental care and its importance in group development and behavior in the black howler monkey (*Alouatta caraya*). Manuscrito não publicado, 53 pp..

LINDBERGH, S.M. & M.E.L. SANTINI. 1984. A reintrodução do bugio-preto (*Alouatta caraya*, Humboldt, 1812 - Cebidae), no Parque Nacional de Brasília. Brasil Florestal, 57: 35-53.

LIPPOLD, L.K. 1977. The douc langur: A time for conservation pp. 513-538. In: H.S.H. PRINCE RAINIER III OF MONACO & G.H. BOURNE (eds.) Primate Conservation. Academic Press, New York.

LÖNNBERG, E. 1941. Notes on members of the genera *Alouatta* and *Aotus*. Arkiv för Zoologi, 33A (10): 1-44.

LUNDY, W.E. 1954. Howlers. Nat. Hist., 63: 128-133.

MACK, D. 1979. Growth and development of infant red howling monkeys (*Alouatta seniculus*) in a free ranging population, pp. 127-136. In: J.F. EISENBERG (ed.) Vertebrate Ecology in the Northern Neotropics. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C..

MARLER, P. 1965. Communication in monkeys and apes, pp. 544-584. In: I. DEVORE (ed.) Primate Behavior: Field Studies of Monkeys and Apes. Holt, Rinehart and Winston, New York.

MASATAKA, N. & M. KOHDA. 1988. Primate play vocalizations and their functional significance. Folia primatol., 50: 152-156.

MASON, W.A. 1965. The social development of monkeys and apes pp. 514-543. In: I. DEVORE (ed.) Primate Behavior: Field Studies of Monkeys and Apes. Holt, Rinehart and Winston, New York.

MAYNARD SMITH, J. & G.R. PRICE. 1973. The logic of animal conflict. Nature, 246: 15-18.

- MENDES, S.L. 1989. Estudo ecológico de *Alouatta fusca* (Primates: Cebidae) na Estação Biológica de Caratinga, MG. Rev. Nordestina Biol., 6 (2): 71-104.
- MILTON, K. 1975. Urine rubbing behavior in the mantled howler monkey *Alouatta palliata*. Folia primatol., 23: 105-112.
- MILTON, K. 1980. The Foraging Strategy of Howler Monkeys. Columbia University Press, New York, 165 pp..
- MILTON, K. 1982. Dietary quality and demographic regulation in a howler monkey population, pp. 273-289. In: E.G. LEIGH JR.; A.S. RAND & D.M. WINDSOR (eds.) The Ecology of a Tropical Forest: Seasonal Rhythms and Long-Term Changes. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C..
- MILTON, K. 1984. Habitat, diet, and activity patterns of free-ranging woolly spider monkeys (*Brachyteles arachnoides* E. Geoffroy 1806). Int. J. Primatol., 5: 491-514.
- MITTERMEIER, R.A. 1973. Group activity and population dynamics of the howler monkey on Barro Colorado Island. PRIMATES, 14 (1): 1-19.

MITTERMEIER, R.A. 1982. The world's endangered primates: An introduction and a case study - the monkeys of Brazil's Atlantic Forests, pp. 11-22. In: R.A. MITTERMEIER & M.J. PLOTKIN (eds.) Primates and the Tropical Forest. The L.S.B. Leakey Foundation & World Wildlife Fund - U.S., Pasadena.

MITTERMEIER, R.A.; A.B. RYLANDS & A.F. COIMBRA-FILHO. 1988. Systematics: Species and subspecies - an update, pp. 13-75. In: R.A. MITTERMEIER; A.B. RYLANDS; A.F. COIMBRA-FILHO & G.A.B. FONSECA (eds.) Ecology and Behavior of Neotropical Primates, Vol. 2. World Wildlife Fund, Washington, D.C..

MORENO, J.A. 1961. Clima do Rio Grande do Sul. Secretaria da Agricultura - RS, Porto Alegre, 42 pp..

MOYNIHAN, M. 1976. The New World Primates. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 262 pp..

NAKAMICHI, M. 1989. Sex differences in social development during the first 4 years in a free-ranging group of Japanese monkeys, *Macaca fuscata*. Anim. Behav., 38 (5): 737-748.

NAPIER, J.R. & P.H. NAPIER. 1967. A Handbook of Living Primates. Academic Press, London, 456 pp..

- NEVES, A.M.S. 1985. Alguns aspectos da ecologia de *Alouatta seniculus* em reserva isolada na Amazônia Central. Dissertação de Bacharelado, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, 60 pp..
- NEVILLE, M.K. 1972a. The population structure of red howler monkeys (*Alouatta seniculus*) in Trinidad and Venezuela. Folia primatol., 17: 56-86.
- NEVILLE, M.K. 1972b. Social relations within troops of red howler monkeys (*Alouatta seniculus*). Folia primatol., 18: 47-77.
- NEVILLE, M.K. 1983. Social affinities in the Riverbanks howler monkeys, pp. 1-9. In: P.K. SETH (ed.) Perspectives in Primate Biology. Today and Tomorrow's, New Delhi.
- NEVILLE, M.K.; K.E. GLANDER; F. BRAZA & A.B. RYLANDS. 1988. The howling monkeys, genus *Alouatta*, pp. 349-453. In: R.A. MITTERMEIER; A.B. RYLANDS; A.F. COIMBRA-FILHO & G.A.B. FONSECA (eds.) Ecology and Behavior of Neotropical Primates, Vol. 2. World Wildlife Fund, Washington, D.C..

- NICOLSON, N.A. 1987. Infants, mothers, and other females, pp. 330-342. In: B.B. SMUTS; D.L. CHENEY; R.M. SEYFARTH; R.W. WRANGHAM & T.T. STRUHSAKER (eds.) Primate Societies. The University of Chicago Press, Chicago.
- NISHIDA, T. & M. HIRAIWA-HASEGAWA. 1987. Chimpanzees and bonobos: Cooperative relationships among males, pp. 165-177. In: B.B. SMUTS; D.L. CHENEY; R.M. SEYFARTH; R.W. WRANGHAM & T.T. STRUHSAKER (eds.) Primate Societies. The University of Chicago Press, Chicago.
- NUNES, A.P.; J.M. AYRES; E.S. MARTINS & J.S. SILVA. 1988. Primates of Roraima (Brazil). I. Northeastern part of the territory. Bol. Mus. Para. Emilio Goeldi, Sér. Zool., 4 (1): 87-120.
- OKI, J. & Y. MAEDA. 1973. Grooming as a regulator of behavior in Japanese macaques, pp. 149-162. In: C.R. CARPENTER (ed.) Behavioral Regulators of Behavior in Primates. Bucknell University Press, Lewisburg.
- OPPENHEIMER, J.R. 1969. *Cebus capucinus*: Play and allogrooming in a monkey group. Amer. Zool., 9: 1070.
- OPPENHEIMER, J.R. & E.C. OPPENHEIMER. 1973. Preliminary observations of *Cebus nigrivittatus* (Primates: Cebidae) on the Venezuelan Llanos. Folia primatol., 19: 409-436.

- PACKER, C. 1979. Inter-troop transfer and inbreeding avoidance in *Papio anubis*. Anim. Behav., 27: 1-36.
- POIRIER, F.E.; A. BELISSARI & L. HAINES. 1978. Functions of primate play behavior, pp. 143-168. In: E.O. SMITH (ed.) Social Play in Primates. Academic Press, New York.
- POPE, B.L. 1966. The population characteristics of howler monkeys (*Alouatta caraya*) in northern Argentina. Am. J. Phys. Anthrop., 24: 361-370.
- PRATES, J.C. 1989. Dados preliminares sobre a sazonalidade na dieta frugívora de *Alouatta fusca clamitans* (Cabrera, 1940) no Parque Estadual de Itapuã, RS, Brasil (Primates, Cebidae). Dissertação de Bacharelado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 69 pp..
- PRATES, J.C.; L.F. KUNZ JR. & G. BUSS. 1990. Comportamento postural e locomotor de *Alouatta fusca clamitans* (Cabrera, 1940) em floresta subtropical (Primates, Cebidae). Acta Biologica Leopoldensia, 12 (1): 189-200.
- PUSEY, A.E. & C. PACKER. 1987. Dispersal and philopatry, pp. 250-266. In: B.B. SMUTS; D.L. CHENEY; R.M. SEYFARTH; R.W. WRANGHAM & T.T. STRUHSAKER (eds.) Primate Societies. The University of Chicago Press, Chicago.

- RAMIREZ, M. 1988. The woolly monkeys, genus *Lagothrix*, pp. 539-575. In: R.A. MITTERMEIER; A.B. RYLANDS; A.F. COIMBRA-FILHO & G.A.B. FONSECA (eds.) Ecology and Behavior of Neotropical Primates, Vol. 2. World Wildlife Fund, Washington, D.C..
- RICHARD, A. 1970. A comparative study of the activity patterns and behavior of *Alouatta villosa* and *Ateles geoffroyi*. Folia primatol., 12: 241-263.
- RICHARD, A.F. 1985. Primates in Nature. W.H. Freeman & Co., New York, 558 pp..
- RICHARD, A.F. 1987. Malagasy prosimians: Female dominance, pp. 25-33. In: B.B. SMUTS; D.L. CHENEY; R.M. SEYFARTH; R.W. WRANGHAM & T.T. STRUHSAKER (eds.) Primate Societies. The University of Chicago Press, Chicago.
- RIEDMAN, M.L. 1982. The evolution of alloparental care and adoption in mammals and birds. Quart. Rev. Biol., 57 (4): 405-435.
- ROBINSON, J.G. 1986. Seasonal variation in use of time and space by the wedge-capped capuchin monkey, *Cebus olivaceus*: Implications for foraging theory. Smith. Contr. Zool., 431: 1-60.

ROBINSON, J.G. & C.H. JANSON. 1987. Capuchins, squirrel monkeys, and Atelines: Socioecological convergence with Old World primates, pp. 69-82. In: B.B. SMUTS; D.L. CHENEY; R.M. SEYFARTH; R.W. WRANGHAM & T.T. STRUHSAKER (eds.) Primate Societies. The University of Chicago Press, Chicago.

RODMAN, P.S. & J.C. MITANI. 1987. Orangutans: Sexual dimorphism in a solitary species, pp. 146-154. In: B.B. SMUTS; D.L. CHENEY; R.M. SEYFARTH; R.W. WRANGHAM & T.T. STRUHSAKER (eds.) Primate Societies. The University of Chicago Press, Chicago.

ROOSMALEN, M.G.M. VAN & L.L. KLEIN. 1988. The spider monkeys genus *Ateles*, pp. 455-537. In: R.A. MITTERMEIER; A.B. RYLANDS; A.F. COIMBRA-FILHO & G.A.B. FONSECA (eds.) Ecology and Behavior of Neotropical Primates, Vol. 2. World Wildlife Fund, Washington, D.C..

ROSENBERGER, A.L. 1983. Tale of tails: Parallelism and prehensility. Am. J. Phys. Anthrop., 60: 103-107.

RUDRAN, R. 1979. The demography and social mobility of a red howler (*Alouatta seniculus*) population in Venezuela, pp. 107-126. In: J.F. EISENBERG (ed.) Vertebrate Ecology in the Northern Neotropics. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C..

RUMIZ, D.I. 1987. *Alouatta caraya*: Population density and demography in northern Argentina. Int. J. Primatol., 8 (5): 507.

RYLANDS, A.B. & R.A. MITTERMEIER. 1982. Conservation of primates in Brazilian Amazonia. Int. Zoo Yrbk., 22: 17-37.

SAAVEDRA, C.J. 1989. Relaciones sociales y espaciales entre machos en dos grupos de cotomonos (*Alouatta seniculus*) con diferentes trayectorias genealogicas, pp. 175-186. In: C.J. SAAVEDRA; R.A. MITTERMEIER & I.B. SANTOS (eds.). La Primatologia en Latinoamerica. Littera Maciel Ltda., Contagem.

SANTINI, M.E.L. 1985. Alimentação e padrões de atividade de *Alouatta caraya* (Primates, Cebidae), reintroduzido no Parque Nacional de Brasília - DF. Dissertação de Mestrado, Universidade de Brasília, xvii + 133 pp..

SCHALLER, G.B. 1963. The Mountain Gorilla: Ecology and Behavior. The University of Chicago Press, Chicago, 431 pp..

SCHALLER, G.B. 1965. The behavior of mountain gorilla, pp. 324-367. In: I. DEVORE (ed.) Primate Behavior: Field Studies of Monkeys and Apes. Holt, Rinehart and Winston, New York.

SCHLICHTER, H.J. 1978. A preliminary report on the habitat utilization of a group of howler monkeys (*Alouatta villosa pigra*) in the National Park of Tikal, Guatemala, pp. 551-559. In: G.G. MONTGOMERY (ed.) The Ecology of Arboreal Folivores. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C..

SCHÖN, M.A. 1971. The anatomy of the resonating mechanism in howling monkeys. Folia primatol., 15: 117-132.

SCHÖN-YBARRA, M.A. 1986. Loud calls of adult male red howling monkeys (*Alouatta seniculus*). Folia primatol., 47: 204-216.

SEKULIC, R. 1982a. Behavior and ranging patterns of a solitary female red howler (*Alouatta seniculus*). Folia primatol., 38: 217-232.

SEKULIC, R. 1982b. Daily and seasonal patterns of roaring and spacing in four red howler *Alouatta seniculus* troops. Folia primatol., 39: 22-48.

- SEKULIC, R. 1982c. The function of howling in red howler monkeys (*Alouatta seniculus*). Behaviour, 81: 38-54.
- SEKULIC, R. 1983a. Spatial relationships between recent mothers and others troop members in red howler monkeys (*Alouatta seniculus*). PRIMATES, 24 (4): 475-485.
- SEKULIC, R. 1983b. Male relationships and infant deaths in red howler monkeys (*Alouatta seniculus*). Z. Tierpsychol., 61: 185-202.
- SEKULIC, R. 1983c. The effect of female call on male howling in red howler monkeys (*Alouatta seniculus*). Int. J. Primatol., 4 (3): 291-305.
- SEKULIC, R. & J.F. EISENBERG. 1983. Throat-rubbing in red howler monkeys (*Alouatta seniculus*), pp. 347-350. In: D. MÜLLER-SCHWARZE & R.M. SILVERSTEIN (eds.) Chemical Signals in Vertebrates, 3. Plenum Press, New York.
- SEYFARTH, R.M. 1976. Social relationships among adult female baboons. Anim. Behav., 24: 917-938.
- SEYFARTH, R.M. 1983. Grooming and social competition in primates, pp. 182-190. In: R.A. HINDE (ed.) Primate Social Relationships. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

- SHOEMAKER, A.H. 1978. Observations on howler monkeys, *Alouatta caraya*, in captivity. Zool. Garten, 48 (4): 225-234.
- SHOEMAKER, A.H. 1979. Reproduction and development of the black howler monkey *Alouatta caraya* at Columbia Zoo. Int. Zoo Yrbk., 19: 150-155.
- SHOEMAKER, A.H. 1982. Fecundity in the captive howler monkey *Alouatta caraya*. Zoo Biol., 1: 149-156.
- SIEGEL, S. 1975. Estatística Não-Paramétrica para as Ciências do Comportamento. McGraw-Hill, São Paulo, 350 pp..
- SILK, J.B. 1987. Social behavior in evolutionary perspective pp. 318-329. In: B.B. SMUTS; D.L. CHENEY; R.M. SEYFARTH; R.W. WRANGHAM & T.T. STRUHSACKER (eds.) Primate Societies. The University of Chicago Press, Chicago.
- SILVA, E.C., JR. 1981. A preliminary survey of brown howler monkeys (*Alouatta fusca*) at the Cantareira Reserve (São Paulo, Brazil). Rev. Brasil Biol., 41 (4): 897-909.
- SILVA, F. 1984. Mamíferos Silvestres do Rio Grande do Sul. Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 246 pp.. (Publicações Avulsas FZB, 7).

SMITH, C.C. 1977. Feeding behaviour and social organization in howling monkeys, pp. 97-126. In: T.H. CLUTTON-BROCK (ed.) Primate Ecology: Studies of Feeding and Ranging Behaviour in Lemurs, Monkeys and Apes. Academic Press, London.

SMITH, E.O. 1978. A historical view on the study of play statement of the problem, pp. 1-32. In; E.O. SMITH (ed.) Social Play in Primates. Academic Press, New York.

SMITH, J.D. 1970. The systematic status of the black howler monkey, *Alouatta pigra* Lawrence. J. Mammal., 51: 358-369.

SMUTS, B.B. 1982. Special relationships between adult male and female olive baboons (*Papio anubis*). PhD thesis, Stanford University. Apud: STRIER, K.B. 1986. The behavior and ecology of the woolly spider monkey, or muriqui (*Brachyteles arachnoides* E. Geoffroy 1806). Doctoral thesis, Harvard University, 352 pp..

SMUTS, B.B. 1987. Gender, aggression, and influence, pp. 400-412. In: B.B. SMUTS; D.L. CHENEY; R.M. SEYFARTH; R.W. WRANGHAM & T.T. STRUHSAKER (eds.) Primate Societies. The University of Chicago Press, Chicago.

- SOINI, P. 1986. A synecological study of a primate community in the Pacaya-Samiria National Reserve, Peru. Primate Conservation, 7: 63-71.
- SOINI, P. 1988. The pygmy marmoset, genus *Cebuella*, pp. 79-129. In: R.A. MITTERMEIER; A.B. RYLANDS; A.F. COIMBRA-FILHO & G.A.B. FONSECA (eds.) Ecology and Behavior of Neotropical Primates, Vol. 2. World Wildlife Fund, Washington, D.C..
- SOUTHWICK, C.H. 1962. Patterns of intergroup social behavior in primates, with special reference to rhesus and howling monkeys. An. N. Y. Acad. Sci., 102: 436-454.
- SOUTHWICK, C.H.; M.A. BEG & M.R. SIDDIQI. 1965. Rhesus monkeys in North India, pp. 111-159. In: I. DEVORE (ed.) Primate Behavior: Field Studies of Monkeys and Apes. Holt, Rinehart and Winston, New York.
- STAMMBACH, E. 1987. Desert, forest and montane baboons: Multilevel-societies, pp. 112-120. In: B.B. SMUTS; D.L. CHENEY; R.M. SEYFARTH; R.W. WRANGHAM & T.T. STRUHSAKER (eds.) Primate Societies. The University of Chicago Press, Chicago.

STEWART, K.J. & A.H. HARCOURT. 1987. Gorillas: Variation in female relationships, pp. 155-164. In: B.B. SMUTS; D.L. CHENEY; R.M. SEYFARTH; R.W. WRANGHAM & T.T. STRUHSAKER (eds.) Primate Societies. The University of Chicago Press, Chicago.

STRIER, K.B. 1986. The behavior and ecology of the woolly spider monkey, or muriqui (*Brachyteles arachnoides* E. Geoffroy 1806). Doctoral thesis, Harvard University, XVI + 352 pp..

STRUHSAKER, T.T. & L. LELAND. 1987. Colobines: Infanticide by adult males, pp. 83-97. In: B.B. SMUTS; D.L. CHENEY; R.M. SEYFARTH; R.W. WRANGHAM & T.T. STRUHSAKER (eds.) Primate Societies. The University of Chicago Press, Chicago.

SYMONS, D. 1978. The question of function: Dominance and play, pp. 193-230. In: E.O. SMITH (ed.) Social Play in Primates. Academic Press, New York.

TATTERSALL, I. 1982. The Primates of Madagascar. Columbia University Press, New York.

- TEMERIN, L.A.; B.P. WHEATLEY & P.S. RODMAN. 1984. Body size and foraging in primates, pp. 217-248. In: P.S. RODMAN & J.G.H. CANT (eds.) Adaptations for Foraging in Nonhuman Primates. Columbia University Press, New York.
- THORINGTON, R.W., JR.; R. RUDRAN & D. MACK. 1979. Sexual dimorphism of *Alouatta seniculus* and observations on capture techniques, pp. 97-106. In: J.F. EISENBERG (ed.) Vertebrate Ecology in the Northern Neotropics. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C..
- THORINGTON, R.W., JR.; J.C. RUIZ & J.F. EISENBERG. 1984. A study of a black howler monkey (*Alouatta caraya*) population in a northern Argentina. Am. J. Primatol., 6: 357-366.
- VIEIRA, C.C. 1944. Os simios do Estado de São Paulo. Papeis avuls. Zool. S. Paulo, 4: 1-31.
- VIEIRA, C.C. 1955. Lista remissiva dos mamíferos do Brasil. Arq. Zool. S. Paulo, 8: 341-474.
- VOSS, W.A. 1973. Ensaio da lista sistemática dos mamíferos do Rio Grande do Sul. Pesquisas, 25: 1-35.

- WALLACE, R.A. 1979. The Ecology and Evolution of Animal Behavior. Goodyear Publishing Company, Inc., California, 284 pp..
- WALKER, E.P. 1968. Mammals of the World. 2nd. ed., The Johns Hopkins Press, Baltimore.
- WALTERS, J.R. 1987. Transition to adulthood, pp. 358-369. In: B.B. SMUTS; D.L. CHENEY; R.M. SEYFARTH; R.W. WRANGHAM & T.T. STRUHSAKER (eds.) Primate Societies. The University of Chicago Press, Chicago.
- WALTERS, J.R. & R.M. SEYFARTH. 1987. Conflict and cooperation, pp. 306-317. In: B.B. SMUTS; D.L. CHENEY; R.M. SEYFARTH; R.W. WRANGHAM & T.T. STRUHSAKER (eds.) Primate Societies. The University of Chicago Press, Chicago.
- WATANABE, T. 1982. Mandible-basihyal relationships in red howler monkeys (*Alouatta seniculus*): A craniometrical approach. PRIMATES, 23 (1): 105-129.
- WATTS, E.S.; V. RICO-GRAY & C. CHAN. 1986. Monkeys of the Yucatán Peninsula, Mexico: Preliminary survey of their distribution and status. Primate Conservation, 7: 17-22.

- WELKER, C.; P. BECKER; H. HÖHMANN & C. SCHAFER-WITT. 1987. Social relations in groups of the black-capped capuchin *Cebus apella* in captivity. Folia primatol., 49: 33-47.
- WHITE, L. 1977. Play in animals, pp. 15-32. In: B. TYZARD & D. HARVEY (eds.) Biology of Play. Willian H. Medical Books, London.
- WHITEHEAD, J.M. 1987. Vocally mediated reciprocity between neighbouring groups of mantled howling monkeys, *Alouatta palliata palliata*. Anim. Behav., 35: 1615-1627.
- WHITEHEAD, J.M. 1989. The effect of the location of a simulated intruder on responses to long-distance vocalizations of mantled howling monkeys, *Alouatta palliata palliata*. Behaviour, 108 (1-2): 73-103.
- WRANGHAM, R.W. 1980. An ecological model of female-bonded primate groups. Behaviour, 75: 262-300.
- WRIGHT, P.C. 1981. The night monkeys, genus *Aotus*, pp. 211-240. In: A.F. COIMBRA-FILHO & R.A. MITTERMEIER (eds.) Ecology and Behavior of Neotropical Primates. Vol. 1. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro.

YOUNG, O.P. 1981a. Copulation-interrupting behavior between females within a howler monkey troop. PRIMATES, 22 (1): 135-136.

YOUNG, O.P. 1981b. Chasing behavior between males within a howler monkey troop. PRIMATES, 22 (3): 424-426.

YOUNG, O.P. 1982. Tree-rubbing behavior of a solitary male howler monkey. PRIMATES, 23 (2): 303-306.

YOUNG, O.P. 1983. An example of "apparent" dominance-submission behavior between adult male howler monkeys (*Alouatta palliata*). PRIMATES, 24 (2): 283-287.

ZINGESER, M.R. 1973. Dentition of *Brachyteles arachnoides* with reference to Alouattinae and Atelinae affinities. Folia primatol., 20: 351-390.

ZUNINO, G.E. 1986. Algunos aspectos de la ecología y etología del mono aullador negro (*Alouatta caraya*) en habitat fragmentados. Tese de Doutorado, Universidade de Buenos Aires, Buenos Aires, 152 pp..