

1120

DM  
CRUZ/MGA

INSTITUTO SUPERIOR DE PSICOLOGIA APLICADA  
MESTRADO EM ETOLOGIA

TESE DE MESTRADO

**Interacções AlopARENTAIS e Comportamento  
Materno num Grupo Cativo de Macacos-  
capuchinho (*Cebus apella*)**

Mónica Guimarães Cruz nº 13693

ORIENTADOR: António José dos Santos  
*Instituto Superior de Psicologia Aplicada*



2007

ISPA Instituto Superior de Psicologia Aplicada  
 C.º  
 Centro de Documentação  
 Registo: 17686  
 Data: 4/8/08  
 Tel.: 21 331 17 50 • [library@ispa.pt](mailto:library@ispa.pt)

Agradeço ao professor António José dos Santos por ter aceite orientar esta tese, ao Paulo Figueiras, dono do zoo de Lagos, por ter autorizado a realização de observações da sua colónia de macacos-capuchinho, ao João Daniel pela ajuda no tratamento dos dados e à Sara Cortez pelas inúmeras sugestões.

## RESUMO

A função das interacções aloparentais em primatas não é bem entendida. A maioria dos estudos incidiu sobre espécies paleotropicals, existindo pouca informação para platirríneos, excepto para calitricídeos.

O objectivo deste estudo foi descrever as interacções aloparentais e o comportamento materno num grupo cativo de macacos-capuchinho (*Cebus apella*).

Foram realizadas amostragens focais de 30 minutos por semana por cada cria dos zero aos cinco meses de idade, e registadas as interacções entre as crias e os restantes elementos do grupo, incluindo a mãe, bem como as reacções desta ao handling das suas crias. Foi medida a duração do transporte materno e aloparental das crias bem como a frequência com que as crias foram manuseadas por indivíduos que não a mãe, e testados os efeitos da idade da cria, do rank de dominância materno, do sexo/idade do carrier e da proximidade afiliativa entre o handler e a mãe. Foi medida a frequência das respostas maternas negativas ao handling das crias e testados os efeitos do rank materno e da classe sexo/idade do handler sobre esta variável.

Os resultados obtidos estão de acordo com o descrito para a espécie por outros autores no que diz respeito à natureza do handling e à relação entre o investimento materno e aloparental. Assim, as interacções aloparentais foram em geral de natureza benigna e o transporte materno foi dominante em relação ao aloparental, especialmente nos primeiros três meses de vida das crias.

Também o interesse de outros indivíduos nas crias foi maior para as crias mais jovens, e o rank materno não pareceu influenciar a atractividade das crias.

Ao contrário do documentado por alguns autores para este género, e para cercopitecos, as fêmeas não foram os indivíduos que transportaram as crias por mais tempo, mas sim os machos juvenis. O extenso envolvimento desta classe de indivíduos no transporte de crias foi já descrito para capuchinhos, sendo este normalmente atribuído a um elevado grau de parentesco entre os handlers e as crias. Neste estudo as relações de parentesco não eram conhecidas, e por isso não foi possível testar esta hipótese.

No que diz respeito às restantes hipóteses presentes na literatura, a hipótese do assédio não foi suportada devido à natureza positiva do handling, o que está de acordo com a natureza relativamente tolerante das relações entre adultos descrita para esta espécie. O facto de ter existido alguma relutância materna, especialmente

por parte de fêmeas de baixo rank, em aceitar o handling das suas crias após aproximação do handler, poderá ser explicada pelo risco de infanticídio existente nesta espécie e pela maior vulnerabilidade das crias de mães subordinadas a um eventual abuso.

A hipótese da atracção natal poderá explicar apenas o comportamento aloparental das fêmeas, tendo algumas das suas predições sido verificadas: as crias foram mais atractivas quando mais jovens, e o comportamento aloparental foi de natureza positiva. Esta hipótese não explica no entanto o comportamento aloparental dos machos juvenis.

A hipótese learning-to-mother não foi suportada por estes dados, uma vez que a fêmea juvenil, juntamente com os machos adultos, foi dos indivíduos que realizou menos handling e transporte de crias. No entanto, o facto de ter existido apenas uma fêmea juvenil no grupo não permite a exclusão desta hipótese.

Por não ter havido qualquer influência da proximidade espacial entre o handler e a mãe e o handling das crias, os padrões de afiliação entre a mãe e outros indivíduos antes do nascimento da cria não parecem explicar o padrão de interações aloparentais, embora seja necessária uma análise às relações de grooming para fundamentar esta afirmação.

Sugere-se que, no futuro, seja averiguado se o handling das crias representa uma troca de comodidades. Para isso poderá ser relevante saber se o grooming dirigido à mãe é imediatamente seguido pelo handling das suas crias. Um outro ponto a clarificar é se o handling das crias promove a formação de alianças entre o handler e a mãe ou seja se os handlers mais frequentes são aqueles que recebem mais frequentemente suporte agonístico por parte da mãe das crias.

## ABSTRACT

The function of alloparental interactions among primates is not well understood. The majority of studies focused on paleotropical species and there is little information on platyrrhines, except for callitrichines.

The purpose of this study was to describe alloparental interactions and maternal behaviour in a group of captive capuchin monkeys (*Cebus apella*).

Focal observations of 30 minutes were conducted weekly on each infant from zero to five months of age. All interactions between infants and other individuals, including the mother, were registered, as well as maternal responses to infant handling. The duration of maternal and allomaternal carrying and the frequency of infant handling by individuals other than the mother were measured, and the effects of infant age, maternal rank, handler's sex/age and his affiliative proximity with the mother, were tested. The frequency of maternal negative responses to her infant's handling was measured, and the effects of maternal rank and handler's sex/age were tested.

The results were in accordance with previous descriptions of this specie concerning the nature of the handling and the relation between maternal and allomaternal investment: alloparental interactions were generally benign and carrying by the mother was greater than by other carriers, specially during the first three months of infant's life. Also, other individuals' interest in infants was more pronounced when infants were younger, and maternal rank didn't seem to influence infant's attractability. In opposition with what was described by some authors for this genus, and the usual tendency among cercopithecines, females did not carry infants for longer periods than males. In this study, that role was performed by juvenile males. The extension of this class of individuals' involvement with infant carrying was already described for capuchins and explained by a high relatedness between the carrier and the infant. However, in the present study kinship was unknown and this hypothesis remained untested.

Among other hypothesis present in the literature, the harassment hypothesis was not supported by these data due to the positive nature of the handling observed, in accordance with the relaxed nature of adult relationships described for this specie. Mothers' reluctance in allowing their infant's handling, observed specially among low ranking females and after the handler's approach might reflect the eminent risk of infanticide in this specie as well as the greater vulnerability of low ranking females' infants to abuse.

Natal attraction hypothesis might explain interactions involving females and infants, and some of its predictions were verified: infants were more attractive when younger and alloparental interactions were of positive nature. However, this hypothesis fails to explain alloparental behaviour by juvenile males here observed.

Learning-to-mother hypothesis was not supported by this study, because the juvenile female, together with adult males was among the individuals that handled and carried infants at lower frequency and for less time. Nevertheless, this hypothesis cannot be excluded for this specie because there was only one juvenile female in this group.

Once there was no influence of the spatial proximity between the mother and the handler and the handling of infants, the pattern of affiliation between the mother and other individuals before the birth of the infants does not seem to explain the pattern of alloparental interactions, although further analysis of grooming interactions would clarify this question.

In future studies it could be interesting to investigate whether infant handling represents a commodity trade. For that purpose it could be useful to know if grooming of the mother is immediately followed by her infant's handling by the groomer. Another question that needs further investigation is if infant handling promotes the formation of alliances between the handler and the mother, i.e. if frequent handlers receive more agonistic support from the mothers.

## ÍNDICE

<b>Introdução</b> .....	1
Interacções aloparentais em mamíferos.....	1
Interacções aloparentais em primatas.....	1
Natureza das interacções aloparentais e termos utilizados na literatura.....	2
Hipóteses funcionais.....	2
A espécie.....	7
Descrição.....	7
Distribuição geográfica.....	8
Dieta.....	8
Gestação e desenvolvimento.....	8
Ciclos de repouso e de actividade.....	10
Estrutura social.....	11
Interacções afiliativas.....	11
Relevância do estudo.....	12
Objectivos.....	14
<b>Método</b> .....	15
Sujeitos.....	15
Observações.....	15
Hierarquia de dominância e estrutura afiliativa.....	15
Interacções handler-cria e mãe-handler.....	16
Definições comportamentais.....	16
Análise.....	17
Hierarquia de Dominância.....	17
Estrutura afiliativa.....	17
Interacções handler-cria e mãe-handler.....	17

<b>Resultados</b> .....	19
Transporte materno da cria.....	19
Efeito do rank de dominância materno e da idade da cria.....	19
Frequência das várias formas de handling.....	20
Transporte por indivíduos que não a mãe.....	21
Efeito do rank de dominância materno e da idade da cria.....	21
Efeito da classe sexo/idade do carrier.....	23
Efeito do subgrupo afiliativo do carrier.....	23
Taxa de aproximações à díada mãe-cria.....	23
Efeito do rank materno e da idade da cria.....	24
Taxa de handling da cria quando transportada pela mãe.....	25
Efeito do rank materno e da idade da cria.....	25
Efeito da classe sexo/idade do handler.....	26
Efeito do subgrupo afiliativo do handler.....	27
Reacção materna ao handling da cria.....	27
Efeito do rank materno .....	28
Efeito da classe sexo/idade do handler.....	30
Handling da cria quando não transportada pela mãe.....	31
Efeito do rank materno e da idade da cria.....	31
<b>Discussão</b> .....	33
Transporte materno da cria.....	33
Efeito da idade da cria.....	33
Efeito do rank de dominância materno.....	33
Atractividade das crias.....	34
Efeito da idade da cria.....	34
Efeito do rank de dominância materno.....	34

Acessibilidade das crias.....	35
Efeito da idade da cria.....	35
Efeito do rank de dominância materno.....	36
Efeito da proximidade espacial handler-mãe.....	36
Efeito do contacto materno.....	36
Efeito do sexo/idade do handler.....	37
Natureza do handling de crias e resposta materna.....	39
Efeito do rank de dominância materno.....	40
Efeito da classe sexo/idade do handler.....	40
<b>Considerações finais.....</b>	<b>41</b>
<b>Referências Bibliográficas.....</b>	<b>43</b>
<b>Anexos</b>	
Anexo A: Etograma.....	49
Anexo B: Árvore de dominância.....	50
Anexo C: Estrutura afiliativa.....	51

## INTRODUÇÃO

### Interacções AlopARENTAIS em Mamíferos

A manutenção de um mamífero jovem apresenta custos elevados, envolvendo a sua alimentação, transporte e protecção face a predadores, durante um longo período de tempo (Silk, 1999). Apesar disso, o cuidado alopARENTAL é comum entre mamíferos, ocorrendo em pelo menos nove ordens e 120 espécies (Packer et al., 1992). Por exemplo, as crias de elefantes (*Loxodonta africana*), especialmente as menores de dois anos de idade, recebem frequentemente cuidados por parte de outros membros do grupo que não a mãe (Lee, 1987). Em leões (Packer et al., 1992) as crias são amamentadas por fêmeas que não a mãe durante mais de 10% do tempo total de amamentação. A partir da primeira semana de vida as crias de golfinhos, *Tursiops truncatus*, são frequentemente escoltadas por outros indivíduos quando separadas da mãe, e muitas vezes estes indivíduos incentivam as crias a segui-los através do comportamento de “bolting” que consiste em acelerar repentinamente na direcção das crias, e em seguida quando em proximidade destas, o que leva as crias a separarem-se da mãe e a seguirem o “bolter” (Mann & Smuts, 1998). Em suricatas alguns indivíduos abdicam de se reproduzirem e em vez disso permanecem no grupo e cuidam da prole dos indivíduos reprodutores (West et al., 2002).

### Interacções AlopARENTAIS em Primatas

Em primatas as interacções alopARENTAIS são comuns (Silk, 1999), existindo considerável variação intra- e interespecífica (Clutton-Brock, 2001). Em alguns casos, estas interacções constituem uma parte considerável dos cuidados fornecidos às crias (Silk, 1999). Por exemplo, nos calitricídeos as mães recebem grande assistência de outros membros do grupo no transporte, alimentação e protecção da sua descendência (e.g. Tardif et al., 1993). Em semnopitecos (langurs), a partir de apenas algumas horas de idade as crias são frequentemente manuseadas (e.g. Hrdy, 1976; McKenna, 1979; Stanford, 1992). Durante o primeiro mês de vida as crias do semnopiteco de capuz, *Presbytis pileata*, passam quase a mesma quantidade de tempo com outros elementos do grupo e com a mãe (Stanford, 1992). O cuidado alopARENTAL também é comum em macacos vervet, *Cercopithecus aethiops* (Lancaster, 1971; Fairbanks, 1990; Meaney et al., 1990). As fêmeas de babuínos fazem tentativas persistentes em tocar, cheirar e inspeccionar as crias de outras fêmeas (Silk et al., 2003).

## Natureza das Interações AlopARENTAIS e Termos Utilizados na Literatura

Em primatas não humanos, às interações entre crias e outros indivíduos do grupo que não a mãe têm sido dados diferentes nomes, entre os quais “infant passing”, “infant sharing”, “infant transfer”, “infant handling”, “allomaternal behaviour”, “allomothering”, “aunting”, “kidnapping”, “babysitting”, e “play-mothering” (Maestriperi, 1994a). Como se pode notar pela variedade de nomes utilizados na literatura, as interações entre crias e outros indivíduos podem tomar várias formas, que vão desde comportamentos de natureza claramente benigna como o transporte ou amamentação da cria, formas aparentemente neutras, como o tocar, cheirar e inspeccionar, até formas claramente negativas como o rapto ou puxar e arrastar (Hrdy, 1976; Maestriperi, 1994a).

No entanto, as consequências para a cria, para a mãe e para o handler nem sempre são óbvias (Maestriperi, 1994a) e um comportamento à partida inócuo como o tocar ou cheirar pode ser prejudicial à cria e/ou à mãe se, por exemplo, for indutora de stress. Apesar de os termos mais frequentemente encontrados na literatura serem allomothering e aunting, estas designações sugerem uma relação entre interações com crias e cuidado às crias, o que nem sempre se verifica (Wasser & Barash, 1981). Assim, o nome utilizado para descrever interações entre crias e indivíduos que não a mãe deve ser o mais neutro possível, sendo infant handling o termo mais indicado segundo Maestriperi (1994a).

### Hipóteses Funcionais

No passar das últimas 3-4 décadas um largo número de estudos têm investigado o handling de crias a todos os níveis da análise comportamental, incluindo o da ontogenia (Lancaster, 1971; Fairbanks, 1990), causa (Maestriperi & Wallen, 1995), função adaptativa (Quiatt, 1979; Fairbanks, 1990; Small, 1990; Paul & Kuester, 1996) e evolução (Kohda, 1985; Mitani & Watts, 1997).

No entanto, a função destas breves interações alopARENTAIS não é bem entendida (Silk et al., 2003). Esforços para as explicar têm gerado várias hipóteses funcionais sem claro consenso (Maestriperi, 1994b), em que os benefícios pertencem a diferentes partes (Silk et al., 2003).

As interações entre crias e indivíduos que não a mãe representam um fenómeno complexo e a sua natureza heterogénea torna pouco provável a adequação de apenas uma explicação funcional (Maestriperi, 1994a) uma vez que vários processos poderão ter moldado a evolução das interações alopARENTAIS entre mamíferos (Silk, 1999).

As interações alopARENTAIS poderão ter sido favorecidas pela **selecção de parentesco** (Riedman, 1982) se estas aumentarem o sucesso reprodutivo das mães através do aumento das hipóteses de sobrevivência das suas crias, tempo acrescido para se alimentarem e socializarem e/ou diminuição do tempo entre partos. De acordo com esta hipótese, em chacais, hienas e cães selvagens os cuidados são dirigidos a crias com grau de parentesco próximo (Moehlman, 1980) e em grupos de callitricidae os ajudantes são muitas vezes parentes, podendo assim aumentar o seu fitness inclusivo (Goldizen, 1987).

Embora os custos e benefícios do cuidado alopARENTAL não tenham sido calculados em detalhe para a maioria das espécies, existem evidências de que as mães (Silk, 1999) e as crias (Lee, 1987) por vezes beneficiam com estas interações. Lee (1987) argumenta que os prestadores de cuidados podem ser determinantes no aumento das probabilidades de sobrevivência das crias, através da sua protecção contra predadores e stress físico, como calor ou frio excessivo.

Em callitricidae, o cuidado alopARENTAL aparentemente favorece a fertilidade feminina, permitindo que fêmeas reprodutivas produzam gémeos duas vezes por ano (Goldizen, 1987), e fêmeas de macacos vervet cujas crias recebem mais cuidados por parte de outros têm intervalos mais curtos entre partos do que fêmeas cujas crias recebem menos cuidados (Fairbanks, 1990). Existem também evidências de que fêmeas de semnopitecos de capuz se alimentam mais eficientemente enquanto as suas crias são transportadas por outros do que quando elas próprias as carregam (Stanford, 1992).

Se esta hipótese se verificar é de esperar também que as mães tolerem as interações alopARENTAIS com as suas crias (Riedman, 1982). Em callitricidae, langures e *Cercopithecus aethiops* as mães são geralmente tolerantes face às interações alopARENTAIS (Silk, 1999).

O cuidado alopARENTAL pode também ser uma forma de **altruísmo recíproco** como parece ser o caso em algumas espécies de suricatas (e.g. Rood, 1978) e em leões, *Panthera leo* (Packer & Pusey 1984) em que os prestadores dos cuidados recebem ajuda na criação da sua própria descendência.

Todas as classes de sexo e idade participam no infant handling embora a frequência e a natureza destas interações assim como as motivações prováveis destes indivíduos possam ser muito diferentes (Maestriperi, 1994a).

Entre as espécies de primatas do Velho Mundo, apesar de em alguns casos se observar o handling de crias por machos, este ocorre a taxas muito inferiores ao realizado por fêmeas (Hrady, 1976).

Em fêmeas de espécies paleotropicals, o interesse em crias aparece cedo antes da maturidade e persiste durante toda a vida (Maestriperi, 1994a). Por exemplo, as

fêmeas de langures iniciam o handling de crias tão cedo como aos três meses de idade (Hrdy, 1977). No género *Macaca* as fêmeas iniciam o manuseamento de crias com apenas alguns meses de idade e a partir do primeiro ano de vida podem notar-se já diferenças entre sexos, com as fêmeas muito mais envolvidas nesta actividade do que os machos (Lovejoy & Wallen, 1988). Sabe-se ainda que fêmeas de macacos vervet de idade avançada têm um papel importante no estabelecimento e manutenção de relações com os seus netos (Fairbanks, 1988).

As diferenças entre machos e fêmeas na atracção a crias poderá dever-se a predisposições genéticas e hormonais para o cuidado maternal (Coe, 1990). Estímulos tais como o tamanho da cria aquando do nascimento, as suas características morfológicas e os seus padrões motores poderão ter coevoluído com a receptividade materna a crias e contribuir para a formação de um laço forte entre a mãe e a cria (Hrdy, 1976). A alta receptividade a crias poderá assegurar que as fêmeas serão boas mães. Segundo este ponto de vista, o interesse das fêmeas por crias não aparentadas poderá ser uma extensão do interesse nas suas próprias crias (Quiatt, 1979; Silk, 1999) e uma grande parte do handling de crias poderá não ter qualquer função específica ou valor adaptativo – **hipótese não adaptativa ou da “Atracção natal”**.

Se o interesse das fêmeas por crias constituir uma extensão do comportamento maternal, então espera-se que as interacções com crias sejam de natureza benigna, e que o interesse nas crias seja maior quanto mais jovens estas sejam, uma vez que este é o período de maior dependência da mãe (Silk et al., 2003).

Existem evidências de que, de facto, os recém-nascidos são os mais atraentes, e que a atracção das fêmeas pelas crias decresce com a idade destas (Maestripieri, 1994b).

Por exemplo, Silk et al. (2003), utilizando dados recolhidos com um grupo de babuínos (*Papio cynocephalus ursinus*) na reserva Moremi no Botswana, obtiveram que as crias foram mais atractivas quando eram mais jovens. Para além disso, as fêmeas foram mais fortemente atraídas a crias de outras fêmeas quando elas próprias tinham também crias jovens, e o seu interesse nas outras crias decresceu à medida que as suas próprias crias amadureceram. As fêmeas pareceram ser igualmente atraídas a todas as crias mas ter maior acesso às crias aparentadas ou de fêmeas subordinadas. Nesse estudo as fêmeas quase sempre emitiram vocalizações conhecidas por “grunts” quando manusearam as crias. Como em outros contextos os grunts são um sinal fiável de que um comportamento não agressivo se vai seguir, os autores concluíram que estas interacções não foram de natureza negativa.

Embora esta hipótese explique as diferenças entre sexos na atracção a crias e na frequência de handling, não explica porque é que as fêmeas juvenis de muitas espécies são os handlers mais frequentes, ou seja porque é que esta atracção não

aparece apenas na idade reprodutora sendo activada por exemplo por mecanismos fisiológicos relacionados com a gravidez e o parto (Maestriperi, 1994a). De facto existem dados que apontam nesse sentido. Maestriperi (2001) refere que as alterações endócrinas produzidas durante a gravidez e o aleitamento estão associadas a um maior nível de resposta a crias. Em *Macaca*, o tratamento com estrogéneo aumenta o nível de resposta a crias (Maestriperi & Zehr, 1998) e fêmeas desse género em aleitamento manuseiam mais as crias de outras fêmeas do que fêmeas que não estão a aleitar (Maestriperi & Wallen, 1995; Paul & Kuester, 1996).

O aparecimento do interesse por crias cedo na vida de uma fêmea poderá ser adaptativa em todas as espécies em que a cria é dependente da mãe por um longo período de tempo (Maestriperi, 1994a) e em que o comportamento materno é aprendido através da observação e prática – a **hipótese *learning-to-mother*** (Lancaster, 1971). Este parece ser o caso em algumas espécies de pinípedes e de primatas (Riedman, 1982; Fairbanks, 1990).

Esta hipótese é suportada por evidências de que as qualidades maternais melhoram com a prática. Por exemplo, as fêmeas de *Saguinus oedipus* (Tardif et al., 1993), e fêmeas juvenis de macacos vervet, *Cercopithecus aethiops* (Fairbanks, 1990) que ajudaram a criar crias de outras fêmeas, têm maior probabilidade de criar a sua própria descendência com sucesso. As fêmeas nulíparas jovens tendem a manusear as crias de forma mais desajeitada, tornando-se mais aptas quando mais velhas e experientes (Hrdy, 1977; Meaney et al., 1990). No entanto Silk (1999) com *Macaca radiata* e Paul e Kuester (1996) com *M. sylvanus* obtiveram resultados contrários.

Para além disso em macacos vervet as fêmeas jovens são as mais activas na sustentação e transporte de crias (Lancaster, 1971; Fairbanks, 1990; Meaney et al., 1990) e em *Cercopithecus mitis stuhlmanni* (Forster & Cords, 2005) as fêmeas juvenis são os handlers mais frequentes.

No entanto, esta hipótese não explica o interesse em crias de outras fêmeas por parte de fêmeas multíparas frequentemente observado (Maestriperi, 1994a).

Embora em *Macaca* e em *Papio* sejam as fêmeas juvenis a mostrar mais interesse activo no manuseamento de crias (Caine & Mitchell, 1980; Paul & Kuester, 1996), as fêmeas mais velhas também as manuseiam e por vezes a taxas idênticas (e.g. Silk, 1999).

As interações alopARENTAIS poderão ainda representar uma forma de competição reprodutiva (Hrdy, 1976; Silk, 1980; Maestriperi, 1994a). A competição reprodutiva entre fêmeas é expectável quando ocorre mortalidade dependente da densidade e quando, conseqüentemente, as hipóteses reprodutivas são limitadas (Silk, 1983). Nestas circunstâncias as fêmeas poderão tentar diminuir o sucesso reprodutivo de

outras assediando as suas crias (Silk, 1983). Assim, a selecção poderá favorecer activamente fêmeas altamente atraídas a crias de outras fêmeas - **hipótese do assédio**.

Este parece ser o caso em *Macaca* e em *Papio*, em que as relações entre fêmeas adultas são algumas vezes de teor competitivo e em que o interesse no manuseamento de crias parece ser unilateral entre mães e handlers (Hrdy, 1976; Silk, 1980; Maestriperi, 1994a). Em espécies pertencentes a estes géneros as interacções com crias nem sempre são benignas (Silk, 1999) e apesar de membros do grupo mostrarem grande interesse por elas, fornecem-lhes poucos cuidados directos (Silk, 1999). Em *Cercopithecus mitis stuhlmanni*, (Forster & Cords, 2005) fêmeas raptaram ou foram relutantes em devolver as crias à mãe durante os primeiros meses de vida da cria. Em langures, fêmeas múltiparas foram agressivas para as crias de outras fêmeas mais do dobro das vezes do que fêmeas nulíparas (Hrdy, 1977).

Em macacos japoneses foi observado que após o nascimento da primeira cria própria os cuidados aloparentais diminuíram e à medida que aumentou o número de crias próprias aumentou também o comportamento agressivo a crias de outras fêmeas (Hirawa, 1981).

Embora a inexperiência possa ser a causa do tratamento brusco dado a crias por fêmeas nulíparas, este comportamento não seria expectável da parte de fêmeas múltiparas, especialmente quando estas exibem um comportamento maternal apropriado com as suas próprias crias, a não ser que haja de facto alguma intencionalidade em prejudicar as crias de outras fêmeas (Maestriperi, 1994a). No entanto, em primatas paelotropicals as fêmeas adultas múltiparas são a classe de indivíduos que mais agredem as crias de outras fêmeas (Maestriperi, 1994a).

Existem, no entanto, apenas algumas evidências de que o assédio a crias está relacionado com uma reduzida probabilidade de sobrevivência ou de reprodução futura das crias devido a um risco acrescido de morte, ou a um desenvolvimento físico ou psicossocial inferior devido a ferimentos ou às consequências fisiológicas de um grau elevado de stress (Maestriperi, 1994a).

Em *Macaca radiata*, a agressão por parte de fêmeas adultas resultou em ferimentos a crias de fêmeas de baixo rank de dominância (Silk, 1980).

Vários autores referem a relutância das mães em permitirem interacções com as suas crias. Por exemplo, em *Macaca* e em *Papio*, as mães nunca iniciam interacções aloparentais e respondem nervosamente a esforços de outros para manusearem as suas crias (Altmann, 1980). De facto, Silk (1980) refere que as mães de *Macaca radiata* resistem a tentativas de rapto por parte de outras fêmeas segurando firmemente as suas crias, evitando e/ou ameaçando os potenciais raptos.

A maioria da informação disponível provém de comparações interespecíficas em primatas paleotropicals, com os Colobinos geralmente mais tolerantes do que os Cercopitecinos (Maestriperi, 1994a).

Segundo Maestriperi (1994a) os padrões de cooperação e competição entre fêmeas adultas afecta a qualidade das suas interacções com as crias de outras fêmeas, o que por sua vez afecta a tolerância materna a estas interacções. Mais especificamente, características das relações sociais entre fêmeas tais como nepotismo, rigidez e linearidade das relações de dominância, e a intensidade e a simetria das interacções agressivas, deverão afectar a proporção relativa de interacções afiliativas (exemplo: manusear cuidadosamente, catar, transportar) *versus* abusivas (assediar, raptar) entre crias e fêmeas adultas que não a mãe (Maestriperi, 1994a).

## A Espécie

### *Descrição*

Os macacos-capuchinho possuem porte médio e constituição robusta, braços e pernas de comprimento aproximado, elevado ratio de tamanho cerebral/corporal e cauda peluda semi-preênsil. Exibem dimorfismo sexual moderado, sendo o macho um pouco maior do que a fêmea (Napier & Napier, 1967, Freese & Oppenheimer, 1981). Pesam cerca de 2.5 a 5 kg e a sua designação comum provém do característico tufo de pêlos no topo da cabeça que possui coloração e forma variáveis consoante a espécie, e que lembra um "capuz" (ilustrado em Napier & Napier, 1967). Segundo Assumpção (1983), a sua coloração é acastanhada, sendo mais escura nos membros, cauda e "capuz". No entanto, a autora ressalta a grande variedade de colorações em diferentes regiões geográficas. Já a variabilidade de formas de "capuzes" entre amostras permite identificar um espécime como representativo de uma região.

Quadrúpedes arbóreos que preferem o estrato médio, os macacos-capuchinho descem por vezes ao solo para procurar alimento ou atravessar descontinuidades na floresta (Fragaszy et al., 2004). As suas caudas não possuem a porção distal nua e a elevada precisão da dos Atelídeos (macacos-barrigudos, macacos-aranha, macacos-uivadores e muriquis) mas são preênsis e os capuchinhos usam-nas durante a alimentação para sustentar o seu corpo (Fragaszy et al., 2004). A falta de precisão da cauda é largamente compensada pelas suas mãos fortes e extremamente dexteras com polegar pseudo-oponível (Napier & Napier, 1967).

Têm também mandíbulas robustas, caninos grandes e molares de esmalte espesso bem adaptados ao esmagamento de sementes e a dilacerar o tegumento de frutos duros (Fragaszy et al., 2004). Tanto a capacidade de manipulação como inclinações comportamentais facilitaram sem dúvida a sua ampla distribuição através da América Central e do Sul como provavelmente o mais omnívoro dos primatas neotropicais, conhecido pela capacidade de ajustar facultativamente a proporção de matéria vegetal e animal na sua dieta de acordo com as circunstâncias locais e sazonais (Fragaszy et al., 2004).

### *Distribuição geográfica*

A espécie ocorre desde o norte da América do Sul, desde a Venezuela, incluindo uma população isolada na Ilha Margarida (*C. a. margaritae*), Colômbia, Equador, Perú, Bolívia, Brasil, Guiana Francesa, Suriname e Guyana (Hill, 1960).

### *Dieta*

Os macacos-capuchinho são omnívoros, sendo a maior parte da dieta constituída por fruta, e em menor quantidade, insectos. Rebentos, flores, folhas e sementes são menos frequentemente utilizados e o consumo de pequenos vertebrados é raro (Freese & Oppenheimer, 1981).

### *Gestação e desenvolvimento*

O tempo médio de gestação é de 155 a 162 dias (Hartwig, 1996). Como todos os primatas os capuchinhos são mamíferos precociais (Portmann, 1990). No entanto, entre os primatas, os capuchinhos são relativamente altriciais sob vários aspectos: os recém-nascidos não são capazes de regular a sua temperatura corporal em ambientes abaixo dos 32°C, e têm menor controlo postural e capacidade locomotora quando nascem e pouco tempo após o parto, em relação a primatas paleotropicais (macacos, babuíns, talapoins, colobus, etc.) e a muitos outros géneros de platirríneos (Fragaszy, 1990).

Aquando do nascimento a cria pesa aproximadamente 9% do peso materno: entre 228 a 238g (Hartwig, 1996). O peso aumenta a uma taxa rápida e linear durante 6 a 8 semanas após o nascimento, e a partir daí o ganho de peso é mais lento. No fim do primeiro ano de vida o jovem capuchinho pesa mais de 1kg (Fleagle & samonds, 1975).

O peso de adulto é atingido após outros quatro anos para as fêmeas e seis para os machos (Fleagle & Samonds, 1975).

A partir do momento em que nascem, as crias possuem a capacidade de se agarrarem firmemente ao pêlo da mãe (ou de qualquer outro transportador) (Fragaszy et al., 2004). A cria pode abrir os olhos, virar a cabeça, soluçar, tossir, bocejar, vocalizar, levantar a cauda e os quadris durante eliminação e mover-se através de movimentos coordenados, embora desequilibrados, dos quatro membros, usando tanto as mãos como os pés para se agarrar (Fragaszy et al., 2004). A cauda é por vezes enrolada à volta da cintura do transportador, servindo como um quinto ponto de contacto. Uma vez que a mãe se move rapidamente, com acelerações e desacelerações erráticas e em vários planos, a capacidade de se agarrar é essencial (Fragaszy et al., 2004).

A mãe permite que a cria mame quando quer e esta percorre o corpo materno até encontrar o mamilo (Fragaszy et al., 2004).

A cria é capaz de sustentar a cabeça numa posição erecta durante alguns minutos desde o dia do nascimento, o que indica um bom desenvolvimento do controlo postural do pescoço e da cabeça. Isto faz sentido uma vez que a cria tem que permanecer numa posição semi-vertical sobre o ventre materno sustentando a cabeça enquanto mama (Fragaszy et al., 2004).

Quando suspensa sobre uma superfície, com os pés ou as mãos a tocar nela, a cria de capuchinho não mostra movimentos locomotores, ao contrário dos recém-nascidos de chimpanzés e de humanos (Fragaszy et al., 2004).

A cria não suporta o dorso numa posição quadrúpede antes da quinta semana de vida, e se colocada sobre uma superfície plana os membros deslizam lateralmente. Contrariamente, recém-nascidos de babuínos e de *Macaca* suportam o dorso poucos dias após o nascimento (Fragaszy et al., 2004).

O cérebro do recém-nascido de capuchinho, em relação ao de todos os primatas não-humanos (exceptuando os chimpanzés) constitui uma percentagem pequena do peso que atinge quando adulto (Hartwig, 1996). Hartwig (1996) nota que embora o crescimento corporal e neural em platirríneos seja conservativo, dois géneros, *Saimiri* e *Cebus* possuem quando adultos um elevado tamanho cerebral relativo ao seu peso corporal. Enquanto que *Saimiri* tem uma gestação longa e crias grandes, com taxas de crescimento do cérebro e corpo normais, *Cebus* apresenta um maior desenvolvimento pós-natal do que todos os outros platirríneos e a taxa de crescimento cerebral e corporal pós-natal é maior imediatamente a seguir ao parto (Fragaszy et al., 2004). Em todos os géneros de primatas com cérebros particularmente grandes relativamente ao tamanho corporal (símios, capuchinhos e humanos), o período durante o qual o cérebro cresce mais rapidamente inicia-se imediatamente antes do nascimento e

estende-se por mais tempo após o nascimento em comparação com géneros de primatas com cérebros proporcionalmente mais pequenos (Fragaszy et al., 2004). Um período extenso de desenvolvimento cerebral após o nascimento possibilita que as actividades influenciem mais o desenvolvimento neural, em particular o do cerebelo e o cortico-talâmico, do que se estas estruturas cerebrais fundamentais estivessem já completamente formadas antes do nascimento (McKinney, 2000).

O controlo postural da cria e a força muscular aumentam rapidamente após os primeiros meses de vida, e esta começa a explorar o ambiente mais activamente. Eventualmente, entre o segundo e o terceiro mês a cria desmonta da mãe e começa a mover-se independentemente (Byrne & Suomi, 1995; Mitchell, 1989).

Vários autores têm classificado os estádios de desenvolvimento de um indivíduo desde o nascimento. Napier e Napier (1967), baseando-se na dentição, consideram que os estágios de desenvolvimento de um macaco-capuchinho são cria I e cria II, em que considera indivíduos até 18 meses de idade; juvenil, até 40 meses de idade; adulto até 10 anos e adulto velho, até uma média de 20 anos. Izawa (1980), tendo em conta características morfológicas e comportamentais, considera seis estágios de desenvolvimento: cria; juvenil I, II e III; sub-adulto e adulto. Assumpção (1983), baseando-se também no desenvolvimento da dentição, apresenta outra classificação: cria I, cria II e cria III, até 18 meses de idade; juvenil I a X, até 40 meses de idade e adultos I a IV, até 20 anos ou mais.

Welker et al. (1987, 1990) identifica uma fase familiar ("kin phase") durante os primeiros seis meses de vida da cria, quando esta passa grande parte do seu tempo com a mãe, frequentemente interagindo com irmãos mais velhos. No segundo ano de vida ocorre a chamada fase de companheiros ("peer phase"): o contacto próximo com parentes permanece mas ocorrem agora também interacções frequentes com outras crias e juvenis um pouco mais velhos.

Assumindo que a concepção de uma nova cria indica que as exigências da cria anterior são mínimas, e considerando a data da re-concepção como indicadora do desmame, Fragaszy e Adams-Curtis (1998) estimaram que as crias de um grupo cativo de capuchinhos foram completamente desmamadas aos 416 dias (13,6 meses). Weaver (1999) seguiu 11 crias desde a infância até ao desmame e verificou que este era iniciado (ou seja, ocorria um decréscimo abrupto na taxa de amamentação) entre os 8 e os 12 meses de idade.

#### *Ciclos de repouso e de actividade*

Os recém-nascidos de capuchinhos passam a maior parte do tempo a dormir e a mamar. A cria de *C. apella* está activa apenas durante cerca de 5% do tempo nas primeiras cinco semanas de vida (Byrne & Suomi, 1995). Antes das oito semanas, quando a cria está alerta apenas ouve e vê mas não se move. Alterna períodos de alimentação de 10 minutos com períodos em que dorme durante cerca de 10 a 20 minutos (Byrne & Suomi, 1995; Fragaszy et al., 1989). Após as oito semanas as crias estão mais vezes activas quando acordadas, mamam por períodos mais curtos e a intervalos menos frequentes, e dormem por períodos mais longos (Byrne & Suomi, 1995).

### *Estrutura social*

As fêmeas de macacos-capuchinho são filopátricas enquanto que os machos deixam o grupo quando atingem a adolescência para se integrarem noutros grupos (Fragaszy et al., 2004). Os grupos de *C. apella* contêm um macho dominante que é preferencialmente solicitado pelas fêmeas para copular e que (em alguns locais) prontamente suplanta outros machos residentes no que respeita ao espaço e ao alimento (Fragaszy et al., 2004). Existem outros machos no grupo mas estes são subordinados e muitas vezes periféricos e mais jovens ou pequenos do que o macho dominante (Fragaszy et al., 2004). Existe variabilidade no grau de monopolização dos recursos por parte do macho dominante entre grupos em cativeiro ou no estado selvagem, e até entre indivíduos (Fragaszy et al., 2004). Em cativeiro o macho dominante de *C. apella* apresenta um comportamento mais tolerante do que no estado selvagem (Fragaszy et al., 2004).

Apesar de ser quase sempre possível determinar o macho alfa e a fêmea alfa de cada grupo, em todas as espécies de capuchinhos, as opiniões divergem quanto à existência ou não de hierarquias lineares (Izawa, 1980). Sabe-se que o rank de dominância tem um papel nas interações agonísticas dos capuchinhos mas que as hierarquias de dominância poderão não ser tão fixas, óbvias ou rigorosas neste género como em cercopitecos tais como babuínos ou macacos (Fragaszy et al., 2004). A natureza relaxada das relações sociais dos capuchinhos é evidente no espaçamento durante a alimentação sendo comum observar-se um animal aproximar-se de outro e permanecer perto dele enquanto come (Fragaszy et al., 2004). Ocorre competição quando alimentos preferidos são escassos e mesmo quando estes são abundantes porque os capuchinhos tentam obter o máximo de itens alimentares (Fragaszy et al., 2004). Quando alimentos de baixa preferência são abundantes não se detecta competição (Fragaszy et al., 2004).

### *Interacções afiliativas*

A associação frequente entre dois indivíduos é muitas vezes a melhor pista disponível a um etólogo de que esses dois indivíduos são na realidade aparentados, amigos ou parceiros sexuais, ou de qualquer outra forma ligados afiliativamente (Fragaszy et al., 2004). Rose (1998) mostrou que díadas de indivíduos que tendiam a ser os vizinhos mais próximos em *C. capucinus* eram também os que se catavam mais frequentemente. Num estudo de *C. apella* em cativeiro, Byrne et al. (1996) afirmou que a mudança nos padrões de proximidade foram os únicos indicadores de que a suplantação do macho dominante pelo macho beta se iria seguir.

Ao contrário da assumpção de Dunbar (1991) de que os platirríneos se catam maioritariamente por razões higiénicas enquanto que nos catarríneos este comportamento serve primariamente para estabelecer e manter laços sociais, Perry (1996) e Rose (1998) mostraram que a taxa de *grooming* nas quatro espécies bem conhecidas de capuchinhos estão relacionadas com padrões de formação de alianças, agonismo e dominância, bem como de comportamentos de estro, relações de parentesco e presença e idade de crias.

### Relevância do Estudo

Existe relativamente pouca informação sobre o manuseamento de crias em platirríneos (Manson, 1999). No entanto, sabe-se que em calitricídeos é claramente uma forma de cuidado das crias que faz parte de um sistema de reprodução cooperativa (Tardif et al., 1992). Em *Saimiri sciureus* as crias passam grande parte dos seus primeiros meses a serem transportadas e aleitadas por fêmeas que não a mãe (Williams et al., 1994).

Assim como nos catarríneos as fêmeas de capuchinhos exibem algum grau de variação na quantidade de cuidados fornecidos às crias, e apesar de durante os primeiros três meses o cuidado maternal ser dominante em relação ao cuidado fornecido por outros indivíduos (Escobar-Páramo, 1989; Mitchell, 1989; O'Brien & Robinson, 1991), tanto em condições naturais como em cativeiro (Calle, 1990; Valenzuela, 1993) outros membros do grupo aproximam-se para cheirar e inspeccionar visualmente novas crias desde o nascimento, muitas vezes emitindo uma vocalização gutural de baixo volume enquanto o fazem. Aliás, exceptuando as espécies monogâmicas os capuchinhos são notáveis entre os primatas pelo elevado nível de

cuidados alopARENTAIS que exibem, em especial a quantidade de tempo durante o qual outros membros do grupo que não a mãe transportam as crias (Fragaszy et al., 2004). Sabe-se que as crias de *Cebus* são por vezes amamentadas por outros indivíduos que não a mãe (O'Brien & Robinson 1991; Perry 1996; Manson 1999).

A amamentação de crias por outras fêmeas foi observada em três das quatro espécies de capuchinhos, incluindo *C. apella*, tanto em cativeiro como na natureza (Fragaszy, et al., 2004). A predisposição de uma fêmea em permitir que uma cria de outra fêmea se alimente do seu leite está por vezes, mas nem sempre, relacionada com o rank ou com o parentesco da mãe dessa cria (O'Brien & Robinson, 1991; Weaver, 1999). Rose (1998) referiu que uma cria órfã em Santa Rosa sobreviveu por vários meses após a morte da sua mãe por ter sido amamentada por várias fêmeas, tendo eventualmente sido adoptada por uma fêmea adulta. Perry (1996) argumenta que o allonursing poderá ser uma estratégia evolutivamente estável em que o custo de fornecer uma pequena quantidade de leite a outra cria é muito menor do que o benefício potencial se a sua própria cria for alimentada por outra fêmea durante uma separação acidental ou após a morte materna. As fêmeas que não amamentam outras crias ("cheaters") são facilmente detectadas porque quando negado o acesso ao mamilo as crias fazem "displays" ruidosos (Perry, 1996), possivelmente até selectivamente quando se tratam de fêmeas que não a mãe (Weaver, 1999).

Os capuchinhos possuem uma reprodução lenta e um tamanho cerebral grande em relação ao seu tamanho corporal e isto conduz a um grande investimento parental na descendência (Fragaszy et al., 2004). Como salientado por Strier (1999), um elevado investimento pós-natal e um elevado risco de mortalidade infantil poderão estar relacionados com o elevado grau de interacções alopARENTAIS observado nos capuchinhos. O alto nível de tolerância dos adultos face a praticamente qualquer forma de contacto com crias promove a aceitação da amamentação de qualquer cria por parte das fêmeas adultas. Neste sentido, o allonursing é apenas mais um elemento de um padrão de alta tolerância social, especialmente no que diz respeito a crias (Fragaszy et al., 2004).

Ao contrário dos calitricídeos e à semelhança de *S. sciureus*, os grupos de *Cebus* contêm vários adultos de ambos os sexos, múltiplas fêmeas reprodutoras, e as fêmeas são tipicamente filopátricas estabelecendo relações de dominância lineares (Fedigan, 1993; Perry, 1996). Estas semelhanças sociais com muitos cercopitecos convidam ao teste de hipóteses explicativas do comportamento social de primatas que são normalmente generalizadas a toda a ordem mas que têm sido testadas quase exclusivamente em grupos taxonómicos mais estreitos (Di Fiore & Rendall, 1994).

As interacções aloparentais estão embebidas num contexto de relações de dominância e de amizade, aliados, parentes e competidores não sendo eventos isolados e representando mais um elo nas redes sociais das mães e das crias (Bentley-Conditt et al., 2001).

De acordo com Bentley-Conditt e colaboradores (2001), o handling da cria representa uma situação complexa que poderá ser mais bem entendida quando examinada em relação a outras associações sociais. Por exemplo, o facto de o handler ser um parceiro preferido de proximidade da mãe poderá ter importância no handling das suas crias.

Apesar de vários autores se terem debruçado sobre os factores que influenciam o handling de crias (Paul & Kuester, 1996) existem relativamente poucos dados sobre os factores que influenciam a resposta materna (mas ver Schino et al., 2003). Porque os benefícios e os riscos das interacções aloparentais mudam à medida que a cria cresce, é necessário investigar a forma como características maternas interagem com a idade da cria de modo a determinar a resposta materna a vários tipos de interacções sociais das crias (Schino et al., 2003). Também segundo O'Brien e Robinson (1991) dados resultantes da observação das respostas maternas ao handling das crias poderão ajudar a testar hipóteses funcionais.

### Objectivos

No presente trabalho foram analisadas as interacções aloparentais e o comportamento materno num grupo de macacos-capuchinho (*Cebus apella*) em cativeiro. Procurou-se investigar o efeito do rank materno, da idade da cria, do sexo e idade do handler e da proximidade espacial entre o handler e a mãe, no handling das crias. Para além das interacções aloparentais foi também estudada a reacção materna a estas. Tentou interpretar-se os resultados à luz das hipóteses funcionais presentes na literatura.

## MÉTODO

### Sujeitos

O estudo foi realizado no Jardim Zoológico de Lagos no Algarve, Portugal. Os dados provêm de dois períodos: I - Junho a Dezembro de 2004 e II - Junho a Novembro de 2005. Os sujeitos pertencem a um grupo de macacos-capuchinho (*Cebus apella*) constituído por 15 a 16 indivíduos provenientes do Jardim Zoológico de Budapeste tendo sido transferidos para o Jardim Zoológico de Lagos cerca de 3 anos antes do início do estudo. O grupo vivia em três "ilhas" exteriores com cerca de 100m<sup>2</sup> de área total, que comunicavam entre si através de pequenas pontes e postes com cordas. Os animais possuíam ainda pequenas casas de madeira para onde se retiravam durante a noite e durante os períodos mais quentes ou frios do dia. Eram alimentados duas vezes por dia, com uma dieta à base de peixe de manhã por volta das 11 horas e de legumes e fruta fresca às 15 horas.

Durante o primeiro período de estudo o grupo era composto por quatro fêmeas adultas, seis machos adultos, 2 machos juvenis, uma fêmea juvenil e duas crias do sexo masculino nascidas nesse ano. No segundo período de estudo, um ano depois, existiam apenas três fêmeas adultas devido à morte de uma delas, quatro machos juvenis (as duas crias tinham já um ano de idade e foram consideradas como juvenis), uma fêmea juvenil, duas crias nascidas nesse ano, ambas do sexo masculino, e seis machos adultos. A hierarquia de dominância permaneceu essencialmente a mesma com apenas ligeiras alterações ao longo dos dois períodos de estudo. As relações de parentesco não são conhecidas excepto para dois juvenis cuja associação com duas fêmeas adultas, enquanto crias e aquando da transferência do grupo, levou à inferência de que estas seriam as suas progenitoras.

### Observações

O grupo foi habituado à presença do observador durante 15 dias antes do início do estudo. Durante este período o observador familiarizou-se com os elementos do grupo e procedeu ao seu reconhecimento individual através de particularidades da pelagem e/ou face.

#### *Hierarquia de dominância e estrutura afiliativa*

Para o conhecimento das relações de dominância foram realizadas observações (75 horas de amostragem por comportamento, de Junho a Novembro de 2004, e 93 de Junho a Novembro de 2005) de interacções agonísticas e registadas as identidades do vencedor e do vencido de cada conflito.

De modo a conhecer a estrutura afiliativa do grupo efectuaram-se 140 a 167 amostragens focais por indivíduo de Junho a Novembro 2004 e 78 a 80 de Junho a Novembro de 2005.

#### *Interacções handler-cria e mãe-handler*

Durante os dois períodos de estudo realizaram-se, para cada uma das crias dos zero aos cinco meses de idade, filmagens com a duração de 30 minutos, uma vez por semana.

As filmagens foram visionadas registando-se todas as interacções entre a cria e os outros elementos do grupo, bem como a identidade dos agentes em termos de idade e sexo e a direcção dos comportamentos.

Quando a cria era transportada ou sustida pela mãe foram também registadas todas as interacções, e respectivas direcções, entre a mãe e os outros elementos do grupo, devidamente identificados. Foram analisados, no total, os dados resultantes do visionamento de 37 horas de filmagens.

A tabela I contém, para cada cria, informação acerca da amplitude da idade incluída no estudo, o tempo de filme visionado, o rank materno e qual o período de estudo em que as filmagens foram realizadas.

#### *Definições comportamentais*

Para as interacções envolvendo crias foram usadas as descrições comportamentais utilizadas por Manson (1999) e para as restantes interacções as descrições usadas por Perry (1995, 1996, 1997).

No anexo A estão descritos os comportamentos registados.

Tabela I – Informação por sujeito

Cria	Mãe	Rank materno	Período estudo	Tempo filme	Idade (meses)
Plutão (PL)	Priscila (PR)	7,05	I	10h13 min	0-5
Pavlov (PA)	Priscila (PR)	7,33	II	10h	0-5
Ludovico (LU)	Lizandra (LI)	6,80	II	9h18min	0-5
Júpiter (JU)	Jandira (JÁ)	5,87	I	7h30min	1-5

## Análise

### *Hierarquia de Dominância*

Os dados das interações agonísticas foram utilizados para a elaboração de uma árvore de dominância (Anexo B) segundo um método desenvolvido por Izar et al. (2006) baseado na teoria de grafos. Este método constrói uma matriz de dominância transitiva e produz uma representação gráfica das relações de dominância. Para cada indivíduo foi ainda calculado um índice de dominância DS (“David’s score”- Gammell et al., 2003; com a correção de De Vries, 1998) que tem em conta não só o resultado de encontros agonísticos mas também o poder relativo dos oponentes.

### *Estrutura Afiliativa*

Elaborou-se uma matriz de co-ocorrência em que a cada indivíduo foi atribuída uma linha da matriz diádica e a frequência dos vizinhos mais próximos tabulada nas colunas. Esta matriz permitiu analisar a similitude dos perfis de associação, medida através do coeficiente de correlação de Pearson. A matriz de semelhança foi sujeita a classificação hierárquica (ligação média). O ponto de corte ( $p < .05$ ) permitiu separar os indivíduos pertencentes aos diferentes subgrupos (ver Strayer e Santos, 1996) (Anexo C).

### *Interações Handler-Cria e Mãe-Cria*

Calculou-se a proporção do tempo de observação (30 minutos) durante a qual as crias foram transportadas pela mãe e testou-se a influência da idade da cria e do rank de dominância materno sobre essa variável.

Para além disso calculou-se a proporção do tempo de observação durante a qual as crias foram transportadas por indivíduos que não a mãe, e testou-se o efeito do sexo, da idade e da pertença ao mesmo subgrupo afiliativo da mãe no tempo de transporte da cria pelos vários carriers.

Como uma medida da atractabilidade da cria foi calculada a taxa (nº de actos/min) de aproximações à díada mãe-cria, e testados os efeitos da idade da cria e do rank de dominância materno.

Realizou-se um diagrama de eventos que se seguem à aproximação à díada mãe-cria com base na ocorrência ou não de handling da cria e na reacção materna.

Para saber se a acessibilidade à cria dependia da idade desta, do rank de dominância materno, ou da pertença do handler ao mesmo subgrupo afiliativo da mãe, testou-se o efeito destas variáveis sobre a taxa de handling da cria (nº actos/min) quando transportada ou sustida pela mãe. Para o cálculo da taxa de handling da cria contaram-se o número de inspecções, toques, nuzzles, e episódios de grooming dirigidos à cria. Comparou-se o número de episódios de handling efectuados quando a cria não estava em contacto com a mãe e quando esta era transportada ou sustida pela mãe, de modo a saber se o acesso às crias era maior quando estas não estavam sob o controlo materno.

Foi testado o efeito da idade, sexo e pertença do handler ao subgrupo afiliativo da mãe na frequência de reacções maternas positivas ou negativas ao handling da cria. Considerou-se reacção negativa quando, dentro de 15 segundos após handling da cria a mãe empurra o handler, vira-se de costas ficando entre o handler e a cria, ou se afasta com a cria.

Calculou-se também a taxa de handling da cria quando esta não era transportada ou sustida pela mãe. Para esta variável incluiu-se, para além das inspecções, toques, nuzzles e episódios de grooming, o número de episódios de transporte da cria por parte de indivíduos que não a mãe. Sobre esta variável dependente testou-se o efeito do rank materno e da idade da cria.

## RESULTADOS

### Transporte Materno da Cria

#### *Efeito do Rank de Dominância Materno e da Idade da Cria*

O modelo de regressão linear ajustado para a variável dependente tempo em transporte (dorsal e ventral) pela mãe, usando como variáveis independentes o rank materno e a idade da cria foi estatisticamente significativo ( $F(2,68)=37,481$ ;  $R^2_a=0,524$ ;  $p=0,000$ ).

A análise aos coeficientes de regressão revelou que o efeito da idade ( $\beta=-0,714$ ;  $t(68)=-8,421$ ;  $p=0,000$ ) e do rank de dominância materno ( $\beta=-0,285$ ;  $t(68)=-3,365$ ;  $p=0,001$ ) foram estatisticamente significativos.

Na figura 1 pode ver-se que o tempo durante o qual a cria foi transportada pela mãe decresceu com a idade da cria. No primeiro mês as crias foram transportadas pela mãe em média durante 79,2% do período de observação e no segundo mês esta percentagem baixou para 73,7%. Do terceiro para o quarto mês ocorreu um decréscimo abrupto do tempo de transporte materno: de uma média de 57,7% para 24,7% do tempo de observação.

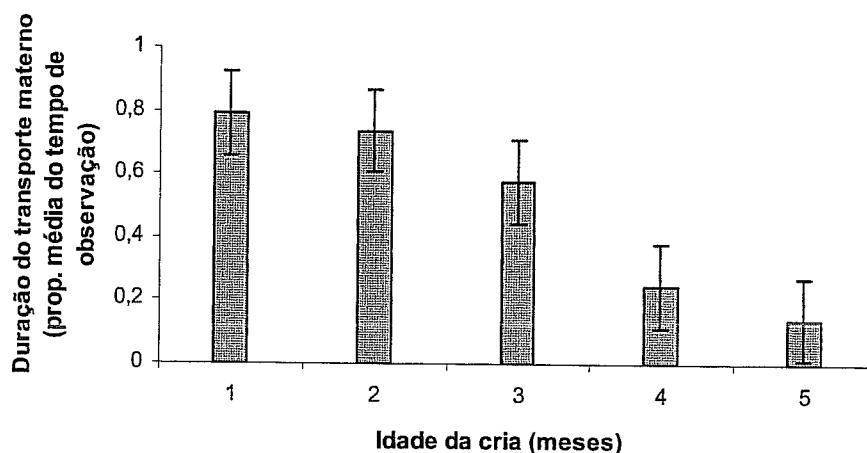


Figura 1 – Variação da proporção média do tempo de observação durante o qual as crias são transportadas pela mãe, com a idade das crias.

Na figura 2 pode ver-se que as mães de menor rank foram as que transportaram a cria por mais tempo.

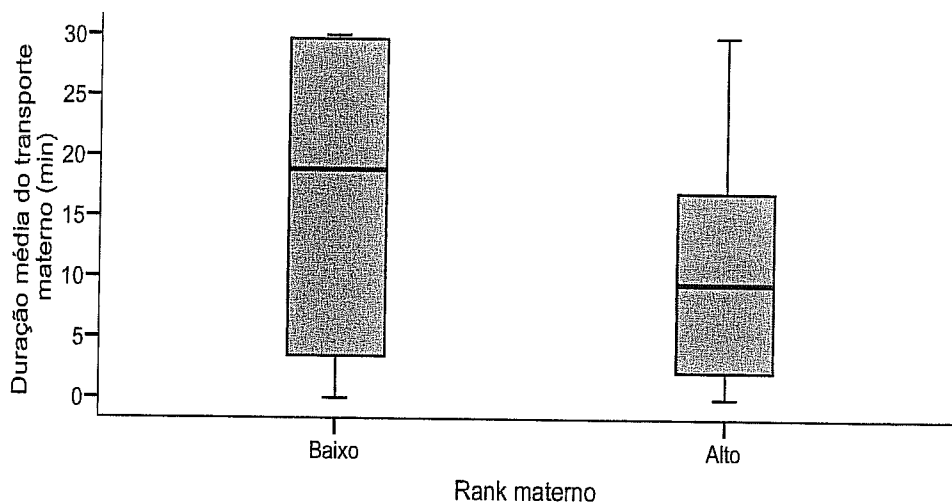


Figura 2 – Duração média mensal do transporte da cria por mães de rank de dominância baixo e alto.

Essa diferença foi evidente nos primeiros três meses, em que as crias das fêmeas subordinadas (JU e LU) foram transportadas pelas mães durante uma média de 90% do tempo de observação, em comparação com apenas 52% para as crias de rank superior. No quarto mês, embora o tempo em transporte materno tenha baixado para menos de 20% do tempo de observação para as restantes crias, a cria da fêmea de menor rank (JU) continuou a ser transportada pela mãe durante uma parte considerável (cerca de 50%) do tempo de observação (figura 3).

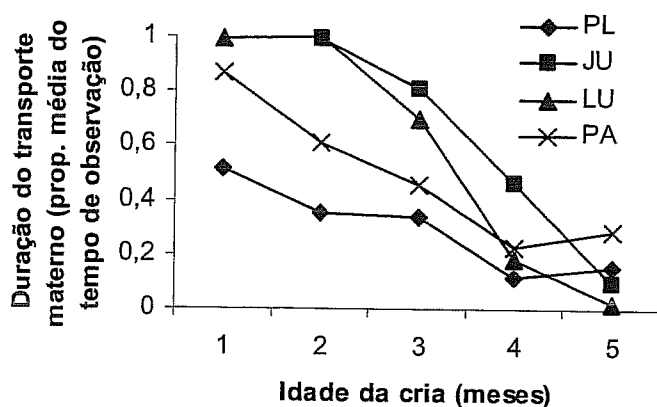


Figura 3 – Proporção média do tempo de observação durante a qual as crias são transportadas pelas suas mães, ao longo dos primeiros cinco meses de idade.

No total foram observadas 2250 interações de handling de crias. As formas mais comuns foram nuzzles e inspects (39,0% e 36,6% do total de handling, respectivamente). Das restantes interações (figura 4) as que foram mais vezes observadas foram as expressões faciais e vocalizações, os episódios de transporte dorsal e os toques, que representaram 6,7%, 5,8% e 5,3% do total de handling, respectivamente. As restantes formas de handling foram inspect genitals (2,8%) e grooming (2,8%). As formas de handling consideradas negativas, como puxar, empurrar ou recusar entregar a cria à mãe foram raras (menos de 1%).

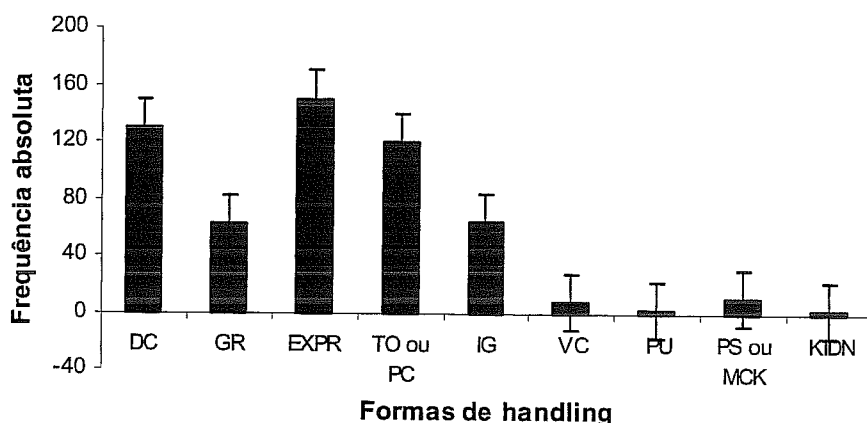


Figura 4 – Frequência das várias formas de handling observadas durante os primeiros cinco meses de vida das crias (para as definições dos comportamentos e abreviaturas ver Anexo A).

#### Transporte por Indivíduos Que Não a Mãe

##### *Efeito do Rank de Dominância Materno e da Idade da Cria*

O modelo de regressão linear ajustado para a variável dependente “tempo em transporte por todos os elementos do grupo excepto a mãe” foi estatisticamente significativo ( $F(2,68)=4,664$ ;  $R^2_a=0,121$ ;  $p=0,013$ ).

A análise aos coeficientes de regressão revelou que o efeito da idade ( $\beta=-0,259$ ;  $t(68)=-2,251$ ;  $p=0,028$ ) foi significativo. No entanto o efeito do rank de dominância materno ( $\beta=0,192$ ;  $t(68)=1,667$ ;  $p=0,100$ ) não foi estatisticamente significativo.

Na figura 5 pode ver-se que o tempo durante o qual a cria foi transportada por outros indivíduos decresceu de forma geral com a idade da cria, tendo sido mais elevado nos primeiros três meses de vida. O tempo em transporte por outros indivíduos foi sempre menor do que o tempo de transporte materno, tendo o primeiro constituído entre 16 e

17% do tempo de observação nos primeiros três meses, e baixado para 6% e 2% no quarto e no quinto mês, respectivamente.

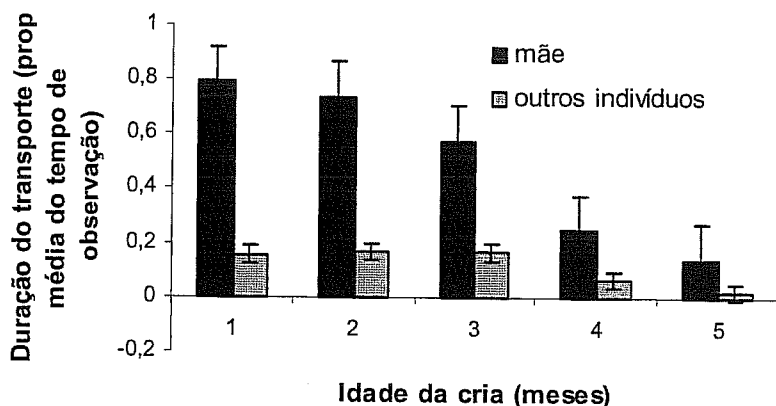


Figura 5 - Proporção média do tempo de observação em que as crias são transportadas pela mãe e por outros indivíduos, em cada mês.

Comparando agora o tempo em transporte por outros indivíduos para cada uma das crias (figura 6), constatou-se que no primeiro e no segundo mês de vida apenas as crias da fêmea dominante (PL e PA) foram transportadas por outros elementos do grupo. As crias das fêmeas subordinadas foram transportadas por outros indivíduos apenas a partir do terceiro mês de vida. A cria da fêmea de rank mais baixo (JU) foi transportada por outros durante menos tempo do que todas as outras crias (menos de 10% do período de observação) em todos os meses.

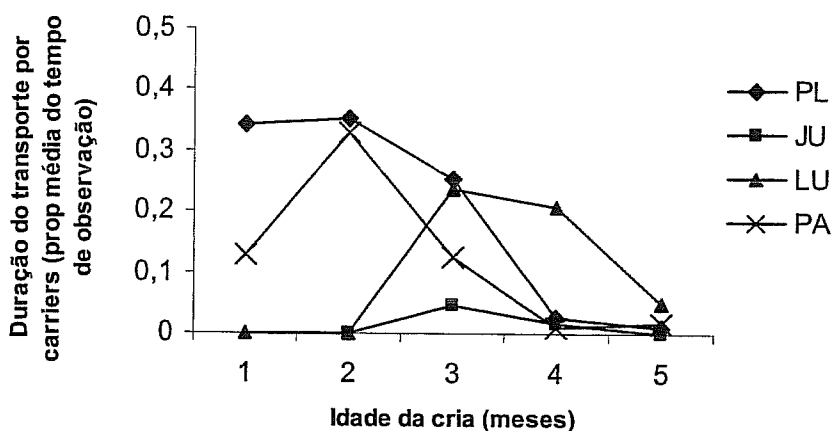


Figura 6 - Proporção média do tempo de observação em que cada uma das crias são transportadas por indivíduos que não a mãe, em cada mês.

### *Efeito da Classe Sexo/Idade dos Carriers*

A distribuição do tempo de transporte da cria apresentou diferenças significativas por classe de sexo/idade dos carriers (Kruskal-Wallis  $H(3)=23.247$ ,  $p=0,000$ ). Como ilustra a figura 7 os machos juvenis transportaram as crias por mais tempo em relação às restantes classes e as fêmeas adultas transportaram por mais tempo as crias do que a fêmea juvenil e os machos adultos. De acordo com a comparação múltipla de médias das ordens, as classes de sexo/idade significativamente diferentes foram os machos juvenis e as fêmeas adultas ( $p=0,025$ ), os machos juvenis e as fêmeas juvenis ( $p=0,000$ ), os machos juvenis e os machos adultos ( $p=0,000$ ), as fêmeas adultas e as fêmeas juvenis ( $p=0,015$ ) e as fêmeas adultas e os machos adultos ( $p=0,032$ ).

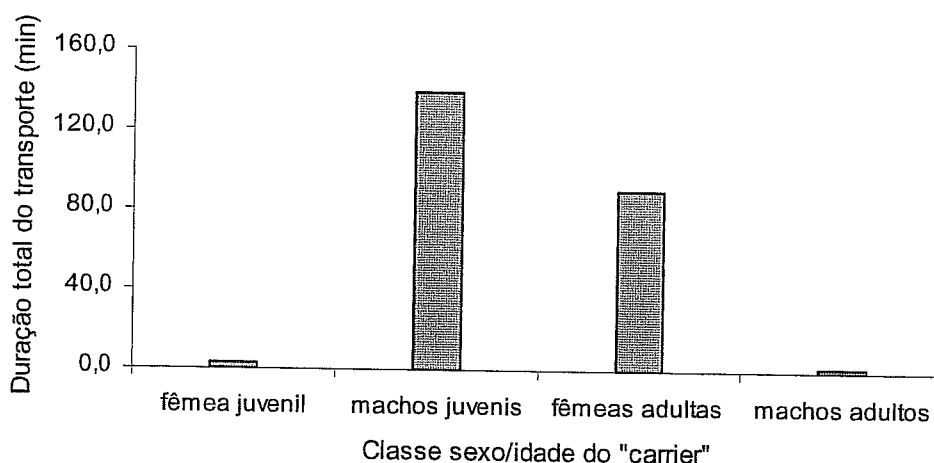


Figura 7 – Duração total do transporte de crias efectuado por carriers pertencentes às diferentes classes de sexo/idade.

### *Efeito do Subgrupo Afiliativo*

O tempo de transporte da cria efectuado por carriers pertencentes ao mesmo subgrupo afiliativo da mãe não diferiu do realizado por carriers não pertencentes ao subgrupo afiliativo da mãe (Mann-Whitney  $U=2432.0$ ,  $p=0,683$ ;  $N=71$ )

Taxa de Aproximações à Díada Mãe-Cria

### *Efeito do Rank Materno e da Idade da Cria*

O modelo de regressão linear ajustado foi estatisticamente significativo para a variação da taxa de aproximações à díada mãe-cria ( $F_{(2,68)}=3,112$ ;  $R^2_a=0,084$ ;  $p=0,051$ ).

A análise aos coeficientes de regressão revelou que o efeito da idade ( $\beta=-0,269$ ;  $t_{(68)}=-2,288$ ;  $p=0,025$ ) foi significativo, mas não o do rank materno ( $\beta=-0,160$ ;  $t_{(68)}=-1,356$ ;  $p=0,180$ ). Observando o gráfico da figura 8 pode ver-se que a taxa de aproximações diminuiu de forma geral com a idade da cria.

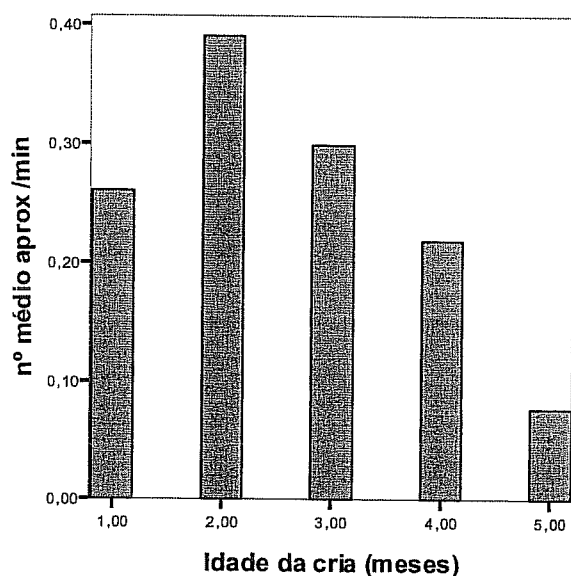


Figura 8 – Número médio de aproximações à díada mãe-cria, por minuto, durante os primeiros cinco meses de vida das crias.

No gráfico da figura 9 pode ver-se que, apesar de não ter havido uma influência significativa do rank materno na taxa de aproximações à díada mãe-cria houve uma tendência para mães de baixo rank serem aproximadas a uma taxa mais elevada do que as de rank alto.

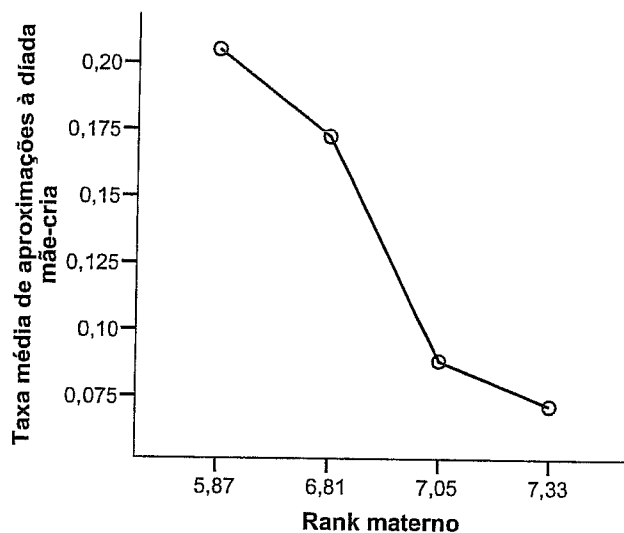


Figura 9 - Variação da média da taxa de aproximações à díada mãe-cria com o rank de dominância materno.

Obteve-se ainda que 26% das aproximações à díada mãe-cria foram seguidas de handling da cria.

#### Taxa de Handling da Cria Quando Transportada Pela Mãe

##### *Efeito do Rank Materno e da Idade da Cria*

Usando como variável dependente a taxa de manuseamento da cria quando transportada pela mãe, o modelo de regressão linear ajustado foi estatisticamente significativo ( $F(2,68)=6,814$ ;  $R^2_a=0,167$ ;  $p=0,002$ ).

A análise aos coeficientes de regressão revelou que o efeito do rank não foi significativo ( $\beta=-0,017$ ;  $t(68)=-0,156$ ;  $p=0,877$ ) mas que houve um efeito significativo da idade ( $\beta=-0,411$ ;  $t(68)=-3,664$ ;  $p=0,000$ ).

O gráfico da figura 10 mostra que houve uma diminuição da taxa de manuseamento da cria ( $n^\circ$  de episódios de handling por minuto) com a idade desta.

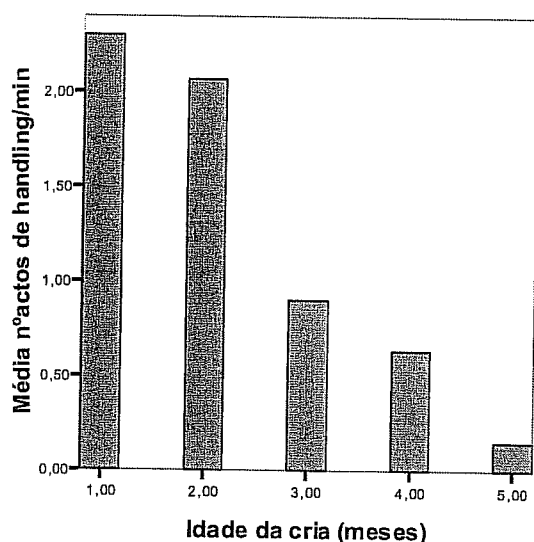


Figura 10 – Número médio de actos de handling de crias, quando estas são transportadas pela mãe, por minuto de observação.

No entanto, por cada minuto em que é transportada pela mãe a cria é manuseada por outros a uma taxa mais elevada no segundo mês (figura 11).

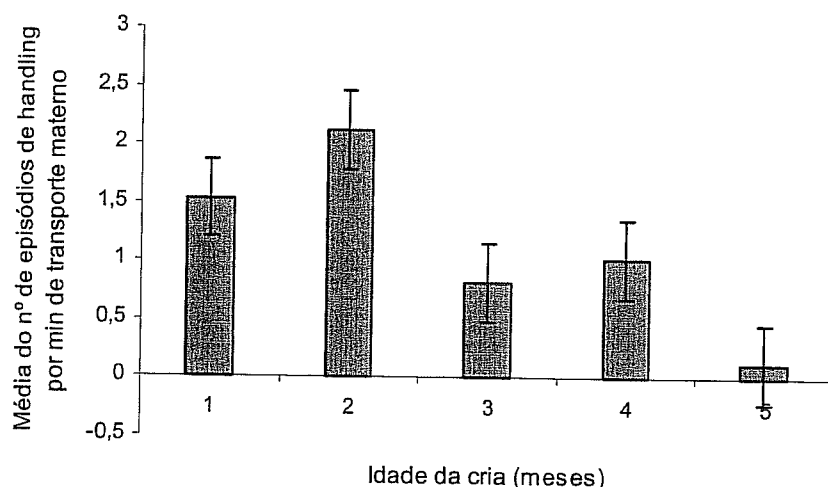


Figura 11 – Número médio de episódios de handling por minuto de transporte materno ao longo dos primeiros cinco meses de vida das crias.

#### *Efeito da Classe Sexo/Idade do Handler*

O resultado do teste de Kruskal-Wallis revelou diferenças entre a taxa média de handling das crias entre handlers pertencentes a diferentes classes de sexo/idade ( $H(4)=36,865$ ;  $p=0,000$ ). Os machos juvenis manusearam mais vezes as crias do que as

fêmeas juvenis, machos adultos e crias mas não mais do que as fêmeas adultas. De acordo com a comparação múltipla de médias das ordens, as classes significativamente diferentes são as fêmeas adultas e as fêmeas juvenis ( $p=0,002$ ), as fêmeas adultas e os machos adultos ( $p=0,000$ ), as fêmeas juvenis e os machos juvenis ( $p=0,001$ ), os machos adultos e os machos juvenis ( $p=0,000$ ) e os machos juvenis e as crias ( $p=0,001$ ).

#### *Efeito do Subgrupo Afiliativo do Handler*

Não houve diferenças estatisticamente significativas entre a taxa de manuseamento da cria efectuada pelos indivíduos pertencentes ao mesmo subgrupo afiliativo da mãe e os restantes indivíduos (Teste  $t_{(76)}=0,861$ ;  $p=0,392$ ).

#### Reacção Materna ao Handling da Cria

Do total de episódios de handling da cria ocorridos enquanto esta era transportada pela mãe (1727) apenas 8% foram alvo de reacções negativas por parte desta. Considerou-se reacção negativa quando a mãe empurra o handler, vira-se de costas ficando entre o handler e a cria, ou simplesmente se afasta com a cria dentro de 15 segundos após handling da mesma. A diferença observada foi estatisticamente significativa (Teste binomial,  $p=0,000$ )

No entanto, analisando separadamente a reacção materna ao handling precedido de aproximação à díada mãe-cria, obteve-se que 57,6% deste foi seguido de reacção negativa por parte da mãe. Esta diferença não foi, no entanto, estatisticamente significativa (Teste binomial,  $p=0,175$ ).

Na figura 12 estão ilustradas as sequências de eventos ocorridos após aproximação à díada mãe-cria, e as respectivas frequências.

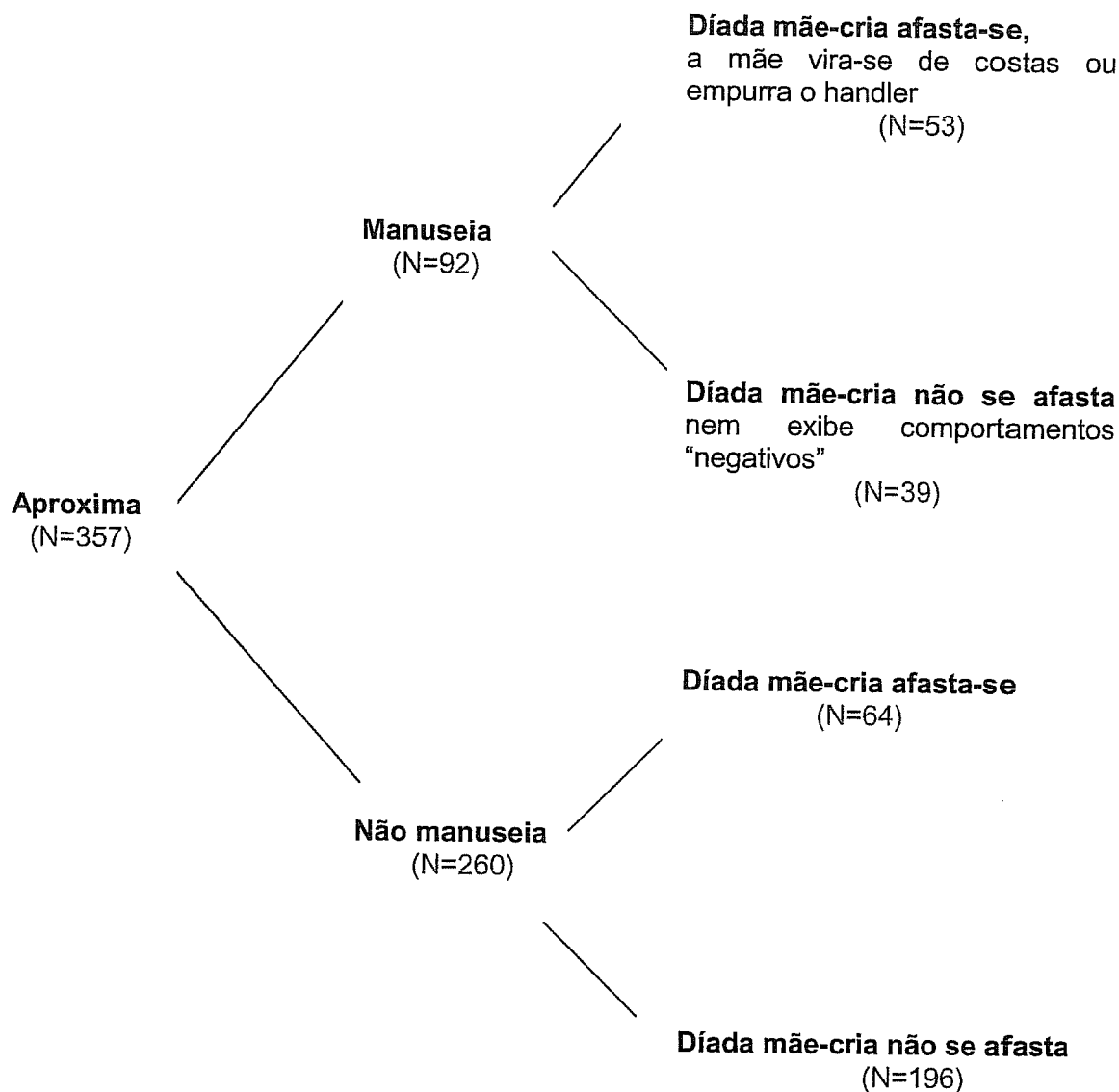


Figura 12 – Frequência dos eventos que seguem a aproximações à díada mãe-cria.

#### *Efeito do Rank Materno*

Não existiram diferenças significativas na distribuição da resposta materna ao handling da cria (negativa vs positiva) pelas duas classes de rank materno (alto vs baixo) ( $\chi^2(1)=0,967$ ,  $N=1727$ ,  $p=0,348$ ). O gráfico da figura 13 mostra que o número de episódios de handling terminados pela mãe (i.e. em que a mãe apresenta uma reacção negativa) foi inferior, para ambas as categorias de rank materno, ao número de episódios de handling não terminados pela mãe.

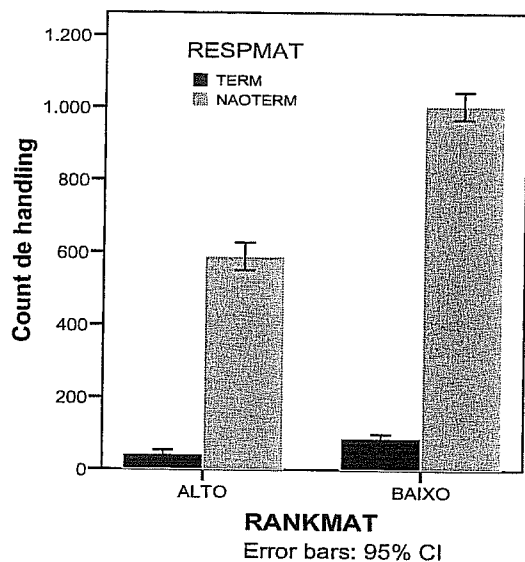


Figura 13 – Frequência de episódios de handling das crias terminados ou não pelas mães, consoante o rank materno.

Não existiram diferenças na distribuição das respostas maternas ao handling precedido por aproximação do handler, pelas duas classes de rank materno (alto vs baixo) ( $X^2(1)=1,678$ ,  $N=92$ ,  $p=0,210$ ). No entanto houve uma tendência para as mães de rank baixo apresentarem um maior número de reacções negativas, como ilustrado no gráfico da figura 14.

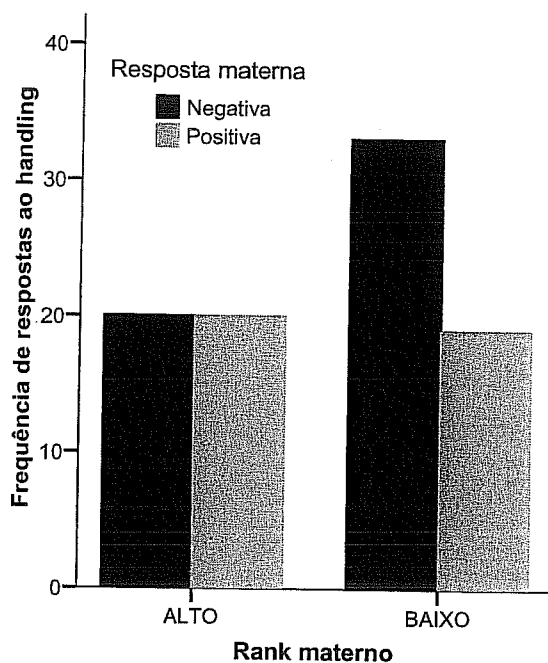


Figura 14 - Frequência de respostas maternas positivas e negativas ao handling após aproximação do handler à díada mãe-cria.

#### *Efeito da Classe de Sexo/Idade do Handler*

Os resultados não mostraram diferenças significativas na reacção materna ao manuseamento efectuado por handlers pertencentes às diferentes classes de sexo e idade ( $X^2(4)=7,423$ ,  $N=127$ ,  $p=0,115$ ) como se pode ver no gráfico da figura 15.

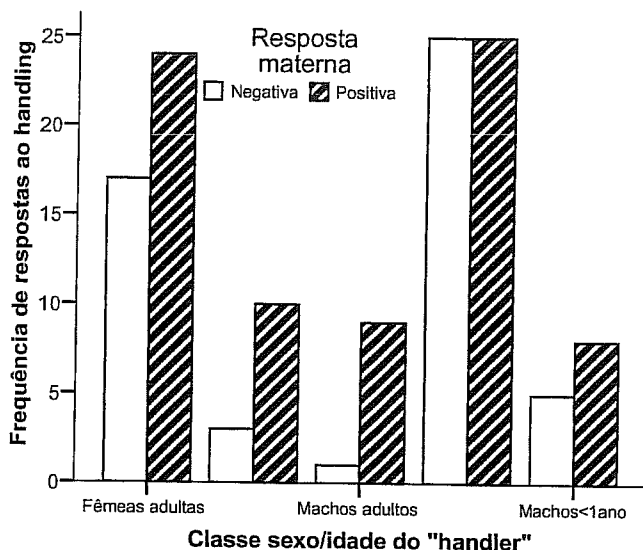


Figura 15 – Frequência das respostas negativas e positivas da mãe ao handling das suas crias, por indivíduos pertencentes a cada uma das classes de sexo/idade.

#### Handling da Cria Quando Não Transportada Pela Mãe

As crias foram manuseadas mais frequentemente quando eram transportadas pela mãe (73%) do que quando não se encontravam em contacto com ela (27%) (Teste binomial,  $p=0,000$ ). Para esta análise excluíram-se os episódios de transporte dorsal por parte de outros indivíduos, de forma a poder comparar-se as frequências das formas de handling que ocorriam em ambas as condições: em contacto com a mãe ou fora de contacto materno.

#### *Efeito do Rank Materno e da Idade da Cria*

O modelo de regressão linear ajustado, usando como variáveis independentes o rank de dominância materno e a idade da cria, e como variável dependente a taxa de handling quando a cria não se encontrava em contacto com a mãe, não foi significativo ( $F(2,68)=1,272$ ;  $R^2_a=0,036$ ;  $p=0,287$ ). No gráfico da figura 16 está representada a variação da frequência média de handling ao longo dos meses.

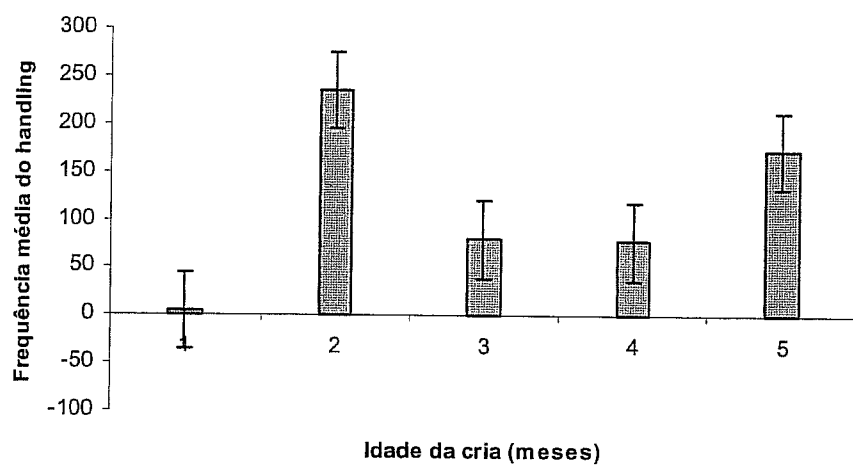


Figura 16 - Número médio de episódios de handling (excepto transporte dorsal) quando a cria não está em contacto com a mãe, em cada mês.

## DISCUSSÃO

### Transporte Materno

#### *Efeito da Idade da Cria*

De acordo com o esperado em termos das necessidades fisiológicas e desenvolvimento motor, as crias foram transportadas pela mãe por mais tempo quando eram mais jovens, o que corresponde ao período de maior dependência da mãe (Silk et al., 2003).

No presente estudo, o transporte das crias pelas mães representou em média 76,4% do tempo de observação durante os primeiros dois meses e 70,2% nos primeiros três. Estes resultados estão em concordância com os resultados obtidos por outros autores segundo os quais em capuchinhos, durante os primeiros três meses, o cuidado maternal é dominante em relação ao cuidado fornecido por outros indivíduos (Escobar-Páramo, 1989; Mitchell, 1989; O'Brien & Robinson, 1991).

Segundo Fragaszy et al. (2004), a duração do extenso envolvimento materno no transporte da cria em capuchinhos varia de forma considerável com a situação, sendo que na natureza as mães transportam as crias por um período muito mais reduzido do que em cativeiro. Por exemplo, enquanto que crias de *C. apella* na natureza são transportadas mais por outros do que pela mãe a partir da sexta semana de vida (Valenzuela, 1992), foi referido que, em cativeiro, as crias passam em média 57% do seu tempo em contacto com a mãe durante os primeiros 7 meses (Byrne & Suomi, 1995). No presente estudo o transporte materno teve sempre duração superior ao efectuado por outros indivíduos e as crias passaram em média 50% do seu tempo em transporte materno durante os primeiros cinco meses. Estes dados parecem assim estar de acordo com estudos anteriores para a mesma espécie.

Provavelmente, na natureza os custos energéticos impostos pela escassez de alimento, a necessidade de percorrer grandes distâncias e de se mover mais rapidamente, fazem com que o transporte de uma cria seja uma tarefa mais exigente na floresta do que em cativeiro (Steudel, 2000).

#### *Efeito do Rank de Dominância Materno*

As crias de mães subordinadas foram as que transportaram as crias por mais tempo durante os primeiros três meses (uma média de 90% do tempo de observação em comparação com 52% para as de rank superior). Fairbanks (1990) com macacos-vervet

obteve o mesmo resultado e propôs que as mães de rank baixo poderão estar menos confiantes do que a fêmea dominante no que respeita à facilidade de reaver a cria em caso de stress, estando a fêmea dominante mais predisposta a permitir que outros indivíduos carreguem as suas crias. Este resultado é expectável se os potenciais benefícios do transporte por outros indivíduos forem iguais para mães de alto e de baixo rank, enquanto que os custos em termos de risco de abuso da cria, quando separada da mãe, poderão ser maiores para as mães de baixo rank do que para as de alto rank (Faibanks, 1990).

A cria da fêmea de rank inferior foi transportada pela mãe por mais tempo em relação às restantes no quarto mês de vida da cria, numa altura em que supostamente a cria teria já adquirido um elevado nível de independência em relação à mãe, de acordo com o seu grau de desenvolvimento. Este resultado apoia a hipótese atrás proposta de que as crias de menor rank poderão enfrentar um maior risco de agressão quando fora do alcance materno, e este risco será maior quanto mais baixa for a posição da fêmea na hierarquia de dominância do grupo.

#### Atractividade das Crias

##### *Efeito da Idade da Cria*

A atractividade das crias, medida através da taxa de aproximações à díada mãe-cria, esteve relacionada com a idade das crias, sendo as mais jovens as mais atraentes, à semelhança do obtido por Maestriperi (1994b), Manson (1999) com *C. capucinus* e Silk e colaboradores (2003) com *Macaca radiata*. Estes resultados apoiam as hipóteses da atracção natal e "learning-to-mother" na medida em que segundo ambas as hipóteses o comportamento aloparental deverá ser semelhante ao cuidado materno, que por sua vez é mais frequente nos primeiros meses de vida da cria devido a ser este o período de maior dependência em relação à mãe, no que respeita à alimentação, transporte e protecção (Silk et al., 2003). Estes resultados contrariam ao mesmo tempo a hipótese do assédio que prevê que a atracção às crias aumenta com a idade destas uma vez que aumenta também a probabilidade da sua sobrevivência (Maestriperi, 1999).

##### *Efeito do Rank de Dominância Materno*

A atracção às crias não esteve relacionada com o rank materno à semelhança do encontrado por Silk e colaboradores (2003) e Bentley-Conditt et al. (2001), o que sugere que os indivíduos foram atraídos uniformemente a todas as crias.

## Acessibilidade das Crias

### *Efeito da Idade da Cria*

Tanto a taxa de handling (em concordância com Silk et al., 2003) como o tempo de transporte das crias por outros elementos do grupo decresceu com a idade das crias.

Neste estudo observou-se o transporte por indivíduos que não a mãe desde o primeiro mês de vida da cria. Estes resultados contrariam os obtidos por Kohda (1985) para *C. apella* e *C. albifrons*, em que não foi observado qualquer instante de transporte de crias por outros indivíduos durante o primeiro mês de vida. Também Mitchell (1989) e O'Brien & Robinson (1991) obtiveram que em *C. capucinus* e em *C. olivaceus* (respectivamente) observados na natureza, a transferência para o corpo de outro indivíduo só ocorre a partir do terceiro mês. Fragaszy et al. (2004) afirma ser pouco comum observar crias de capuchinhos com menos de 4 semanas a serem transportadas por indivíduos que não a mãe, mas ressalta que existem casos em que isso acontece a partir do dia de nascimento.

O elevado grau de transporte por elementos que não a mãe em capuchinhos poderá estar relacionado com o modo de vida particular deste género. Ao procurar alimento, os capuchinhos dispersam-se bastante. Esta particularidade da forma de alimentação poderá potenciar a separação espacial entre a mãe e a cria, e, sendo as crias incapazes de atravessar descontinuidades por si sós, são transportadas por outros indivíduos ao longo da trajectória do grupo até à próxima paragem (Fragaszy et al., 2004).

Em La Macarena (Valenzuela, 1992), o transporte por outros indivíduos tem um pico entre a sexta e a décima quinta semana em *C. apella*. Em comparação, em *C. capucinus* no estado selvagem no Panamá (Mitchell, 1989) o transporte por outros tem o seu pico mais tarde, entre o terceiro e o sexto mês, e em *C. olivaceus* no estado selvagem (O'Brien & Robinson, 1991) entre o quarto e o sexto mês. Para além disso crias de *C. olivaceus* no estado selvagem interagem mais com outros do que com as suas mães entre o terceiro e o sexto mês de vida (O'Brien & Robinson, 1991).

No presente estudo o tempo em transporte por outros indivíduos foi sempre menor do que o materno, tendo o primeiro constituído entre 16 e 17% do tempo de observação nos primeiros três meses, e baixado para 6% no quarto mês e 2% no quinto mês.

Neste estudo as interacções de handling de crias que não o transporte ocorreram também desde o nascimento, à semelhança do reportado para capuchinhos em estudos anteriores, tanto em condições naturais como em cativo (Calle, 1990; Valenzuela, 1993; Manson, 1999).

### *Efeito do Rank de Dominância Materno*

Embora Silk et al (2003), com babuínos, Paul & Kuester (1996) e Silk (1999) com *Macaca* e O'Brien e Robinson (1991) com *C. olivaceus* tenham concluído que o rank materno parece limitar o acesso à cria, com as crias de mães de rank baixo a serem mais frequentemente manuseadas do que as de rank alto, neste estudo não foi encontrada qualquer relação entre o rank materno e o acesso à cria, medido através da taxa de handling e do tempo de transporte da cria. Este resultado está em concordância com Manson (1999) para *C. capucinus*, em que não foi encontrado efeito do rank materno na taxa de handling. Estes resultados parecem indicar que no género *Cebus*, embora exista uma hierarquia de dominância mais ou menos linear, o rank não regula o acesso a todos os recursos, ao contrário do previsto pelo “modelo de prioridade de acesso” (Seyfarth, 1977). Mesmo com babuínos, que apresentam uma sociedade despótica com uma hierarquia de dominância altamente linear, por vezes não se encontra nenhuma relação entre o rank do handler e o da mãe na taxa de handling das crias (e.g. Bentley-Conditt et al., 2001).

### *Efeito da Proximidade Espacial Handler-Mãe*

Os resultados sugerem também que a proximidade espacial entre indivíduos não explica o padrão de handling das crias, o que indica que os indivíduos pertencentes ao mesmo subgrupo afiliativo da mãe não tiveram acesso preferencial às crias. O mesmo resultado foi obtido por Manson (1999), embora tenha havido uma correlação entre a taxa de *grooming* entre o handler e a mãe antes do nascimento da cria, e a taxa de handling da cria. Talvez a proximidade espacial por si só não reflecta o grau de afiliação entre o handler e a mãe, sendo a taxa de *grooming* uma medida mais aproximada.

### *Efeito do Contacto Materno*

As crias foram manuseadas mais frequentemente quando eram transportadas pela mãe (73%) do que quando não se encontravam em contacto com ela (27%). Este resultado é semelhante ao obtido por Silk et al. (2003) com babuínos: os indivíduos parecem mais interessados nas crias quando estas estão em contacto com a mãe. Isto poderá significar que o handling é dirigido primariamente às mães e não às suas crias, o que suportaria a hipótese do assédio (Silk et al., 2003). No entanto esta diferença

poderá reflectir o facto de que durante os meses em que as crias são mais atraentes raramente estão fora de contacto com a mãe (Silk et al., 2003).

#### *Efeito do Sexo e da Idade do Handler*

Ao contrário dos resultados obtidos por Hrdy (1976) e Paul & Kuester (1996), e por Silk (1999) e Schino et al. (2003) com *Macaca*, segundo os quais as fêmeas participam mais no handling de crias do que os machos, neste grupo os machos juvenis manusearam as crias a uma taxa semelhante à das fêmeas adultas, e mais do que as restantes classes de sexo e idade.

Para além disso, os machos juvenis foram os responsáveis pela maior parte do tempo de transporte das crias, seguidos pelas fêmeas adultas, tendo a fêmea juvenil e os machos adultos participado por menos tempo nesta actividade. Pelo menos no que diz respeito ao comportamento aloparental dos machos juvenis, estes resultados contrariam a hipótese “learning-to-mother” que tem como predição que as fêmeas juvenis são as mais activas no transporte das crias (Lancaster, 1971) e ainda as hipóteses do assédio e da atracção natal, que prevêm que são as fêmeas, especialmente as adultas, as que mais transportam as crias (Maestriperi, 1994a). Estes resultados contrariam também os obtidos por Escobar-Páramo (1989) e O'Brien & Robinson (1991) com capuchinhos, em que apesar de todas as classes de sexo e idade terem participado no transporte das crias, as fêmeas aparentadas, especialmente as irmãs juvenis nulíparas foram as que mais vezes transportaram as crias. No entanto, Fragaszy e colaboradores (2004) apontam os juvenis de ambos os sexos, especialmente os irmãos, como a classe de indivíduos que mais transporta as crias.

Em espécies do Velho Mundo, os machos imaturos raramente interagem com crias não aparentadas excepto a brincar, e os machos adultos evitam de forma geral as crias (Walters, 1987). Ainda em espécies do Velho Mundo excepções a este padrão são encontradas em machos de babuínos da savana (*Papio cynocephalus*) que, quando adultos, formam frequentemente relações especiais de protecção com crias (Altmann, 1980), e em machos de *P. hamadryas*, que frequentemente manuseiam crias como um meio de mediação de interacções agonísticas com machos ou para formarem laços sexuais com fêmeas (Deag & Crook, 1971).

Itani (1959) descreveu pela primeira vez o envolvimento de machos em interacções com crias em *M. fuscata*. No entanto, no seu grupo, os machos interagem frequentemente com crias de 1 a 2 anos de idade, mas não com crias mais jovens. Para além disso estas crias eram aparentemente usadas pelos machos como uma forma de obter acesso a indivíduos de rank mais elevado. Também com *M. fuscata*, Gouzoules (1984)

descobriu que apenas alguns machos apresentam interesse em crias, e que estes formam relações de longo termo com algumas crias escolhidas. No entanto, em ambos os estudos a taxa de interações macho-cria foi pequena. Em *M. radiata* os machos usam crias em interações triádicas à semelhança dos macacos japoneses (Silk & Samuels, 1984). Mais uma vez, as crias mais usadas nestas interações são as de idade compreendida entre os 6 meses e os 2 anos, e a frequência deste comportamento é extremamente baixa. Dentro do género *Macaca* os machos de *M. sylvanus* são os que apresentam maior taxa de interações com crias e maior variedade na qualidade e na diversidade dessas interações (Deag & Crook, 1971). Schino et al. (2003) nota que os machos de *M. sylvanus* mostram interesse em crias com idade inferior aos 6 meses, ao contrário das restantes espécies do mesmo género, sendo estes muitas vezes os primeiros indivíduos a transportar a cria logo após o seu nascimento.

Entre primatas do Novo Mundo ocorre participação dos machos nas interações com crias em todas as espécies do género *Saguinus*, em que os pais e os irmãos mais velhos são os principais prestadores de cuidados durante as primeiras semanas de vida da cria (Cleveland & Snowdon, 1984).

Embora a evolução da reprodução cooperativa tenha frequentemente sido atribuída primariamente à selecção de parentesco (em que os indivíduos ganham benefícios indirectos para o seu fitness através da assistência a parentes colaterais), existem crescentes evidências de que os ajudantes poderão não ser aparentados às crias (Clutton-Brock, 2001). Segundo Clutton-Brock (2001) os benefícios indirectos do comportamento cooperativo poderão ter sido sobrestimados e os benefícios directos para o fitness do ajudante subestimados. Segundo o mesmo autor, é provável que os mecanismos evolucionários que mantêm a reprodução cooperativa sejam diversos e que, em algumas espécies, os benefícios directos de ajudar sejam suficientes para manter sociedades cooperativas. No presente estudo as relações de parentesco não são conhecidas, não sendo possível excluir a selecção de parentesco como o mecanismo evolutivo explicativo da extensa participação dos machos nas interações com crias aqui observada.

É possível que existam diferentes explicações funcionais para o comportamento aloparental efectuado por diferentes classes de indivíduos (Henzi & Barret, 2002).

As interações aloparentais nesta espécie poderão ainda ser uma forma de troca de comodidades à semelhança do que acontece com *P. cynocephalus ursinus* (Henzi & Barret, 2002) em que os *handlers* catam a mãe em troca de acesso à cria. No entanto, os dados aqui apresentados não permitem testar esta hipótese.

Manson (1999) concluiu que, em *C. capucinus*, o handling de crias ocorre entre díadas de fêmeas que frequentemente formam alianças e que se catam mutuamente.

Assim, o handling de uma cria pode ser trocado pelo apoio materno em interacções agonísticas, ou seja para estabelecer alianças valiosas entre o handler e a mãe (Hrdy, 1976; Maestripieri, 1994b).

### Natureza do Handling de Crias e Resposta Materna

À semelhança de Manson (1999) com *C. capucinus*, a maior parte das interacções com crias foi de natureza positiva e portanto a hipótese do assédio não foi suportada por estes resultados.

Segundo Fragaszy e colaboradores (2004) desde o momento do nascimento as crias de capuchinhos vivem num ambiente em geral benigno e a elevada tolerância dos adultos face às crias reflecte a natureza essencialmente tolerante das relações sociais entre adultos.

Em concordância com esses resultados as respostas das mães ao handling das suas crias enquanto elas as transportavam foi na sua maioria positivo, tendo as respostas negativas constituído apenas 8% do total de respostas ao handling.

No entanto, contrariamente aos resultados obtidos por Manson (1999) com *C. capucinus*, e Hrdy (1976), McKenna (1979) e Stanford (1992) com langures, neste estudo houve uma percentagem considerável (57,6%) de reacções maternas negativas à aproximação do handler seguida de handling da cria, apesar desta diferença não ter sido significativa. Maestripieri (1994a) refere que as diferenças no estilo materno reflectem provavelmente diferenças no risco (ou percepção do risco) imposto pelo ambiente social da cria, sendo que o handling da cria por outros indivíduos é a principal fonte de risco para a cria. Assim, estes resultados sugerem que o handling poderá ter sido percebido pela mãe como prejudicial à cria. Talvez por essa razão as mães reajam melhor ao handling quando este ocorre após a sua aproximação ao handler do que quando o handler se aproxima e manuseia a cria de forma “não solicitada”.

Estes resultados aparentemente contraditórios são semelhantes aos obtidos por Silk (1999) em que apesar de a maioria das interacções alopARENTAIS ter sido de natureza benigna as mães mostraram-se relutantes em permiti-las. A reacção materna negativa poderá reflectir o risco potencial de agressão da cria quando fora do seu alcance e não necessariamente o risco de um handling de natureza negativa (Silk, 1999). De facto, foram já observados episódios de infanticídio por machos invasores em três outras espécies do género *Cebus* (*C. olivaceus*: Valderrama et al., 1990; *C. capucinus*: Manson et al., 2004; *C. nigrinus*: Izar et al., 2007) e este foi inferido também para *C. apella* (Izawa, 1994).

### *Efeito do Rank de Dominância Materno*

Houve uma maior percentagem de reacções negativas por parte de mães de rank baixo do que por parte de mães de rank alto, embora essa diferença não tenha sido significativa.

Mais uma vez este resultado parece estar de acordo com a hipótese de que o risco de abuso das crias é maior para as crias de baixo rank do que para as de alto rank, o que por sua vez poderá originar uma maior percentagem de comportamentos protectores por parte de mães de baixo rank. Enquanto que em sociedades despóticas os indivíduos subordinados evitam dirigir agressão a outros, neste estudo as fêmeas subordinadas reagiram por vezes agressivamente a tentativas por parte de outros indivíduos para interagir com as suas crias o que poderá dever-se ao carácter mais relaxado das relações de dominância em capuchinhos (Fragaszy et al., 2004), quando comparados com cercopitecos. Para além disso, quando a segurança da cria está em jogo as mães poderão estar dispostas a arriscar o descontentamento de indivíduos dominantes (Bentley-Conditt et al., 2001).

### *Efeito da Classe Sexo/Idade do Handler*

Segundo a hipótese da competição reprodutiva entre fêmeas seria de esperar que a frequência de reacções maternas negativas fosse maior quando o handler fosse um adulto do sexo feminino, uma vez que são esses os agressores mais prováveis (Maestripieri, 1994a; Silk, 1999). No entanto, neste estudo a reacção materna ao handling da cria não dependeu do sexo ou da idade do handler. Este resultado poderá ser explicado pelo facto de, apesar de os capuchinhos apresentarem uma hierarquia de dominância mais ou menos linear com fêmeas filopátricas, as relações entre adultos serem de natureza tolerante em comparação, por exemplo, com as de cercopitecos (Fragaszy et al., 2004). Assim, mais uma vez, a hipótese do handling como assédio resultante da competição entre fêmeas não foi suportada neste estudo.

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os resultados obtidos neste estudo estão em concordância geral com os encontrados na literatura para a mesma espécie, no que diz respeito à relação entre o investimento materno e aloparental. Assim, em termos do transporte das crias o investimento materno foi maior que o aloparental, tendo a diferença entre ambos sido especialmente marcada nos primeiros três meses de vida das crias. Também a natureza das interações aloparentais foi semelhante à documentada para esta espécie, na medida em que estas foram maioritariamente benignas. A hipótese do assédio não foi assim suportada por estes dados, apesar de ter existido alguma relutância materna, especialmente por parte de fêmeas de baixo rank, ao handling das suas crias, explicado talvez pelo risco de infanticídio existente nesta espécie e pela maior vulnerabilidade das crias de mães subordinadas.

O interesse de outros indivíduos nas crias foi maior para as crias mais jovens à semelhança do obtido, por exemplo, por Maestriperi (1994a), Manson (1999) com *C. capucinus* e Silk e colaboradores (2003) com *M. radiata*. Estes resultados, por si só, apoiam as hipóteses da atracção natal e “learning-to-mother”. No entanto, porque os handlers e carriers mais comuns não foram as fêmeas, estas hipóteses não parecem explicar os padrões de interações aloparentais observadas neste grupo, pelo menos no que diz respeito ao handling efectuado pelos machos juvenis. Por não ter havido qualquer influência da proximidade espacial entre o handler e a mãe e o handling das crias, os padrões de afiliação entre a mãe e outros indivíduos antes do nascimento da cria não parecem explicar o padrão de interações aloparentais, embora seja necessária uma análise às relações de grooming para fundamentar essa afirmação. Por não serem conhecidas as relações de parentesco entre os indivíduos, a hipótese da selecção de parentesco como explicativa da evolução das interações aloparentais permanece por testar.

Em estudos futuros será interessante investigar se o handling das crias representa uma troca de comodidades. Para isso poderá ser relevante saber se o grooming da mãe é imediatamente seguido pelo handling das suas crias. Para além disso, de modo a perceber se o handling das crias promove a formação de alianças entre o handler e a mãe, seria útil perceber se os handlers mais frequentes são aqueles que recebem mais vezes suporte agonístico por parte da mãe das crias.

Vários estudos comparativos demonstraram já que o cativo poderá influenciar a frequência, mas não o padrão qualitativo das interações sociais (Nicholson, 1977). Assim, a forma do handling de crias de macacos-capuchinho aqui descritas, bem como

as reacções maternas a essas interacções não são provavelmente explicáveis pela condição de cativo.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Altmann, J. (1980). *Baboon mothers and infants*. Cambridge: Harvard University Press.
- Assumpção, C. T. (1983). *An ecological study of primates of Southeastern Brazil with a reappraisal on Cebus apella races*. Doctoral dissertation. Edinburgh University.
- Bentley-Conditt, V. K., Moore, T., and Smith, E. O. (2001). Analysis of infant handling and the effects of female rank among Tana river adult female yellow baboons (*Papio cynocephalus cynocephalus*) using permutation/randomization tests. *American Journal of Primatology*, 55, 117-130.
- Byrne, G., & Suomi, S. J. (1995). Development of activity patterns, social interactions, and exploratory behavior in infant tufted capuchins (*Cebus apella*). *American Journal of Primatology*, 35, 255-270.
- Byrne, G., Abbot, K. M. and Suomi, S. J. (1996). Reorganization of dominance rank among adult females in a captive group of tufted capuchins (*Cebus apella*). *Laboratory Primate Newsletter*, 35, 1-4.
- Caine, N. G. & Mitchell, G. D. (1980). Species differences in the interest shown in infants by juvenile female macaques (*Macaca mulatta* and *M. radiata*). *International Journal of Primatology*, 1, 323-332.
- Calle, Z. (1990). A field observation of infant development and social interactions of a wild black-capped capuchin (*Cebus apella*) female and infant at La Macarena (Colombia). *Field Studies of New World Monkeys, La Macarena, Colombia*, 4, 1-8.
- Cleveland, J. & Snowdon C. T. (1984). Social development during the first twenty weeks in the cotton-top tamarin (*Saguinus O. Oedipus*). *Animal Behaviour*, 32, 432-444.
- Clutton-Brock, T. H. (2001) Breeding together: Kin selection and mutualism in cooperative vertebrates. *Science* 296, 69-72. Retrieved October 10, 2007, from <http://www.sciencemag.org>.
- Coe, C. L. (1990). Psychobiology of maternal behavior in nonhuman primates. In N. A. Krasnegor & R. S. Bridges (Eds.), *Mammalian parenting* (pp. 157-183). Oxford: Oxford University Press.
- Deag, J. M. & Crook, J. H. (1971). Social behavior and "agonistic buffering" in the wild Barbary macaque, *Macaca sylvanus*. *Folia Primatologica*, 15, 183-200.
- De Vries, H. (1998). Finding a dominance order most consistent with a linear hierarchy: a new procedure and review. *Animal Behaviour*, 55, 827-843.
- Di Fiori, A. & Rendall, D. (1994). Evolution of social organization: A reappraisal for primates by using phylogenetic methods. *Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A.*, 91, 9941-9945.
- Dumbar, R. I. M. (1991). Functional significance of social grooming in primates. *Folia Primatologica*, 57, 121-131.

- Escobar-Páramo, P. (1989). The development of the wild black-capped capuchin (*Cebus apella*) in La Macarena, Colômbia. *Field Studies of New World Monkeys, La Macarena, Colombia*, 2, 4-56.
- Fairbanks, L. A. (1990). Reciprocal benefits of allomothering for female vervet monkeys. *Animal Behaviour*, 40, 553-562.
- Fairbanks, L. A. (1988). Vervet monkey grandmothers: Interactions with infant grandoffspring. *International Journal of Primatology*, 9, 425-441.
- Fedigan, L. M. (1993). Sex differences and intersexual relations in adult white-faced capuchins (*Cebus capucinus*). *International Journal of Primatology*, 14, 853-877.
- Fleagle, J. G. and Samonds, K. (1975). Physical growth of cebus monkeys (*Cebus albifrons*) during the first year of life. *Growth*, 39, 35-52.
- Forster, S. & Cords, M. (2005). Socialization of infant blue monkeys (*Cercopithecus mitis stuhlmanni*): Allomaternal interactions and sex differences. *Behaviour*, 142, 869-896.
- Fragaszy, D. M. (1990). Early behavioural development in capuchins (*Cebus*). *Folia Primatologica*, 54, 119-128.
- Fragaszy, D. M., Adams-Curtis, L. E., Baer, J. F. and Carlson-Lammers, R. (1989). Forelimb dimensions and goniometry of the wrist and fingers in tufted capuchin monkeys (*Cebus apella*): Developmental and comparative aspects. *American Journal of Primatology*, 17, 133-146.
- Fragaszy, D., Visalberghi, E., and Fedigan, L. (2004). *The complete capuchin: The biology of the genus Cebus*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Fragaszy, D., and Adams-Curtis, L. E. (1998). Growth and reproduction in captive tufted capuchins (*Cebus apella*). *American Journal of Primatology*, 44, 197-203.
- Freeze, C. H. and Oppenheimer, J. R. (1981). The capuchin monkey, genus *Cebus*. In A. F. Coimbra-Filho & R. A. Mittermeier (Eds.), *Ecology and behavior of neotropical primates*, (Vol 1, pp. 331-390). Rio de Janeiro: Academia Brasileira de Ciências.
- Gammell, M.P., De Vries, H., Jennings, D.J., Carlin, C.M. & Hayden, T.J. (2003). David's score: A more appropriate dominance ranking method than Clutton-Brock et al.'s index. *Animal Behaviour*, 66, 601-605.
- Goldizen, A. W. (1987). Tamarins and marmosets: Communal care of offspring. In B. B. Smuts, D. L. Cheney, R. M. Seyfarth, R. W. Wrangham & T. T. Struhsaker (Eds.), *Primate societies* (pp. 34-43). Chicago: University of Chicago Press.
- Gouzoules, H. (1984). Social relations of males and infants in a troop of Japanese macaques: A consideration of causal mechanisms. In D. M. Taub (Ed.), *Primate paternalism* (pp. 127-145). New York: Van Nostrand Reinhold.
- Hartwig, W. C. (1996). Perinatal life history traits in New World monkeys. *American Journal of Primatology*, 41, 99-130.
- Henzy, S. P. & Barrett, L. (2002). Infants as a commodity in a baboon market. *Animal Behaviour*, 63, 915-921.

- Hill, W. C. O. (1960). *Primates: Comparative anatomy and taxonomy. IV. Cebidae. Part A*. Edinburgh: University of Edinburgh Press.
- Hirawa, M. (1981). Maternal and alloparental care in a troop of free-ranging Japanese monkeys. *Primates*, 22, 309-329.
- Hrdy, S. B. (1976). Care and exploitation of nonhuman primate infants by conspecifics other than mother. *Advanced Study of Behaviour*, 6, 101-158.
- Hrdy, S. B. (1977). *The langurs of Abu: Female and male strategies of reproduction*. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press.
- Izar, P., Ferreira, G. R., Sato, T. (2006). Describing the organization of dominance relationships by dominance-directed tree method. *American Journal of Primatology*, 68, 189-207.
- Izar, P., Ramos-da-Silva, E. D., de Resende, B. D. and Ottoni, E. B. (2007). A case of infanticide in tufted capuchin monkeys (*Cebus nigritus*). *Mastozoología Neotropical*, 14 (1), 73-76.
- Itani, J. (1959). Paternal care in the wild Japanese monkey, *Macaca fuscata fuscata*. *Primates*, 2, 61-93.
- Izawa, Z. (1980). Social behavior of the wild black-capped capuchin (*Cebus apella*). *Primates*, 21, 443-467.
- Izawa K. (1994). Social changes within a group of wild black-capped capuchins IV. *Field Studies of New World Monkeys, La Macarena, Columbia*, 9, 15-21.
- Kohda, M. (1985). Allomothering behaviour of New and Old World monkeys. *Primates*, 26, 28-44.
- Lancaster, J.B. (1971). Play-mothering: The relations between juvenile females and young infants among free-ranging vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*). *Folia Primatologica* 13, 161-182.
- Lee, P. C. (1987). Allomothering among African elephants. *Animal Behaviour*, 35, 278-291.
- Lovejoy, J. and Wallen, K. (1988). Sexually dimorphic behavior in group-housed rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) at 1 year of age. *Psychobiology*, 16, 348-356.
- Maestripieri, D. (1994a). Social structure, infant handling, and mothering styles in group-living Old World monkeys. *International Journal of Primatology*, 15, 531-553.
- Maestripieri, D. (1994b). Influence of infants on female social relationships in monkeys. *Folia Primatologica*, 63, 192-202.
- Maestripieri, D. (2001). Is there mother-infant bonding in primates? *Develop. Rev.*, 21, 93-120.
- Maestripieri, D. & Wallen, K. (1995). Interest in infants varies with reproductive condition in group-living female pigtail macaques (*Macaca nemestrina*). *Physiology and Behavior*, 57, 353-358.

- Maestriperi, D. & Zehr, J. L. (1998). Maternal responsiveness increases during pregnancy and after estrogen treatment in macaques. *Hormones Behav.*, *34*, 223-230.
- Mann, J. & Smuts, B. B. (1998). Natal attraction: allomaternal care and mother–infant separations in wild bottlenose dolphins. *Animal Behaviour*, *55*, 1097-1113.
- Manson, J. H. (1999). Infant handling in wild *Cebus capucinus*: testing bonds between females? *Animal Behaviour*, *57*, 911-921.
- Manson, J. H., Gros-Louis, J. and Perry, S. (2004). Three apparent cases of infanticide by males in wild white-faced capuchins (*Cebus capucinus*). *Folia Primatologica*, *75*, 104-106.
- McKenna, J. J. (1979). The evolution of allomothering behaviour among colobine monkeys: function and opportunism in evolution. *American Anthropologist*, *81*, 818–840.
- McKinney, M. L. (2000). Evolving behavioral complexity by extending development. In S. Parker, J. Langer and M. Mckinney (Eds.), *Brains, biology and behaviour* (pp. 25-40). Santa Fe: School of American Research.
- Meaney, M. J., Lozos, E. & Stewart, J. (1990). Infant carrying by nulliparous female vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*). *Journal of Comparative Psychology*, *104*, 377–381.
- Mitani, J. C. & Watts, D. (1997). The evolution of non-maternal caretaking among anthropoid primates: Do helpers help? *Behavioural Ecology and Sociobiology*, *40*, 213-220.
- Mitchell, B. J. (1989). *Resources, group behavior and infant development in white-faced capuchin monkeys, Cebus capucinus*. Doctoral Dissertation, University of California, Berkeley.
- Moehlman, P. D. (1980). Jackals of the Serengeti. *National Geographic*, *158*, 840-850.
- Napier, J. R. and Napier, P. (1967). *A handbook of living primates*. London: Academic Press.
- Nicholson, N. A. (1977). A comparison of early behavioural development in wild and captive chimpanzees. In S. Chevalier-Skolnikoff & F. E. Poirier (Eds.), *Primate biosocial development* (pp. 529- 562). New York: Garland.
- O'Brien, T. G. & Robinson, J. G. (1991). Allomaternal care by female wedge-capped capuchin monkeys: effects of age, rank, and relatedness. *Behaviour*, *119*, 30-50.
- Packer, C. & Pusey, A. (1984). Infanticide in carnivores. In G. Hausfater & S. B. Hrdy (Eds.), *Infanticide in animals and man: Comparative and evolutionary perspectives* (pp. 31-42). New York: Aldine.
- Packer, C., Lewis, S. & Pusey, A. (1992). A comparative analysis of non-offspring nursing. *Animal Behaviour*, *43*, 265-281.
- Paul, A. & Kuester, J. (1996). Infant handling by female Barbary macaques (*Macaca sylvanus*) at Affenberg Salem: Testing functional and evolutionary hypothesis. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, *39*, 133-145.

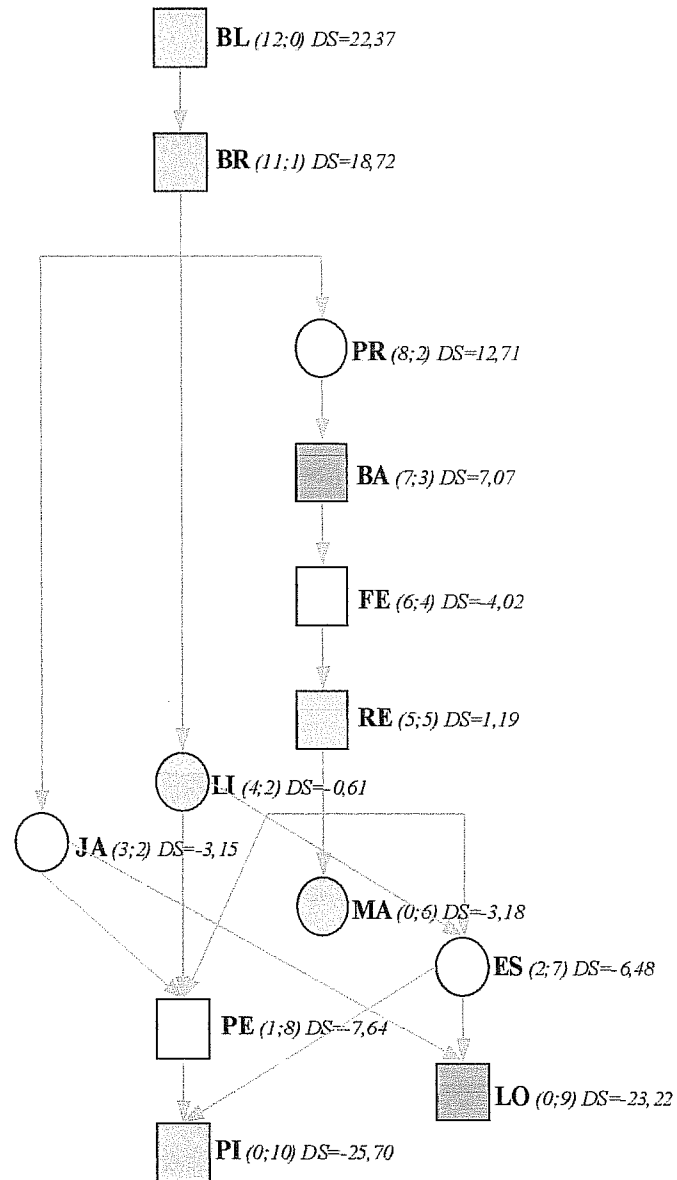
- Perry, S. (1996). Female–female social relationships in wild white-faced capuchins (*Cebus capucinus*). *Behaviour*, 134, 477-510.
- Perry, S. (1997). Male-female social relationships in wild white-faced capuchin monkeys (*Cebus capucinus*). *Behaviour*, 134, 477-510.
- Portmann, A. (1990). *A Zoologist looks at Humankind*. New York: Columbia University Press.
- Quiatt, D. (1979). Aunts and mothers: Adaptive implications of allomaternal behaviour of nonhuman primates. *American Anthropologist*, 81, 310-319.
- Riedman, M. L. (1982). The evolution of alloparental care and adoption in mammals and birds. *Quarterly Review of Biology*, 57, 405-435.
- Rood, J. P. (1978). Dwarf mongoose helpers at the den. *Zeitschrift-fuer-Tierpsychologie*, 48, 277-287.
- Rose, L. M. (1998). *Behavioral ecology of white-faced capuchins (Cebus capucinus) in Costa Rica*. Doctoral dissertation, Washington University.
- Schino, G., Speranza, L. Ventura, R. and Troisi, A. (2003). Infant handling and maternal response in Japanese macaques. *International Journal of Primatology*, 24 (3), 627-638.
- Seyfarth, R. M. (1977). A model of social grooming among adult female monkeys. *Journal of Theoretical Biology*, 65, 671-698.
- Silk, J. B. (1980). Kidnapping and female competition in captive bonnet macaques. *Primates*, 21, 100-110.
- Silk, J. B. (1983). Local resource competition and facultative adjustment of sex ratios in relation to competitive ability. *American Naturalist*, 121, 56-66.
- Silk, J. B. (1999). Why are infants so attractive to others? The form and function of infant handling in bonnet macaques. *Animal Behaviour*, 57, 1021-1032.
- Silk, J. B. (2003). Natal attraction in adult female baboons (*Papio cynocephalus ursinus*) in the Moremi Reserve, Botswana. *Ethology*, 109, 627-644.
- Small, M. F. (1990). Alloparental behaviour in Barbary macaques, *Macaca sylvanus*. *Animal Behaviour*, 39, 297-306.
- Stanford, C. B. (1992). Costs and benefits of allomothering in wild capped langurs (*Presbytis pileata*). *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 30, 29-34.
- Steudel, K. (2000). The physiology and energetics of movement: Effects on individuals and groups. In S. Boinski & P. Garber (Eds.), *On the move: How and why animals travel in groups* (pp. 9-23). Chicago: University of Chicago Press.
- Strayer, F., & Santos, A. J. (1996). Affiliative structures in preschool peer groups. *Social Development*, 5, 117-130.
- Strier, K. B. (1999). Why is female kin bonding so rare? Comparative sociality of neotropical primates. In P. C. Lee (Ed.), *Comparative primate socioecology* (pp. 300-319). Cambridge: Cambridge University Press.

- Tardif, S. D., Carson, R. L. & Gangaware, B. L. (1992). Infant-care behavior of non-reproductive helpers in a communal-care primate, the cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus*). *Ethology*, 92, 155-167.
- Tardif, S. D., Harrison, M. L. & Simek, M. A. (1993). Communal infant care in marmosets and tamarins: relation to energetics, ecology, and social organization. In A. B. Rylands (Ed.), *Marmosets and tamarins: Systematics, behaviour, and ecology* (pp. 220-234). Oxford: Oxford University Press.
- Valderrama, X., Srikosamatara, S., and Robinson, J. G., (1990). Infanticide in wedge-capped capuchin monkeys, *Cebus olivaceus*. *Folia Primatologica*, 54, 171-176.
- Valenzuela, N. (1992). Early development of three wild infant *Cebus apella* at La Macarena, Colombia. *Field studies of New World primates, La Macarena, Colombia*, 6, 15-23.
- Valenzuela, N. (1993). Social contacts between infants and other group members in a wild *Cebus apella* group at La Macarena, Colombia. *Field studies of New World primates, La Macarena, Colombia*, 8, 1-9.
- Walters, J. R. (1987). Transition to adulthood. In B. B. Smuts, D. L. Cheney, R. M. Seyfarth, R. W. Wrangham & T. T. Struhsaker (Eds.), *Primate societies* (pp. 358-369). Chicago: University of Chicago Press.
- Wasser, S. K. & Barash, D. P. (1981). Reproductive suppression among female mammals: implications for biomedicine and sexual selection theory. *Quarterly Review of Biology*, 58, 513-538.
- Weaver, A. C. (1999). *The role of attachment in the development of reconciliation*. Doctoral dissertation, Emory University.
- Welker, C., Becker, P., Hohmann, H. & Schafer-Witt, C. (1987). Social relations in groups of the black-capped capuchin *Cebus apella* in captivity. Interactions of group-born infants during their first months of life. *Folia Primatologica*, 49, 33- 47.
- Welker, C., Becker, P., Hohmann, H., & Schafer-Witt, C. (1990). Social relations in groups of the black-capped capuchin (*Cebus apella*) in captivity. Interactions of group-born infants during their second half-year of life. *Folia Primatologica*, 54, 16-33.
- West, S. A., Pen, I. & Griffin, A. S. (2002). Cooperation and competition between relatives. *Science*. Retrieved October 10, 2007, from <http://www.sciencemag.org>
- Williams, L., Gibson, S., McDaniel, M., Bazzel, J., Barnes, S., and Abee, C. (1994). Allomaternal interactions in the Bolivian squirrel monkey (*Saimiri boliviensis boliviensis*). *American Journal of Primatology*, 34, 145-156.

## ANEXO A - Etograma

<b>Comportamentos dirigidos a qualquer indivíduo do grupo</b>	
Aproxima (AP)	O indivíduo aproxima-se de outro ficando entre eles uma distância menor ou igual a 50 cm (equivalente ao comprimento de um adulto, excepto a cauda)
Afasta (LE)	O indivíduo afasta-se de outro para além de uma distância corporal
Em proximidade (PR)	Os indivíduos distam de 50 cm ou menos um do outro
Cata (GR)	O indivíduo passa os dedos através do pêlo de outro
Agride (AG)	O indivíduo exhibe expressões faciais ou corporais de ameaça, persegue ou morde outro
Evita (AV)	O indivíduo muda de trajectória de forma a não entrar em proximidade com outro
Em contacto (PC)	O indivíduo encontra-se em contacto corporal com outro
Expressa afiliação (AF)	Após estabelecer contacto visual com outro, o indivíduo produz com a face uma expressão característica de contexto afiliativo acompanhada ou não de vocalização
Brinca (PL)	O indivíduo dirige um conjunto de expressões faciais e posturas facilmente reconhecíveis como afiliativas a outro indivíduo
Monta (MT)	O indivíduo coloca-se por trás de outro e, segurando a zona posterior deste, efectua movimentos pélvicos de vai-e-vem.
<b>Comportamentos dirigidos apenas a crias</b>	
Convida ao transporte (IC)	O indivíduo baixa o tronco ao nível da cria e deixa que esta se segure a ele, por vezes estendendo o braço.
Transporta dorsalmente (DC)	O indivíduo transporta a cria sobre o seu dorso.
Transporta ventralmente (VC)	O indivíduo transporta a cria sob o seu ventre
Amamenta (NU)	A fêmea deixa que a cria se alimente do seu leite, permitindo o acesso da cria ao seu mamilo
Inspecciona (IN)	O handler aproxima a sua face pelo menos 15 cm da face da cria.
Inspecciona genitais (IG)	O handler aproxima a sua face pelo menos 15 cm dos genitais da cria.
Toca (TO)	O handler toca a cria com a mão.
Nuzzle (NZ)	O handler toca a cria com o nariz
Mock bite (MCK)	O handler abocanha a cria sem morder
Puxa (PU)	O handler puxa a cria quando esta é sustentada pela mãe
Empurra (PS)	O handler empurra a cria
Rapta (KIDN)	O carrier evita a mãe ou não entrega a cria após tentativas por parte da mãe em recuperá-la.
<b>Comportamentos dirigidos pela mãe, enquanto sustém ou transporta a cria, a outros indivíduos</b>	
Empurra (PS)	Com um movimento rápido, empurra o handler, colocando o braço entre este e a cria.
Vira-se (TU)	Roda o corpo de modo a pôr-se entre o handler e a cria.

## ANEXO B - Árvore de dominância (“dominance-directed tree”).



Dados referentes a Junho-Novembro 2004 – amostragem de todas as ocorrências. □- macho O- fêmea.

ANEXO C - Distribuição dos indivíduos por subgrupos afiliativos baseados na proximidade espacial.

