Pedro Américo Duarte Dias

Alterações na Estrutura das Relações Sociais num Grupo de Macacos Uivadores de Manto (*Alouatta palliata mexicana*): Estudo dos Machos de uma Comunidade na Ilha de Agaltepec, Município de Catemaco, Veracruz, México.

Dissertação de Mestrado em Ciências Antropológicas, realizada sob a orientação do Professor Catedrático Doutor João Pereira Neto e do Professor Doutor Ernesto Rodríguez Luna.

Instituto Superior de Ciências Sociais e Políticas
Universidade Técnica de Lisboa
Lisboa
2001

Índice

Palavras Prévias **8**
I - Introdução **12**
1. Considerações acerca da vida dos primatas em grupo 13
2. Caracterização da Espécie *Alouatta palliata* 27
2.1. Taxonomia e Distribuição 29
2.2. Características Físicas 31
2.3. Organização Social 34
2.3.1. Influências do Parentesco, Relações Espaciais e Demografia na Organização Social 44
3. Organização Social e Ecologia 53
3.1. A Dieta dos Uivadores 55
3.2. Padrão Mistura-Separação em Uivadores 66
4. Objectivos de Pesquisa 80
4.1. As Hipóteses de Pesquisa 83
II – Material e Métodos **86**
1. Os Objectos de Estudo 87
2. O Local de Estudo 90
3. Observação e Recolha de Dados 93
3.1. Protocolo de Observação 93
3.2. O Processo de Amostragem 95
3.3. O Etograma 101
3.4. Análise e Tratamento dos Dados 109
III – Resultados **112**
1. Padrão Geral de Actividades 113
1.1. Padrões de Actividade por Estação 115
2. Caracterização das Interacções Sociais 119
2.1. Interacções Afiliativas 122
2.1.1. Influências do Parentesco 126
2.1.2. Influências da Sazonalidade 127
2.1.3. Influências dos Padrões de Actividade 129
2.2. Interacções Agonísticas 130
2.2.1. Influências do Parentesco 134
2.2.2. Influências da Sazonalidade 135
2.2.3. Influências dos Padrões de Actividade 136
2.2.4. Interacções Agonísticas Vencidas 137
2.2.4.1. Influências do Parentesco 141
2.2.4.2. Influências da Sazonalidade 142
2.2.4.3. Influências dos Padrões de Actividade 143
2.2.5. Relações entre Interacções Agonísticas Totais e Agonísticas Vencidas 144
3. Hierarquia Social de Dominância 146
3.1. Influências da Sazonalidade 149
4. Relações Socioespaciais 151
4.1. Associações Interindividuais 151
4.1.1. Influências da Sazonalidade 155
4.1.2. Influências do Parentesco 159
4.1.3. Associações Interindivíduais e Relações de Dominância 160
4.1.4. Associação Interindividual e Interacções Sociais 161

4.1.5. Ocasiões em que os indivíduos estiveram sozinhos 162
4.2. Distância Social 166
4.2.1. Influências do Parentesco 168
4.2.2. Influências da Sazonalidade 169
4.2.3. Relações entre Distância Social e Interacções Sociais, Associações Interindividuais, e Hierarquia Social de Dominância 173
5. Formação de Subgrupos 174
5.1. Influências da Sazonalidade 176
5.2. Influências do Padrão de Actividades 178
5.3. Evolução dos Subgrupos ao Longo do Dia 182
IV - Discussão 184
V - Conclusões 202
Bibliografia 207
Anexos 237

Índice de Figuras

Figura 1– Dendograma representando as similitudes entre indivíduos quanto às interacções Afiliativas.

Figura 2 – Sociograma das relações Afiliativas entre os machos.

Figura 3 – Dendograma representando as similitudes entre indivíduos quanto às interacções Agonísticas.

Figura 4 – Sociograma das relações Agonísticas entre os machos.

Figura 5 – Dendograma representando as similitudes entre indivíduos quanto às interacções Agonísticas vencidas.

Figura 6 – Sociograma das relações Agonísticas vencidas entre os machos.

Figura 7 – Hierarquia Social de Dominância Agonística: valores para interacções Agonísticas vencidas.

Figura 8 – Hierarquia Social de Dominância Agonística: valores para interacções Agonísticas totais.

Figura 9 – Hierarquias de dominância segundo a estação do ano.

Figura 10 – Mapa de coordenadas principais referente ao número de vezes em que os machos estiveram juntos.

Figura 11 – Mapa de coordenadas principais referente aos Índices de Associação Interindivídual.

Figura 12 – Análise de Cluster relativa ao número de vezes em que os machos estiveram juntos.

Figura 13 – Análise de Cluster relativa aos Índices de Associação interindividual.

Figura 14 – Mapa de coordenadas principais referente aos Índices de Associação interindividuais na estação Seca.

Figura 15 – Mapa de coordenadas principais referente aos Índices de Associação interindividuais na estação Húmida.

Figura 16 – Cluster dos Índices de Associação interindivídual na estação Seca.

Figura 17 - Cluster dos Índices de Associação interindivídual na estação Húmida.

Figura 18 – Mapa de coordenadas principais referente às distâncias sociais mantidas por cada indivíduo.

Figura 19 – Análise Cluster das Distâncias Interindividuais ponderadas.

Figura 20 – Mapa de coordenadas principais referente às distancias sociais

Ponderadas: estação Seca.
Figura 21 – Mapa de coordenadas principais referente às distancias sociais
Ponderadas: estação Húmida

Índice de Gráficos

Gráfico 1 – Padrão geral de actividades dos indivíduos ao longo do período de estudo.
Gráfico 2 – Espectro das actividades dos animais ao longo do dia: tempo total de estudo.
Gráfico 3 – Padrões de actividade por estação.
Gráfico 4 – Padrões de actividade por mês de estudo.
Gráfico 5 – Espectro das actividades dos animais ao longo do dia: Estação Seca.
Gráfico 6 – Espectro das actividades dos animais ao longo do dia: Estação Húmida.
Gráfico 7 – Interacções Afiliativas emitidas e recebidas: valores percentuais por indivíduo.
Gráfico 8 – Interacções Afiliativas emitidas e recebidas por categoria de idade: valores médios por categoria de idade.
Gráfico 9 – Valores médios de interacções Afiliativas estabelecidas por categoria de parentesco.
Gráfico 10 – Interacções Afiliativas emitidas e recebidas por indivíduo, e por estação.
Gráfico 11 – Percentagem de interacções Afiliativas por padrão de actividade.
Gráfico 12 – Interacções Agonísticas emitidas e recebidas: valores percentuais por indivíduo.
Gráfico 13 – Interacções Agonísticas emitidas e recebidas por categoria de idade – valores médios por categoria de idade.
Gráfico 14 – Valores médios de interacções Agonísticas estabelecidas por categoria de parentesco.
Gráfico 15 – Interacções Agonísticas emitidas e recebidas por indivíduo, e por estação.
Gráfico 16 – Percentagem de interacções Agonísticas por padrão de actividade.
Gráfico 17 – Interacções Agonísticas vencidas emitidas e recebidas – valores

percentuais por indivíduo.
Gráfico 18 – Interacções Agonísticas vencidas emitidas e recebidas por categoria de idade – valores médios.
Gráfico 19 – Valores médios de interacções Agonísticas vencidas estabelecidas por categoria de parentesco.
Gráfico 20 – Interacções Agonísticas vencidas e perdidas por indivíduo, e por estação.
Gráfico 21 – Percentagem de interacções Agonísticas vencidas por padrão de actividade.
Gráfico 22 – Interacções Agonísticas Totais e Agonísticas Vencidas – valores totais e por estação.
Gráfico 23 – Interacções Agonísticas totais e vencidas – frequências por indivíduo.
Gráfico 24 – Percentagens totais do número de vezes em que cada animal foi observado sozinho.
Gráfico 25 – Número de vezes sozinhos por estação: frequências individuais.
Gráfico 26 – Número de vezes em que os animais estiveram sozinhos: frequências por Padrão de Actividade.
Gráfico 27 – Número de vezes em que os animais estiveram sozinhos: valores por Estação e por Padrão de Actividade.
Gráfico 28 – Distâncias ponderadas segundo categoria de parentesco: valores médios.
Gráfico 29 – Presença dos indivíduos na vizinhança de um animal focal segundo diferentes categorias de distância: valores percentuais.
Gráfico 30 – Tamanho dos Subgrupos: frequências segundo o número de indivíduos presentes.
Gráfico 31 – Número de subgrupos observados segundo a frequência.
Gráfico 32 – Tamanho dos Subgrupos por estação: frequências segundo o número de indivíduos presentes.
Gráfico 33 – Número de subgrupos observados segundo a frequência – valores por estação.
Gráfico 34 – Tamanho dos Subgrupos por Padrão de Actividade: frequências segundo o número de indivíduos presentes.
Gráfico 35 – Número de subgrupos observados segundo a frequência: valores por Padrão de Actividade.

Gráfico 36– Número de indivíduos presentes nos subgrupos formados em Alimentação: frequências por estação.
Gráfico 37 – Número de indivíduos presentes nos subgrupos formados em Descanso: frequências por estação.
Gráfico 38 – Número de indivíduos presentes nos subgrupos formados em Locomoção: frequências por estação.
Gráfico 39 – Evolução das alterações na composição dos subgrupos ao longo do dia em termos totais e por estação: Número de alterações por hora.

Índice de Quadros

Quadro 1 - Lista de dados referentes aos machos adultos do grupo - Agosto de 1999
Quadro 2 – Escala climatérica utilizada neste estudo.
Quadro 3 – Interacções Sociais: Valores Totais e Percentagens por Estação, e por Padrão de Actividade.
Quadro 4 – Matriz de Interacções Afiliativas.
Quadro 5 – Matriz de Interacções Agonísticas.
Quadro 6 – Matriz de Interacções Agonísticas vencidas.
Quadro 7 – Matriz de Interacções Agonísticas vencidas – ordem decrescente em relação aos valores de emissão.
Quadro 8 – Dados estatísticos descritivos para os Índices de Associação por estação.
Quadro 9 – Valores para correlações de Spearman r para os diferentes Índices de Associação.
Quadro 10 – Valores médios dos índices de associação totais e por estação segundo categorias de parentesco.
Quadro 11 – Coeficientes de correlação de Pearson: Índices de Associação interindivídual por Índices de dominância.
Quadro 12 – Valores de r para as correlações de Pearson. Relações entre os machos segundo categorias de distância: valores totais e por estação.
Quadro 13 – Percentagens das frequências de presença dos machos nas diferentes categorias de distância: valores totais e por estação.

Palavras Prévias

O trabalho que agora se apresenta, resulta de um projecto de investigação desenvolvido no âmbito do Mestrado em Ciências Antropológicas do Instituto Superior de Ciências Sociais e Políticas.

As razões para responder ao porquê de um trabalho primatológico na área da Antropologia têm sido sucessivamente dadas nos vários trabalhos que se têm realizado no nosso Instituto. Talvez mais curioso e importante seja mesmo tentar perceber os motivos pelos quais este tipo de trabalhos tem tido até ao momento apenas expressão no ISCSP, até porque por tradição, a um nível internacional a Primatologia tem sido por excelência um campo explorado pelos antropólogos.

As respostas parecem residir na história do próprio Instituto. Esta produção científica assume-se acima de tudo como o retomar de uma linha de investigação cujas raízes encontram um marco decisivo no trabalho realizado por A. Ferreira, A. Athayde e H. Magalhães com gorilas no Norte de Angola em 1945, na então Junta das Missões Geográficas e de Investigações Coloniais. Mais tarde, a Antropologia Física dava os seus primeiros passos em Portugal pela mão dos Professores Mendes Correia e António de Almeida, também investigadores do nosso Instituto.

A redescoberta da Primatologia nesta escola deve ser portanto encarada acima de tudo como uma resposta à necessidade de preencher um nicho científico que se manteve em aberto durante mais de 40 anos. E foi com base nesta tradição que se assistiu a uma proliferação dos estudos nesta área partir do primeiro trabalho realizado por C. Casanova no início da década passada. A prova de que as fundações da investigação primatológica no Instituto se encontram solidamente estabelecidas, é a quantidade crescente de trabalhos que desenvolveram a partir de então. O incentivo dos docentes resultou até ao momento na realização de mais de uma dezena de trabalhos, tanto em Portugal como no estrangeiro.

Foi em 1997 que iniciámos o nosso primeiro trabalho de campo no Jardim Zoológico de Lisboa. Esta entrada na área da Primatologia está sem dúvida associada às empolgantes e inspiradoras aulas de Antropobiologia da Mestre Catarina Casanova. Foi com o seu apoio que iniciámos a recolha de dados para o nosso Seminário de Investigação em Antropologia [Dominância feminina em *Lemur catta*: verificação dos

padrões comportamentais e da hierarquia social num grupo em cativeiro (Dias 1998)]. Um agradecimento especial para ela pelo apoio e amizade com que nos tem brindado até momento. Sem a sua hospitalidade teria sido impossível recolher toda a bibliografia que necessitámos para realizar esta dissertação!

Mais tarde, e com o ingresso no Mestrado em Ciências Antropológicas, optámos por seguir a mesma linha de investigação. O trabalho pioneiro da Mestre Susana Garcia, o primeiro realizado em habitat natural por um investigador português nesta área em mais de 40 anos, abriu as portas para a realização de projectos de investigação no estrangeiro. O nosso agradecimento pelo incentivo, disponibilização de bibliografia, e amizade.

A nossa estadia no México dividiu-se em dois períodos, de Novembro de 1998 a Agosto de 1999, e de Fevereiro a Setembro de 2001. A recolha de dados em que se baseia a dissertação agora apresentada realizou-se no Estado de Veracruz, mais especificamente no município de Catemaco. É nesta região que o Instituto de Neuroetologia tem vindo a desenvolver vários projectos ligados à conservação dos primatas nos últimos 20 anos. Agradecemos ao Instituto de Neuroetologia da Universidade Veracruzana, em especial aos dois directores da escola no período em que estivémos no México, Professor Ernesto Rodríguez Luna e Mestre Domingo Canales Espinoza, por terem autorizado a realização deste estudo, e pela disponibilização de instalações e meios em Catemaco.

Esta instituição, através dos diferentes projectos dinamizados tem promovido uma convivência saudável entre investigadores de diferentes áreas, que vão desde a Antropologia até à Botânica, o que tem beneficiado em muito a produção de trabalhos que se pautam por uma perspectiva multidisciplinar. Queremos agradecer a todos com quem nos cruzámos no Parque da Flora e Fauna Selvagem Tropical da Universidade Veracruzana, e que nos deram todo o seu apoio ao longo deste tempo: Fito, Gil, Goche, Guadalupe, Gustavo, Laura Eugenia, Laura Tereza, Liliana, Manuel, Morales, Pancho, Sonia. Em especial destacamos pela sua amizade e disponibilidade para nos acompanhar em todas as situações o Arturo, o César, o Jurgi e o Norbert.

O Professor Mario Miguel Ojeda e os seus alunos Victor e Judith ajudaram-nos na análise dos dados. Em conjunto trabalhámos ao longo de 6 meses na tentativa de desenvolver uma análise estatística satisfatória.

Agradecemos de forma espacial aos orientadores deste trabalho. Ao Professor Catedrático Doutor João Pereira Neto, por ter aceite as tarefas de orientação deste

trabalho, tendo-se disponibilizado a auxiliar-nos na resolução das questões formais que sempre espreitam a cada esquina. Ao nosso orientador externo Professor Doutor Ernesto Rodríguez Luna. Foi ele quem nos permitiu realizar este projecto no México e quem nos apoiou em questões de logística. Um obrigado muito especial pelos esclarecimentos teóricos e metodológicos que nos providenciou, e pelos “brainstormings” que acabaram, após muitas indecisões, por nos conduzir à definição do nosso trabalho de campo.

A Fundação para a Ciência e Tecnologia financiou parte deste trabalho (SFRH/BM/15/2000).

*

* *

A primeira fase de qualquer investigação passa pela pesquisa bibliográfica. A consulta de fontes documentais tem a grande vantagem de permitir ao investigador reunir pistas para o seu estudo mesmo antes de começar a fase de trabalho de campo. Tomando contacto não só com o enquadramento teórico-conceptual particular da área em que vai trabalhar – o que lhe irá permitir a selecção de um problema de pesquisa e das respectivas hipóteses –, como também com os constrangimentos e exigências próprias à concretização no terreno – que serão solucionados normalmente através do estabelecimento de rotinas e da coordenação das actividades –, poderá fazer um planeamento e previsão fieis do desenvolvimento da pesquisa.

A consulta das fontes documentais que estão na base de este trabalho, deve-se em grande parte à disponibilização de artigos científicos especializados que diversos autores amavelmente nos enviaram. O nosso agradecimento a todos eles.

A pesquisa bibliográfica levou-nos ainda a visitar mais de duas dezenas de bibliotecas no nosso país, no México e na Inglaterra.

*

* *

A dissertação que agora se apresenta encontra-se dividida em cinco principais partes que constituem unidades individualizadas mas concorrentes para um único fim, a verificação das hipóteses que são propostas.

Na primeira parte – a Introdução – incluímos um capítulo dedicado à revisão de algumas das principais linhas de interpretação dos princípios que influenciam a organização das sociedades dos primatas não humanos. Descrevem-se também os vários aspectos que enquadram a espécie estudada, tanto no que diz respeito à taxonomia e distribuição, como em relação às suas características físicas, e comportamento social. Exploramos ainda as questões associadas às influências da ecologia sobre a organização social e comportamento dos animais. Por fim são apresentados os objectivos deste trabalho, e as hipóteses que conduziram a recolha dos dados.

Na segunda parte – Material e Métodos – descrevem-se os espécimes que foram observados durante o estudo, o seu habitat natural, e toda a metodologia empregue na condução desta pesquisa.

A terceira parte é dedicada à apresentação dos Resultados. Inclui-se aqui toda a análise estatística aplicada sobre os dados, acompanhada de gráficos e quadros que facilitam a sua leitura. Esta unidade encontra-se dividida em diferentes capítulos que dizem respeito aos diferentes aspectos do comportamento dos machos: Padrão Geral de Actividades; Interacções Sociais; Hierarquia Social de Dominância; Relações Socioespaciais; Formação de Subgrupos.

A confrontação dos resultados obtidos com as hipóteses sugeridas na Introdução tem lugar numa quarta parte, a Discussão. Este é o momento de interpretação por excelência no nosso trabalho, em que tentámos fazer uma síntese dos nossos resultados de forma a explicar a organização social dos machos deste grupo.

Segue-se um último capítulo dedicado às Conclusões – quinta parte – a que chegámos a partir deste estudo.

Carcavelos, Novembro de 2001

I - Introdução

1. Considerações acerca da vida dos primatas em grupo

Num dado momento uma disciplina científica compreende um conjunto de proposições interrelacionadas que sobreviveram a um processo rigoroso de selecção competitiva: o critério de viabilidade assume-se como uma combinação de verificações estabelecidas e plausibilidade em relação a hipóteses, em conjunto com uma conformidade com um paradigma metodológico e teórico. No entanto mutações podem invadir o paradigma e acabar por substituí-lo. Isto acontece quando a tomada de consciência de novos problemas cria um nicho intelectual no seio do qual podem florescer novas hipóteses revolucionárias (Kuhn 1962). O processo de competição intelectual parece acabar por responder às mesmas forças da selecção natural dos traços orgânicos, conduzindo à sobrevivência ou eliminação dos nomes dos protagonistas/investigadores (Crook 1989).

Quando nos finais da década de 50, princípios da década de 60 (no pós-Segunda Guerra Mundial) os estudos primatológicos foram retomados, os antropólogos, então preocupados com a busca de modelos para a evolução humana, recolheram dois tipos principais de dados. O primeiro acerca das relações que se estabelecem dentro dos grupos sociais, tentando elucidar as funções e sistemas de manutenção da estrutura social de acordo com o comportamento individual e com as relações interindividuais. Esta perspectiva centrava-se sobre a significância das estruturas sociais das populações das diferentes espécies não apenas como sendo adaptativos, mas também como sistemas adaptáveis. A estrutura social era interpretada como sendo biótica, e as modificações que esta sofre ao longo do tempo consistiam em vários processos sobrepostos com diferentes taxas de operacionalidade (Crook 1989).

O segundo tentando responder à questão de como estão os primatas integrados no seu ambiente, com as condições climatéricas, com a estrutura do habitat e com a disponibilidade de comida (Chivers e Hladik 1978). Mesmo no Homem, em que as relações sociais se encontram actualmente imbuídas de um simbolismo omnipresente que chega a camuflar necessidades fisiológicas, as sociedades tradicionais que ainda existem (subsistem), continuam a ser acima de tudo condicionadas pelas condições ambientais (ex. povos da bacia do Amazonas: Milton 1991; aborígenes da Austrália: Moore 1983). Os antropólogos sociais, que há vários anos estavam já conscientes da

importância da ecologia na determinação dos sistemas sociais do homem (Mauss 1950; Maitland-Bradfield 1973 *in* Crook 1989), só então começaram a considerar seriamente os argumentos *etic* que incorporam a ideia de que as estratégias controladas pela cultura podem optimizar o sucesso individual dos sujeitos (Harris 1968).

As principais proposições da Socioecologia foram enunciadas por Crook (1970). A primeira defende que uma estrutura social é um sistema dinâmico que expressa as interacções de um número de factores dentro do meio social e ecológico. Estes factores influenciam a dispersão espacial e as tendências de agrupamento das populações dentro de determinados limites impostos pela tolerância da espécie. Em segundo lugar, e de acordo com o paradigma socioecológico, as mudanças históricas numa determinada estrutura social consistem em vários processos sobrepostos e que reagem entre si, mas que se desenvolvem segundo diferentes ritmos de acção. Assim, enquanto que o efeito directo do ambiente pode moldar rapidamente uma estrutura social, os seus efeitos indirectos nas tradições de interacção social fazem-se sentir mais lentamente e a selecção genética dentro da sociedade manifestar-se-á ainda mais lentamente. Por fim, uma vez que um dos principais requisitos para o sucesso biológico é que o indivíduo se adapte às normas sociais do grupo em que irá viver (sobreviver) e reproduzir-se, uma das principais fontes de selecção genética será de natureza social, e os indivíduos não adaptados à estrutura do grupo são rapidamente eliminados. A selecção social assume-se assim como uma das principais fontes de modificação biológica.

A Socioecologia na sua acepção darwinista implicava o estudo das adaptações sociais ao ambiente e o modo de acção da selecção natural para produzir traços sociais. Por detrás destes objectivos estava a pesquisa dos mecanismos próximos responsáveis pela dinâmica social, a qual manteria o sistema socioecológico. Esta dinâmica envolvia as interacções competitivas conduzindo, por exemplo, a padrões de distanciamento social, territorialidade, etc; a dinâmicas de integração como a facilitação social ou o comportamento de bando; e à formação de laços mantendo as relações tanto entre os indivíduos como entre e dentro dos grupos (Crook 1970, 1989).

A Sociobiologia veio mais tarde introduzir uma nova perspectiva sobre a evolução do comportamento, demonstrando que o rigor matemático da genética das populações podia ser aplicado a algo tão subjectivo como o comportamento. O foco de atenção foi transposto de forma decidida para a acção dos mecanismos de selecção natural sobre os indivíduos e já não sobre os grupos, e para as respostas individuais aos problemas da sobrevivência e reprodução (Dunbar 1988). Verificou-se assim uma

substituição no paradigma teórico, e metodológico, que conduzia os estudos primatológicos.

Após o primeiro impacto das descobertas que a Sociobiologia veio permitir, verificou-se uma necessidade crescente de compatibilização das duas perspectivas. Assim a Socioecologia passou a ser encarada como o substracto sobre o qual se edificam os contextos em que as regras da Sociobiologia são criadas e se fazem sentir. As duas perspectivas tornaram-se assim complementares (Dunbar 1988).

Hoje em dia o principal papel da Socioecologia passa por fornecer trabalhos de campo detalhados que permitam a contrastação de hipóteses em relação a conjuntos de dados rigorosamente recolhidos, e que assim conduzam o sujeito – investigador – na direcção de bases teóricas mais satisfatórias.

Começando com Crook e Gartlan (1966), a Socioecologia adoptou uma posição adaptacionista, e focou-se no efeito dos factores ecológicos, em particular na abundância e distribuição dos alimentos e predadores; na distribuição das fêmeas e relações que estas estabelecem entre elas; e no efeito da distribuição espacio-temporal das oportunidades para reprodução na distribuição dos machos e relações entre eles. No entanto, a organização social nos primatas varia muito de espécie para espécie. Esta variação diz respeito aos padrões de recrutamento e distribuição espacial (i.e. associações entre os indivíduos), e também à natureza das relações entre os membros das unidades sociais. Desde o momento em que se tomou consciência desta variabilidade, as tentativas para a explicar têm-se baseado no pressuposto de que a selecção natural é a força responsável pela adaptação do comportamento social.

Mas apesar dos sistemas sociais surgirem através das interacções entre os indivíduos, estes não constituem em si mesmos as adaptações, apenas as estratégias sociais o são (van Schaik 1996). No contexto da ecologia dos primatas não humanos, uma estratégia é um conjunto de regras que um animal segue como se participasse num jogo com a natureza. O objectivo último de todas as estratégias é assumidamente a maximização da contribuição genética do actor para as gerações futuras (Richard 1981). Infelizmente as estratégias sociais não podem ser directamente observadas, mas podem ser deduzidas. Deduzir as estratégias sociais requer a aplicação de uma abordagem iterativa, já que as regras aplicadas pelos sujeitos serão modificadas para se conformarem ao contexto social e demográfico que eles próprios criaram. O modelo

socioecológico ideal especificará as regras comportamentais utilizadas pelos indivíduos, e o sistema social que emerge das suas interacções.

A Socioecologia ultrapassou esta complexidade desenvolvendo argumentos a serem considerados *a priori*. Se as estratégias sociais são adaptações, então aqueles factores que exercem as maiores limitações ao sucesso reprodutivo serão os responsáveis pelas pressões selectivas mais fortes que conduzem à sua evolução – isto é, novas relações espaciais e novas relações sociais. As populações de primatas são limitadas pela comida e pela presença de predadores. A Socioecologia tem-se centrado na análise da influência da distribuição e abundância de comida e de predadores na modelagem de estratégias sociais.

Os dois sexos, como já foi referido acima, tendem a ser limitados por factores distintos. O argumento *a priori* aplica-se quando se avança a sugestão de que as estratégias sociais das fêmeas destinam-se principalmente a reduzir o impacto da predação e da competição por alimentos. Por outro lado o sucesso dos machos resultará acima de tudo do número de fertilizações conseguidas, pelo que se deverá esperar que as associações e relações estabelecidas entre os machos tenham como objectivo o aumento do acesso a parceiros sexuais (Trivers 1972, van Schaik 1996).

As fêmeas formam associações espaciais para reduzir o risco de predação. No entanto, a competição alimentar que necessariamente surge actua como uma força oposta, que contribui assim para o estabelecimento de um tamanho grupal intermédio tendente ao equilíbrio.

As relações sociais que se estabelecem entre as fêmeas serão o resultado do regime competitivo estabelecido. Quando o acesso a recursos limitados não é defensável ou não justifica esse esforço, a competição será do tipo difuso ou desordenado, e as variações no poder não são traduzíveis em diferenças de acesso, pelo que o comportamento social não é utilizado enquanto estratégia de poder. Nestes casos as fêmeas não deverão mostrar agonísmo frequentemente, não deverão existir comportamentos de submissão, e não deverão formar alianças. O bem estar de uma fêmea dependerá do tamanho do grupo a que pertence, e a forma mais fácil de manipular essa dimensão é emigrando para outros grupos ou fundando novos. As fêmeas deverão então migrar livremente sempre que as condições ecológicas, sociais, ou reprodutivas, façam desses movimentos estratégias favoráveis (van Hoof e van Schaik 1994; van Schaik 1996). No entanto, deveremos ter em atenção que nem sempre

é assim, e que, especialmente nos casos em que as densidades populacionais são altas, poderão existir dificuldades reais para a dispersão (Pope 2000).

Por outro lado, quando os recursos limitados pelos quais as fêmeas competem podem ser monopolizados a competição estabelece-se através da disputa. Aqui o poder gera diferenças no acesso, e a agressão é vital para o sucesso das estratégias individuais. Agora as fêmeas tendem a formar relações de dominância categóricas, e a emitir sinais formais de submissão. A formação de alianças justifica-se ou porque a agressão emergente nas coligações é necessária para alcançar o acesso aos recursos, e/ou porque cada indivíduo pode beneficiar através da selecção parental do aumento do poder agonístico dos seus parentes (Gouzoules e Gouzoules 1987; van Hooff e van Schaik 1992, 1994). As alianças formadas entre parentes são também por regra mais estáveis (van Schaik 1996; Pope 1990). Sendo que nestes casos as associações entre fêmeas aparentadas são benéficas em vários aspectos, a filopatria é o padrão esperado para o género.

Deve-se ter ainda em atenção o facto desta dicotomia se complicar com a possibilidade da competição por disputa se poder verificar ao nível intergrupal.

Vários autores têm concluído, depois da análise dos casos de várias espécies, que o modelo ecológico é aquele que neste momento fornece explicações mais satisfatórias em relação à variação das relações sociais entre as fêmeas (Trivers 1972; van Hooff *et al.* 1992, 1994; van Schaik 1996; Strier 1999).

A abordagem socioecológica clássica postula, no que diz respeito aos machos, que a sua distribuição reflecte a distribuição espacio-temporal das oportunidades de reprodução, isto é, das fêmeas.

Em muitas espécies de primatas, e de mamíferos em geral, uma das características mais notáveis no comportamento dos machos adultos são as suas tentativas para excluírem os outros machos do acesso às fêmeas receptivas, e ainda mais do que isso, de manterem afastados os potenciais concorrentes dos grupos a que pertencem. Por estas razões parece natural assumir que as associações e as alianças são mais raras e dentro dos grupos neste género (van Hooff *et al.* 1992, 1994).

No entanto existem algumas espécies em que a tolerância entre os machos é notável. Nalguns casos existe mesmo coordenação e atracção mútuas que nos permitem falar de laços estabelecidos entre machos. Tudo vai depender do tipo de estratégia a ser empregue. Parece claro que os machos de muitas espécies de mamíferos passam algum tempo da sua vida associados amigavelmente com outros machos. Estas associações

deverão receber tanta atenção como as interacções agonísticas que tendem a estar concentradas em períodos curtos e específicos. As associações entre os machos podem trazer protecção contra os predadores e assim melhorar as probabilidades de sobrevivência dos indivíduos. Este é um benefício que implica poucos ou nenhuns custos. A sobrevivência será sem dúvida o aspecto mais determinante para aumentar o sucesso reprodutivo individual: a regra geral para um maior sucesso reprodutivo passa por um indivíduo estar presente num grande número de épocas de reprodução, e não por ter um grande sucesso numa só época (Rowell 1988). Daqui se poderá perceber a escolha que nalgumas espécies as fêmeas fazem por machos mais velhos, já que estes pela sua idade têm provas evidentes da sua capacidade de sobrevivência.

O tamanho e o padrão de dispersão dos recursos em relação ao tamanho dos grupos irão determinar se é possível e economicamente (energeticamente) viável monopolizar um recurso ou aglomerado de recursos, e assim, se a competição em relação a esse recurso será do tipo de disputa ou de tipo difuso ou desordenado.

A hipótese geral para os machos em relação a esta questão, postula que o tipo de competição pelos recursos afecta aspectos fundamentais da organização social. Quando a competição é do tipo de disputa e, portanto, a partilha depende das assimetrias em relação ao potencial individual de excluir os outros do acesso aos recursos, as sociedades serão em princípio extremamente hierarquizadas. Uma vez que em termos de vantagem competitiva vale a pena investir na aquisição de um estatuto mais elevado, as consequências do sucesso individual poderão conduzir também à emergência de um sistema de suporte nepotista, e assim, a uma hierarquização familiar (van Hooff *et al*. 1994). Por seu lado este sistema irá assumir-se como uma barreira para o recrutamento de novos membros e para as migrações.

Por contraste, quando os recursos são de pequena dimensão e se encontram dispersos, ou apresentam-se em aglomerados maiores que o tamanho dos grupos, a competição será difusa ou desordenada. Idealmente, este tipo de competição significará que os indivíduos não podem adquirir mais do que uma parcela igual à dos demais, e é o tamanho grupal que determina a quantidade que cabe a cada um. Aqui, espera-se o surgimento de sociedades igualitárias, em que a única forma que os indivíduos têm para evitar eventuais efeitos negativos da competição será através do controlo do tamanho do grupo em que vivem. Podem fazer isto emigrando para novos grupos, ou limitando o número de membros do seu próprio grupo, quer evitando a entrada de animais, quer

expulsando outros – de preferência não aparentados (ex.: uivadores, Crockett e Eisenberg 1987).

Nestes casos em que factores ecológicos, sociais ou as contra-estratégias das fêmeas tornam a sua monopolização impossível por parte dos machos, a necessidade de investir em características morfológicas ou energéticas dispendiosas que confiram superioridade em situações de competição, torna-se menor.

A monopolização das fêmeas receptivas implica que estas aceitem o resultado dos esforços competitivos dos machos. Entre a maioria dos cercopitecídeos em que os machos são dominantes em relação às fêmeas, estas podem-se associar e acasalar com machos subordinados pelos quais desenvolverem preferências, mas os machos dominantes podem ainda assim interferir nos esforços das fêmeas em exercer a sua escolha. No entanto, nem todos os primatas apresentam este padrão. Os muriquis assumem-se como um exemplo extremo das consequências que a codominância entre machos e fêmeas pode ter nas relações sociais entre os machos, e na forma que a competição reprodutiva aqui assume (Strier 1990, 1994a). A codominância permite às fêmeas muriquis maiores oportunidades para expressarem as suas preferências em termos de selecção de parceiros, as quais se sobrepõem a quaisquer resultados que possam advir da competição entre os machos. Se os machos não podem forçar as fêmeas a copular, e as fêmeas não favorecem machos agressivos, a melhor estratégia para um macho muriqui pode ser a tolerância em relação a outros machos que serão seus aliados em encontros com outros grupos, e competir com eles de formas mais subtis, como pela competição espermática (Harcourt, Harvey, Larson e Short 1981; Milton 1985, Strier 1992) ou através de tampões espermáticos (Strier 1994b).

A competição espermática é apenas uma das várias alternativas que existem à competição agressiva exibida pelos machos entre os primatas, e pode ser uma forma de competição que as fêmeas exploram ou incorporam nas suas próprias estratégias reprodutivas (Small 1988). Pensa-se que ocorre naquelas espécies em que os benefícios da agressão entre machos são superados pelas necessidades de formar alianças para a cooperação (Harcourt *et al.* 1981), ou pela codominância das fêmeas (Strier 1990, 1992). Dados comparativos demonstram que os machos que vivem em grupos do tipo multimacho têm testículos maiores em relação ao tamanho corporal, assim como maiores capacidades de produção de esperma, quando comparados com machos que vivem em sistemas de acasalamento monogâmicos ou unimacho (Harcourt *et al.* 1981). Num sistema de acasalamento em que mais do que um macho tem acesso às mesmas

fêmeas receptivas, a selecção deverá ter favorecido o surgimento de características que aumentem as probabilidades de um indivíduo superar sexualmente os outros machos. Um mecanismo simples para aumentar as probabilidades de conseguir fertilizações bem sucedidas seria através da produção de grandes quantidades de esperma (Harvey e Harcourt 1984 *in* Milton 1985). Outra possibilidade é que testículos grandes assegurem uma produção regular de esperma, necessária para poder enfrentar uma frequência de acasalamento mais alta (Quiatt e Everett 1982).

Paradoxalmente, pelo menos pelas medidas do tamanho dos testículos, existem poucas evidências entre os lémures da existência de competição espermática, apesar das fêmeas dominarem os machos e de a maioria das espécies viver em grupos multimacho (Kappeler e Ganzhorn 1993).

Os grupos multimacho não são necessariamente caracterizados por um desenvolvimento dos laços entre os machos, como seria esperado pelos níveis de tolerância e cooperação existentes nestes grupos. Para alcançar esse tipo de convivência o conflito pelos interesses reprodutivos tem se ser subordinado a outros interesses. Um mecanismo a operar nestes casos pode ser o sucesso inclusivo (*sensu* Vieira 1983), quando os machos de um grupo – ou subgrupo – são mais relacionados entre si do que com os outros indivíduos, o que pode conduzir à expressão maiores de maiores níveis de tolerância e cooperação. Em uivadores vermelhos (*Alouatta seniculus*), os machos aparentados que cooperam têm maiores níveis de sucesso reprodutivo do que os não aparentados (Pope 1990).

Desenvolvendo um raciocínio dedutivo facilmente se chega à suposição de que em algumas espécies o parentesco deve ser no caso dos machos, ou pelo menos contribuirá, e no máximo será uma condição, para o desenvolvimento de relações estreitas entre os indivíduos. É claro que esses laços poderão ainda ser reforçados pelo facto dos indivíduos crescerem juntos e assim desenvolverem uma reciprocidade e confiança mútuas. Muitas vezes verifica-se que machos mais jovens ao emigrarem vão procurar preferencialmente tentar entrar em grupos onde se encontrem outros machos mais velhos que sejam seus parentes. Isto constitui uma pista para a existência de um reconhecimento individual. Por outro lado em *Alouatta*, uma das formas de génese do padrão multimacho com relações de dominância inversas em relação à idade, é pela permanência de um dos filhos do macho dominante no grupo onde nasceu (Pope 1990, 2000).

A tolerância sexual existente nos casos em que é permitido a machos mais novos, mas aparentados, permanecer nos grupos conduz a uma promiscuidade que terá como consequência uma diluição dos efeitos desse parentesco. Isto resultará num menor grau de parentesco entre animais pertencentes à mesma classe de idade do que em espécies ou grupos do tipo harém, ou onde exista uma grande monopolização das fêmeas por parte de um só macho. Isto é importante porque habitualmente os melhores aliados são indivíduos da mesma idade.

Por fim, variáveis demográficas podem determinar alguma da variabilidade intraespecífica encontrada quanto à possibilidade de monopolização de oportunidades sexuais. A proporção entre sexos, traduzida na disponibilidade de fêmeas, influencia o impulso para a competição – tal como o acesso a recursos alimentares –, e simultaneamente as oportunidades para a reprodução (van Hooff *et al.* 1994).

Mas independentemente das estratégias adoptadas para enfrentar as pressões ecológicas e a presença de outros indivíduos, a verdade é que a maioria dos primatas vive em grupos. As tendências básicas que governam as interacções entre os primatas são por um lado a competição, e por outro a atracção social e cooperação (de Waal 1987).

Existem inúmeras vantagens potenciais da sociabilidade, incluindo protecção contra predadores, defesa cooperativa dos recursos alimentares, e cuidado colectivo das crias. A vida em grupo também beneficia o surgimento de oportunidades para o desenvolvimento de relações de cooperação de longa duração. No entanto, ao mesmo tempo, a vida em grupo implica alguns custos, uma vez que os animais competem dentro dos seus grupos pelo acesso a recursos escassos como comida, água, e parceiros sexuais. Assim a vida num grupo de primatas assenta num equilíbrio delicado entre o conflito e a cooperação (Walters e Seyfarth 1987; Lee 1994).

Uma discussão acerca dos padrões de sociabilidade deve tomar em consideração as diferenças entre a formação dos grupos (quando e onde os indivíduos formam os grupos); o tamanho dos grupos (quando e onde se estabelecem grupos de diferentes dimensões); a composição grupal (quais os indivíduos que se agrupam); e a estabilidade dos grupos ao longo do tempo (Wrangham 1983; Lee 1994). Todos estes elementos dependem, de uma forma ou de outra, da avaliação dos benefícios *versus* custos da vida em grupo.

Passemos então a uma breve revisão desses factores no que diz respeito aos primatas.

Em relação aos benefícios, o primeiro e mais imediato tem a ver com a protecção da predação. Quando os indivíduos se agregam cada um deles passa a ter menos probabilidades de ser o alvo de um predador, uma vez que essa probabilidade está directamente dependente do número de animais presente, um fenómeno apelidado de "o grupo egoísta" (*the selfish herd*) (Hamilton 1971). No entanto na prática este princípio raramente se aplicará linearmente, já de uma forma ou de outra existem sempre indivíduos mais susceptíveis de serem presas preferenciais (ex. doentes, crias). Ainda assim a permanência num grupo aumenta as probabilidades de sobrevivência mesmo para estes animais através de um efeito de diluição, isto é, podem por exemplo existir vários animais doentes.

Mas talvez o efeito mais benéfico e que traz maiores vantagens reais para os animais seja a detecção dos predadores. Mais animais significam maior eficácia na detecção, melhor transmissão das informações através de diferentes tipos de comunicação, e por vezes aumento das possibilidades de agir com o intuito de afastar o predador (*mobbing*: definido por Vieira 1983). Os chamamentos de alarme podem ser específicos para determinadas classes de predadores, permitindo que a resposta de um indivíduo seja a mais apropriada, mesmo nos casos em que este não tenha visto directamente o potencial perigo (Seyfarth, Cheney e Marler 1980). Na realidade pensa-se que os benefícios de detectar e escapar dos predadores aumentarão com o tamanho dos grupos, até que os custos da competição por alimentos se tornarão proibitivos. O tamanho grupal óptimo deverá reflectir um equilíbrio entre estes custos e benefícios (Terborgh e Janson 1986).

Existem vários benefícios para o forrageio individual derivados da associação entre indivíduos. Primeiro, e decorrendo do que antes dissemos, os indivíduos podem-se dedicar durante mais tempo à busca e consumo de alimentos se repartirem com outros as tarefas de vigilância. Podem também defender com maior eficácia determinados recursos. Por fim uma partilha de informações acerca da localização, abundância e qualidade dos alimentos, maximizará o acesso dos indivíduos a essas fontes.

O acesso a parceiros sexuais é outro benefício. A agregação de indivíduos durante o período de acasalamento assegura que ambos os sexos estão próximos e podem assim não só reproduzir-se, mas também escolher os melhores parceiros. Nos

casos em quem existe competição pelo acesso, isto dá ainda aos membros dos grupos a possibilidade de recrutarem possíveis aliados para o estabelecimento de alianças ou coligações.

Por outro lado, a formação de unidades sociais estáveis entre os primatas resulta na possibilidade de poder angariar outros indivíduos para o cuidado das crias. Por exemplo, entre os calitricídeos as fêmeas dão à luz gémeos, em contraste com o padrão geral de nascimentos únicos na maioria dos primatas. Em algumas espécies desta família os jovens pertencentes a ninhadas anteriores permanecem nos grupos como ajudantes; outra possibilidade pode ser a associação da fêmea a dois machos que assim partilham com ela os custos do cuidado das crias –um o padrão poliândrico raro entre os primatas (Jurmain e Nelson 2000).

Por fim, se os grupos são constituídos por indivíduos de várias idades, então as informações e capacidades aprendidas durante a vida podem ser transmitidas entre gerações (ex.: chimpanzés).

Dever-se-á ainda considerar o facto de apesar das vantagens que a vida em grupo traz em relação à pressão dos predadores, o papel da predação na moldagem da sociabilidade dos primatas é extensamente debatida. Alguns primatólogos encaram-na como mínima (ex.: Wrangham 1979), em especial para primatas com um grande tamanho corporal, e também para primatas que vivem em áreas onde as actividades humanas tenham eliminado os predadores naturais que aí existiam. Este último fenómeno reflecterá eventos recentes, levantando a questão da velocidade de adaptação do comportamento dos primatas a novas condições ecológicas. Mesmo em habitates menos perturbados em que predadores e primatas coexistem, a intensidade da predação sobre os primatas e o seu significado permanecem difíceis de quantificar. A observação em si de episódios de predação sobre os primatas com sucesso pode também ser influenciada pela presença dos observadores que inibem a aproximação de predadores não habituados à sua presença (Strier 1994b).

Cada um dos benefícios referidos acima pode trazer custos associados. O peso desses custos, a sua presença ao longo da vida dos animais, e o possível desenvolvimento de estratégias comportamentais para os minimizarem, podem assim determinar se os grupos irão ser coesos ou fluidos. Mas a esta questão voltaremos mais à frente.

Passando agora à avaliação dos custos da vida em grupo, e começando pela predação, a presença num grupo numeroso aumenta as possibilidades de serem os predadores a detectar mais facilmente as potenciais presas. Por outro lado, ainda que possa existir partilha das tarefas de vigilância, por vezes o tempo despendido pode nalgumas situações ser crítico (ex.: quando existe pouca quantidade de alimento o animal que vigia perde oportunidades críticas para se alimentar).

Um outro custo do agrupamento resulta do facto de que quando os animais estão num grupo o consumo alimentar individual pode ser diminuído. A partilha de informações implica que vários animais ganhem o acesso às fontes que caso contrário poderiam ser monopolizadas e exploradas individualmente.

No capítulo do comportamento reprodutivo, a permanência num grupo aumenta as possibilidades de contacto sexual entre os indivíduos, mas paralelamente também aumentam as probabilidades de ocorrência de competição intrasexual pelo acesso a parceiros. No caso dos machos, cujo sucesso reprodutivo depende directamente do acesso a fêmeas reprodutivas (Trivers 1972), a competição representa custos imediatos em termos energéticos e de investimento de tempo, e custos mediatos, derivados de uma menor esperança média de vida resultante de combates que provocam uma diminuição das capacidades físicas dos indivíduos.

Um quinto custo que deve ser considerado passa pelas maiores possibilidades de transmissão de doenças que existem dentro dos grupos. Muitos parasitas e agentes patogénicos dependem dos seus hospedeiros para se dispersarem para outras vítimas. Animais que estão em estreita associação facilitam a sua propagação. Muitas populações de primatas são vítimas de epidemias que têm efeitos profundos sobre a sua demografia. Um exemplo disso foi o que aconteceu à população de *Alouatta palliata* na Ilha de Barro Colorado (Panamá), onde um surto de febre amarela dizimou a população no princípio da década de 50 (Collias e Southwick 1952; Chivers 1969).

Um último risco associado com a vida em grupo é o infanticídio. Este comportamento é em geral raro, mas em algumas espécies os custos altos da competição intrasexual conduziram a uma utilização do infanticídio enquanto estratégia reprodutiva. O infanticídio é responsável por taxas de mortalidade infantil de 35% em langures de Hanuman (Hrdy 1977), de 37% em gorilas da montanha (Harcourt e Stewart 1981), e de 64% em uivadores vermelhos (Agoramoorthy e Rudran 1995), pelo que deve ser considerado como uma pressão selectiva real entre os primatas. van Schaik (1996) afirma que o infanticídio é menos provável em grupos onde existam vários machos,

porque para além da imigração de novos machos em princípio não se dar de forma violenta, os potenciais infanticidas não terão certezas em relação à paternidade das crias, mas deve-se ter em atenção o reduzido valor explicativo desta proposta atendendo aos casos já referidos de *Alouatta* e *Presbytis*.

Ainda em relação aos custos em termos intragrupais, estes são por vezes exacerbados quando a cooperação exige que os animais vivam juntos. Os animais ficam mais expostos a comportamentos agressivos de animais dominantes que assim estão também em melhor situação para roubar os recursos dos subordinados. Para mais os custos indirectos podem também aumentar. Para que todos os indivíduos pertencentes a um grupo cada vez maior tenham uma área disponível para forragear, e assim satisfazer as suas necessidades nutritivas, este terá sempre de viajar proporcionalmente mais em relação ao dia anterior.

Esta análise de custos/benefícios leva-nos a concluir acima de tudo que muito do que um animal faz é o resultado de um compromisso entre aquilo que ele gostaria de fazer e aquilo que as condições ecológicas e sociais lhe permitem fazer. Descrevendo apenas o que ele faz não podemos explicar porque é que um animal se comporta de determinada forma. Só poderemos chegar a compreender porquê ele o faz dessa maneira perguntando qual o problema que ele está a tentar resolver, e até que medida a resposta a esse problema não é limitada pelo contexto em que ele vive.

A sociabilidade possibilita portanto o desenvolvimento de soluções mais eficientes para problemas chave para a sobrevivência (risco de predação, busca de comida, defesa contra rivais) já que oferece aos animais a possibilidade de partilharem entre si estas dificuldades. Isto pode – ou não – envolver a convivência num mesmo grupo (Dunbar 1989). Por outro lado soluções cooperativas implicam invariavelmente custos para os animais nem que seja como resultado de eles terem de alterar e acertar horários para coordenarem as suas acções com as de outros indivíduos.

Tanto Kummer (1971) como Nagel (1979 *in* Dunbar 1989), por exemplo, colocaram o acento tónico no facto de os sistemas sociais dos primatas serem essencialmente soluções dos grupos para problemas ecológicos. Assim o que caracteriza um grupo não é apenas a forma como ele funciona enquanto unidade-sistema de acasalamento, mas também a forma como permite que os seus membros enfrentem colectivamente os problemas correntes da sobrevivência dia-a-dia. Em alguns casos um tipo de sistema social flexível, como aquele que é permitido pelo padrão mistura-

separação, pode permitir aos animais reduzir os custos da permanência em grupos com demasiados animais, isto quando não existam benefícios directos a ganhar com a adopção imediata de um tipo de estratégia de agrupamento em particular.

O comportamento de um animal não é definido por uma qualquer forma de pré-determinação inata da sua espécie para actuar de uma forma específica em quaisquer circunstâncias, mas é antes o resultado de um certo grau de avaliação das opções que este tem, e dos custos e benefícios implicados nessa escolha. Uma forma particular de agrupamento social depende da extensão com que problemas ambientais e de outra natureza se imiscuem nas vidas dos animais. Devemos esperar encontrar um determinado nível de agrupamento apenas quando os problemas sociais e ecológicos relevantes são suficientemente proeminentes para terem um impacto significativo no sucesso reprodutivo dos animais. Noutras palavras não devemos esperar ver todos os níveis de um sistema social multinivelado em todas as populações de uma espécie. Só se poderá esperar que isso aconteça se existir uma tendência geneticamente determinada, ou se todas as variáveis ecológicas e demográficas são equivalentes em todos os habitates (Dunbar 1989; Fedigan 1992).

A flexibilidade patente no comportamento dos primatas deve desencorajar a visão de que existem padrões típicos para cada espécie. Uma razão importante para adoptar tal postura é que ela nos afasta de qualquer necessidade de nos limitarmos às origens ontogénicas do comportamento. Na maioria dos casos nós simplesmente não temos a menor ideia se um determinado padrão de comportamento é herdado geneticamente ou se é uma resposta fenotípica a condições ambientais locais. Uma vez que no actual ponto do conhecimento científico não o sabemos, e uma vez que de um ponto de vista funcional (i.e. sociobiológico) não faz nenhuma diferença, parece não haver nenhuma vantagem em persistir neste momento no imbróglio dos problemas associados à dicotomia nature/nurture.

2. Caracterização da Espécie *Alouatta palliata*

Nas últimas três décadas um número crescente de antropólogos começou a seguir primatas não humanos noutros locais que não as savanas e florestas do Velho Mundo, no que resta das florestas tropicais de todo o mundo. Dados acerca de espécies que eram antes consideradas periféricas para as questões da evolução humana estão agora a desafiar muitas das percepções que por muito tempo persistiram na ecologia comportamental comparada dos primatas (Strier 1994b). No entanto, a Antropologia tem tido algumas dificuldades em incorporar as descobertas relativas a estas novas espécies nos seus modelos. As correntes antropocêntricas da Primatologia são profundas, e parecem ser resistentes à mudança.

Os uivadores são um bom grupo de primatas para análise por vários motivos. Primeiro existem várias espécies dentro do género *Alouatta*, a maior parte das quais ocupando diferentes tipos de habitates. Isto permite-nos trabalhar com grupo de espécies relacionadas em habitates iguais ou diferentes (Crockett 1987).

Para mais o género *Alouatta* é um dos mais estudados dentro da ordem dos primatas, tendo sido alvo nos últimos anos de diversos trabalhos em diferentes locais e tipos de habitat.

Foi durante a década de trinta que o psicólogo Robert Yerkes enviou alguns dos seus alunos para diversos pontos dos trópicos para estudarem o comportamento natural de algumas comunidades de primatas. No dia de Natal de 1931 Clarence R. Carpenter iniciou o primeiro trabalho de campo com um primata neotropical, o macaco uivador de manto na ilha de Barro Colorado (Milton 1980). Esta foi a primeira análise baseada numa recolha sistemática de dados no campo realizada numa população de primatas não humanos, inaugurando-se assim uma nova abordagem em relação ao estudo do comportamento animal em habitat natural. Na altura as duas únicas experiências anteriores eram o estudo de Niessen com chimpanzés na então Guiné Francesa (actual República da Guiné), e o estudo de Bingham com gorilas no Congo Belga (actual República Democrática do Congo). No entanto, a soma do tempo total de duração destes dois estudos não chega nem a quatro meses. O primeiro trabalho de campo de Carpenter que ultrapassou um ano e meio, e que incluiu observações de várias espécies

não só em Barro Colorado como noutros locais, foi durante muito tempo o melhor exemplo de trabalho de campo na área da Primatologia (Kinzey 1986).

Existe hoje em dia um volume de dados longitudinais relativos a este primata comparável ao das espécies mais estudadas do Velho Mundo.

Em terceiro lugar, os uivadores, ao contrário do que antes se pensava – e que muitos insistem em considerar – constituem enquanto género um modelo viável para a compreensão da evolução do comportamento e sociedades hominídeas. Apesar de terem uma dieta folívoro-frugívora e não frugívoro-omnívora como seria provavelmente a dos nossos antepassados hominídios, e de enquanto primatas neotropicais não estarem na linha evolutiva directa do homem e seus antepassados (Pilbeam 1972), alguns aspectos do seu comportamento transcendem as linhas taxonómicas – regra que se aplica a todos os modelos (Kinzey 1986; Crockett 1987). O exemplo dos sistemas de acasalamento é claro. A relação existente entre as invasões dos grupos por parte de novos machos e o infanticídio, que ocorre em *Alouatta* (vegetarianos), mas também de forma análoga em *Panthera leo* (carnívoros), permite-nos inferir que as pressões selectivas podem operar independentemente dos padrões de forrageio das espécies (Crockett 1987; Strier 1994b). Deve ser ainda recordado que os proto-humanos não evoluíram nas savanas, começaram antes a dirigir-se para aí a partir das florestas tropicais, trazendo consigo milhares de anos de evolução e adaptação a esse tipo de habitat (Milton 1981). Para se compreenderem as origens da complexidade cerebral hominídea devemos não apenas observar a vida nas savanas, mas também ver o que se passa nas florestas tropicais, já que foi aí que foram dados os primeiros passos na direcção de uma dependência crescente das capacidades mentais.

Os uivadores e outros primatas não humanos não deverão ser considerados *a priori* como modelos para a evolução humana simplesmente por pertencerem à mesma ordem. Deveremos buscar a aplicação de princípios mais gerais da teoria da evolução a categorias específicas do comportamento, e ver como é que essas previsões se encaixam em diferentes espécies de animais. Só então seremos capazes de avançar previsões fidedignas acerca do comportamento dos nossos antepassados.

2.1. Taxonomia e Distribuição

Os actuais primatas do Novo Mundo ou neotropicais, infraordem Platyrrhyni ou Superfamília Ceboidea, ocupam habitates desde os 24º Norte, em Tamaulipas México, até aos 30º Sul no Rio Grande do Sul, Brasil. Existem vestígios fósseis que sugerem que os platirríneos tenham tido no passado uma distribuição bem mais para Sul, até Santa Cruz, Argentina. No entanto não foi encontrado até hoje nenhum indício que aponte para uma ocupação de áreas mais a Norte que a actual (Kinzey 1986).

Pensa-se que todas as espécies de primatas do Novo Mundo descendem de um tipo de prossímio ou de macaco ancestral extinto que floresceu no continente Americano durante o Oligoceno (entre 37 e 22,5 milhões de anos atrás), contemporaneamente com o antepassado dos actuais antropóides do Velho Mundo (Klein 1974). Mas apesar desta origem monofilética, os actuais primatas neotropicais constituem uma linhagem filogenética bastante diversa, especialmente quando comparada com a dos macacos do Velho Mundo.

Eles passaram para a América Central e do Sul por volta do Mioceno tardio (entre 22,5 e 5 milhões de anos atrás) ou princípios do Plioceno (entre 5 e 1,8 milhões de anos atrás), altura em que se consolidou uma ponte de terra na região do actual Panamá (Fleagle 1988).

As espécies do género *Alouatta* podem ser consideradas como verdadeiramente colonizadoras, quando se aprecia a sua distribuição no Novo Mundo e a diversidade de habitates que ocupam. A sua história evolutiva foi influenciada por períodos alternados de seca e de abundância de chuva que ocorreram durante o Pleistoceno nos neotrópicos. Esta instabilidade criou condições para a selecção de espécies com uma grande capacidade de adaptação comportamental a habitates tropicais climáticamente muito variáveis. Esta flexibilidade condutual está patente em três áreas do comportamento dos uivadores, no forrageio, nas relações intergrupais, na distância social (Whitehead 1989).

Os platirrínios podem ser encontrados principalmente em regiões de selva, incluindo florestas secas ou húmidas, e até a uma altitude de 3200 m (*Aotus spp*.) (Kinzey 1986).

Os macacos uivadores são os primatas neotropicais com maior distribuição (Crockett *et al.* 1987). Em geral estão presentes em todas as áreas onde existem primatas nos Neotrópicos. Foram já estudados desde o México até à Argentina (antípodas geográficos da sua distribuição); em habitates com níveis de pluviosidade

desde 1350 mm num ano até a 4953 mm; desde o nível do mar até aos 2300 m; algumas comunidades partilham os seus habitates com mais 11 espécies de primatas, enquanto noutras zonas são a única espécie presente (Milton 1980; Chapman e Balcomb 1998);

Este macaco diurno do Novo Mundo pertence à família Cebidae, subfamília Alouattinae. O género *Alouatta* é o único representante da tribo Alouattini (Strier 1999). Actualmente reconhecem-se nove espécies dentro do género *Alouatta*: *A. palliata*, *A. pigra*, *A. seniculus*, *A. belzebu*, *A. fusca*, *A. caraya*, *A. arctoides*, *A. sara*, *A. coibensis* (Rylands, Mittermeier e Rodríguez-Luna 1995).

As espécies são alopátricas ao longo de toda a sua distribuição exceptuando três pequenos pontos de simpatria (entre *A. palliata* e *A. pigra*, na região do Iucatão; *A. palliata* e *A. seniculus*, na fronteira do Panamá com a Colômbia; *A. caraya* e *A. fusca*, na fronteira do Brasil com a Argentina) (Milton 1978a; Crockett 1987). Esta distribuição revela um alto grau de exclusividade na utilização das áreas, e parece dever-se ao facto das diferentes espécies estarem a utilizar o mesmo nicho ecológico (Milton 1998).

Em relação a *Alouatta palliata*, a espécie pode ser encontrada desde o Sul do México até à região Oeste da Colômbia e Equador (Rowe 1996; Rodríguez-Luna 1997).

Uma vez que as populações apresentam várias diferenças (coloração do pêlo, tamanho corporal, características sociais, etc.) podemos assumir que a competição intra-género terá sido um factor determinante para o surgimento destes caracteres distintos.

Em relação a *Alouatta palliata mexicana* esta subespécie está presente nos estados de Veracruz, Chiapas, Tabasco, Campeche, e parte de Oaxaca (Estrada e Coates-Estrada 1984).

2.2. Características Físicas

A subespécie *Alouatta palliata mexicana* apresenta em termos gerais as mesmas características físicas que a subespécie mais conhecida, *Alouatta palliata palliata*. Esta divisão taxonómica baseia-se principalmente em características internas, já que fenotipicamente apenas existem pequenas diferenças ao nível do crânio (Rodríguez-Luna 1997).

Esta subespécie caracteriza-se por um acentuado dimorfismo sexual, pesando os machos adultos entre 5 e 10 kg, e as fêmeas de 4 a 7 kg, verificando-se também diferenças quanto ao tamanho dos dentes caninos. Em termos de compleição corporal este dimorfismo é acentuado pelo maior desenvolvimento nos machos do osso hióide, estrutura implicada na emissão de fortes vocalizações (Crockett *et al.* 1987; Rodríguez-Luna 1997). Será de referir que os uivadores então entre os primatas do Novo Mundo com maior tamanho. O dimorfismo sexual nos uivadores pode ser o resultado da selecção do comportamento agressivo num sistema de acasalamento promíscuo – acção da selecção intra-sexual pré-cupolatória –, e/ou da selecção do cuidado parental indirecto por parte dos machos através de uma divisão social de tarefas, ficando estes encarregues da defesa dos grupos em relação aos predadores e grupos rivais (Smith 1977).

Em relação à coloração corporal não existem diferenças entre sexos, sendo castanhos escuros com algumas tonalidades douradas na região lombar. Alguns animais apresentam ainda manchas de dimensão variável nos membros posteriores e cauda.

Possuem uma cauda preênsil com aproximadamente 50 cm de comprimento num indivíduo adulto (variação entre 48.1 e 60.5 cm), em que se detecta o dermatoglifo, estrutura situada na parte interior da cauda numa região sem pêlo, e que permite uma grande sensibilidade (Rowe 1996). Tal como noutras espécies a cauda funciona nestes animais como um quinto membro, especialmente quando se alimentam nos ramos terminais das árvores (Kinzey 1986). A preênsibilidade da cauda parece ter duas principais funções, a redução dos custos de locomoção – os uivadores movem-se quadrupedamente sobre a superfície superior dos ramos – e facilitar os movimentos executados durante as actividades alimentares (Milton 1980). Em relação a este último aspecto, Mittermeier e Fleagle (1976) afirmam que a utilização da cauda permite aos animais arborícolas um aumento da eficácia do forrageio na ordem dos 150%.

As cores dos frutos de que os macacos se alimentam são normalmente o amarelo, o cor de laranja, e principalmente os verdes, quando ainda não estão maduros. As propriedades reflexivas de muitos dos frutos que se encontram escondidos no meio da vegetação, são mais parecidas com os reflexos das folhas quando vistas desde cima do que quando vistas por baixo, pelo que uivadores terão provavelmente uma vantagem sobre outros primatas em procurá-los pendurando-se em vez de os procurarem no meio da vegetação (Kinzey 1986). A cauda preênsil assume-se assim acima de tudo como uma adaptação corporal em termos de postura no contexto alimentar.

Em geral os uivadores movimentam-se nos estratos altos e médios das florestas (Mendel 1976; Serio-Silva 1992). Não obstante esta preferência marcada, os uivadores foram já observados a caminhar no solo (Mittermeier 1988; *obs. do autor*).

No que diz respeito aos parâmetros de desenvolvimento, a maturidade sexual é atingida aos 42 meses pelos machos e aos 36 meses pelas fêmeas (Crockett *et al*. 1987; Rowe 1996). O tempo de gestação é de aproximadamente 186 dias, com um período entre nascimentos de 17 a 22.5 meses (Glander 1980). O em média estro dura 16.3 dias (Crockett *et al.* 1987).

Quanto à natalidade não se verifica sazonalidade nos nascimentos, mas nalgumas populações foram identificados picos anuais em relação ao número de nascimentos (Crockett *et al.* 1987; Neville, Glander, Brazza e Rylands 1988).

De referir ainda que em *Alouatta palliata* (assim como na subespécie que foi estudada) os machos com menos de dois anos ainda não apresentam o escroto pendente, e os seus testículos permanecem na região abdominal no canal inguinal (Glander 1980). Este fenómeno pode funcionar como uma estratégia que os machos usam para retardarem a sua expulsão dos grupos (Froehlich, Thorington e Otis 1981). A descensão até à posição final dá-se aproximadamente aos trinta e seis meses (idade da maturidade sexual). A actividade sexual pode ser fisiologicamente possível nessa altura, mas não ocorre provavelmente até a alguns meses mais tarde devido à existência de pressões sociais (Cortéz-Ortiz, Rodríguez-Luna e Serio-Silva 1993). É possível que os machos que se juntam a outros grupos vejam a sua actividade sexual ser adiada até ao momento em que atinjam um estatuto social superior (Glander 1980).

Em geral os machos só são classificados como adultos a partir dos 5 anos [ex. subadultos – 5 anos e adultos – 6 anos: Pope (1990); jovens adultos – 5 a 7 anos, adultos

de meia idade – 7 a 10 anos, adultos antigos – 10 em diante: Jones (1985) (classificações baseadas em padrões de micro-desgaste dentário)].

Em média os animais têm uma esperança de vida à nascença de 20 anos.

2.3. Organização Social

Quase todas as formas de organização social estão representadas entre os primatas no Novo Mundo, e existe também alguma variabilidade nos tipos de estruturas sociais identificadas entre diferentes populações de uma mesma espécie (Kinzey 1986). Nalguns casos as diferenças entre as várias espécies parecem ser menores do que as diferenças numa mesma espécie entre diferentes habitates, e mais ainda quando se consideram os efeitos da sazonalidade.

Os grupos de *Alouatta* têm em média 14 indivíduos - variação de 3 a 44 -, com uma proporção macho/fêmea de 1.16:4.11 (Crockett *et al.* 1987; Rodríguez-Luna 1997).

Em relação à estrutura social dos grupos dos uivadores de manto, esta é em geral considerada como sendo do tipo multimacho, embora alguns grupos apresentem uma estrutura unimacho quando a densidade populacional é baixa (Hladik 1975). Quando esta aumenta, vários machos adultos podem coexistir num mesmo grupo. Esta situação corresponde ao que é observado entre os uivadores vermelhos (*Alouatta seniculus*), e nos lémures de Madagáscar, com a diferença de que aí as fêmeas são geralmente menos tolerantes e o sistema social assume os contornos de um matriarcado (Jolly 1966; Kappeler 1993; Pope 2000).

A existência de grupos do tipo unimacho pode também resultar da formação recente de grupos pela associação de mais de uma fêmea a um só macho.

Quanto à hierarquização das interacções entre os membros dos grupos, alguns autores descrevem a existência de relações de dominância entre os machos dependentes e invertidas em relação à idade dos indivíduos (Jones 1980, 1985; Zucker e Clarke 1998; Strier 1999). Geralmente este padrão resulta do facto dos imigrantes apenas permanecem nos grupos se se conseguirem tornar dominantes em relação a todos os indivíduos do seu sexo. Este sistema é parecido com o que existe nos langures de Hanuman, mas nesta espécie as fêmeas tornam-se dominantes nos seus grupos natal (Hrdy 1977).

Apesar das principais características da sua organização social se aproximarem às de outros primatas com uma estrutura também do tipo multimacho, os uivadores de manto mantêm a coesão social com um mínimo de interacções sociais abertas. Normalmente os autores afirmam que nesta espécie quase não existe alocatagem, o comportamento agressivo em contexto alimentar é mínimo, e quase não existem agressões dirigidas aos parceiros sexuais (Mittermeier 1988). Muitos investigadores

foram incapazes de encontrar uma consistência nas relações entre indivíduos que lhes permitisse definir uma hierarquização das relações de dominância (ex.: Carpenter 1934, 1964; Smith 1977).

No entanto, as hierarquias de dominância são características de muitas sociedades animais, e quase universais entre as aves e mamíferos que vivem em grupos (Wilson 1975). Com o acumular de dados acerca desta espécie os investigadores aperceberam-se da existência de comportamentos assimétricos entre os uivadores, mas que se caracterizam por frequências de ocorrência baixas, e por serem quase sempre muito subtis.

Alguns autores justificam este padrão de relacionamento social pelo tipo de recursos alimentares que os uivadores utilizam. Frequências elevadas de comportamentos agressivos implicariam gastos metabólicos tão altos que as forças de selecção favoreceram uma contenção na sua emissão (Klein 1974; Jones 1983). As consequências comportamentais das diferenças ao nível da dieta entre e dentro das populações têm sido pouco estudadas, isto apesar de alguns autores terem já sugerido que existirá uma correlação positiva entre a qualidade da comida e a energia disponível para ser investida em actividades sociais. Em locais onde os itens alimentares tenham um valor nutritivo baixo – caso dos uivadores folívoros – a relação tempo/energia estará mais condicionada do que em locais onde a comida apresente valores nutritivos altos, já que o dispêndio de energia está limitado pela quantidade de energia adquirida.

Wilson (1975) refere que para cada espécie, dependendo de diversos detalhes do seu ciclo de vida, das suas preferências alimentares, e dos rituais de acasalamento, existirá um nível óptimo de agressividade acima do qual o bem estar do animal começa a baixar. Para algumas espécies este nível é zero, por outras palavras os animais deverão ser totalmente não-agressivos. Parece que com raras excepções a evolução favoreceu baixas taxas de agressão entre os primatas folívoros (Jolly 1985). Por outro lado, tempo investido em comportamento agressivo é tempo não investido em alimentação e reprodução, o que pode resultar numa diminuição do sucesso reprodutivo individual.

Ainda assim, quando o comportamento agonístico é favorecido em espécies folívoras, deve-se esperar que os comportamentos agressivos menos dispendiosos em termos energéticos sejam os mais emitidos. Uma maior competição ecológica em habitates mais stressantes pode conduzir a maior agressividade, mas esta será expressa através de formas de agressão energicamente pouco dispendiosas.

No caso de *Alouatta* a escalada do comportamento agressivo é sustida através do comportamento ritualizado. Desta forma existe uma economia na emissão de comportamentos energicamente mais dispendiosos através de um decréscimo da ambiguidade dos sinais emitidos, o que anda a par de uma clarificação das capacidades dos adversários. A ritualização do comportamento é também uma característica comum entre os primatas folívoros (Jolly 1985). Entre algumas espécies em que existe também uma organização social do tipo multimacho desenvolveram outros mecanismos, como um aumento na afiliação (chimpanzés comuns e bonobos), a reconciliação (nas mesmas espécies), as saudações (babuínos da savana), ou através do controlo da distância (capuchinhos castanhos) (Robbins 1996). As relações de aproximação-afastamento, estabelecidas sem qualquer tipo de contacto entre os intervenientes, são bastante comuns nos uivadores e podem ser consideradas como o reflexo de relações de dominância já estabelecidas, enquanto que as interacções agonísticas podem significar um desafio a essas relações (Walters *et al.* 1987; Robbins 1996).

Uma vez que o desfecho de uma emissão continuada de comportamentos ritualizados parece depender da capacidade de persistência dos intervenientes, no caso de *Alouatta* esse facto parece favorecer os animais mais jovens para quem a entrada num grupo social se assume como fulcral para poder aceder a oportunidades de reprodução. O tempo está do seu lado pelo que os machos residentes, que já têm uma posição assegurada na unidade social, acabarão por ceder aos mais jovens uma oportunidade de entrada (Jones 1980). Tendo ultrapassado este filtro de acção forte, o estatuto de um macho pode ser assegurado ao longo de muito tempo. Por outro lado, os custos da agressão contra intrusos podem ser partilhados por todos os machos de um grupo, não recaindo sobre um só indivíduo. Com as fêmeas a situação é diferente, já que elas podem sofrer os efeitos cumulativos de um estatuto social baixo - menor acesso a recursos -, e também de uma actividade reprodutiva contínua, com gravidezes consecutivas. O seu sucesso reprodutivo poderá assim diminuir significativamente (Froehlich *et al.* 1981).

O mecanismo de regulação da população mais comum entre os indivíduos desta espécie é a dispersão (Jones 1995; Calegaro-Marques e Bicca-Marques 1996). A dispersão enquanto meio de selecção é um dos poucos processos de evolução sobre o qual os indivíduos podem exercer um controlo directo (Jones 1995). Nos casos em que os animais vivem em grupos e partilham os recursos, os padrões de dispersão reflectem

decisões conscientes por parte dos próprios indivíduos, dos seus progenitores, ou dos seus parceiros. Assim, a decisão de migrar pode ser encarada como parte de uma estratégia individual global de optimização do sucesso reprodutivo a médio ou longo prazo. Pope (1990) indica que em *Alouatta seniculus* uma dispersão bem sucedida pode implicar os esforços conjuntos de mais de um macho, e que as coligações entre machos aparentados têm mais sucesso na tomada de grupos do que as que se estabelecem entre machos sem relações de parentesco.

Os machos dispersam-se em muitas espécies (pelo menos socialmente) apesar dos custos implicados nesse movimento. Uma vez que o género vê o seu sucesso reprodutivo depender do acesso a fêmeas, os machos tentam maximizar o número de parceiras sexualmente disponíveis. Ora uma das formas de conseguir isto é afastando-se das fêmeas aparentadas e entrar em grupos de indivíduos com os quais não partilhem quaisquer relações familiares (Agoramoorthy e Rudran 1993). Por outro lado, uma vez que as fêmeas vêm o seu sucesso reprodutivo depender do acesso a recursos alimentares e não da presença ou não de animais aparentados, a sua maior preocupação passa pelo conhecimento das áreas vitais de residência. Nos casos em que as pressões ecológicas não permitem uma monopolização dos recursos ou das áreas vitais, as fêmeas podem-se dispersar (ex.: *Alouatta palliata*).

Os custos da dispersão deverão variar dependendo do grau exclusão social e espacial dos indivíduos que saem. Serão maiores quando estes deixam de interagir com outros animais familiares, e simultaneamente passem a residir numa área estranha.

Estes custos podem decompor-se em duas principais categorias, somáticos ou genéticos. Os custos genéticos são em parte inversos aos benefícios da consanguinidade, que passam pelo estabelecimento ou manutenção de genomas coadaptados a condições específicas de um local. Quanto aos custos somáticos da reprodução fora do grupo de nascença, estes resultam do condicionamento das dietas, já que as melhores áreas de alimentação estão em princípio ocupadas pelos grupos existentes (Moore e Ali 1984).

Pope (1989) verificou para *Alouatta seniculus* que os animais que se estavam a dispersar tinham uma dieta mais pobre, com menos proteínas e fósforo e com mais fibra. Esta relação pode ser especialmente prejudicial para os mamíferos do sexo masculino que são mais vulneráveis à subnutrição, especialmente durante a puberdade quando as substâncias androgénias actuam anabolicamente limitando a energia disponível para os indivíduos. Eles podem ainda ter nesta fase mecanismos de desintoxicação inadequados para a dieta marginal a que são obrigados quando

forrageiam como solitários (Froehlich *et al.* 1981). Por outro lado em geral os animais que se dispersam são, em termos agressivos, alvos preferenciais para os machos residentes nos grupos (Glander 1992; Fedigan, Rose e Avila 1998).

As espécies *Alouatta palliata* e *Alouatta seniculus* são as únicas conhecidas em que se verifica uma dispersão social e espacial regular tanto dos machos como das fêmeas (Crockett 1984; Glander 1992; Calegaro-Marques *et al.* 1996; Pope 1999). Esta também ocorre esporadicamente noutras espécies de primatas como nos gibões (Leighton 1987), gorilas da montanha (Harcourt 1978), babuínos hamádrias (Abegglen 1984 *in* Strier 1994b), saguins e tamarinos (Sussman e Garber 1987), e em outras espécies de primatas neotropicais.

Uma explicação parcial para o facto de os primatas do Novo Mundo e do Velho Mundo aparentemente divergirem nas suas respostas em relação aos potenciais custos da dispersão social, poderá estar relacionada com diferenças que se registam ao nível da pressão exercida pelos predadores. Apesar de em ambos os continentes existirem predadores aéreos, no Novo Mundo não existe nenhum animal equivalente ao leopardo africano. Este carnívoro que sobe às árvores é um dos principais predadores de primatas, e as suas histórias biogeográficas sobrepõem-se (Isbell e van Vuren 1995).

Enquanto que no caso das fêmeas estas saem normalmente dos seus grupos de forma voluntária, isto apesar de já terem sido observados casos de transferência forçada, no caso dos machos estes são quase sempre expulsos pelos outros machos do grupo (Moore 1984).

Parece lógico que os machos jovens desta espécie sejam cada vez menos tolerados à medida que vão crescendo. Primeiro, as probabilidades de os machos dominantes nos grupos serem seus pais são em média menores do que em relação aos infantis. Para mais esses machos jovens (não aparentados com quem se está a reproduzir nesse momento no grupo) competem pelos recursos com os dominantes e em especial com as suas crias, que por outro lado são mais susceptíveis de serem exploradas devido à sua idade e tamanho. Como segundo motivo para este comportamento, à medida que estes machos atingem a puberdade representam uma ameaça directa ao sucesso reprodutivo dos machos adultos, mesmo no que diz respeito aos seus próprios progenitores (Dittus 1979).

Em *Alouatta palliata* os machos podem manter-se periféricos durante vários anos (Scott, Malmgreen e Glander 1978), e são perseguidos directamente e com grande

intensidade pelos machos pertencentes aos grupos (Glander 1992; Cuarón 1997; *obs. do autor*).

Mas as questões relacionadas com a saída dos animais dos grupos de nascença envolvem a discussão dos processos últimos implicados neste processo e que se deverão rever.

A maioria das abordagens acerca da emigração e transferência entre grupos tanto nos primatas como em outros vertebrados, defendem que a principal consequência destes movimentos é a reprodução fora dos grupos de nascença (Packer 1979; Wilson 1975; Calegaro-Marques *et al.* 1996). No entanto, alguns autores chamam a atenção para o facto de que se a dispersão resulta de outros factores que não exclusivamente a reprodução – por exemplo, o evitamento da competição intraespecífica pela escolha do habitat – então o evitamento da consanguinidade pode ser um epifenómeno e não uma adaptação associada directamente aos movimentos de transferência (Packer 1979; Moore 1984). Se a principal razão para a dispersão dos grupos de nascença é a competição pelos recursos, a hipótese da consanguinidade será imprópria e desnecessária para explicar a existência deste comportamento – a exogamia no homem também pode ser encarada mais como um fenómeno sociopolítico do que como um mecanismo directo de evitamento do incesto.

Apesar de, em teoria, os animais que emigram poderem evitar a dispersão permanecendo na área vital do seu grupo original, para efeitos de selecção sexual e evitamento da consanguinidade a emigração e a dispersão são equivalentes, já que ambos os mecanismos resultam num corte de relações sociais com um conjunto de indivíduos.

Mas central para a hipótese do evitamento da consanguinidade é a observação da existência de depressão por consanguinidade nos acasalamentos entre parentes próximos, principalmente devido a um aumento do homozigotismo e à consequente exposição a alelos recessivos perniciosos (Wilson 1975). A consanguinidade pode diminuir o sucesso reprodutivo dos animais de várias formas, mas normalmente actua através do aumento da mortalidade fetal ou infantil, e parece claro que tais reduções no sucesso reprodutivo individual devem ter funcionado como forças selectivas poderosas contra a ocorrência de acasalamentos entre indivíduos aparentados.

No entanto, o aumento do homozigotismo também significa que os irmãos saídos desse tipo de relações estarão mais estreitamente relacionados entre si, beneficiando assim dos mecanismos de selecção parental: a consanguinidade pode ser

encarada como um fenómeno que potencialmente promove o aumento do altruísmo e da sociabilidade. Numa determinada população níveis altos de homozigotismo estarão correlacionados com uma probabilidade alta de um indivíduo estar rodeado de outros que são seus parentes; nestas circunstâncias uma diminuição ou mesmo supressão da competição será beneficiada pela selecção parental.

A situação é ainda mais confusa pela importância que tem a história reprodutiva dos grupos. Quando numa população em que existia saída do grupo de nascença para reprodução, os animais passam acasalar dentro do próprio grupo (seja por que razão for), o aumento do homozigotismo irá expor os alelos recessivos prejudiciais acumulados durante a fase do acasalamento fora do grupo, e os efeitos da depressão por consanguinidade serão graves. No entanto, com o tempo estes alelos serão eliminados da população promovendo um novo equilíbrio, e a depressão por consanguinidade será reduzida ou mesmo eliminada – ou alternativamente a população poderá extinguir-se. É claro que se uma população nunca se tiver reproduzido com indivíduos "de fora", então os alelos prejudiciais nunca terão oportunidade de se acumularem e nunca se observará a depressão.

Entre os babuínos e os chapins grandes os indivíduos parecem não evitar o acasalamento com parentes: eles dispersam-se e então acasalam com quem encontram. Se o evitamento da consanguinidade foi seleccionado nestes casos, então o mecanismo deve estar baseado na dispersão e não no evitamento comportamental do incesto baseado num reconhecimento dos parentes (Moore *et al.* 1984).

No entanto, verifica-se que os sistemas de reconhecimento dos parentes nos vertebrados parecem ser altamente sofisticados. Um destes mecanismos poderá estar relacionado com o reconhecimento através da aprendizagem e familiaridade com os animais que se associam com as progenitoras (isto entre os mamíferos). Desta forma o parentesco seria estabelecido probabilisticamente com base em f, o coeficiente de familiaridade, e não directamente com base no coeficiente de parentesco r, o que poderá aumentar as dificuldades de detecção (Bekoff 1980 *in* Moore *et al*. 1984). Existem no entanto provas esmagadoras de que em geral os vertebrados de uma maneira ou de outra reconhecem, lembram-se, e respondem de modo diferente a diferentes indivíduos (Cheney e Seyfarth 1982; Bateson 1983 *in* Moore *et al*. 1984). Estudos com espécies pertencentes ao género *Macaca* e com roedores demonstraram a existência de respostas diferenciadas em relação a meios irmãos paternos e a desconhecidos. Os mecanismos que permitem estas discriminações envolverão alguma forma de correspondência

baseada nos fenótipos dos indivíduos (Manning e Dawkins 1998). Outros autores defendem que os primatas utilizam o conceito cognitivo de parente, tal como o fazem em relação a outros – progenitora/cria; predador aéreo; indivíduo (Bernstein, Judge e Ruehlmann 1993).

Ora, se os indivíduos reconhecem os seus parentes, e os custos associados à consanguinidade superam os custos da reprodução fora do grupo de nascença, então à partida será de esperar que os mecanismos comportamentais de evitamento do incesto sejam favorecidos pela selecção natural. O incesto pode ser evitado sem emigração ou dispersão sistemática dos indivíduos, mas se parentes mais distantes são mais dificilmente reconhecidos (ex. primos), então os mecanismos comportamentais de evitamento do incesto terão alguma dificuldade em se desenvolver. O que se verifica em várias espécies é que existe um reconhecimento desses indivíduos que podem nalguns casos ser considerados como parceiros preferenciais para acasalamento (ex.: humanos). Os chapins grandes (*Parus major*), pardais de coroa branca (*Zonotrichia leucophys*) e os macacos verdes (*Cercopithecus aethiops*), discriminam entre membros da sua comunidade e estranhos, e todos preferem acasalar com os parceiros dos seus grupos, apesar de isto conduzir a níveis superiores de consanguinidade (Cheney *et al*. 1982; Moore *et al*. 1984). Estes dados demonstram que um grau de incesto moderado nem sempre é evitado.

Em resumo, pode-se concluir que a dispersão é onerosa enquanto que o reconhecimento dos parentes e os mecanismos de evitamento do incesto em princípio não o são. Se a consanguinidade implica custos, e o comportamento é optimizado pela selecção natural, devemos esperar encontrar o evitamento comportamental em vez da dispersão demográfica enquanto mecanismo de evitamento do incesto.

Em termos de adaptação evolutiva, quando os padrões de dispersão implicam riscos significativos de ocorrência de incesto, o evitamento comportamental evolui. Por outro lado quando os padrões de dispersão reduzem esses riscos, a ocorrência de consanguinidade ocasional pode não impor custos suficientemente altos que favoreçam o evitamento comportamental do incesto, e provavelmente nunca chegarão a ser suficientes para causar modificações nos padrões de dispersão. Finalmente quando os riscos da migração ou os benefícios de manter os recursos escassos dentro de um grupo de parentes são bastante altos, os custos da consanguinidade podem ser superados pelos benefícios da filopatria (Isbell e van Vuren 1995; Agoramoorthy e Rudran 1993).

No caso de *Alouatta*, os animais parecem seguir a segunda estratégia, já que a dispersão implica normalmente uma saída do âmbito territorial do grupo de nascença, impedindo desta forma a ocorrência de incesto. Neste momento a população que foi estudada assume-se como um verdadeiro "tubo de ensaio" para a acção destas forças. A situação geográfica do seu habitat que resulta numa ausência de possibilidades de integração em novos grupos está a provocar um aumento exponencial das possibilidades de consanguinidade. No entanto os padrões de dispersão só foram ainda alterados para as fêmeas, que nunca saem do grupo. Para os machos, a dispersão continua a verificar-se, apesar de estes voltarem a integrar-se no grupo original depois de se manterem solitários por um período variável.

Um comportamento a que já fizémos referência, e que por vezes surge associado à dispersão dos machos, é o infanticídio. O infanticídio já foi observado em *Alouatta palliata*, *Alouatta seniculus*, e *Alouatta pigra* (Calegaro-Marques *et al*. 1996).

Foram propostas várias explicações para as causas e funções últimas do infanticídio entre os primatas não humanos. Estas incluem patologia social não adaptativa, vantagem adaptativa resultante do acesso reprodutivo imediato, e/ou redução de competição por alimentos (Agoramoorthy e Rudran 1995; Moore 1999).

No entanto a hipótese que parece corresponder às pressões ecológicas que estas espécies enfrentam é a da redução da competição por alimentos. Nalguns estudos verificou-se a existência de infanticídio em grupos multimacho estáveis durante épocas de escassez alimentar (Agoramoorthy e Rudran 1995).

As vocalizações dos uivadores constituem sem dúvida uma das características mais distintivas destes animais. Existem referências às vocalizações dos uivadores desde o primeiro estudo (Carpenter 1934), e muitos outros relatos se seguiram.

As vocalizações de intensidade alta são comuns entre os primatas do Velho e Novo Mundo. Entre as mais características estão o "whoop" do langur (*Presbytis entellus*, Hrdy 1977); as "canções" dos gibões (*Hylobates spp*., Whitten 1982); os chamamentos de grupo dos siamangos (*Hylobates syndactylus*, Chivers 1974); e o rugido dos colobus brancos e pretos (*Colobus guereza*, Marler 1980 *in* Sekulic 1982b).

Os investigadores concluíram que alguns dos padrões de vocalizações entre os primatas são exibições agressivas com importantes funções ao nível do distanciamento entre os grupos. A comunicação vocal entre os primatas serve em parte para manter a

distribuição espacial através de sinais que aumentam, mantêm, ou diminuem a distância entre os indivíduos (Whitehead 1989; Jones 1998). Este tipo de comunicação é especialmente importante para espécies que habitam florestas densas onde a comunicação visual é impossível a grandes distâncias. As fortes vocalizações dos uivadores são consideradas há já muito tempo como um sinal de mediação espacial intergrupal (Chivers 1969; Milton 1980). Têm também funções de coordenação para a coesão intragrupal; de transmissão de informações acerca da localização dos recursos; de atracção de parceiros sexuais; e de iniciação e direcção dos movimentos dos grupos.

Enquanto que em *A. palliata* o distanciamento parece ser a principal função dos "coros da madrugada", ao contrário do que acontece com outros primatas que também habitam as florestas, os uivadores envolvem-se em disputas vocais durante o dia sempre que outros grupos ou indivíduos solitários se encontrem próximos. Considerando a estrutura dos uivos, e os contextos em que estes foram observados, pensa-se que os uivadores se apercebem das capacidades dos seus adversários através da duração e frequência das suas vocalizações (Sekulic 1982a; Whitehead 1989).

2.3.1. Influências do Parentesco, Relações Espaciais e Demografia na Organização Social

A consequência mais evidente da dispersão é a impossibilidade do estabelecimento de relações estáveis entre parentes.

O comportamento preferencial entre parentes não é um padrão generalizado dentro da ordem dos primatas. A variação na importância do parentesco para a determinação do comportamento dos indivíduos pode ser em larga parte atribuída a diferenças entre espécies e entre populações em relação a variáveis demográficas, como a dispersão ou a mortalidade, assim como à organização social. Estes factores limitam as oportunidades que um ou mais indivíduos relacionados geneticamente terão para interagir durante a sua vida (Gouzoules *et al.* 1987).

Os uivadores juvenis emigram a partir dos seus grupos natal independentemente do sexo, padrão este comum entre os macacos do Novo Mundo (Strier 1994b, 2000; Pope 2000). Quando os jovens adultos conseguem entrar num grupo já existente ou formam os seus próprios grupos, as unidades sociais resultantes são por consequência constituídas por indivíduos não aparentados, e assim desprovidas de quaisquer redes de parentesco (Zucker *et al.* 1998).

Torna-se assim muito difícil defender a ocorrência de selecção parental entre os uivadores. A única forma de esta se poder verificar será nos casos de animais já integrados com sucesso em diferentes grupos assistirem os seus parentes a entrarem nos seus novos grupos. Isto implicaria a existência de um reconhecimento dos parentes – mecanismos que como vimos acima já foram identificados nos primatas –, que só seria efectivamente possível se os indivíduos permanecessem no seu grupo natal até pelo menos aos dois anos de idade (idade média da dispersão). Desta forma estariam presentes no momento em que as progenitoras dão à luz novas crias, e assim conheceriam os seus irmãos (vinte e três meses de intervalo entre nascimentos) (Glander 1980). Este tipo de comportamento foi já observado para *Cercopithecus aethiops* e *Macaca mulata* (Cheney e Seyfarth 1983 *in* Gouzoules *et al.* 1987).

Apesar de se considerar que o parentesco desempenha um papel importante no comportamento social e na determinação dos padrões de dispersão, não é um pré-requisito para a cooperação ou para a afiliação entre os machos. Uma explicação para a cooperação e afiliação nos grupos multimacho de várias espécies de mamíferos em que os machos são filopátricos é a selecção parental (muriquis, chimpanzés, macacos

aranha, cães selvagens africanos); mas machos não aparentados em grupos multimacho podem também estabelecer coligações ou apresentar comportamento afiliativo (leões, babuínos da savana, chitas). Noutros casos machos que são aparentados não apresentam laços sociais fortes (macacos lanudos, colobus vermelhos) (Richard 1981). A variabilidade não parece demonstrar a existência de um padrão generalizado.

A observação das mudanças no comportamento social e nas estruturas de parentesco nas populações à medida que estas flutuam demograficamente, pode ajudar a demonstrar como é que mudanças na disponibilidade de parceiros sexuais e de parentes podem influenciar o comportamento e a genética, fornecendo deste modo testes para os mecanismos de evolução (Pope 1998).

Áreas em que todo o espaço está ocupado pelos territórios dos grupos existentes oferecem poucas oportunidades para a formação de novos grupos, mas o crescimento poderá continuar ao nível intragrupal. À medida que estes grupos aumentam vão amadurecendo, e as matrilíneas expandem-se tornando-se relacionadas de forma mais estreita. Em uivadores vermelhos os grupos podem chegar a ter tantos machos quanto fêmeas (mas só o macho dominante se reproduz) (Sekulic 1983), descendendo todos de um mesmo pai (Eisenberg 1991).

Apesar de em várias espécies as unidades sociais nem sempre serem constituídas por indivíduos aparentados, é mais provável que isso aconteça quando as populações estão a atingir a capacidade de carga. Se a densidade populacional é alta e existem vários machos em cada grupo, as possibilidades de sucesso para um macho solitário que queira invadir um grupo são muito baixas, e só a cooperação entre vários machos tornará isso possível. As oportunidades para machos de estatuto baixo são também mais baixas, mas por vezes ocorrem mudanças hierárquicas. Estes por outro lado podem adoptar estratégias alternativas que lhes permitam reproduzirem-se (Jones 1995a).

Mas se o aumento populacional pode permitir o desenvolvimento de relações entre parentes em espécies em que normalmente isso não aconteceria (caso da população estudada), por outro lado provoca alterações significativas ao nível da organização espacial entre os indivíduos.

Uma questão fundamental para as comunidades de animais sociais é a manutenção de um comportamento espacial óptimo. Conseguir o equilíbrio correcto entre a agregação e a dispersão exige um compromisso estratégico entre uma

diversidade de pressões selectivas que em última análise maximizam as aptidões individuais (Cowlishaw 1999).

Os trabalhos de Hediger (1950) e de Hall (1966), atraíram a atenção dos antropólogos, mas tiveram pouco impacto no estudo do comportamento animal.

O antropólogo E.T. Hall definiu em 1966 a disciplina da Proxémia (proxemics) como o estudo da percepção humana no uso do espaço (Seward e Bramblett 1980).

Para Hediger (1950), a distância social teria a validade de variável social. A *distância individual* seria definida como o padrão particular de separação espacial entre os indivíduos que prevaleceria dentro dos agrupamentos das espécies gregárias. Esta definiria também a distância absoluta mínima entre os indivíduos. No homem o termo *espaço pessoal* refere-se a uma área privada que envolve o indivíduo (Hinde 1974). A *distância social* será o limite superior de distância entre indivíduos pertencentes a um mesmo grupo.

A comprovação da validade destes conceitos pela realização de diversos estudos acerca da mediação das relações de associação, veio implicar a aceitação da noção de que o espaço aparentemente homogéneo entre os animais pode na realidade ser decomposto em zonas de qualidade social diferenciada. A transição de uma zona para outra pode estar associada a alterações críticas nas relações entre dois ou mais indivíduos.

A estrutura de um grupo na sua forma mais simples e literal envolve apenas as relações espaciais entre os seus membros (Kummer 1971a; Hinde 1974; Seward e Bramblett 1980; Smolker, Richards, Connor e Pepper 1992). Em muitas sociedades animais a proximidade espacial, ou associação, é normalmente um pré-requisito para a interacção social e para o desenvolvimento e manutenção de relações sociais. Apesar de algumas interacções sociais serem mediadas primariamente através da comunicação (ex.: defesa de fronteiras através de marcações odoríferas), as interacções afiliativas e as relações sociais em geral exigem algum tempo de associação no espaço, até porque alguns tipos de comunicação podem ser influenciados pela distância (Kummer 1971a). Os padrões não aleatórios de associação individual, quando relacionados com factores como o sexo, idade, parentesco e estado reprodutivo, podem revelar-nos qual o padrão de relações sociais característico dessa comunidade.

Existem diferenças entre o comportamento espacial posicional, o qual está relacionado com factores ecológicos que variam com a posição do grupo, e

comportamento espacial interindividual, que reflecte escolhas individuais dependentes de preferências sociais, isto é, factores socioecológicos (Janson 1990; Stevenson 1998).

Em relação ao primeiro, o distanciamento não aleatório que se observa entre os animais nos seus habitates é normalmente atribuído à distribuição heterogénea dos recursos e das pressões da predação (Altmann 1980; Janson 1990; Stevenson 1998; Cowlishaw 1999), mas deve-se ter em conta que mesmo num ambiente homogéneo o distanciamento não aleatório pode ser observado (Mittermeier 1973).

Se os efeitos do risco de predação predominarem (hipótese do risco) então as agregações espaciais deveriam aumentar onde o risco é alto (isto assumindo que maiores agregações reduzem o risco).

Por outro lado se os efeitos da competição alimentar forem mais importantes, a dispersão deveria aumentar quando a competição é alta (assumindo que a dispersão diminui a competição) (Cowlishaw 1999). Uma vez que o acesso a alimentos é o factor mais importante para o sucesso reprodutivo das fêmeas estas deverão apresentar uma maior dispersão. Os membros de grupos grandes deverão apresentar maior dispersão que os pequenos grupos uma vez que a competição aumenta com o número de competidores (ex.: *Alouatta caraya*, Alves e Guix 1992). Por outro lado os indivíduos de estatuto mais baixo deverão dispersar-se mais para evitar a competição e agressão dos dominantes.

Ainda do ponto de vista ecológico, será de esperar que indivíduos mais pequenos como as crias, e ao contrário dos adultos, mantenham mais animais na sua proximidade como forma de evitar a predação.

Tanto a posição espacial relativamente a outros membros do grupo como a proximidade afectam o forrageio. Os animais deverão em princípio estar mais agregados durante períodos de descanso ou de actividade social do que durante a alimentação. No entanto forragear perto dos vizinhos aparentemente aumenta os níveis de consumo quando os recursos se encontram concentrados no tempo ou espaço; quando as actividades dos outros afastam os predadores; mas não quando a dispersão da comida é relativamente homogénea. A grande dispersão entre indivíduos que se verifica num grande número de espécies de primatas frugívoros pode funcionar como uma estratégia para aumentar a probabilidade de um desses indivíduos encontrar uma nova fonte de alimentos (Robinson 1981).

Outra hipótese, apontaria para que os indivíduos procurassem estar próximos de outros que tivessem um padrão de exploração dos recursos o mais distinto possível do seu.

Alguns estudos procuraram mesmo encontrar uma lógica geométrica na relação entre o comportamento espacial e a presença de predadores. Por exemplo, Robinson (1981), verificou que a maximização da quantidade e proximidade de vizinhos para evitar a pressão dos predadores, resulta numa configuração grupal espacial circular. Por outro lado, uma minimização da quantidade e proximidade de vizinhos com o fim de evitar a pressão da competição sobre os recursos, resultará numa configuração espacial dos indivíduos perpendicular em relação à linha de movimento. Os animais que se encontram no centro do grupo estarão quase sempre mais próximos dos vizinhos.

Quanto ao comportamento espacial interindividual, este diz respeito aos padrões de posicionamento e níveis de associação entre indivíduos quando presentes num mesmo grupo.

Os padrões de associação são um aspecto fundamental da organização social já que reflectem as preferências individuais para estar com, ou evitar outros indivíduos. Os níveis de associação podem assim ser divididos em dois aspectos principais: a predisposição para a agregação de membros de uma mesma espécie em geral, e a intencionalidade de procurar indivíduos específicos em detrimento de outros. O primeiro aspecto diz respeito à tendência para o comportamento gregário, e o segundo a afinidades entre díadas.

Altmann (1980) enfatizou a importância dos padrões de distancia entre os indivíduos para a compreensão da dinâmica dos grupos sociais, já que a proximidade promove os contactos afiliativos e ao mesmo tempo aumenta as probabilidades de ocorrerem episódios agonísticos.

Nesta perspectiva, a vida social em termos espaciais pode ser reduzida a duas forças principais e opostas, a atracção e a repulsão. Ambas têm origens ecológicas. Como vimos acima, os recursos que os animais têm à sua disposição estão em geral dispersos ao longo do habitat, e serão explorados de forma mais eficaz se os indivíduos se espalharem, mantendo determinadas distâncias significativas entre si. O mecanismo de dispersão mais generalizado entre os vertebrados é a agressão intraespecífica e o seu oposto a fuga. Indivíduos incompatíveis podem viver tolerantemente se mantiverem uma determinada distância entre si.

Na analise do comportamento espacial intragrupal os dados referentes à composição dos grupos são com frequência usados para descrever e quantificar os padrões de associação, constituindo um dos principais focos dos estudos socioecológicos (Lee 1988). A composição assume uma importância central nesta discussão já que as medidas de associação reflectem não apenas padrões de agrupamento, mas também outras variáveis que podem confundir os resultados. Por exemplo, se os machos e as fêmeas se associam mais num conjunto de dados do que noutro, isto pode indicar uma maior atracção entre sexos; pode ser o reflexo de uma proporção sexual mais equilibrada; ou ainda que um grupo é maior em termos médios. Um segundo ponto a ter em atenção é que mesmo no caso em que duas classes apresentam níveis de associação altos devido ao seu comportamento em grupo, isto não reflecte necessariamente a existência de uma atracção, laço, ou afinidade entre elas. Isto porque mesmo na ausência de qualquer preferência social, os membros de uma classe mais gregária vão-se associar mais do que os membros de uma classe mais solitária. Muitas vezes as diferenças observadas podem resultar apenas da frequência com que cada indivíduo ou classe de indivíduos se encontra representado nos dados. Interpretar as diferenças existentes nas frequências de associação como evidencias directas de afinidade ou de laços sociais pode conduzir a conclusões erróneas. Diferentes indivíduos ou classes de indivíduos podem variar os seus níveis de associação mesmo se se comportarem de forma idêntica.

Para além da composição, as observações sugerem que os padrões de associação variam ainda em função do estatuto (Janson 1990), do estado reprodutivo dos actores (Pepper, Mitani e Watts 1999), das relações de parentesco, da filopatria, e dos padrões de transferência (Stevenson 1998).

Regressando à questão do parentesco, em algumas espécies, e ao contrário do que seria esperado, os indivíduos dirigem mais agressividade a parentes do que a não parentes. No entanto pode-se explicar este comportamento pelo facto de geralmente os animais passarem globalmente mais tempo na companhia dos parentes, e assim sendo, as taxas de agressividade observadas estarão abaixo das esperadas quando se considera o tempo passado em proximidade (ex.: *Macaca mulatta*, Bernstein, Judge e Ruehlmann 1993).

Mas é claro que se desvalorizarmos as taxas de comportamento agonístico pelo tempo passado em proximidade, teremos de fazer o mesmo com o comportamento afiliativo. Talvez todas as formas de interacção social sejam uma simples função do

tempo passado na proximidade de outros indivíduos. As explicações para o comportamento entre parentes passarão assim a ter de se centrar na questão do porquê de estes passarem mais tempo juntos.

Por fim, das tendências sociológicas que advêm da proximidade, seria de esperar que as frequências de comportamentos sociais afiliativos entre indivíduos que mantêm maior proximidade fossem maiores; e que os indivíduos ou classes mais submissos mantenham menos indivíduos na sua vizinhança de forma a reduzirem a probabilidades de serem agredidos (Stevenson 1998). Mas é preciso ter cuidado em relação a esta medição das interacções sociais pelo tempo passado em proximidade. É que não sabemos se o aumento do tempo passado em proximidade aumenta as interacções ou se o aumento da frequência de interacções é que provoca maior proximidade. Para mais, uma vez que as interacções agonísticas são de curta duração, os animais que se juntam para lutar não elevarão os valores de proximidade mútua, o que por outro lado acontece com animais que passam muito tempo em catagem ou em contacto, interacções afiliativas.

Mas regressando à questão que antes foi levantada em relação às peculiaridades da população que foi estudada, como já referimos neste momento os animais vêm as suas possibilidades de dispersão limitadas pela situação insular do seu habitat. Desta forma existirá uma predisposição para a o sobrepovoamento da ilha que habitam.

Estudos ecológicos apontam para o facto da densidade populacional ter efeitos profundos no comportamento social, produzindo mesmo mudanças na estrutura social (Fedigan 1992). Esse tipo de alterações, enquanto respostas a um parâmetro demográfico, são normalmente consideradas como variações intraespecíficas no sistema social nas quais os animais, evidenciando uma tendência geral para desenvolver uma determinada estrutura social que emerge através da acção da selecção natural, apresentam um padrão flexível a um nível próximo, que pode sofrer mudanças adaptativas conforme as condições ambientais em que vive (Lee 1988; Judge e de Waal 1997; Moore 1999).

Alguns autores observaram uma tendência disruptiva em sociedades de primatas com densidades populacionais altas em relação aos números geralmente observados (ex.: *Macaca mullata*, Judge e de Waal 1993; *Papio anubis*, Elton e Anderson 1977). A sobrepopulação implica uma estimulação social acrescida em que as actividades de um indivíduo passam a estar mais dependentes das dos outros indivíduos. Dunbar (1986 *in*

Dunbar 1989), no seu estudo com *Theropitecus gelada*, verificou que um aumento no número de indivíduos em presença nos grupos, e a consequente redução do espaço interindividual, resultaram num aumento da tensão e do stress. Esta situação dever-se-ia não só às constantes invasões mútuas dos espaços individuais de cada indivíduo, mas também a um aumento da competição por alimentos e por locais de descanso. Por outro lado Fedigan (1992), faz referência a dados recolhidos para várias espécies em que se demonstrou que os animais apresentam distâncias específicas que gostam de manter entre si e os outros, e que aumentos sucessivos na densidade populacional estão correlacionados com aumentos nos níveis de agressividade.

No entanto, mesmo quando se considera a acção de outras variáveis – sexo, idade, competição por parceiros sexuais -, a existência de uma relação de causalidade simples entre densidade e agressão não é provável, já que as espécies sociais desenvolveram mecanismos comportamentais efectivos para manter a agressão e a violência controladas. As sociedades primáticas estão normalmente organizadas em torno de hierarquias de dominância em que os animais reconhecem a sua posição em relação aos outros, e nas quais, uma vez estabelecidas, o agonísmo emitido para manter as relações é menor do que na sua ausência.

Alguns primatas apresentam também padrões de submissão formais através dos quais os animais reconhecem regularmente o seu estatuto de subordinados, evitando desta forma o agonísmo emitido contra si. O modelo do "coping behaviour" prevê aumentos na emissão de comportamentos que reduzam a tensão quando as populações aumentam, como o apaziguamento e a reconciliação, ritualizando portanto os padrões de agressividade (Judge e de Waal 1993; van der Dennen 1995).

Em grupos estáveis e organizados, aumentos na densidade populacional não induzem directamente ao stress por sobrepovoamento. Este é mais habitual nas situações de agitação social que se seguem à aproximação, entrada, ou presença de indivíduos estranhos.

Um outro modelo sugere que uma maior proximidade espacial resultante do aumento da densidade, produzirá um aumento generalizado de todas as formas de comportamento social. Estas novas taxas de emissão serão distribuídas uniformemente por todos os seus parceiros, independentemente do sexo, idade ou relação de parentesco. Por outro lado o mecanismo da imitação social [do original "social facilitation" (Kummer 1971a)], permitirá que os grupos mantenham a coordenação das suas actividades.

Por fim existirá uma última possibilidade de resposta aos problemas da sobrepopulação. Algumas das questões envolvidas no controlo do tamanho dos grupos resultam de factores limitativos ao nível do estabelecimento das relações diádicas. As escalas de dominância são limitadas em termos de extensão (Drews 1993), e um grupo muito grande comportará demasiados indivíduos com igual estatuto. Quando os grupos passam a incluir um número excessivo de animais, cada indivíduo pode deixar de ter a capacidade de reconhecer as posições de dominância de cada um dos seus parceiros (Jameson, Appleby e Freeman 1999). Em caso de conflito esta situação conduziria mais facilmente à separação espacial, que se assume neste caso como outra estratégia possível de reposição do equilíbrio entre a demografia e a organização social.

3. Organização Social e Ecologia

Quando fazemos perguntas acerca da estrutura social de um determinado grupo de primatas, estamos a levantar questões acerca dos processos dinâmicos em que os indivíduos estão envolvidos (Hinde 1976), tanto ao nível social como ecológico.

No entanto, o que normalmente se mede são as taxas de interacção dos indivíduos e o contexto em que essas interacções ocorrem. Informações adicionais acerca da natureza das relações surgem com a análise da consistência das interacções e do seu padrão ao longo do tempo. Vários estudos realizados com diversas espécies demonstraram que a variação na frequência e na própria natureza das relações sociais dentro de um grupo, podem estar relacionadas com alterações sazonais na disponibilidade de comida. Os contrastes entre estações "boas", com oportunidades ecológicas, e estações "más", com constrangimentos ecológicos, abonam interpretações com maior validade e precisão acerca da variabilidade das estruturas sociais. Para mais, uma vez que as estações de maior escassez limitam o leque de opções comportamentais abertas ao processo de selecção, podem-se derivar princípios fundamentais acerca da estrutura social a partir do exame do leque de comportamentos que resultam das alterações sazonais.

Nas populações de primatas que vivem em ambientes onde existem diferenças sazonais extremas em termos de disponibilidade de nutrientes e energia, os padrões de comportamento modificam-se sazonalmente reflectindo essas condições. Estas modificações podem por seu lado afectar as relações sociais, alterando a frequência e o carácter das interacções. O comportamento e as relações ao nível individual são também alterados reflectindo mudanças na composição demográfica e na estrutura dos grupos, que por seu lado são influenciados pelos factores nutritivos que actuam sobre a reprodução e a sobrevivência dos indivíduos.

Os animais procuram maximizar o seu bem estar desenvolvendo estratégias que optimizem as suas oportunidades a cada momento. Um dos factores que determina as oportunidades disponíveis é o tamanho dos grupos em que vivem, já que a dimensão grupal limita a escolha de parceiros sociais. O tamanho dos grupos por seu lado é determinado pelas condições ambientais em que se incluem três factores especialmente importantes.

Primeiro, a disponibilidade e distribuição dos recursos irão colocar um limite superior em relação ao tamanho e densidade dos grupos. Os recursos são influenciados por diversas variáveis climáticas e geográficas, mas a competição por parte de outros animais, da mesma espécie ou não, também é importante.

Em segundo lugar, a qualidade dos recursos e questões associadas à termoregulação são limitações adicionais ao tamanho dos grupos através do impacto que têm nos padrões de actividade dos animais. Tanto a termoregulação como a qualidade dos recursos são influenciados pelo clima.

Finalmente, a pressão dos predadores e a competição por parte dos congéneres colocarão um limite mínimo em relação ao tamanho dos grupos, abaixo do qual estes serão incapazes de resistir aos predadores e serão excluídos por outros grupos do acesso aos recursos.

Uma vez que a maioria dos primatas vive em sociedades, ao longo do processo de evolução estes limites terão abonado o surgimento de mecanismos sociais e cognitivos que foram desenvolvidos para facilitar a coesão dos grupos, mesmo quando as condições ecológicas apontavam na direcção de uma vida solitária.

3.1. A Dieta dos Uivadores

Os uivadores têm uma dieta que é geralmente classificada de folívoro-frugívora.

Se considerarmos que algumas características da dentição e da estrutura craniana são indicativas de adaptações para a mastigação de matérias vegetais, então o registo fóssil existente indica que a exploração deste tipo de recursos por parte dos mamíferos tem uma história evolutiva muito antiga (Eisenberg 1978). Actualmente pensa-se que o primeiro herbívoro arborícola tenha sido o Plesiadapis durante o Eoceno (Cartmill 1974). O termo herbívoro arborícola refere-se a um animal que está adaptado ao forrageio nas árvores e cuja dieta inclui predominantemente matérias vegetais.

Ao contrário do que se pensava antes, em que se assumia que as florestas seriam fontes ilimitadas de recursos alimentares para os consumidores primários, pesquisas mais recentes vieram tornar claro que as florestas são habitates muito dinâmicos (Milton 1980). Enquanto sistemas flutuantes implicam que os animais que aí habitam desenvolvam estratégias bastante complexas para satisfazerem as suas necessidades ao longo dos ciclos anuais de produção de alimentos (Chivers e Hladik 1978; Milton 1981). Existe ainda uma grande diversidade de espécies de árvores que ao contrário do que seria esperado apresentam uma tendência para a aglomeração. Os alimentos nas florestas podem ser descritos como efémeros em termos de qualidade nutritiva óptima, e apresentam uma distribuição temporal inconstante.

A maioria dos primatólogos reconhece a importância da sazonalidade na ecologia e no comportamento dos primatas (ex.: Sekulic 1982a; Crockett e Rudran 1987a; Doran 1997; Youlatos 1998; Kato 1999; Zhao 1999). As florestas tropicais têm sido classificadas como sazonais ou não sazonais dependendo do padrão e grau de distribuição anual das chuvas (White 1998). Tanto num como no outro tipos de floresta a produção, duração, e sincronização das fontes de alimento utilizadas pelos primatas, incluindo frutos, flores, e folhas jovens, estão relacionadas com factores bióticos e abióticos. Os factores abióticos, que incluem entre outros a temperatura, os padrões de pluviosidade, ou a duração da luz solar, influenciam os padrões fenológicos das florestas. Por outro lado estes padrões relacionam-se com os factores bióticos como são as interacções entre animais e plantas, que representam adaptações aos benefícios recebidos pelas plantas, tais como a polinização, e a dispersão de sementes (White 1998).

A importância dos padrões fenológicos na socioecologia dos primatas é imensa. Está provado que tais padrões têm impactos significativos não apenas em alterações sazonais nas dietas dos primatas, como na própria utilização do espaço, na exploração dos habitates, e mesmo na reprodução.

A maioria dos problemas que os primatas enfrentam ao tentar ingerir as plantas resultam dos diferentes tipos de defesas que estas desenvolveram para proteger as suas partes comestíveis da predação. Tais defesas podem ser bastante elaboradas e quase sempre uma mesma espécie emprega simultaneamente diferentes estratégias.

Um primeiro nível é o das defesas mecânicas que incluem a presença de espinhos, pêlos, cascas duras, ou também o peso que as estruturas de suporte admitem. No entanto estas defesas externas parecem não colocar grandes problemas aos primatas.

A segunda linha de defesa está relacionada com a disponibilidade das partes comestíveis no espaço e tempo. As baixas densidades que caracterizam a maioria das espécies tropicais e os seus padrões fenológicos podem funcionar, pelo menos parcialmente, como forma dissuasiva do consumo de folhas, flores ou frutos verdes (Milton 1984).

Ao contrário do que acontece com muitos alimentos do segundo nível trófico, os do primeiro nível apresentam uma grande variação em termos de propriedades nutritivas. Por exemplo, as folhas, principalmente as novas, são ricas em proteínas, mas são pobres em energia disponível. Por outro lado os frutos maduros são ricos em energia que pode ser rapidamente aproveitada, mas contêm poucas proteínas.

Muitos primatas têm de consumir diariamente diferentes tipos de alimentos para conseguirem uma dieta equilibrada entre a energia de que necessitam e os nutrientes essenciais. Isto por seu lado vai impor limites em relação à quantidade de alimentos de uma determinada categoria que podem ser ingeridos por unidade de tempo. Os potenciais desequilíbrios nutricionais são um problema real e persistente ao longo do tempo que os primatas devem enfrentar (Milton 1979, 1980, 1984).

Um outro problema que se coloca em relação ao consumo de matéria vegetal, está relacionado com o facto de a maioria das partes vegetais das plantas apresentarem concentrações muito altas de material celulósico que é indigesto. Este tipo de compostos celulósicos são resistentes à acção de todas as enzimas conhecidas nos vertebrados, pelo que o aproveitamento da energia que contêm exigiria uma mastigação demasiado prolongada (Eisenberg 1978). Assim, quanto mais alimentos ricos em compostos da

parede celular um primata ingerir, e na ausência de factores que neutralizem essa composição, maior será a quantidade global de matérias não digeríveis consumidas que não trazem qualquer tipo de benefício nutritivo. Aparentemente em resposta a este problema vários animais vegetarianos desenvolveram secções alargadas no intestino que comportam grandes colónias de flora bacteriana que decompõe a celulose. Esta flora intestinal degrada a celulose, a hemicelulose, e a lignina (hidratos de carbono estruturados) através da fermentação, realizada pela acção de simbiontes intestinais que são normalmente bactérias e/ou protozoários (Milton 1980). Durante este processo vários produtos intermédios são produzidos, como os ácidos gordos de cadeia curta que são muito ricos em energia, contribuindo assim para responder às necessidades os animais (Milton 1998). Na ausência de flora intestinal suficiente, os animais que seguem uma dieta rica em compostos de parede celular, em especial de matérias altamente ligninizadas, não obtêm grandes ganhos nutritivos ou energéticos pela passagem destes alimentos pelo aparelho digestivo (Milton 1979, 1998).

No caso do consumo de fruta a questão mais evidente diz respeito à ingestão involuntária de sementes. Muitas plantas coevoluiram com os animais que dispersam as suas sementes. Este processo resultou muitas vezes no escalonamento por parte de uma ou várias espécies da sua produção de frutos de forma a poder suportar a população de dispersores. Muitas vezes as plantas são obrigadas a produzir frutos não quando esse esforço é menor, mas sim quando as probabilidades de dispersão são maiores. Um bom exemplo deste tipo de padrão fenológico é aquele que existe entre algumas espécies do género *Ficus* (Chapman 1988). As árvores asseguram-se que as suas sementes serão dispersas protegendo-as com uma camada lenhosa que quase sempre acaba por ser rejeitada pelo animal vector (Milton 1984; Estrada e Coates-Estrada 1993b). Este consome as sementes ou porque não as vê ou porque a camada nutritiva do fruto está fixa às próprias sementes de forma tal que é mais fácil ingerir tudo.

Um último tipo de defesas aplicadas pelas plantas tem a ver com a presença de substancias químicas mais conhecidas por compostos secundários, muitos dos quais detêm de facto os consumidores (Glander 1978; Serio-Silva 1996; Milton 1998). Este nível químico constitui a forma mais generalizada de defesa entre as plantas. Alguns compostos secundários têm um cheiro desagradável ou sabem mal ao paladar (Milton 1984); outros interferem com o processo de digestão/absorção dos nutrientes no aparelho digestivo (Van Soest 1982 *in* Milton 1984); ou prejudicam o próprio sistema metabólico do consumidor através das suas propriedades tóxicas (Milton 1998).

Uma vez que os principais problemas que os consumidores primários enfrentam na aquisição de alimentos resultam da acção defesas químicas – que podem chegar a provocar a morte –, as pressões selectivas parecem ter actuado no sentido do desenvolvimento de adaptações morfológicas internas, em especial quanto à morfologia do aparelho digestivo. Estas permitem ao animal desenvolver um certo grau de especialização em relação a algum tipo de matéria ou de espécies vegetais. Deste modo passa a existir uma redução dos custos de selecção e busca de recursos mais raros em benefício de um aproveitamento dos mais acessíveis. Outro resultado esperado para este processo tem a ver com renovadas possibilidades de simpatria entre diferentes espécies pela redução da competição pelos mesmos alimentos. Por outro lado, e tal como sugerem Freeland e Janzen (1974) os herbívoros podem adoptar uma estratégia que os leve a consumir pequenas quantidades de diversos tipos de alimentos para evitar uma sobrecarga de substâncias tóxicas.

Apesar de se verificar uma disponibilidade relativa de folhagem não herbácea durante o ano inteiro nos habitates neotropicais, existem poucas espécies de vertebrados arbóreos com especializações morfológicas, fisiológicas e comportamentais para lidar com uma dieta exclusivamente folívora (Peres 1997).

Os uivadores foram durante muito tempo considerados como os primatas do Novo Mundo mais folívoros (Altmann 1959; Hill 1962; Eisenberg, Muckenhirn e Rudran 1972; Jolly 1985; Peres 1997), e como os equivalentes neotropicais dos primatas folívoros do Velho Mundo da família Indridae e subfamília Colobinae. Esta simplificação da realidade levou durante algum tempo a que os investigadores desconsiderassem a complexidade do forrageio dos uivadores.

Os folívoros do Velho Mundo possuem especializações fisiológicas complexas que os afastam claramente dos restantes primatas. Os estômagos possuem pequenas cavidades do tipo das existentes nos ruminantes, e que contêm grandes quantidades de flora intestinal com funções de decomposição da celulose e de desintoxicação. Por outro lado os tractos intestinais são mais compridos, e o ceco e cólon são particularmente alongados em *Lepilemur* e nos indris (Milton 1978a, 1978b, 1980).

Os dados disponíveis mostram que os uivadores possuem um tracto digestivo anatómicamente comparável em termos de superfície relativa ao de outras espécies não folívoras, como os chimpanzés ou os macacos aranha (Milton 1978b, 1998).

Não será portanto correcto considerar os uivadores como especialistas do nível dos primatas folívoros do Velho Mundo (Glander 1978; Crockett *et al.* 1987). Em termos comportamentais, e considerando todos os estudos desenvolvidos até agora, os uivadores deverão ser considerados apenas relativamente folívoros. Muitas outras espécies incluem também nas suas dietas quantidades consideráveis de folhas sem apresentarem especializações da magnitude das referidas.

Este é o exemplo dos muriquis, macacos lanudos, gorilas da montanha, gorilas das terras baixas, orangutangos, siamangos, várias espécies de cercopitecídeos e ainda de alguns lémures. Estes primatas podem ser classificados como folívoros comportamentais, enquanto que os outros serão folívoros anatómicos (Milton 1978a, 1980; Milton, Casey, e Casey 1979).

Isto não quer dizer que os uivadores não tirem algum partido da sua flora intestinal para a desintoxicação, ou para o aproveitamento dos nutrientes dos alimentos que consomem através da fermentação. Esta dá-se em alguns receptáculos existentes na região do ceco, mas é, comparativamente com os folívoros do Velho Mundo, menos eficientes para a digestão das substâncias estruturadas (Oates e Davies 1994; Serio-Silva 1996; Milton 1998). Estas reacções ocorrem também outros mamíferos sem especializações ao nível dos intestinos [ex.: homem (Spiller e Amen 1975 *in* Milton 1980)].

É no entanto indiscutível a existência de algumas tendências para uma dieta folívora nos uivadores, pelo menos sazonalmente. Mas a sua estratégia passa antes por uma série de adaptações comportamentais que permitem a exploração de fontes de alimentação sazonais – folhas jovens, frutos e flores – que normalmente têm uma distribuição muito limitada no espaço e no tempo (Glander 1975; Milton 1978b, 1980).

Por exemplo, Serio-Silva (1995b) verificou que para os uivadores de Agaltepec, as partes mais consumidas são os frutos, grandes fontes de calorias (ricos em água e hidratos de carbono não estruturados) e as folhas jovens [ricas em humidade, gorduras, e proteínas, e com baixas concentrações de fibras – o principal constituinte das folhas maduras, e que exigem grandes custos metabólicos para a sua digestão – e de compostos inibidores das proteínases como os taninos (Hladik 1978; Serio-Silva 1996)]. Por outro lado, num estudo posterior o mesmo autor considera que o factor que parece ser determinante na selecção das espécies a consumir será a concentração de humidade (Serio-Silva 1996).

Estrada (1984) chegou a resultados idênticos para vários grupos de uma população também na região de Los Tuxtlas. Tanto Hladik e Hladik (1969) como Smith (1977) encontraram uma preferência marcada por frutos.

Já em "La Pacifica", Costa Rica, Glander (1975 *in* Serio-Silva 1992, 1978, 1981 *in* Serio-Silva 1996) assinala uma preferencia marcada pelo consumo de folhas jovens, seguida das folhas maduras, das flores e por fim dos frutos. No mesmo país, mas noutro local, "Santa Rosa", Chapman (1988) chegou a conclusões idênticas.

É curioso notar que no local de estudo para o qual se possuem mais dados acerca do forrageio dos uivadores, a Ilha de Barro Colorado, Panamá, existem discrepâncias entre os diferentes trabalhos. Por exemplo, segundo Hladik *et al*. (1969), os animais passaram à volta de 60% do tempo de alimentação a consumir frutos e aproximadamente 40% a comer folhas. Para Smith (1977) os valores são respectivamente de 46.1% e 41.5%. Mas para os estudos de Milton (1978b, 1980), realizados mais tarde, os números para estes itens eram então de 40% e de 55% respectivamente, ou seja, existiu uma inversão progressiva nas tendências dietéticas ao longo do tempo. Estes dados vêm reforçar a ideia de que os uivadores têm uma capacidade de adaptação extraordinária, podendo alterar num curto espaço de tempo a sua dieta.

Apesar de as partes vegetais preferidas dos uivadores se encontrarem distribuídas de forma inconstante no espaço e no tempo, uma vez conhecida a localização de uma potencial fonte de alimento os animais podem prever quando é que esse alimento irá estar disponível. Este carácter de previsibilidade joga a favor dos indivíduos e pode ser encarado como uma contra-estratégia em relação à distribuição descontínua dos alimentos. Este elemento pode mesmo ter funcionado como um estímulo crítico em relação ao desenvolvimento da complexidade cerebral nos primatas, já que os coloca numa posição diferente quanto às pressões alimentares quando comparados com os consumidores secundários (Milton 1981). Um aumento na complexidade mental com uma ênfase especial na aprendizagem e retenção de informação seria o resultado esperado para este processo. Para uma maior eficácia desenvolveram-se outros mecanismos que não apenas a transmissão genética para passar essa informação essencial para as novas gerações, uma vez que a localização das fontes de alimentação é ambígua não só dentro das áreas vitais, como de área para área. Um grupo social coeso que explora uma mesma área ao longo de sucessivas gerações

melhorará em muito a gestão da sua área vital se transmitir a informação acerca dos tipos e padrões de distribuição dos alimentos preferidos de pais para filhos.

A eficiência da busca de comida é um factor que influencia o sucesso da estratégia de forrageio adoptada. Aumentar a eficiência diminui os custos relacionados com o tempo e energia despendidos e reduz os riscos de predação. Em termos de selecção natural o caminho que parece ter sido tomado aponta na direcção de uma flexibilidade comportamental que permite aos uivadores responder em cada momento às condições dinâmicas das florestas tropicais.

Um facto significativo quando consideramos os padrões das dietas dos macacos do Novo Mundo enquanto grupo, é que estes seguem o princípio de Jarman-Bell (Gaulin 1979). Este indica que quanto maior é um animal menos restritiva é a sua dieta. Isto é, primatas com um maior tamanho corporal, como os uivadores ou os muriquis, têm dietas que incluem uma maior proporção de alimentos que estão mais disponíveis – normalmente as partes das plantas que não estão associadas à reprodução, como as folhas –, do que por exemplo os saguins, que se alimentam de itens energicamente mais ricos mas também mais difíceis de obter (Kinzey 1986; Watts 1998). De referir ainda que apesar de preferirem os frutos maduros os uivadores consomem grandes quantidades de frutos não maduros (verdes), sendo entre os primatas do Novo Mundo dos que mais o fazem. Esta pode ser mais uma das possíveis explicações para a distribuição tão ampla dos uivadores nos neotrópicos que leva os investigadores a considerá-los como uma espécie pioneira (Kinzey 1986).

Uma dieta que inclua uma quantidade significativa destes itens que não são facilmente digeríveis, implica o desenvolvimento de estratégias comportamentais específicas que favoreçam o aproveitamento nutricional dos alimentos. Espécies que se alimentam de folhas e frutos verdes têm geralmente uma taxa basal baixa, como são exemplos entre os primatas os próprios uivadores (Eisenberg 1991), e entre os mamíferos as preguiças (Milton *et al.* 1979; Oates e Davies 1994) (para uma revisão dos valores reais do custo das actividades metabólicas dos uivadores veja-se, Nagy e Milton 1979).

Alguns padrões comportamentais que deixam adivinhar tentativas de economia de energia são os descansos prolongados, os banhos de sol ao amanhecer, ou as mudanças posturais para evitar perdas de calor (Milton *et al*. 1979; Milton 1984, 1998; Oates *et al.* 1994).

Estes comportamentos relacionam-se em primeiro lugar com uma quantidade máxima de alimento que pode ser processada por dia – resultante das já referidas concentrações elevadas de celulose e fibras que apresentam –, e que se impõe como um factor limitativo da actividade alimentícia (McNab 1978).

Em segundo lugar as taxas basais baixas serão ainda uma forma de reduzir o consumo de matérias potencialmente tóxicas, e/ou de reduzir os custos da desintoxicação (Milton 1980). Esta é por vezes conseguida através da adição de moléculas de glicose, reacção que acarreta grandes custos de energia (McNab 1978; Oates e Davies 1984). Os mamíferos arborícolas têm também em geral massas musculares baixas quando comparadas com as dos herbívoros terrestres o que contribui para um maior sedentarismo (McNab 1978).

Nas populações de primatas que vivem em ambientes onde existem diferenças sazonais em termos de disponibilidade de nutrientes e energia, os padrões de actividade e comportamento modificam-se sazonalmente reflectindo os efeitos dessas diferenças na sua dieta. As relações entre a qualidade nutritiva, o tempo, e os custos energéticos implicados na busca de comida (resultantes da sua distribuição e abundância), podem ser utilizadas para explicar esses padrões sazonais de actividade.

Quando a energia disponível e o consumo de nutrientes por unidade de consumo aumentam, o tempo necessário para ingerir as exigências metabólicas diárias diminui. Assim, e como tem sido verificado nalguns estudos, à medida que a qualidade da comida aumenta, o tempo exigido para a alimentação diminui (Lee 1988). Por outro lado, quando os aumentos na qualidade e disponibilidade da comida estão associados a um aumento no tempo despendido em alimentação, uma minimização dos custos energéticos durante a estação de escassez limitará em princípio o tempo disponível para os animais se alimentarem. Outros factores como a capacidade digestiva ou a presença de substâncias tóxicas nos alimentos também influenciam o tempo despendido em alimentação.

Numa simplificação de um modelo ecológico sistemático podemos fazer as seguintes assunções acerca dos contrastes sazonais entre padrões de actividade. Durante a estação de abundância os alimentos de maior qualidade são relativamente abundantes e podem apresentar-se distribuídos ou concentrados em aglomerados com um tamanho significativo. Desta forma os custos de exploração são baixos. Na estação de maior escassez existe menor disponibilidade de alimentos e estes são também de menor qualidade. Nesta época a comida estará em princípio mais dispersa, ou se reunida, em

aglomerados de pequena dimensão. Os alimentos de baixa qualidade energética e nutritiva são mais consumidos devido à sua maior disponibilidade o que beneficia uma menor perda de tempo na busca de itens específicos de comida.

As modificações sazonais nos padrões de actividade deverão assim ser previsíveis através da análise da distribuição dos alimentos, da sua disponibilidade nas diferentes estações, e pelos ganhos energéticos por tipo de alimento ingerido (Lee 1988).

Estudos realizados na Ilha de Agaltepec confirmam apenas parcialmente as previsões deste modelo. Os uivadores, que se caracterizam neste local uma tendência marcada para a frugivoridade, apresentam durante a estação húmida – momento em que existe maior disponibilidade destes itens – por um lado um aumento significativo no tempo despendido em alimentação e locomoção, e por outro lado, uma diminuição no tempo gasto em descanso (Serio-Silva 1992, 1995a; Rodríguez-Luna, Morales, Serio-Silva e Domínguez 1995c). Estes dados parecem indicar que durante a estação húmida existe um disparo nas distâncias percorridas, que resulta de uma acentuada dispersão dos itens alimentares de grande valor, que justificam os custos energéticos implicados nestes movimentos de maior amplitude.

Apesar destas diferenças nos padrões de actividade resultantes das influências da sazonalidade sobre as fontes de alimentação, estes apresentam uma hierarquização relativamente constante e consistente de dia para dia e de mês para mês: a maior fatia de tempo é gasta em descanso, seguindo-se a alimentação, e por fim a locomoção (Altmann 1959; Bernstein 1964; Chivers 1969; Richard 1970; Mittermeier 1973; Milton 1978a; Serio-Silva 1992, 1995a; Rodríguez-Luna *et al*. 1995c). Parece existir assim uma linha estratégica coerente com a conservação de energia.

Um último aspecto que se deve referir em relação à dieta dos uivadores, tem a ver com a importância das árvores da família Moraceae, mais especificamente do género *Ficus* para a sua dieta. Vários autores reconhecem o facto de estas constituírem fontes alimentares preferenciais, fornecendo diferentes itens; folhas, folhas jovens, frutos, flores, pecíolos, talos, cortiça (Altmann 1959; Smith 1977; Glander 1978; Milton 1978a, 1980; Gaulin, Knight e Gaulin 1980; Leighton e Leighton 1982; Estrada 1984; Serio-Silva 1992). Comparando as dez espécies mais consumidas em Los Tuxtlas (México), La Pacífica (Costa Rica), Barro Colorado (Panamá) e Agaltepec (México), as únicas que aparecem representadas em todos estes sítios são membros do género *Ficus* (Serio-Silva 1992).

Serio-Silva (1992) verificou que em Agaltepec o período dedicado ao consumo alimentar em árvores destas espécies representou mais de 50% do tempo total de alimentação.

Existem várias razões para explicar o facto de *Ficus spp*. constituir um alimento preferencial para *Alouatta*. Primeiro estas árvores são muito grandes, com copas que chegam a ter mais de 30 metros de diâmetro podendo comportar grupos numerosos. Mas mais importante do que isso, é que estas árvores apresentam ciclos fenológicos assíncronos em habitates em que os produtos vegetais são extremamente sazonais (Milton 1980). Os padrões fenológicos destas espécies são ainda irregulares, isto é, duas árvores da mesma espécie podem frutificar em momentos diferentes, e em algumas espécies a mesma árvore pode ter duas colheitas num só ano (Gaulin *et al*. 1980). Assim, apesar da disponibilidade de folhas jovens ou de frutos numa dada árvore ser imprevisível, uma área vital que inclua várias árvores destas espécies, assegurará um fornecimento de alimentos ao longo do ano, diminuindo assim as pressões alimentares sobre os animais. Serio-Silva (1996) comenta o facto de durante todo o tempo de duração do seu estudo, não ter havido um único dia em que os uivadores não se tenham alimentado de frutos maduros de alguma árvore deste género. Por último, o conteúdo nutritivo das diferentes partes destas árvores é propiciador a um maior consumo. Quando comparadas com as partes vegetais de outras espécies, as de *Ficus spp*. apresentam as seguintes características: as folhas jovens são mais ricas em gorduras e proteínas, e contêm menores concentrações de fibras; as folhas maduras são mais ricas em cinzas; e os frutos são mais ricos em hidratos de carbono e humidade (Serio-Silva 1996).

Tanto a quantidade como a qualidade dos recursos alimentares afectam o sucesso reprodutivo dos mamíferos. A explicação mais concisa para a associação positiva entre as densidades de *Ficus* e de *Alouatta* parece ser que, perante a presença de uma fonte estável, quase que permanente de nutrientes as populações aumentam – correlação que parece ser muito estreita em Agaltepec.

Apresentando as especificidades gerais que mencionámos a dieta dos uivadores varia, tal como seria esperado, com as características ecológicas do tipo de habitat em que as comunidades vivem. Mas de um modo geral podemos classificar o seu forrageio de ecléctico e generalista (Coelho, Bramblett, Quick e Bramblett 1976; Glander 1978; Milton, 1979, 1980; Milton *et al.* 1979; Jones 1996b). Os animais consomem um grande número e variedade de espécies que vão sendo alternadas ao longo do tempo. Este

padrão evidencia uma selecção e combinação dos alimentos disponíveis, maximizando ganhos de energia e minimizando os custos implicados na sua busca e digestão (Milton 1980; Menzel 1997). A diversificação contribuiu para a não dependência de um número reduzido de espécies, permitindo-lhes obter vantagens durante o ano inteiro dos ciclos fenológicos peculiares, e muitas vezes incertos, das plantas.

No entanto as tendências mais folívoras ou frugívoras parecem ser determinadas pela presença e distribuição de algumas espécies vegetais que podem ser consideradas como “chave”.

3.2. Padrão Mistura-Separação em Uivadores

A comunidade de macacos uivadores de Agaltepec subdivide-se em unidades de tamanho variável.

Algumas espécies de animais apresentam uma de organização social caracterizada por uma grande flexibilidade tanto ao nível do tamanho como da composição dos grupos. Geralmente este tipo de organização social é classificado como "padrão mistura-separação", apesar deste termo não distinguir entre aquelas espécies em que as características dos subgrupos são previsíveis (ex.: babuínos hamádrias, macacos de cauda longa), e as em que estas são imprevisíveis (ex.: macacos aranha, chimpanzés). Para Anderson (1981) o primeiro tipo de unidades deve ser designado por subtropas, reservando-se o termo subgrupos para aqueles grupos cujos padrões de formação seguem o tipo mistura-separação típico.

O padrão mistura-separação foi já descrito para várias espécies de mamíferos: golfinhos nariz de garrafa e golfinhos de Hector (Smolker *et al.* 1992; Bejder, Fletcher e Bräger 1998), walabies de pescoço vermelho (Johnson 1989), leões (Packer e Pusey 1982), hienas malhadas (Holekamp, Cooper, Katona, Berry, Frank e Smale 1997); e de primatas: chimpanzés (Newton-Fisher 1999), bonobos (Chapman, White e Wrangham 1991), macacos aranha (Symington 1990), langures de Hanuman (Rajpurohit 1995), muriquis (Milton 1985), macacos lanudos (Strier 1994a), macacos capuchinhos (da espécie *Cebus nigrivittatus*, Robinson 1981), macacos de cauda longa (van Schaik e Noordwijk 1986), babuínos gelada (Dunbar 1988), babuínos hamádrias (Kummer 1971b). Entre os primatas existem outras espécies em que existe fragmentação, mas cujo padrão não permite a sua classificação dentro desta categoria.

A definição de organização social como sendo um conjunto heterogéneo de comportamentos espaciais e sociais que caracterizam uma população de animais (Richard 1985), enfatiza a importância da fragmentação dos grupos, já que esta influencia directamente a distribuição das populações, e indirectamente, afecta as relações sociais entre diferentes classes de idade e sexos.

A divisão classificatória tradicional dos grupos em coesos ou do tipo mistura-separação obscurece toda uma gama intermédia de graus de fragmentação (Strier 1989). A coesão é associada a grupos que se alimentam, forrageiam, e descansam agregados, enquanto que o padrão mistura-separação tem a ver com grupos em que os indivíduos se

movem independentemente e raramente se associam numa unidade social total (Robinson e Janson 1987).

Estes grupos terão portanto graus de coesão variáveis: um grupo pode funcionar como uma unidade numa altura do ano e subdividir-se noutra; pode dividir-se durante o dia para forragear e agregar-se à noite em locais-dormitório; pode fragmentar-se para viajar e agregar-se para se alimentar ou vice versa. Graus intermédios de fragmentação não deverão ser desprezados: eles podem desempenhar um papel importante ajudando os animais a adaptar-se a condições ecológicas, e afectar profundamente outros aspectos da organização social, como são os sistemas de comunicação, ou chegar mesmo a influenciar o desenvolvimento de capacidades cognitivas (Kinzey e Cunningham 1994).

Tal como aqueles que vivem em grupos estáveis, os primatas que apresentam um sistema social do tipo mistura-separação procuram maximizar a sua eficiência alimentar; proteger-se dos predadores; obter acesso a parceiros sexuais; e criar a sua progénie. Mas os membros dos grupos com padrões de agrupamento flexíveis têm uma opção adicional, ajustar os padrões de agrupamento a diferentes situações. Isto permite que eles equilibrem necessidades conflituosas, e respondam de forma imediata a prioridades variáveis.

A variabilidade em termos de estruturas sociais que se encontra nas espécies onde existe fragmentação veio acrescentar mais algumas dúvidas ao conceito de sistema social ou organização social típicos para uma determinada espécie (Dunbar 1988). A estrutura social em muitos primatas é específica ou dependente do habitat e não da espécie em particular (Denham 1971; Kinzey *et al.* 1994).

A organização social que varia – em florestas virgens ou degradadas, em laboratórios ou jardins zoológicos – reflecte um potencial de adaptabilidade de uma determinada espécie. Seria enganoso designar a organização social que existe em habitates intactos de organização típica para a espécie (Kinzey *et al.* 1994). A variabilidade intraespecífica desafia a premissa de que o sistema social de uma espécie é um produto final fixo da selecção natural, e desconsidera a importância que deve ser atribuída à compreensão dos mecanismos responsáveis por essa diversidade. A selecção natural fornece apenas uma explicação parcial para as adaptações aos factores ambientais que não apresentam um padrão consistente, e que variam ao longo de períodos de tempo que são pequenos em relação à esperança média de vida dos primatas. As mudanças facultativas que não estão ligadas a diferenças genéticas

obrigam-nos a focar a nossa atenção nos mecanismos próximos: estado de nutrição dos animais; níveis hormonais; e experiência e aprendizagem.

A variação natural no tamanho dos subgrupos dentro das comunidades constitui uma base para testar modelos ecológicos gerais para o tamanho dos grupos dos animais, uma vez que as mudanças no tamanho dos subgrupos podem estar relacionadas com variações nas condições ecológicas. Entre os primatas os estudos das sociedades do tipo mistura-separação foram também utilizados para examinar a generalidade e validade dos modelos de previsão da dimensão dos grupos, através da comparação do tamanho dos subgrupos entre espécies, e entre comunidades da mesma espécie isoladas geograficamente (Chapman, White e Wrangham 1993).

Apesar das primeiras abordagens se terem centrado na busca "do factor" que determinava este padrão, trabalhos desenvolvidos na última década com chimpanzés e macacos aranha vieram demonstrar a existência de uma miríade de factores implicados neste tipo de organização social (Doran 1997). Como exemplos para cada um dos principais factores teremos: ecológicos (densidade e distribuição das fontes de alimentos: Chapman, Wrangham e Chapman 1995, White e Wrangham 1988; presença de predadores: Boesch 1996), demográficos (tamanho das comunidades: Pepper *et al.* 1999), factores relativos às histórias de vida (número de fêmeas em idade de procriação em presença nos grupos: Boesch 1996), factores sociais (padrões de agressão intragrupal: Chapman 1990a), e ainda culturais (caça cooperativa: Boesch 1994).

Mas as questões associadas ao forrageio parecem assumir-se como decisivas para a compreensão dos padrões de agrupamento (Boesch 1996; Symington 1987; Strier 1989; Stevenson, Quiñones e Ahumada 1998). Antes de mais a abundância e distribuição dos recursos alimentares condicionam directamente o sucesso reprodutivo das fêmeas. Por consequência a sua própria distribuição e a dos machos – cuja distribuição acompanha a presença das fêmeas nos habitates (Trivers 1972) – resultam directamente do acesso a comida. Análises comparativas sobre a ecologia e organização social de diversas espécies de primatas mostraram que em geral quanto maior é a biomassa dos grupos, maiores são os valores do esforço despendido no forrageio, tanto ao nível das áreas vitais como dos percursos diários (Janson 1987). Esses aumentos podem ser interpretados como uma tentativa para compensar a diminuição do consumo por unidade de forrageio à medida que o tamanho grupal aumenta. Clutton-Brock e

Harvey (1978a) sugerem que esta diminuição da eficácia do forrageio constitui um limite ao crescimento dos grupos.

Terborgh (1983) afirma que o tamanho grupal é o parâmetro social básico que é optimizado pelas interacções que uma determinada espécie estabelece com o meio ambiente que a envolve: à medida que o ambiente muda o tamanho dos grupos acompanha essa alteração.

No caso dos dois géneros mais estudadas neste capítulo, *Ateles* e *Pan*, a preferência marcada que ambos têm por fruta madura significa que estão dependentes de um recurso de alta qualidade que está distribuído em fragmentos descontínuos e efémeros, dispostos irregularmente pelo habitat (Symington 1990; Sá e Strier 1992; Moraes, Carvalho e Strier 1998). A teoria sugere que este tipo de distribuição dos recursos pode conduzir a uma competição intra e intergrupal intensas, especialmente se o número de indivíduos capazes de explorar cada uma das fontes é limitado pelo tamanho do recurso. O sistema mistura-separação não está em princípio relacionado com a dieta em si dos animais, mas sim com a interacção entre os padrões de distribuição de alimentos chave e o tamanho corporal por um lado, e com os gastos energéticos do animal por outro.

Quando os animais estão dependentes de fontes de alimentos que são facilmente esgotáveis, o tamanho dos grupos será condicionado pelo tamanho, densidade e distribuição das fontes de alimentação (Goodall 1986; White *et al*. 1988; Strier 1989; Chapman 1990a; Symington 1990; Moraes *et al*. 1998). Estas variáveis determinam em grande medida os custos das deslocações, e o nível de competição que um indivíduo tem de enfrentar.

Teoricamente uma fonte pode ser considerada esgotada quando a actividade alimentar de um consumidor resulta no desaparecimento de todos os itens alimentares. No entanto à medida que os itens se vão tornando raros numa árvore, eles tornam-se cada vez mais difíceis de obter, pelo que uma fonte alimentar estará esgotada funcionalmente antes de todos os itens alimentares terem sido consumidos. Deste ponto de vista as fontes podem ser consideradas esgotadas quando a taxa de consumo de alimentos na fonte decresce até a um nível menor ou igual ao consumo médio no ambiente.

Para as fontes que são esgotáveis, o seu tamanho determina a quantidade de tempo que um grupo de um determinado tamanho aí pode estar. Um grupo grande passa menos tempo numa fonte com uma determinada dimensão do que um grupo mais

pequeno, já que o vai esgotar mais rapidamente (Chapman *et al.* 1995). Por outro lado se os animais viajam de fonte para fonte à medida que as vão esgotando, então a densidade e a distribuição das fontes determina os custos envolvidos nessas deslocações (Chapman *et al.* 1991).

Quando a comida se encontra distribuída uniformemente no habitat (grau de previsibilidade alto) a estratégia de ocupação do espaço que os consumidores devem seguir passará por um padrão análogo (Denham 1971). Neste caso, e independentemente do tamanho da fonte, a densidade será o factor chave para a determinação da dimensão dos grupos. Se a densidade é alta, os animais podem agregar-se porque a natureza dos seus recursos não impõe custos de deslocação adicionais que não possam ser rapidamente recuperados. Quando as fontes são raras é favorecido o surgimento de grupos pequenos. Os indivíduos minimizam os custos das deslocações permanecendo em grupos pequenos que se podem alimentar numa só fonte durante um longo período uma vez que existem menos bocas para alimentar e as fontes são esgotadas lentamente. De igual forma, quando fontes escassas grandes, mas raras, estão distribuídas uniformemente, grupos mais pequenos serão vantajosos (Chapman *et al.* 1995).

Por outro lado, quando a comida está disponível em aglomerados abundantes com uma distribuição variável (grau de previsibilidade baixo), sejam eles grandes ou pequenos, a distância até à próxima fonte é pequena, os custos de viajem são baixos, e os animais podem assim formar grupos grandes (Denham 1971). Nestas ocasiões qualquer custo adicional associado com a permanência num grupo grande, tal como a necessidade de visitar várias fontes, pode ser facilmente recuperado. Se as fontes estão aglomeradas, são raras, e podem ser encontradas em grandes ou pequenas quantidades, os animais também não estarão limitados por estarem em grupos grandes, a menos que tenham de se mover entre aglomerados, o que pode impor custos altos.

Existe ainda a situação em que os recursos são inesgotáveis (ex: folhas de algumas espécies de árvores). Nestes casos todas as necessidades energéticas e nutricionais dos animais são satisfeitas e é possível a existência de grupos grandes. Sob estas condições os custos dos deslocamentos entre as fontes de alimentação não estarão condicionados pelo tamanho dos grupos.

Em relação ao tamanho das fontes de alimentos, este não terá um grande efeito nos padrões de organização social se as aglomerações de comida são pequenas e densamente concentradas, permitindo aos animais a manutenção da comunicação e

coesão entre si; ou se os benefícios de permanecer em grupos são suficientemente significativos para cobrir os custos de ter de esperar pela sua vez para comer. No entanto, se as fontes de alimentos são pequenas e muito dispersas elas podem limitar o tamanho das unidades de forrageio, e os grupos serão forçados a fragmentarem-se e a usar partes separadas do território (Kinzey *et al.* 1994).

Os membros de populações que estão distribuídas uniformemente no espaço, utilizarão com maior eficiência os recursos se cada organismo tiver à sua disposição um conjunto predefinido de fontes alimentares que seja suficiente para as actividades de manutenção e reprodução. Se assim não for o sistema tornar-se-á demasiado dispendioso em termos energéticos se o animal tiver de gastar parte da energia adquirida na defesa de uma fonte de alimento – seja através de encontros físicos com outros membros da sua espécie que podem estar a usar os recursos que se encontram na sua vizinhança, seja pela necessidade delimitar e patrulhar as fronteiras de um território. À medida que a densidade de energia disponível nos habitates diminui e o espaço utilizado aumenta, a defesa dos recursos através do contacto físico torna-se cada vez mais dispendiosa, enquanto que a comunicação através de sinais indirectos se torna uma estratégia de defesa economicamente eficiente.

A defesa do espaço e dos recursos (isto é dos territórios) não é possível onde exista uma grande concentração de indivíduos, no entanto esta situação não impede que exista uma apropriação de áreas específicas por parte de grupos de animais. Neste caso em que a separação dos animais é induzida pelo próprio valor energético dos recursos em presença, os confrontos físicos pela sua defesa serão raros, mas os sinais discretos de comunicação serão utilizados frequentemente. Noutras palavras, o confronto físico seria nestes casos eficiente temporariamente e intermitentemente, mas energicamente muito dispendioso. O padrão de utilização do espaço aponta assim nestes casos para a inexistência de fronteiras rígidas, com uma sobreposição das áreas vitais (Denham 1971; van der Dennen 1995).

Existe um argumento teórico que explica em que medida a abundância temporal e espacial da comida influencia o tamanho dos grupos. Os animais forrageiam em áreas que suportam as suas necessidades energéticas e nutricionais. Assumindo que existem vantagens para a vida em grupo, e que os animais através do seu consumo esgotam as fontes de alimentos, aumentos no tamanho grupal implicam uma expansão para novas áreas. Só deste modo os indivíduos poderão continuar a satisfazer as suas necessidades.

Assim os indivíduos irão consumir mais energia movendo-se para áreas mais afastadas, do que se desenvolverem a suas actividades de forrageio em grupos mais pequenos ou mesmo sozinhos. Mais aumentos no tempo passado em locomoção acabarão por conduzir a um ponto em que os gastos energéticos aplicados na busca superam os benefícios da alimentação. Neste momento a formação de grupos mais pequenos assume-se como a estratégia mais benéfica (Chapman *et al.* 1991; Chapman *et al.* 1995).

Apesar dos parâmetros ecológicos relativos ao tamanho e dispersão das fontes de alimentação afectarem em larga medida o tamanho dos subgrupos, a composição destes está mais directamente associada com pressões sociais.

Se factores ambientais como a atractividade de algumas árvores, ou outros como a presença de fêmeas em estro, resultam na associação de indivíduos, isto é, permanência num mesmo grupo, a composição desses grupos será gerada passivamente já que os animais são atraídos independentemente para os recursos. Esta é a hipótese da atracção independente (Newton-Fisher 1999).

No entanto, quando existe de um sistema social do tipo mistura-separação a associação a um determinado conjunto de indivíduos implica a não associação com outros. As prioridades de associação deverão variar individualmente, pelo que para cada indivíduo o ambiente social ideal ou desejável raramente existirá. Isto implica que os animais se associem a combinações específicas de outros indivíduos de forma activa. Enquanto que os indivíduos se associam a uma determinada quantidade de subgrupos com tamanhos variáveis, alguns pares tentam unir-se de forma activa (ex.: golfinhos nariz de garrafa, Smolker *et al*. 1992). Outros pares evitar-se-ão ou não demonstrarão qualquer tipo de desejo em frequentar os mesmos subgrupos, pelo que só estarão juntos em grupos de grande dimensão. Esta é a hipótese da associação táctica, a qual indica que em princípio existirá uma relação negativa entre o tamanho dos grupos e a associação preferencial entre pares de indivíduos (Newton-Fisher 1999).

Um comportamento estratégico fundamental, expresso numa utilização mais frequente de decisões tácticas, envolverá uma gestão rigorosa das associações interindividuais; estas associações são necessárias para introduzir posteriores interacções. Se os indivíduos estão a controlar tacticamente os seus parceiros de associação para poderem interagir com outros animais pelos quais sentem maiores afinidades, ou simplesmente para controlar as interacções entre estes e terceiros, são obrigados a tomar decisões continuamente, e assim de saber se devem entrar, sair ou

permanecer num determinado grupo. Essa decisão será baseada na presença ou ausência de determinados indivíduos e na dimensão do grupo (Newton-Fisher 1999).

A composição de um grupo pode ser mais importante na determinação do comportamento de um indivíduo do que o seu tamanho. É claro que em condições em que exista abundância alimentar os animais terão maior liberdade na escolha dos seus parceiros, já que em grupos maiores existe mais escolha.

Padrões fluidos de agrupamento das fêmeas e grupos grandes são características que tornam difícil a monopolização destas por parte dos machos, que neste caso podem beneficiar do estabelecimento de alianças cooperativas (Cowlishaw e Dunbar 1991; Strier 1994a). Uma proporção sexual desnivelada em favor das fêmeas pode também dificultar a tarefa dos machos em segui-las, especialmente no caso de espécies arborícolas em que os membros de um grupo apesar de manterem movimentos coordenados ficam com frequência fora de contacto visual (Strier 1994a). Estes factores podem estabelecer limites à evolução e sociabilidade, mas a forma exacta de organização que evolui também será moldada pelas pressões que actuam sobre o comportamento social (Chapman 1990a).

Enquanto que as relações afiliativas entre os machos serão um reflexo do grau de monopolização de fêmeas em geral e em termos de competição intergrupal, as relações de dominância que entre eles se estabelecem dirão respeito ao grau de monopolização de fêmeas específicas e reflectem a competição intragrupal.

Na sequência do que foi dito anteriormente, as hierarquias de dominância podem ser também influenciadas pela fragmentação dos grupos (Goodall 1986). Estas podem tornar-se mais igualitárias quando a competição intragrupal é relaxada devido ao contínuo ajustamento do número de consumidores presentes numa fonte – e no caso dos machos, pelas já referidas estratégias das fêmeas –, ou pelo aumento da separação entre eles.

A ocorrência de agonísmo está associada à presença de muitos indivíduos numa árvore, e o tamanho dos grupos dependerá deste tipo de interacções. É através deste comportamento que a dimensão dos grupos é ajustada à dimensão das fontes de alimentação. Dependendo da disponibilidade destas os indivíduos que são excluídos podem simplesmente mover-se para o agregado mais próximo ou, no caso de não existirem mais disponíveis, verem a eficiência do seu forrageio decrescer (Symington 1987) – pode acontecer que quando chegar a sua vez de comer já não exista comida suficiente.

De qualquer forma uma das características mais distintivas em termos de comportamento nas sociedades que adoptam padrões de agrupamento flexíveis é a verificação de que os subgrupos de uma mesma comunidade quando se reúnem não apresentam aumentos de comportamento agonístico.

Os detalhes mais específicos da complexidade das sociedades do tipo mistura-separação deverão ser variáveis de espécie para espécie, mas uma grande dispersão espacial da comida poderá ser o denominador comum entre elas (Symington 1987). O tamanho médio dos subgrupos, o nível de coesão que eles apresentam, e mesmo a composição sexual, são parâmetros que variarão consoante a acessibilidade aos alimentos e com o tipo de sistema de reprodução presente.

Mesmo espécies que vivem em grupos convencionais do tipo multimacho podem ter a capacidade de ajustar o tamanho dos grupos quando se deparam com uma variação inesperada na distribuição especial das fontes de alimento de que dependem (Symington 1987).

O tamanho e composição dos grupos podem afectar profundamente a sua organização social. As mudanças demográficas podem influenciar especificamente a fragmentação. Quando um grupo aumenta o seu tamanho, uma resposta menos extrema do que a divisão em dois grupos pode ser um grau de fragmentação intermédio.

A complexidade de uma organização social multinivelada reflecte o desafio imposto pela resolução de um número de diferentes problemas ao mesmo tempo. O nível de fragmentação apresentado por um grupo parece ser determinado por uma combinação de factores ecológicos, sociais, demográficos, e filogenéticos. Por outro lado a fragmentação pode por si influenciar profundamente outros aspectos da vida social, como as hierarquias de dominância, as tácticas para defesa contra predadores, os mecanismos para a manutenção de um determinado grau de coesão, as relações com grupos vizinhos, e possivelmente alguns parâmetros demográficos e das histórias de vida dos animais. Considerando o impacto da fragmentação noutros aspectos da vida social, a variabilidade que encontramos dentro das espécies no espaço e dentro dos grupos ao longo do tempo é impressionante.

Num grupo que se fragmenta, um mecanismo para a manutenção da coesão são as vocalizações. Em *Ateles geoffroyi* os indivíduos são capazes de manipular o tamanho dos grupos formados durante o forrageio com um chamamento designado por "whinny", que se assume como uma troca de informações relacionadas com a

disponibilidade de comida e com o número de membros do grupo que se estão a alimentar numa determinada fonte de alimentos (Chapman 1990a). Os bonobos e os chimpanzés comuns também utilizam vocalizações e sinais visuais para coordenar os movimentos (Hashimoto, Tashiro, Kimura, Enomoto, Ingmanson, Idani e Furuichi 1998; Pepper *et al.* 1999).

Outro mecanismo que pode ajudar a que os animais possam localizar outros companheiros é através da utilização continuada dos mesmos trilhos ou de árvores-dormitório.

Nos primatas neotropicais esta flexibilidade no agrupamento é um mecanismo de ajustamento às condições do ambiente (Kinzey *et al.* 1994).

Entre os platirríneos não monogâmicos a fragmentação dos grupos assume-se como um ajustamento facultativo a alterações nas condições ambientais, demográficas, e sociais, e o padrão mistura-separação parece ser uma característica derivada dentro do curso da evolução das subfamílias Atelinae e Alouattinae (Kinzey 1986). Ainda assim Strier (1992b, 1999) afirma que os grupos de *Alouatta* tendem a ser os mais coesos dentro destas subfamílias.

Em relação ao caso de *Alouatta palliata*, e como já vimos acima, a organização social dos grupos nesta espécie tem sido classificada de multimacho ou unimacho com unidades sociais coesas ao longo do tempo, excluindo é claro os momentos em que ocorre transferência ou entrada de animais (Altmann 1959; Glander 1980; Milton 1980; Serio-Silva e Rodríguez-Luna 1995). Thoisy e Richard-Hansen (1997) afirmam que os grupos de uivadores são normalmente coesos em ambientes não perturbados, e os membros das populações de *Alouatta seniculus* que estudaram estavam envolvidas numa mesma actividade em 90% do tempo de observação.

Carpenter (1964), Chivers (1969), Mittermeier (1973), e Leighton *et al.* (1982) foram os primeiros autores a descrever a divisão dos grupos de uivadores em unidades de dimensão variável, e Baldwin e Baldwin (1972) levantam essa possibilidade, não lhe atribuindo no entanto grande importância. Para o primeiro autor, a divisão resultava da impossibilidade de uma coordenação adequada dos grupos de grande dimensão, e observou subgrupos que permaneceram afastados até a um máximo de quatro semanas.

Quanto a Chivers, este apenas faz referência a um grupo que durante o dia se subdividia. Dá-nos também conta do facto de os grupos maiores pareceram mais intranquilos do que os mais pequenos.

Já Mittermeier (1973) sugere que a separação que observou seria uma resposta a condições ambientais duras. Dentro de uma dada área vital a formação de subgrupos permite uma gestão e exploração mais eficientes dos recursos, e reduzirá as tenções intragrupais. Simultaneamente o grupo pode continuar a existir como uma só unidade e torna a divisão definitiva em dois novos grupos desnecessária. Num ambiente em que não existe também espaço para o surgimento de novos grupos esta é também sem dúvida a melhor solução.

Para Leighton *et al.* (1982) este padrão resultaria de condicionantes ao nível do forrageio, e demonstraram que o tamanho das manchas de recursos alimentares limitava a dimensão dos grupos formados em contexto alimentar. A preferência marcada dos animais por se alimentarem em árvores mais pequenas seria o factor decisivo.

Chapman (1987, 1988, 1990b) também conduziu observações com *Alouatta palliata* que apontam para a existência do padrão mistura-separação. Num dos seus estudos com uivadores na Costa Rica (Chapman 1988), verificou que um dos grupos separava-se frequentemente em dois ou mais subgrupos que chegavam a estar separados por uma distância de dois quilómetros, e por períodos que podiam ir até a duas semanas. Os animais estiveram em subgrupos durante 84% do tempo de observações. A composição dos subgrupos em termos de idade e proporção sexual alterava-se com frequência à medida que os animais trocavam de unidade. Os machos adultos eram aqueles que mais mudavam de subgrupo. Quando os subgrupos se reuniam não se verificava uma maior ocorrência de comportamento agonístico. Os membros destes subgrupos coordenavam normalmente as suas actividades, mantinham um contacto espacial próximo, e encontravam-se espacialmente distintos de outros subgrupos. Este autor refere ainda a existência de um padrão contínuo de reajustamento das distâncias interindividuais entre os indivíduos. Quando um animal se movia todos os demais o faziam repondo as distâncias iniciais.

Mais recentemente Stevenson *et al.* (1998) justificam a formação de subgrupos na população de *Alouatta* que estudaram pela influência da competição intragrupal. Encontraram uma correlação negativa entre o tamanho médio dos subgrupos e a densidade mensal de árvores com frutos. Sugerem ainda que em *Alouatta*, e ao contrário do que acontece por exemplo em *Ateles* ou *Lagothrix*, os animais reduzem a competição intragrupal directa alimentando-se em árvores maiores. Essa será em princípio a justificação para o facto de os uivadores apresentam subgrupos maiores em contexto alimentar em relação a essas espécies.

Este tipo de associação é igual à tradicionalmente descrita para os macacos aranha e chimpanzés, mas muito diferente daquela descrita para os grupos de uivadores. Ainda assim as diferenças em termos ecológicos não podem ser ignoradas. Enquanto que num grupo de macacos aranha, quando nove indivíduos estão presentes num grupo os benefícios alimentares igualam os custos, os uivadores só atingem esse valor de referência a partir de vinte animais, resultado natural quando se consideram as diferenças existentes ao nível das dietas entre as duas espécies (Chapman 1987).

No caso de *Alouatta* comparações entre diferentes populações da mesma espécie fornecem pistas em relação à verdadeira importância das características estruturais e temporais da alimentação *versus* as influências da densidade populacional nos padrões de agrupamento. Por outro lado contribuem ainda para a compreensão das influências das pressões exercidas pela predação, e pela presença de competidores de outras espécies sobre o tamanho dos grupos.

A fragmentação dos grupos parece aumentar a quantidade de informação que cada unidade social possui acerca dos recursos, e facilita a circulação desta entre os seus membros. A estratégia de forrageio mais económica pode ser uma combinação da memória a curto e longo prazo, e da busca cooperativa.

Isto implica que exista uma capacidade de recordar e manipular um grande conjunto de informações acerca do ambiente e indivíduos. Cheney e Seyfarth (1990) sugerem que em grupos que se fragmentam o desenvolvimento de uma vida social mais complexa é facilitado. Os macacos que vivem em grupos estáveis e coesos não têm informação a partilhar e “segredos” a guardar acerca dos recursos. Eles sugerem que as pressões selectivas que favorecem um maior grau de intencionalidade podem estar presentes em animais que se separam regularmente, e também que a capacidade de existirem estados de espírito pode ser o que permite que os grupos sociais sejam mais fluidos. Pensa-se que o mecanismo será idêntico no que diz respeito aos golfinhos, cujas relações sociais são mantidas dentro de um ambiente social em permanente mudança (Smolker *et al.* 1992).

Milton (1988) acredita que não é a complexidade da vida social, mas o desafio de forragear numa floresta, que constitui o ímpeto para que se dê o desenvolvimento mental dos primatas. Os primatas que desenvolvem a capacidade de aprender e recordar os padrões de distribuição espacial e temporal dos alimentos, terão uma vantagem

selectiva sobre aqueles que forrageiam ao acaso: os primatas com áreas vitais maiores necessitam de uma maior capacidade de aprendizagem e de memorização.

Pensa-se que uma das principais funções da inteligência dos primatas passa pela monitorização por parte de um indivíduo das suas relações com os demais companheiros socais e também das relações que estes mantêm entre si. Esta actividade é especialmente complexa no caso das sociedades do tipo mistura-separação em que a composição dos grupos é imprevisível e fluida (Newton-Fisher 1999).

Vários trabalhos acumulados ao longo dos últimos vinte anos sugerem que existe uma relação entre a vida social e as capacidades cognitivas nos primatas (Cheney *et al*. 1990). As pressões implicadas na vida em grupo podem ter funcionado como um ímpeto por detrás das capacidades cognitivas dos primatas. As relações sociais que se estabelecem dentro de um grupo de primatas podem modificar a forma como um animal enfrenta problemas ecológicos (Cheney *et al.* 1990; Milton 1988).

Milton (1988) vai mais longe e defende que os animais da espécie *Alouatta palliata* estarão dependentes das informações partilhadas dentro dos grupos para forragearem eficazmente, daí a necessidade de coesão. Para esta autora em *Ateles* ter-se-á desenvolvido uma maior capacidade cognitiva devido às exigências maiores implicadas num forrageio em grupos pequenos ou mesmo solitariamente.

Ora a verificação da existência de flexibilidade de adaptação, e da resultante plasticidade comportamental, nos uivadores, deita por terra estas afirmações. Os uivadores de ambos os sexos são de facto capazes de viver sozinhos ou em pequenos grupos extra-comunitários durante períodos de tempo prolongados (Crockett *et al.* 1987). Prova-se esta forma a inexistência de uma relação de causalidade entre sistema de agrupamento e capacidades mentais, pelo menos em *Alouatta*. Apesar de muitas vezes os grupos serem coesos, a espécie quando pressionada por condições ecológicas específicas pode apresentar alterações marcadas nos padrões de agrupamento ao nível das comunidades.

O facto de isto não estar a acontecer em outras populações de uivadores terá a ver com o facto de muitas vezes apesar de o tamanho das fontes de alimentação ser igual em diferentes locais a sua densidade poder variar; da distribuição espacial das fontes de alimentos poder variar; e/ou de poderem existir diferenças temporais em relação à disponibilidade de recursos alimentares (Chapman *et al.* 1991).

A estrutura social flexível dos primatas do Novo Mundo sugere que um exame mais detalhado dos papeis da transmissão cultural, da aprendizagem, e da adaptação local, pode ser o caminho a tomar para uma melhor compreensão dos mecanismos de adaptação ambiental.

No entanto, até que se conheçam em mais pormenor os mecanismos que controlam o tamanho e a composição dos grupos devemo-nos lembrar de que os insectos também ajustam o tamanho das associações de forrageio de acordo com a riqueza e extensão das fontes de alimento (Kinzey *et al.* 1994).

4. Objectivos de Pesquisa

Este estudo pretende assumir-se como uma contribuição para a compreensão das forças que determinam os padrões de agrupamento e o comportamento social em *Alouatta palliata mexicana*.

Na verdade, os estudos primatológicos nas áreas do comportamento e da socioecologia com esta subespécie têm sido esquecidos, sendo mesmo passados para segundo plano pela abordagem ecológica predominante no seu país de ocorrência, o México.

Não deixa de ser curioso que para esta comunidade, que tem sido acompanhada ininterruptamente desde 1988, este seja apenas o segundo trabalho que se debruça profundamente sobre questões relativas à estrutura social dos animais, sendo que o primeiro foi realizado por uma investigadora também do nosso país (Garcia 2000).

Neste momento a comunidade da Ilha de Agaltepec assume-se como um laboratório vivo para o estudo da interacção de diversos factores sobre as populações de primatas não humanos, como a ecologia, a demografia, e o comportamento: em termos de composição e dimensão, este grupo de uivadores não tem igual em qualquer outro sítio para o qual existam dados sistemáticos.

Por outro lado, os primeiros trabalhos que ali se realizaram afloraram alguns aspectos acerca da organização social dos animais que merecem ser revistos. É que desde então a população aumentou numa proporção tal, que hoje em dia existem seis vezes mais animais do que nessa altura.

O facto de termos centrado o nosso estudo nos machos resultou de diferentes motivos.

Em primeiro lugar, neste momento as possibilidades de reconhecer com uma margem de segurança significativa a identidade de todos os animais que habitam em Agaltepec são muito baixas. Os animais apresentam geralmente padrões de manchas de cor amarela nos membros posteriores e/ou na cauda. No entanto alguns animais não estão “manchados”, e no caso das fêmeas o número de indivíduos nesta situação é bastante alto. Desta forma um reconhecimento fiável de alguns dos animais torna-se virtualmente impossível, situação impensável em estudos como o que aqui se apresenta, nos quais a identificação por parte do investigador dos seus objectos de estudo é uma

condição base para uma boa recolha de dados. No caso dos machos desta comunidade todos eles são facilmente reconhecíveis, o que à partida influenciou a nossa escolha.

Por outro lado, neste local registou-se uma alteração nos padrões de dispersão que normalmente ocorrem em *Alouatta*. As fêmeas nunca abandonam o seu grupo de nascença, e os machos, apesar de se manterem periféricos por um período de tempo variável que começa no momento em que atingem a puberdade, acabam por reentrar também no seu grupo natal. É assim importante compreender de que forma estes movimentos estarão a influenciar a estrutura das relações sociais entre os machos que normalmente, em habitates contínuos, nunca se mantêm junto de outros machos aparentados.

Em terceiro lugar, a presença de tantos machos num local onde não existem possibilidades de dispersão geográfica devido à pequena área de que dispõem, parece estar a resultar na adopção de um padrão de organização social do tipo mistura-separação. Importa, portanto, tentar perceber de que forma este novo tipo de organização está a obrigar os indivíduos a mediar as suas relações, em especial no que diz respeito aos comportamentos de dominância social.

Assim, o principal objectivo do nosso trabalho centra-se no estudo e análise dos comportamentos sociais e espaciais dos machos desta comunidade, que parecem estar a reajustar a estrutura das suas relações a uma nova realidade demográfica.

Cada um dos diferentes aspectos que enquadram a realidade social dos animais será considerado como parte de um sistema dinâmico de interacção entre estes e o ambiente que os rodeia. A sazonalidade assume-se ao longo deste trabalho como uma variável imprescindível para a compreensão do comportamento dos animais. Por outro lado as relações de parentesco existentes entre os machos serão também objecto de uma minuciosa análise uma vez que neste local elas se revestem de características muito específicas (ver Parte II, 1.).

Por fim a idade é outra variável que aqui terá uma importância significativa. Como tivémos oportunidade de rever acima, alguns autores defendem a existência de uma hierarquia invertida em relação à idade entre os machos de *Alouatta palliata*. O principal motivo que sustenta as explicações para este tipo de estruturação das relações de dominância, passa pela afirmação de que os machos vão entrar em grupos nos quais não recebem qualquer apoio, e que as suas iniciativas e esforços agonísticos acabam por funcionar como uma táctica de integração bem sucedida que os conduz rapidamente ao

topo da hierarquia. No entanto em Agaltepec, apesar de os machos se dispersarem durante a adolescência, acabam por reentrar na comunidade em que nasceram, onde conhecem os outros indivíduos, e onde residem ainda, para a maioria deles, os seus progenitores.

4.1. As Hipóteses de Pesquisa

Tendo em conta que as hipóteses de estudo são sugestões que numa fase de planeamento se fazem acerca das relações entre fenómenos (Moreira 1994), definimos algumas hipóteses/predicções que podem ser consideradas como traves mestras do trabalho que agora se apresenta.

Hipótese 1. Deverão existir diferenças em relação aos níveis de associação entre os indivíduos, que serão um reflexo de preferências individuais. Espera-se que alguns machos estejam com maior frequência juntos, o que se reflectirá nos Índices de Associação Diádica.

Por outro lado espera-se que, uma vez que os machos neste local acabam por se reintegrar no seu grupo natal, os indivíduos aparentados se juntem mais vezes.

Hipótese 2. Se os machos que estão mais vezes juntos procuram voluntariamente essa proximidade – voluntariamente já que neste local existe a possibilidade de se juntarem a diferentes subgrupos –, então as interacções que entre eles ocorrem deverão reflectir essa preferência. Prevê-se desta forma que as díadas que apresentem maiores níveis de associação estabeleçam entre si mais interacções de natureza afiliativa ou coesiva do que comportamentos agonísticos. De forma inversa, os animais que estão mais vezes separados apresentarão uma maior ocorrência de condutas agonísticas.

Hipótese 3. Por outro lado, as distâncias que os machos mantêm entre si serão também uma função dos níveis de associação interindividual. Os indivíduos que mais se associam deverão manter menores distâncias entre si. Aqui importará averiguar a existência ou não de um valor médio de proximidade que poderá ser considerado como óptimo para o género. Em princípio as classes que apresentarão maior número de registos serão as de maiores distâncias, uma vez que os uivadores são uma espécie de tipo distante.

Hipótese 4. Uma vez que os padrões de comportamento dos uivadores convergem na direcção de uma tendência conservativa em termos energéticos, então os animais evitarão ao máximo os custos implicados na emissão de comportamentos agonísticos, que são sem dúvida os mais dispendiosos neste aspecto. A presença num mesmo grupo

de animais com o mesmo estatuto em termos de dominância – e no caso desta comunidade as probabilidades de que isso aconteça são significativamente maiores devido ao grande número de machos presentes –, provocará uma maior tensão resultante da ambiguidade dessa situação, isto apesar da existência de um repertório comportamental extenso no que diz respeito a comportamentos ritualizados.

Se existe neste local a possibilidade de os animais se separarem permanecendo em diferentes subgrupos, espera-se que os animais que estão mais vezes separados – que apresentam índices de associação mais baixos –, tenham posições sociais na hierarquia de dominância mais próximas, e que os que se juntam com maior frequência, estejam mais distantes na hierarquia de dominância.

Hipótese 5. Por outro lado os animais que ocupem as posições hierárquicas mais baixas, deverão ser também aqueles a manter menos indivíduos à sua volta, e a permanecerem mais vezes solitários. Esta será uma forma de evitarem o comportamento agonístico dos dominantes e uma perda sistemática do acesso aos recursos.

Hipótese 6. A comunidade de uivadores de Agaltepec divide-se em subgrupos. Em princípio espera-se que todos os machos possam ser encontrados juntos, e que todas as combinações possíveis de agrupamento entre eles sejam observadas.

Hipótese 7. Se a emergência dos sistemas de organização social do tipo mistura-separação parece estar associada a factores ecológicos que determinam a escassez dos recursos vitais, como a distribuição e abundância de comida, então espera-se que o tamanho dos subgrupos seja influenciado pela estação do ano.

Assim, prevê-se que durante a estação seca – aquela em que os recursos mais atractivos são mais escassos e em que os animais se alimentam predominantemente de folhas – os animais se encontrem mais dispersos, pelo que os subgrupos terão uma dimensão menor. Por outro lado na estação húmida, em que existe uma quantidade superior de árvores em frutificação, os animais apresentarão uma maior tendência para a aglomeração e assim os subgrupos englobarão mais indivíduos.

Hipótese 8. Nas épocas em que existe uma maior disponibilidade de recursos mais atractivos os animais concentram-se junto das fontes de alimentos existentes. Isto implica que indivíduos que geralmente se evitariam permaneçam num mesmo subgrupo.

Espera-se assim que, se a dimensão dos subgrupos for influenciada pela estação do ano (***Hipótese 7***), a um aumento do número de machos num mesmo contexto espacio-temporal corresponda uma diminuição da coesão grupal e maior intranquilidade, reflectidas num aumento do agonísmo.

II – Material e Métodos

1. Os Objectos de Estudo

A comunidade estudada era então constituída por 59 indivíduos, todos pertencentes à espécie *Alouatta palliata mexicana*. Destes 19 eram machos e 25 eram fêmeas. Como já foi referido acima, nesta espécie os testículos dos machos só se tornam visíveis no final da puberdade pelo que é impossível ao observador distinguir o sexo de alguns animais através da observação. Assim só se conhece o sexo dos indivíduos nessa altura. Desconhecia-se então o sexo de 15 indivíduos neste grupo.

Em relação à divisão por classes de idade, e seguindo as classificações propostas por Rowe (1996) e Jones (1995), existiam em Agosto de 1999 (data da conclusão das nossas observações) 34 adultos; 10 subadultos; 9 juvenis; e 6 infantis.

Não existiam quaisquer fêmeas isoladas do grupo, mas 6 dos machos eram solitários.

Verificava-se uma proporção macho/fêmea de 1:1.3, ou de 1:1.8 se não contabilizarmos os machos periféricos.

O nosso estudo centrou-se no comportamento dos machos pertencentes à comunidade, 13 no total. Optámos por não considerar os machos solitários uma vez que estes não têm uma participação activa na dinâmica social dos subgrupos. Estes evitam ao máximo o contacto com outros indivíduos, e são sempre afastados ou mesmo atacados quando detectados pelos machos residentes.

Todos os machos nasceram na Ilha de Agaltepec, e o nível de idades varia entre os 10 anos e 10 meses – Cristobal, indivíduo com mais idade –, e os 5 anos e 5 meses – Chabacano, indivíduo mais jovem.

Em relação às relações de parentesco, o seguimento permanente desta população permite que se conheçam as progenitoras de cada animal. A cada novo indivíduo que nasce, é atribuído um nome cuja primeira letra é sempre igual à do nome da mãe, pelo que facilmente se podem estabelecer as linhas de descendência dos animais por parte da mãe. Já determinação da paternidade não pôde ser averiguada para todos os indivíduos, uma vez que até ao presente não foram realizados testes de análise de ADN. No entanto, a análise de alguns elementos da história desta comunidade permitem-nos aprofundar melhor esta questão e inferir alguns dos laços de parentesco entre os machos.

A presença de macacos uivadores neste local resulta de um projecto de translocação desenvolvido pela Universidade Veracruzana (Rodríguez-Luna, García-Orduña e Canales-Espinosa 1993a).

No ano de 1987 capturaram-se vários animais que foram mantidos em cativeiro por aproximadamente um ano, período em que foram alvo de estudos que visaram o conhecimento da sua dieta, comportamento e vigilância do seu estado de saúde. Formaram-se então dois grupos de cinco animais, sendo cada um constituído por quatro fêmeas e um macho. Antes de se proceder à libertação dos animais desenvolveram-se estudos florísticos no sentido de avaliar até que ponto as espécies vegetais presentes no local onde os animais viriam a ser libertados correspondiam ao tipo de dieta que estes necessitavam, tendo-se concluído que o habitat reunia condições suficientes para o seu auto-sustento (Rodríguez-Luna *et al.* 1993a; Rodríguez Luna, García-Orduña, Canales-Espinosa e Serio-Silva 1993b).

O primeiro grupo foi libertado na Ilha de Agaltepec em Outubro de 1988, tendo o macho morrido pouco tempo depois. Uma semana depois da sua libertação uma das fêmeas deu à luz uma cria concebida em cativeiro, e que viria assim a ser o único filho de M.1 (macho 1). Em Abril de 1989 libertou-se o segundo grupo (Serio-Silva 1992; Rodríguez-Luna e Cortés-Ortiz 1995b).

Quadro 1 - Lista de dados referentes aos machos adultos do grupo - Agosto de 1999

Ind.	Mãe	Pai	Data de nascimento	Idade em Agosto de 1999	3 anos e meio (maturidade sexual)
Cr	Pinta	M.1	31/Out./1988	10 anos, 10 meses	Abril 1992
Ni	Niña	M.2	28/Out./1989	9 anos, 10 meses	Abril 1993
St	Sta. Maria	M.2	27/Nov./1989	9 anos, 9 meses	Maio 1993
Chu	Chabela	M.2	28/Mai./1990	9 anos, 3 meses	Novembro 1993
Pr	Pinta	M.2	17/Jul./1990	9 anos, 1 mês	Janeiro 1994
Nk	Niña	M.2	18/Dez./1990	8 anos, 8 meses	Junho 1994
Pc	Pinta	M.2	21/Out./1991	7 anos, 10 meses	Abril 1995
Vê	Verde	M.2 ou Cr	27/Dez./1991	7 anos, 8 meses	Junho 1995
Nn	Niña	M.2 ou Cr	21/Jan./1992	7 anos, 7 mês	Julho 1995
Sb	Sta. Maria	M.2 ou Cr	10/Abr./1992	7 anos, 4 meses	Outubro 1995
Ro	Roja	M.2 ou Cr	3 /Nov./1992	6 anos, 9 meses	Maio 1996
Pn	Pinta	Indet.	26/Mar./1993	6 anos, 5 meses	Setembro 1996
Cha	Chabela	Indet.	13/Mar./1994	5 anos, 5 meses	Setembro 1997

Desde essa altura até Dezembro de 1992, data da morte de M.2, nasceram 10 machos. Considerando que Cr – a cria concebida em cativeiro – apenas atingiu os 42 meses (e assim se tornou potencialmente activo sexualmente) em Abril de 1992, existirão 6 machos que são seguramente filhos de M.2, e portanto irmãos por parte do pai. Alguns destes são também irmãos por parte da mãe, os casos de Nc e Nk, e de Pc e Pr. Na nossa linha de raciocínio não incluímos no grupo dos irmãos por parte de pai os três machos que nasceram pouco antes de Abril de 1992, Ve, Nn, e Sb, por haver possibilidades de serem já filhos de Cr, apesar de esta probabilidade ser muito baixa – ver **Quadro 1**.

Desde o primeiro momento deste projecto de translocação que os animais têm sido acompanhados continuamente, pelo que existe um registo fiável acerca dos dados demográficos da população.

Em relação às idades dividimos o grupo dos machos em três classes seguindo a classificação de Jones (1985). Assim existe um macho na categoria de macho adulto "antigo", nove machos na categoria de machos de "meia idade", e três na classe dos "jovens adultos".

2. O Local de Estudo

A Ilha de Agaltepec situa-se na região de "Los Tuxtlas", Veracruz, México, encontrando-se esta geograficamente localizada na planície costeira do Golfo do México, que em termos topográficos integra três maciços montanhosos, o Vulcão de San Martin Tuxtla, a Serra de Santa Martha, e mais a sul o Vulcão de San Martin Pajapan. Todos apresentam elevações acima dos 1600 metros, e das suas encostas parte uma rede de rios que desemboca no Golfo (García-Orduña 1995).

A área é caracterizada por uma grande riqueza em termos de biodiversidade, e passou a ser considerada a partir de Novembro de 1998 como "Reserva da Biosfera", reconhecimento por parte do Governo Mexicano de grande relevância para a protecção efectiva dos recursos. Esta medida vem tentar combater o recuo continuado das zonas de selva que se vem verificando nas últimas décadas, fruto em especial da necessidade de novas áreas para a produção de gado e para o cultivo agrícola.

Existem três espécies de primatas presentes nas florestas tropicais do Sudeste do México, *Alouatta palliata*, *Alouatta pigra* e *Ateles geoffroyi*. Nos últimos cinquenta anos a destruição maciça do habitat destas espécies resultou numa contracção significativa das populações originais, e assim a sua distribuição geográfica é hoje em dia muito diferente, estando os uivadores e os macacos aranha extintos em muitas áreas. As comunidades ainda existentes vivem em fragmentos de floresta húmida de extensão variável nas regiões mais a Sul do país (Estrada e Coates-Estrada 1995, 1996).

Ainda existem representantes de *Alouatta palliata* e *Ateles geoffroyi* na região de "Los Tuxtlas" em zonas de floresta tropical baixa, e este é o local que limita a sua distribuição geográfica a Norte, pelo que tem um valor biológico e cultural incalculável (García-Orduña 1995). Neste momento pensa-se que as populações existentes representem 16% para *Alouatta* e 26% para *Ateles* das populações originais. Em relação à fragmentação dos seus habitates, esta significa neste momento uma redução de 80-90% das áreas de selva originais (Estrada *et al.* 1995, 1996).

As populações actuais consistem em grupos isolados de indivíduos que vivem em grandes e pequenos fragmentos, que são ilhas rodeadas de mares de pasto para gado e de outra vegetação antopogénica (Estrada *et al.* 1996). Estrada e Coates-Estrada (1994) verificaram no seu estudo que o número de uivadores estava correlacionado positivamente com o número de anos de isolamento da floresta, com a distância em

relação ao fragmento mais próximo, e ainda que os fragmentos não perturbados tinham também maiores densidades de uivadores. Rodríguez-Luna, Fa, García-Orduña, Silva-Lopez e Canales-Espinoza (1987) observaram que apenas 21% da área de floresta natural fragmentada ainda continha primatas. A densidade ecológica de uivadores em fragmentos protegidos era de 23 indivíduos por Km^2 comparada com 3,6 indivíduos/Km^2 em fragmentos não protegidos.

A fragmentação e destruição das florestas tropicais resulta em reduções significativas no tamanho das populações animais originais, e no seu isolamento físico e biótico. Este último factor provoca uma interrupção na circulação genética entre as populações animais e por consequência pode resultar no aumento dos efeitos da depressão por consanguinidade; leva a um truncamento na matriz do habitat e ao surgimento de margens na floresta; e implica uma deterioração rápida ou gradual das condições ecológicas locais que resultam numa perda continuada das fontes de recursos (comida e parceiros sexuais) (Terborgh 1992).

Em "Los Tuxtlas" as populações de *Alouatta* podem estar especialmente ameaçadas porque as áreas de floresta localizadas à altitude que eles normalmente ocupam são as que estão a desaparecer mais depressa. Esta espécie parece estar limitada por factores ecológicos específicos como a temperatura, e/ou restrições comportamentais. A presença destes animais em zonas muito afectadas por modificações na estrutura do habitat deverá resultar da sua capacidade para se alimentarem de folhas e mesmo de espécies cultivadas pelo homem.

A população que se estudou, e como já se referiu, habita uma ilha no Lago de Catemaco. Neste lago existem quatro ilhas de origem vulcânica, das quais Agaltepec é a maior com uma superfície de aproximadamente 10 ha.

Em termos de vegetação esta apresenta diferentes zonas florestais, incluindo áreas de selva média subcaducifólia, de vegetação secundária, de vegetação ripária, e de pasto (López-Galindo e Acosta-Pérez 1998). As árvores que têm um perímetro de tronco à altura do peito igual ou superior a 30 cm estão numeradas, existindo neste momento um inventário florístico que inclui mais de 2000 árvores identificadas. Estas pertencem a 32 famílias, 58 géneros, e 63 espécies. Destaca-se a presença de 9 espécies da família Moraceae – árvores que, como já referiu, constituem normalmente uma fonte de alimentação muito importante para os uivadores.

Em termos de humidade distinguem-se dois períodos bem marcados. Um primeiro que compreende os meses de Fevereiro a meados de Maio, estação Seca, e um

segundo que se estende de Julho a Outubro, estação Húmida. Pode-se ainda assinalar um terceiro período entre Novembro e Janeiro em que se verificam valores intermédios em relação às estações antes indicadas (Rodríguez-Luna *et al.* 1993b). A precipitação média é de 4500 mm [dados da estação meteorológica mais próxima do local de estudo (Serio-Silva *et al.* 1995)].

Quanto à temperatura o clima é considerado quente e húmido com uma temperatura média de 24ºC (máxima 36.5ºC, mínima 11ºC).

3. Observação e Recolha de Dados

3.1. Protocolo de Observação

Na observação de seres vivos devem-se respeitar certos procedimentos de forma a evitar que o próprio investigador represente uma variável de perturbação para os objectos de estudo (Lehner 1979; Paterson 1992; Martin e Bateson 1993). No caso do trabalho em Agaltepec esta questão não constitui qualquer tipo de obstáculo para o bom curso das investigações, uma vez que os animais estão perfeitamente habituados à presença dos observadores. Hoje em dia a maioria dos animais da comunidade nasceu com os investigadores ao "seu lado". Apenas tivémos de ser cuidadosos no sentido de não produzir ruídos intensos que pudessem assustar os animais, principalmente quando estes estavam mais próximos do observador.

O início do trabalho de campo ocorreu em meados de Novembro de 1998, e estendeu-se até aos primeiros dias de Agosto de 1999.

O arranque da investigação foi marcado por observações exploratórias em que se cumpriram várias tarefas. A primeira foi o conhecimento da ilha e dos seus caminhos. Simultaneamente, e desde o primeiro dia de trabalho, começámos a proceder ao reconhecimento sistemático dos objectos de estudo. Para tal elaborámos fichas individuais de reconhecimento – uma vez que as que então existiam em muitos dos casos ou estavam desactualizadas ou simplesmente não tinham qualquer correspondência com as características dos indivíduos – onde se desenhavam as manchas que cada animal apresentava ou na cauda e/ou nas patas.

Este foi também o momento em que tomámos contacto com os comportamentos dos indivíduos, o que conduziria à definição do etograma (ver 3.3.). Toda esta fase prolongou-se até finais de Janeiro de 1999. Por esta altura estávamos prontos a começar a recolha dos dados. Tínhamos clarificado quais seriam os nossos objectivos; definido os métodos de amostragem; o nosso etograma estava completo; reconhecíamos sem qualquer dificuldade todos os animais; e havíamos elaborado as fichas de registro.

O período de recolha dos dados definitivos prolongou-se desde o princípio de Fevereiro de 1999 até ao princípio de Agosto do mesmo ano.

Ao longo de toda a pesquisa fomos também registando em vídeo (VHS-C) alguns pormenores do comportamento dos animais. Inicialmente a nossa intenção era fazer um registo com imagens de todas as categorias comportamentais presentes no

nosso etograma. No entanto com o avançar do tempo tornou-se evidente que as difíceis condições de visibilidade numa área que é densamente arborizada, adicionadas ao carácter instantâneo que caracteriza as interacções dos uivadores, fariam com que este projecto estivesse condenado ao insucesso. Ainda assim, as imagens recolhidas permitiram-nos *a posteriori*, já na fase de análise dos dados, clarificar algumas as peculiaridades inerentes à dinâmica das interacções entre os uivadores.

Em relação às folhas de registo, o formato destas foi definido no final do período de habituação seguindo uma lógica de harmonização de duas tarefas nem sempre facilmente conjugáveis, a observação e a recolha de dados. Mais pormenores acerca das folhas de registo são disponibilizados mais abaixo.

Considerámos ainda as condições climáticas que classificámos segundo a seguinte escala:

Quadro 2 – Escala climatérica utilizada neste estudo.

1. Pluviosidade/ Nublosidade	2. Temperatura	3. Vento
a) Limpo	a) Calor	a) Inexistente
b) Pouco nublado	b) Ameno	b) Fraco
c) Muito nublado	c) Fresco	c) Forte
d) Chuva	d) Frio	----------
e) Chuva Forte	----------	----------
f) Trovoada	----------	----------

Durante todo o tempo em que decorreu o trabalho de campo recorremos ainda à utilização de binóculos para auxiliar as observações (Cannon 10x25 Amm), e de um cronómetro para controlar a hora a que se deveriam iniciar os varrimentos.

3.2. O Processo de Amostragem

Neste estudo, que se centra sobre o comportamento dos machos, a nossa base de amostragem cobre a população inteira, os 13 machos adultos integrados na comunidade de Agaltepec.

Mas para uma conveniente recolha dos dados sobreveio a necessidade de aplicar técnicas de registo e de amostragem comportamental adequadas.

Na já referida primeira fase que constituiu o período de habituação, a amostragem *ad libitum* revelou-se como a mais indicada para o reconhecimento dos indivíduos, e também para tomar contacto com o leque de comportamentos apresentados pela espécie (Lehner 1979; Bernstein 1991; Martin *et al*. 1993). O valor heurístico de uma observação sem qualquer tipo de preconceito sistemático – aqui numa acepção de "pré-conceito" –, parece ser de valor indiscutível durante os primeiros passos de uma pesquisa desta natureza. Altmann (1974) considera que os dados produzidos por este tipo de enquadramento amostral são as notas de campo típicas, em que o observador anota todos os comportamentos que lhe pareçam relevantes.

No nosso caso, desde o primeiro momento que tentámos seguir o horário que mais tarde iríamos aplicar durante a recolha de dados. Assim, a nossa presença junto dos animais começava alternadamente ou às 7:00 ou às 12:00, prolongando-se por 5 horas. Neste período sempre que era observada uma conduta ela era anotada, tendo o cuidado de se tentar fazer uma primeira descrição dos diferentes aspectos que a enquadravam: identificação e acções dos intervenientes em termos de posturas, vocalizações, padrões de locomoção; consequências do comportamento emitido; local em que ocorreu; entre outros.

A escolha de qual animal observar num primeiro momento apenas estava dependente da necessidade de identificar todos os animais. Assim, procurávamos sempre encontrar um animal que não tivéssemos visto antes, ou para o qual ainda não possuíssemos um registo de identificação totalmente satisfatório.

O fim deste processo marcou uma definição definitiva do etograma e a elaboração das folhas de registo que foram os principais instrumentos de trabalho utilizados durante a recolha de dados. Totalizaram-se 190 horas de observações *ad libitum*.

No caso do nosso estudo não se procedeu à individualização de um período dedicado exclusivamente a um estudo piloto enquanto unidade temporal estanque em

que o investigador se dedica a testar a concordância entre os dados recolhidos e os comportamentos desempenhados pelos indivíduos. Existindo apenas uma pessoa a recolher dados, a verificação de que o investigador estava preparado para iniciar a recolha de dados definitivos surgiu paralelamente com o reconhecimento de todos os objectos de estudo, e com o formato final do etograma.

Mas uma vez que um dos principais objectivos do nosso trabalho passava pela observação da dinâmica dos subgrupos que se formavam, tivémos um especial cuidado em preparar-nos nesta fase exploratória para alguns dos problemas que surgem com a recolha de dados desta natureza.

As dificuldades na quantificação do tamanho dos subgrupos passam por três principais motivos. O primeiro tem a ver com o problema de contar os animais que estão dispersos no seu habitat onde a visibilidade é limitada. Sob estas condições quanto mais longe está o animal do observador ou quanto mais densa for a vegetação, maior a probabilidade de ele não ser incluído na contagem do tamanho de um dado subgrupo. Assim diferenças referenciadas acerca do tamanho dos subgrupos podem estar apenas a reflectir diferenças no grau de visibilidade ou da dispersão dos animais entre habitates. Em segundo lugar, comparações com resultados díspares no que diz respeito ao tamanho dos subgrupos podem resultar do facto dos dados terem sido recolhidos em períodos de tempo diferentes. É provável que à medida que uma investigação avança os objectos de estudo se tornem cada vez mais habituados ao observador, que por seu lado os consegue ver mais facilmente. Assim as probabilidades de eles serem incluídos numa contagem dos membros de um subgrupo aumenta. O terceiro ponto tem a ver com método que é utilizado para localizar os animais. Se os subgrupos são encontrados através da utilização de diferentes métodos ao longo de uma mesma investigação, as diferenças no tamanho destes pode simplesmente reflectir as diferenças dos métodos em si.

Quando em Fevereiro de 1999 se iniciou a recolha sistemática dos dados tinham-se já ultrapassado estes problemas. O primeiro pelo conhecimento que entretanto tínhamos já adquirido em relação aos percursos dos animais na ilha e dos caminhos a seguir, o que nos permitia muitas vezes antecipar os movimentos dos uivadores e colocarmo-nos em pontos estratégicos de onde os podíamos observar convenientemente (ex.: em cima de uma árvore). Em relação ao segundo problema, tinham-se já estão reconhecido exaustivamente todos os animais e suas características distintivas, e por outro lado os animais estavam perfeitamente dessensibilizados em relação à presença do

observador. Por fim o estabelecimento de uma metodologia própria para a recolha deste tipo de dados permitiu-nos ultrapassar o terceiro tipo de problemas.

De referir ainda que o sucesso na recolha dos dados, em especial dos dados relativos às relações socioespaciais dos indivíduos, se deveu acima de tudo a um período alargado de observações preliminares.

Quando se iniciou a recolha dos dados definitivos foram utilizados outros tipos de métodos de amostragem que passamos a enunciar.

A amostragem focal animal tornou-se uma técnica padrão nos estudos comportamentais com animais. Cada indivíduo é observado durante um determinado período de tempo (5 horas no nosso caso) para todas as categorias comportamentais consideradas no etograma (Altmann 1974). A grande vantagem deste tipo de amostragem é que o observador centra a sua atenção em apenas um animal, eliminando-se assim as possibilidades de persistência de um enviesamento por sobrerepresentação de comportamentos mais explícitos, e consequente perda de informações importantes.

Neste trabalho procedeu-se a um registo contínuo das categorias em que o focal era emissor, daquelas em que era receptor, e também dos comportamentos dos outros animais envolvidos em interacções sociais num determinado momento com o animal focal (Martin *et al*. 1993). Anotou-se ainda a identidade do emissor e do receptor, o contexto em que decorria a acção, e o local. Estes dados permitiram-nos averiguar quais as interacções que ocorreram entre os indivíduos, isto a um nível diádico.

Todos os registos foram realizados com base em frequências. Optámos por não considerar o factor tempo na nossa pesquisa já que as interacções dos uivadores são quase todas instantâneas. Naquelas categorias que têm uma maior duração (ex.: jogo), registávamos duas interacções distintas quando existia um intervalo maior ou igual a cinco segundos entre a sua emissão.

Em relação aos contextos estes estão relacionados com a actividade em que o focal estava envolvido quando a interacção decorreu. Estes contextos correspondem aos diferentes tipos de padrões de actividade que existem entre os uivadores: Alimentação; Locomoção; ou Descanso.

O registo do local em que decorria a interacção baseou-se na numeração identificativa que cada árvore tem e a que já fizémos referência acima.

O período diário de observações foi dividido em dois turnos, um matinal entre as 7:00 horas e as 12:00 horas, e um vespertino entre as 12:00 horas e as 17:00 horas. Em termos de padrões de actividade dos animais, esta divisão parece corresponder à divisão

do dia em duas metades. Todos os esforços foram ainda feitos de forma a que as observações começassem sempre à mesma hora, para que esta não viesse a constituir uma variável de perturbação para as comparações entre os dados recolhidos em diferentes dias.

A decisão de qual animal observar em cada dia de amostragem baseou-se num procedimento simples. Primeiro construiu-se uma base de dados com os nomes de todos os machos. No primeiro dia de observações escolheu-se aleatoriamente um indivíduo que foi seguido num dos turnos. Todos os outros animais foram então observados alternadamente nos dois turnos, seguindo sempre a base dos nomes. Só depois de todos terem sido observados em pelo menos um turno se voltou ao primeiro animal, que foi então focalizado no turno complementar àquele em que tinha sido observado no primeiro dia.

No final obtivémos 366 registos para interacções diádicas, isto durante 390 horas de observação. Cada animal foi focalizado durante 30 horas, o que corresponde a seis focais, três de manhã e três de tarde.

Para recolher os dados socioespaciais de proximidade entre indivíduos utilizou-se a amostragem por varrimento (Altmann 1974). A cada 15 minutos (registo instantâneo) verificou-se a posição espacial dos outros animais em relação ao focal, anotando-se a sua identidade. O registo prolongava-se durante um máximo de dois minutos após o início desse período. Desta forma pretendia-se obter uma maior fiabilidade e uniformização dos dados recolhidos. Devido à impossibilidade de conseguir registos exactos das distâncias, optámos por utilizar uma chave constituída por diferentes classes de distância. As classes consideradas foram: *1*. contacto; *2*. < 1 metro; *3*. 1 a 7 metros; *4*. 8 a 15 metros; *5*. mesma árvore. Esta última categoria tem por objectivo incluir no mesmo registo de varrimento animais que se encontrassem na mesma árvore quando esta tivesse uma copa com mais de 15 metros.

A escolha destas categorias partiu das nossas observações preliminares. Desde o primeiro momento que fomos recolhendo dados relativos às distâncias que os machos mantinham entre si, os quais depois de analisados nos levaram à definição destas categorias. Estas, apesar de não serem exaustivas no que diz respeito à quantificação de todas as possibilidades de distanciamento entre os indivíduos, permitem-nos com alguma segurança definir áreas de proximidade qualitativamente diferenciadas.

A decisão de utilizar esta metodologia para recolher os dados relativos à composição e movimentos dos subgrupos resulta das vantagens que os varrimentos

realizados em relação a um focal apresentam ao permitirem uma avaliação mais correcta dos movimentos de cada indivíduo e do tempo passado sozinho (Doran 1997). É virtualmente impossível localizar todos os grupos existentes em cada período amostral para populações que não se encontrem em cativeiro, e em que os subgrupos têm tendência a mudar de composição várias vezes durante o dia.

Por fim foram recolhidos dados relativos aos padrões de actividade dos machos também através de uma amostra por varrimento que compreendeu as seguintes categorias: 1. Descanso; 2. Alimentação; 3. Locomoção. Estes varrimentos repetiram-se também a cada 15 minutos (registo instantâneo). O tipo de actividade anotado era o que no momento do registo estava a ser emitido pela maioria (mais de 50%) dos machos presentes no grupo. Nos casos em que existia um empate quanto ao número de indivíduos que estava a desempenhar o mesmo tipo de actividade, considerávamos aquela em que o focal estava envolvido.

Os dados relativos aos padrões de actividade tiveram como principal objectivo averiguar a forma como os animais distribuem o seu tempo pelos diferentes tipos de actividades, e cruzar essa informação com outras variáveis ecológicas e comportamentais.

Para cada um destes conjuntos de dados obtidos por varrimento obtiveram-se 1638 registos, 819 para cada turno. Estes correspondem a 126 registos por animal.

Todos os animais foram observados durante o mesmo tempo.

Uma das questões que se coloca ao investigador que trabalha neste campo é a que concerne ao tempo não observável. Este pode constituir um grande problema para a representatividade das amostras. No início da nossa pesquisa pensámos em seguir a proposta de Paterson (1992), que sugere que se numa sessão – 5 horas neste caso – o tempo para a categoria não observável ultrapassa um terço do tempo total da amostra focal – no nosso caso 1 hora e quarenta minutos para os dados comportamentais, ou 7 registos de varrimento –, ela deverá ser rejeitada no tratamento final dos dados.

No entanto com o avançar do trabalho de campo, e mais tarde no momento de se proceder ao tratamento dos dados, tornou-se claro que, especialmente no que diz respeito aos varrimentos, a ausência de um registo que fosse iria corromper a validade dos dados e complicar muito a sua análise. Assim optámos por não considerar as amostras em que faltasse algum registo de varrimento.

O tamanho da amostra foi determinado pelo método da coerência interna (Martin *et al.* 1993). Depois de já termos recolhido uma quantidade de dados significativa,

procedeu-se a uma divisão aleatória destes em duas metades, analisando-se então cada uma delas separadamente. No nosso estudo este procedimento foi aplicado no final do mês de Maio, e na altura concluímos que seria necessário recolher mais dados, uma vez que não chegámos a conclusões coerentes entre os dois conjuntos de dados. Depois de recolhidos os todos os dados (Agosto de 1999) repetimos o processo e aí sim confirmámos a existência de dados suficientes.

3.3. O Etograma

A necessidade de reconhecimento e classificação dos comportamentos dos animais por parte dos investigadores, conduziu ao surgimento dos etogramas. Estes são instrumentos indispensáveis que se revestem de um carácter prático de inventariação dos padrões de comportamento de uma espécie, incluindo a descrição da totalidade do seu repertório (Vieira 1983).

Em relação aos etogramas, e decorrendo da própria metodologia que se utiliza neste tipo de trabalhos, o investigador vê-se obrigado a definir unidades de carácter individualizado que são a única forma através da qual este pode quantificar os seus dados. As categorias que constituem os etogramas não são, ao contrário do que alguns autores já defenderam, construções abstractas do observador (Martin *et al*. 1993, Casanova 1996). Se, como Martin *et al*. (1993: página 40) defendem "*... as categorias observadas devem reflectir algum tipo de teoria implícita não tendo existência por si mesmas independentemente do observador...*", então todos os dados recolhidos no estudo do comportamento animal não seriam mais do que abstracções sem qualquer tipo de correspondência com os comportamentos dos animais. O investigador poderia, mesmo que inconscientemente, manipular *ab hoc et ab hac* a realidade observada, afeiçoando o comportamento dos animais às questões e hipóteses que quer ver respondidas, quando o processo de planeamento científico deve ser o inverso, o investigador formula as suas hipóteses a partir do comportamento que observa e que quer explicar.

Todas as categorias constantes num etograma têm obrigatoriamente de ter correspondência directa com o comportamento dos animais. A interpretação que o investigador faz destas é que poderá variar conforme se trate de um de estudo com uma abordagem física – onde importará descrever, por exemplo, partes corporais envolvidas ou movimentos e posturas –, ou com uma abordagem funcional – em que se poderão analisar as funções próximas que resultam da acção imediata do comportamento do emissor sobre si mesmo, sobre os outros, ou sobre o ambiente, ou as funções últimas que representam o valor adaptativo do comportamento emitido em termos de melhoria das aptidões do emissor, assim como a forma que os mecanismos de selecção natural tomam com o objectivo de conservar essa conduta.

Uma primeira fase do nosso projecto passou exactamente pela observação, registo, e reconhecimento sistemático dos diferentes comportamentos emitidos pelos

uivadores. Dedicando especial atenção aos machos, género que seria objecto deste estudo, não se deixou, no entanto, de observar os restantes animais, na tentativa de compreender a dinâmica do estabelecimento de relações entre diferentes classes de idade e sexo. No final desta fase exploratória já se tinha definido um catálogo comportamental para os machos desta comunidade.

Este foi então refinado, e procedeu-se à definição exacta de cada uma das categorias comportamentais a observar. O etograma inclui todas as categorias de comportamento diádico observadas entre os machos.

Será importante referir o facto de um dos trabalhos anteriormente realizados com esta comunidade ter sido exactamente a descrição extensiva do comportamento através da construção do etograma dos uivadores (Sánchez 1993). Este documento em conjunto com o trabalho de Garcia (2000) constituíram uma base sólida a partir da qual definimos o nosso próprio etograma.

No entanto o trabalho que agora é apresentado difere em muitos aspectos dos referidos. Em relação ao primeiro, a principal diferença assenta na perspectiva descritiva do comportamento com um objectivo central de elaboração de um etograma completo do comportamento da espécie. Em relação ao trabalho da segunda autora, as problemáticas discutidas debruçaram-se sobre características do comportamento que aqui não são abordadas, como é o caso do comportamento sexual dos machos. Assim sendo, o etograma em que baseámos as nossas observações é distinto tanto de um como de outro trabalhos.

O nosso etograma encontra-se dividido em dois principais grupos de categorias: A. comportamento afiliativo; B. comportamento agonístico. Algumas categorias têm um carácter dual, já que evocam sempre uma resposta por parte do receptor (ex.: a perseguição por parte de A implica sempre a fuga de B), outras ocorrem apenas unidireccionalmente (ex.: evitar outro indivíduo), e outras podem ou não resultar numa resposta (ex.: o olhar fixo por parte de A pode ou não induzir a uma resposta por parte de B). Deve-se referir ainda que não foram consideradas com grande profundidade a vocalizações destes animais, o que, apesar do valor indiscutível que a sua inclusão acrescentaria a este trabalho, mostrou-se impossível dado os condicionalismos que enfrentámos em termos de tempo e recursos.

No que diz respeito ao comportamento afiliativo, este compreende todas as interacções que beneficiam o estabelecimento, reforço e/ou estabilidade de comportamentos sociais que promovam a coesão dentro dos grupos. Mas talvez a

melhor proposta para enquadrar os comportamentos afiliativos numa determinada unidade passe pela inclusão da noção de espaço social (Dias 1998). Os comportamentos que impliquem a aceitação de outro indivíduo num espaço pessoal determinado por um limiar de tolerância, serão os afiliativos.

Entre os primatas o comportamento social mais generalizado é a catagem social (Seyfarth e Cheney 1984; Jurmain *et al.* 1994). Moynihan (1967) comenta que a alocatagem ocorre provavelmente em todos os primatas do Novo Mundo, mas que parece ser menos frequente entre os macacos uivadores e nos macacos esquilo. Já Carpenter, refere a raridade da catagem entre os uivadores não tendo observado qualquer episódio deste comportamento nos seus trabalhos de 1934 e 1965. Bernstein (1964) refere a ocorrência de cinco episódios de catagem, todas eles de curta duração entre os uivadores da Ilha de Barro Colorado. Richard (1970) afirma que a alocatagem nunca ocorre entre os uivadores.

Haverá que ter em atenção quando se analisa a alocatagem nos uivadores que eles não apresentam um grau de oponibilidade do polegar equivalente aos dos primatas do Velho Mundo (Neville 1972), e que existem diferenças nas cargas de parasitas. No entanto, já se provou que estes factores não justificam as diferenças inter-específicas em termos de alocatagem observadas dentro do género *Alouatta* (Sánchez-Villagra, Pope e Salas 1998).

Em princípio a ausência de alocatagem parece dever-se há existência de diferenças entre espécies em relação à hierarquização das relações dentro dos grupos. A alocatagem assume, nos grupos de primatas onde existam relações de dominância muito marcadas, um valor adaptativo significativo enquanto conduta apaziguadora e de aproximação entre indivíduos de estatuto diferente (Vieira 1983). Por exemplo, ao contrário do que acontece em *Alouatta seniculus*, as fêmeas de *A. palliata* não formam alianças cooperativas entre si, e não estruturam matrílineas dentro dos grupos (Sánchez-Villagra *et al.* 1998).

Por outro lado, apesar de se assumir normalmente que a alocatagem é benéfica, este é também o padrão de comportamento social mais dispendioso em termos de tempo, o que pode impor restrições aos horários dos animais (*time budgets*). O tempo, tal como a energia, deve ser encarado como um recurso limitado pelo qual os indivíduos competem (Moynihan 1976). Esta perspectiva parece ser reforçada pelo facto de se ter observado que em espécies de uivadores com uma dieta mais frugívora, como os uivadores pretos, existe a alocatagem. Desta forma poderão existir, a par dos factores

sociais já referidos, algumas restrições ecológicas ao desenvolvimento de determinados padrões de interacção dentro dos grupos, pelo que será também de esperar que populações diferentes da mesma espécie, sob condições ecológicas diferentes, apresentem padrões distintos de alocatagem e de outros comportamentos. Neste estudo apenas observámos um episódio de catagem dirigido por uma fêmea adulta em relação a um macho adulto durante um período de descanso, pelo que este comportamento não foi considerado no nosso etograma.

De uma forma geral as categorias de comportamento afiliativo que considerámos podem ser divididas em três grupos: comportamentos de proximidade e de reconhecimento – sentar junto de outro indivíduo com contacto corporal, o toque boca-boca, boca-nariz, mão-cauda, mão-testículos, nariz-nariz, e o olfactear testículos –; o reconhecimento ou saudação interindividual ritualizada também conhecida por cerimónia de saudação; e os comportamentos de jogo – convite ao jogo, jogo, jogo duro.

Em relação à cerimónia de saudação, o sentido que esta designação aqui assume é o de um padrão de comportamento de grande complexidade que foi modificado no decurso da evolução para veicular informação utilizada no apaziguamento dos congéneres e/ou no estabelecimento ou manutenção dos elos sociais (Vieira 1983; Wilson 1975 *in* Vieira 1983).

Este comportamento foi primeiro descrito por Glander (1980). O autor considera-o estereotipado, e as características gerais que o caracterizam são: os participantes são sempre do mesmo sexo; machos com mais de dois anos não emitem este comportamento em relação a animais da sua idade ou mais velhos; mas é frequente observar os machos com mais de dois anos a participar em cerimónias de saudação com machos com menos de dois anos (Glander 1980).

No que diz respeito ao jogo social, este refere-se ao jogo dirigido a outros indivíduos, e, sendo um padrão de interacção recíproco, assume uma importância afiliativa muito significativa. O jogo social ajuda indiscutivelmente a expor os animais jovens aos seus parceiros de grupo, e facilita a sua socialização e condicionamento social positivo (Bernstein 1970; Baldwin e Baldwin 1976).

O jogo é uma actividade desempenhada pelos indivíduos que parece não trazer qualquer benefício imediato óbvio para o actor, durante a qual são utilizados padrões de movimento semelhantes àqueles utilizados em contextos funcionais específicos, mas com uma nova configuração. Os padrões motores utilizados durante o jogo podem reunir todas ou algumas das seguintes propriedades estruturais: exageração dos

movimentos, repetição das acções motoras, e fragmentação ou desarranjo das sequências habituais das acções motoras (Martin e Caro 1986).

A maioria dos estudos trata o jogo como sendo um comportamento tipicamente juvenil que fornece benefícios a longo prazo para a idade adulta através da melhoria de capacidades motoras, sociais ou cognitivas. Mas o facto de existir jogo entre os indivíduos adultos sugere que este pode trazer benefícios a um nível imediato (Pellis e Iwaniuk 1999).

O jogo nos uivadores foi já descrito como esteriotipizado (Jones 1983) e como não esteriotipizado (Altmann 1959). Ambas as perspectivas são correctas já que os padrões de comportamento que ocorrem durante o jogo são repetidos e existem em número limitado, mas as combinações e sequências desses comportamentos são virtualmente ilimitadas (Zucker e Clarke 1992). Os comportamentos incluídos nas descrições de jogo entre uivadores incluem: mordida e simulação de mordida; perseguição; luta; puxar; empurrar; patada; pendurar-se pela cauda; abrir a boca; ou puxar a cauda.

O facto de os uivadores terem de fazer uma pausa após a alimentação para que a digestão prossiga, pode ser o factor chave para o declínio nas taxas de jogo social à medida que os jovens deixam de consumir leite materno para passarem a comer mais alimentos sólidos (Zucker *et al*. 1992). Zucker *et al*. (1992) no seu estudo com *A. palliata* afirmam que nunca observaram machos adultos a jogar, mas no nosso estudo que se centrou exclusivamente nas relações sociais dentro deste género o jogo foi observado.

No caso dos uivadores a raridade de ocorrência de outras formas de comportamento social como a alocatagem ou a agressão, determina para o jogo uma importância central na compreensão de mudanças nos padrões comportamentais e organização social (Zucker *et al*. 1992). À medida que os habitates mudam ao longo do tempo, seja por flutuações naturais ou devido à desflorestação, o impacto que isso tem no comportamento social pode ser avaliado através de alterações no comportamento de jogo. Nos casos em que o habitat se mantém relativamente estável, mudanças noutras variáveis, em especial na demografia, podem ser responsáveis por mudanças ocorridas ao longo do tempo nos níveis de jogo. Por exemplo, na relação entre jogo e demografia, o tamanho dos grupos influencia a expressão dos comportamentos de jogo na medida em que o aumento do número de indivíduos presentes corresponde a um aumento de potenciais parceiros.

Em relação ao comportamento agonístico, este é definido e entendido aqui como um conjunto de disposições que constituem um sistema de comunicação que visa regular os comportamentos hostis (Vieira 1983). E deve sublinhar-se o termo comunicação uma vez que, como já se disse antes, os comportamentos de natureza competitiva entre os uivadores são raros e quase sempre ritualizados, pelo que a comunicação pode funcionar como um amortecedor para as actividades individuais (Jones 1983). Quase todos os investigadores que trabalham ou trabalharam com estas espécies referem a raridade da ocorrência de interacções agonísticas (ex.: Carpenter 1934, 1964; Altmann 1959; Klein 1974).

Existem no entanto dois aspectos importantes que poderão ajudar-nos a enquadrar este aspecto particular do repertório comportamental dentro do género *Alouatta*. O primeiro diz respeito aos constrangimentos energéticos impostos aos animais resultantes do tipo de recursos que exploram. Como já vimos anteriormente, ao estarem condicionados em termos de metabolismo pelo nível de energia baixo que está em geral presente nos alimentos que consomem, seria em termos nutritivos inviável uma ocorrência desenfreada de comportamentos agressivos, que são indiscutivelmente mais dispendiosos em termos energéticos. Por outro lado, um segundo aspecto, os uivadores desenvolveram um sistema de comunicação vocal complexo que lhes permite mediar as relações entre os indivíduos no espaço, mesmo a grandes distâncias. Através da utilização deste sistema os animais evitam os conflitos abertos e, como resultado directo de uma monitorização intergrupal permanente, chega a existir uma sobreposição de territórios até a 100% sem que isto implique um aumento nas interacções agonísticas (Milton 1980; Rowe 1996).

O sistema agonístico dos uivadores parece assim ter evoluído no sentido de uma grande contenção na emissão de comportamentos que implicam o ataque.

Esta tendência geral está espelhada no nosso etograma. O sistema agonístico da comunidade estudada foi dividido em quatro subagrupamentos: comportamento agressivo, comportamento submisso, comportamento apaziguador, e outros comportamentos. Das 17 categorias que compõem o sistema agonístico, apenas 3 implicam um contacto directo entre os intervenientes que pode comprometer a sua integridade física.

O comportamento agressivo envolve acções em que um animal ameaça, tenta, ou consegue mesmo infligir danos em outro (Hamburg 1971; Drews 1993). Apesar de não podermos ter certezas em relação ao papel adaptativo do comportamento agressivo no

curso da evolução, as seguintes propostas merecem algum destaque. O comportamento agressivo resulta no aumento dos meios de defesa através dos mecanismos de selecção natural (Iwasa e Pomlankowski 1994). Permite, ou pelo menos aumenta, as possibilidades de acesso a recursos escassos como comida, água, ou fêmeas sexualmente receptivas (van Hooff *et al.* 1992). Pode contribuir para uma utilização efectiva dos habitates, permitindo uma distribuição dos animais pelos recursos disponíveis – uma função de distanciamento intergrupal através da existência de tensão. Abona a resolução de disputas dentro dos grupos sem que os animais necessitem de sair dos grupos. O comportamento agressivo ajuda a desenvolver um meio social onde exista um certo grau de previsibilidade nas relações entre indivíduos, o que conduzirá ao surgimento de lideranças dentro dos grupos, em especial durante situações de perigo, e de relações hierarquizadas. Em princípio favorece a emergência de um certo grau de reprodução diferenciada, já que é esperado (ainda que em muitos casos assim não aconteça) que machos mais agressivos passem mais genes para as gerações subsequentes (Dewsbury 1982).

Este agrupamento dos comportamentos agressivos inclui as já referidas três categorias de agressividade aberta: bofetada, mordida, e empurrão; comportamentos de exibição ou apresentação: aproximação ameaçadora, ameaça, olhar fixo, mostrar dentes, lingueteo, sacudir ramas e/ou partir ramas, e suplantar; e ainda a perseguição.

Quanto aos comportamentos submissos estes assumem aqui um carácter de distanciamento espacial. Na presença de outro animal, o actor pode ceder um determinado recurso, reconhecendo o estatuto mais elevado de outro animal sem que existam interacções agressivas. No nosso etograma estas interacções foram: evitar outro indivíduo, afastamento. Estas interacções integram-se nas estruturas sociais de atenção, em que os indivíduos subordinados prestam uma especial atenção aos dominantes (Chance 1976 *in* Vieira 1983). Noutros casos a partida do actor ocorre após a emissão de um comportamento agressivo a que este não pode ou não quer responder: fuga.

O comportamento apaziguador distingue-se dos anteriores pelas suas consequências, já que a emissão por parte de um animal desta conduta assegura-lhe a possibilidade de manter a sua posição espacial. O auto-reconhecimento do estatuto mais baixo parece inibir a agressividade por parte dos animais dominantes.

Por fim temos um último tipo de interacções designado por outros comportamentos, e representado aqui por uma categoria: ignorar. Perante a emissão de

um comportamento de ameaça um indivíduo pode ignorar de forma manifesta o emissor.

Uma descrição pormenorizada de cada uma destas categorias pode ser consultada em anexo.

Por outro lado, uma vez que o comportamento social se encontra enquadrado por contextos específicos, foram definidos os seguintes: 1. Descanso, que inclui dormir assim como sentar ou estar deitado imóvel ou sem interagir com outros indivíduos; 2. Locomoção, que engloba o mudar de posição numa mesma árvore, mudar de árvore, ou a progressão para uma nova área; 3. Alimentação, que se refere à busca e ingestão de comida (Stoner 1996).

3.4. Análise e Tratamento dos Dados

Para a análise e tratamento dos dados recolhidos neste estudo utilizaram-se diferentes softwares para poder explorar de forma conveniente as informações recolhidas. As bases de dados originais foram introduzidas em Excel 2000®, versão 9.0. Mais tarde para realizar os diferentes testes estatísticos utilizaram-se os programas Statistical Package for Social Sciences®, versão 8.0; e Statistica®, versão 5.0.

Antes de aplicarmos as diferentes provas estatísticas analisámos os nossos dados quanto à distribuição destes. O teste aplicado foi o de Kolmogorov-Smirnov, o qual avalia o grau de concordância entre a distribuição de um conjunto de valores (observações) com alguma distribuição teórica específica normal. Os resultados para os diferentes testes realizados para cada variável, aliados ao facto das nossas variáveis serem medidas de forma contínua, e serem homogéneas, levaram-nos a utilizar ao longo do tratamento dos dados provas estatísticas paramétricas.

Nos casos em que o objectivo era comparar os resultados obtidos para duas medições distintas para uma mesma variável, utilizámos a prova de "Student-t" para amostras dependentes. Esta prova foi bastante útil para analisar as diferenças entre variáveis medidas em diferentes estações do ano. Para testar as influências de uma variável independente sobre uma qualquer variável dependente, utilizámos a "one-way ANOVA" – este teste foi utilizado para analisar as influências do parentesco e da idade sobre diferentes variáveis. Para analisar as correlações entre variáveis, utilizámos o coeficiente de correlação de "Pearson r" (Chao 1999, Siegel e Castellan 2001).

Em todos estes testes o nível de significância estatística considerado foi de $p < 0,05$.

Utilizaram-se ainda duas técnicas de análise multivariada, a análise Cluster e as Coordenadas principais. Ambas as técnicas permitem-nos organizar os dados sobre a forma de grupos (Clusters) com as observações (ou indivíduos), de forma a que dentro dos grupos se reúnam as observações mais homogéneas, e que os grupos obtidos sejam o mais heterogéneos possível entre si.

O registo sistemático da presença dos machos na vizinhança de um animal focal permite-nos avaliar a distribuição espacial dos indivíduos a um nível diádico. Uma das formas de realizar esta análise é através da contabilização do número de vezes em que cada par de animais foi observado em conjunto.

No entanto, vários autores que trabalharam neste tipo de estudos sugerem a utilização de medidas relativas de associação que permitem o cálculo de Índices de Associação Diádica.

Neste estudo optámos pela utilização de um índice a que se dá o nome de "Twice-Weight", e que apresenta a vantagem de permitir avaliar o nível de associação entre dois indivíduos de forma ponderada, já que tem em conta não só número de vezes em que estes são observados em conjunto, como também as vezes em que cada um deles foi observado sem o outro (Cairns e Schwager 1987).

A fórmula utilizada foi a seguinte:

$$I_{AB} = \frac{AB}{AB+A+B}$$

em que:

I_{AB} = Índice de associação entre dois indivíduos, A e B;

AB = Número de vezes em que os indivíduos A e B foram observados em conjunto;

A = Número de vezes em que o animal A foi observado sem o indivíduo B;

B = Número de vezes em que o indivíduo B foi observado sem o animal A.

Os valores deste índice variam entre 0, os dois animais nunca foram observados em conjunto, e 1, os animais foram observados sempre juntos. Foram calculados os índices para cada díada de animais, isto é, 78 combinações possíveis – n = 13.

Para poder avaliar a distribuição dos animais pelas diferentes categorias de distância, aplicámos diferentes valores de ponderação para as diferentes distâncias, de forma a que classes que correspondam a maior proximidade espacial fossem mais valorizadas. Assim, e segundo as distâncias consideradas – *1*. contacto; *2*. <1 metro; *3*. 1-7 metros; *4*. 8-15 metros; *5*. mesma árvore – , aplicaram-se os seguintes valores: *1*. 1; *2*. 0.50; *3*. 0.25; *4*. 0.125; *5*. 0.625.

Foi então aplicada uma fórmula que calculou um índice de proximidade entre os animais, tendo em conta as distâncias que estes mantiveram entre eles.

A fórmula utilizada foi a seguinte:

$$A = 1 - \frac{P((X1*1)+(X2*0.5)+(X3*0.25)+(X4*0.125)+(X5*0.0625))}{\begin{bmatrix} (X1*1)+(X2*0.5)+(X3*0.25)+(X4*0.125)+(X5*0.0625) \\ (X1*1)+(X2*0.5)+(X3*0.25)+(X4*0.125)+(X5*0.0625) \\ X1*1)+(X2*0.5)+(X3*0.25)+(X4*0.125)+(X5*0.0625) \\ \vdots \\ X1*1)+(X2*0.5)+(X3*0.25)+(X4*0.125)+(X5*0.0625) \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} (X1*1)+(X2*0.5)+(X3*0.25)+(X4*0.125)+(X5*0.0625) \\ (X1*1)+(X2*0.5)+(X3*0.25)+(X4*0.125)+(X5*0.0625) \\ X1*1)+(X2*0.5)+(X3*0.25)+(X4*0.125)+(X5*0.0625) \\ \vdots \\ X1*1)+(X2*0.5)+(X3*0.25)+(X4*0.125)+(X5*0.0625) \end{bmatrix}}$$

em que:

A = é o Índice de Distancias ponderadas entre dois animais;

P = é a probabilidade de que a condição apresentada ocorra mantendo-se todas as demais;

X1, X2...X5 = frequências observadas para as diferentes categorias de distância consideradas.

Por fim, para analisar o grau de linearidade das hierarquias de dominância, utilizámos o Índice de Linearidade de Landau (Martin *et al.* 1993).

A fórmula para este cálculo é a seguinte:

$$h = \frac{12}{n^3 - n} \sum_{a=1}^{n} \left[v_a - \frac{1}{2}(n-1) \right]^2$$

em que:

n = número de animais no grupo;

v_a = número de indivíduos no grupo que o indivíduo *a* dominou.

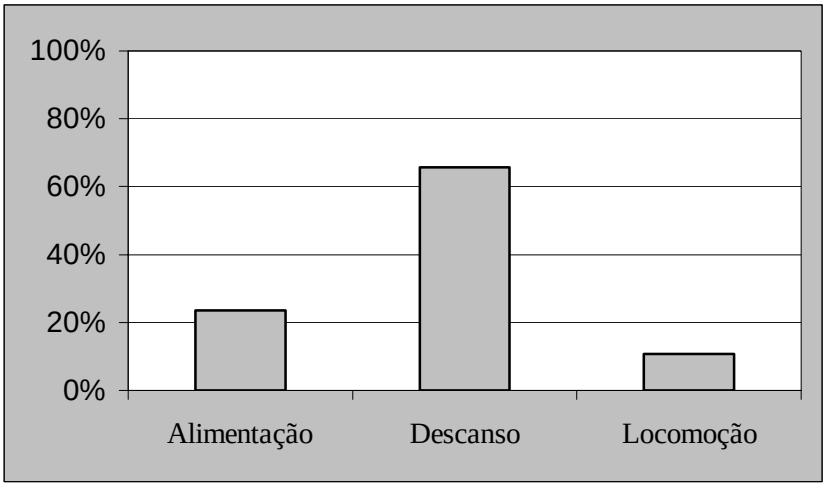
Os valores deste índice variam entre zero e 1.0, sendo que o valor 1.0 indica uma hierarquia perfeitamente linear (Martin *et al.* 1993).

III – Resultados

1. Padrão Geral de Actividades

O padrão geral de actividades dos machos deste grupo ao longo do período de estudo pode ser observado no **Gráfico 1**.

Gráfico 1 – Padrão geral de actividades dos indivíduos ao longo do período de estudo.

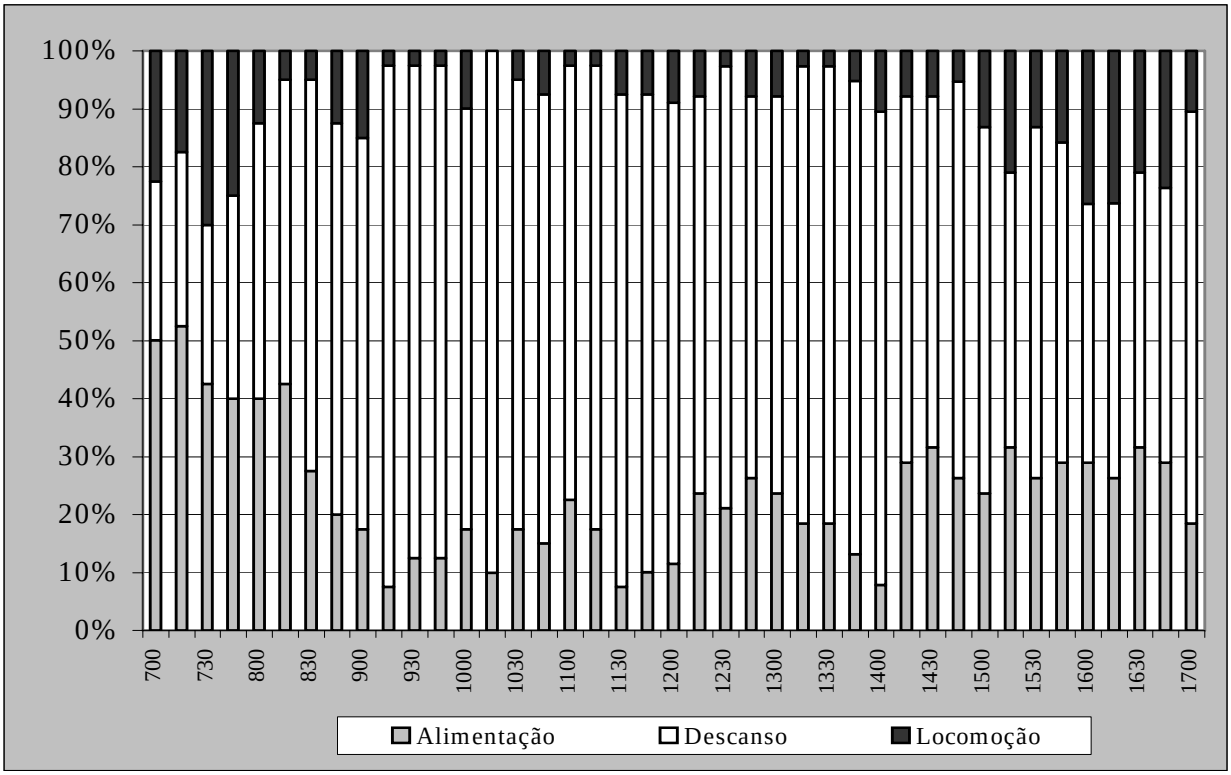


Pelo **Gráfico 1** podemos verificar que a actividade em que os animais mais despenderam tempo foi em Descanso (65,8%), seguido de Alimentação (23,57%), e por fim em Locomoção (10,74%).

O **Gráfico 2** dá-nos uma ideia do desenvolvimento das actividades dos animais ao longo do dia em termos de percentagem de tempo dedicado a cada padrão de actividade. Nas primeiras horas do dia, e até aproximadamente às 8:30, a actividade predominante é a Alimentação. Aliás, ao longo de todo o dia este período apresenta-se como aquele em que os animais passam mais tempo a alimentar-se. Também neste período de tempo a Locomoção apresenta valores bastante significativos, e pode-se observar no gráfico que os valores desta actividade continuam a apresentar níveis altos nos registos até a um momento um pouco depois do início do decréscimo da Alimentação. A partir desta hora o Descanso assume-se como a actividade mais representativa.

Gráfico 2 – Espectro das actividades dos animais ao longo do dia:

tempo total de estudo.



Entre as 10:30 e as 11:15 existe um novo período de Alimentação. No entanto não se verifica um aumento na Locomoção, o que sugere que em geral os animais se alimentam na vizinhança dos locais onde estão a descansar. No período entre as 12:15 e as 13:30, distingue-se um novo período de Alimentação que, pelos níveis de Locomoção observados, parece revestir-se das mesmas características do que antes foi descrito.

A partir das 14:15 aumentam novamente os níveis de Alimentação – nunca chegando, no entanto, a apresentar valores superiores aos de Descanso –, até às 17:00. Depois das 15:15 a Locomoção aumenta, atingindo um pico entre as 16:00 e 16:45. No último registo do dia (17:00), a actividade mais representativa é o Descanso, que parece resultar da intensidade das actividades alimentares e de deslocação precedentes.

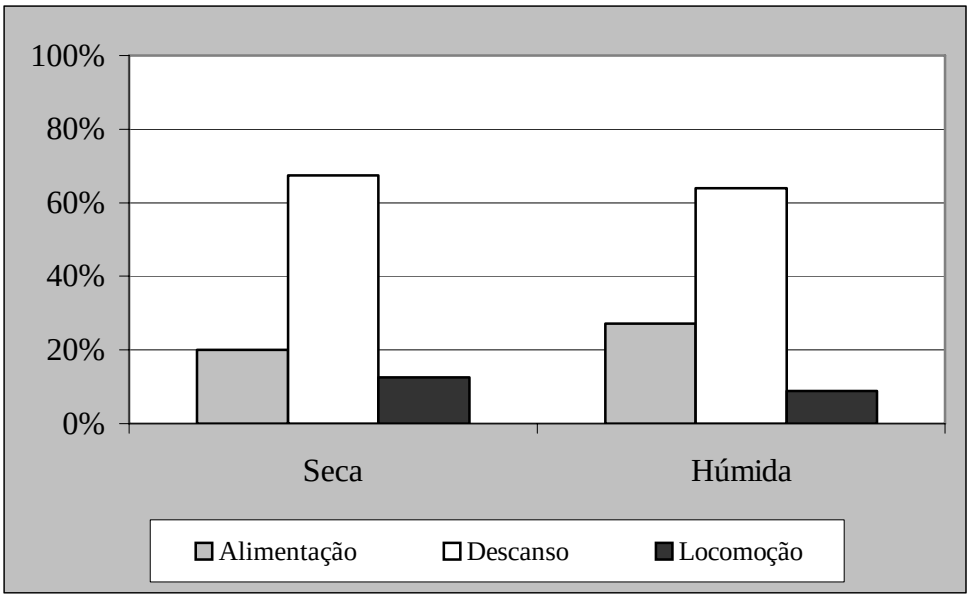
1.1. Padrões de Actividade por Estação

As tendências gerais de distribuição do tempo pelas diferentes actividades são confirmadas pela análise das actividades dos animais nas diferentes estações (**Gráfico 3**).

No entanto, apesar desta disposição geral ser mantida, pode-se observar a existência de diferenças no tempo gasto em cada actividade nas diferentes estações. Assim, e no que diz respeito à Alimentação, pode-se ver que durante a estação Húmida os animais passam mais tempo a alimentar-se do que na estação Seca (Seca 20,02%; Húmida 27,11%). Por outro lado, acontece o inverso no que diz respeito ao Descanso, em que existe uma diminuição do tempo despendido nesta actividade durante a estação Húmida (Seca 67,4%; Húmida 63,98%). Por fim, no que diz respeito à Locomoção, também existe uma diminuição no tempo investido em deslocações durante a estação Húmida (Seca 12,58%; Húmida 8,91%).

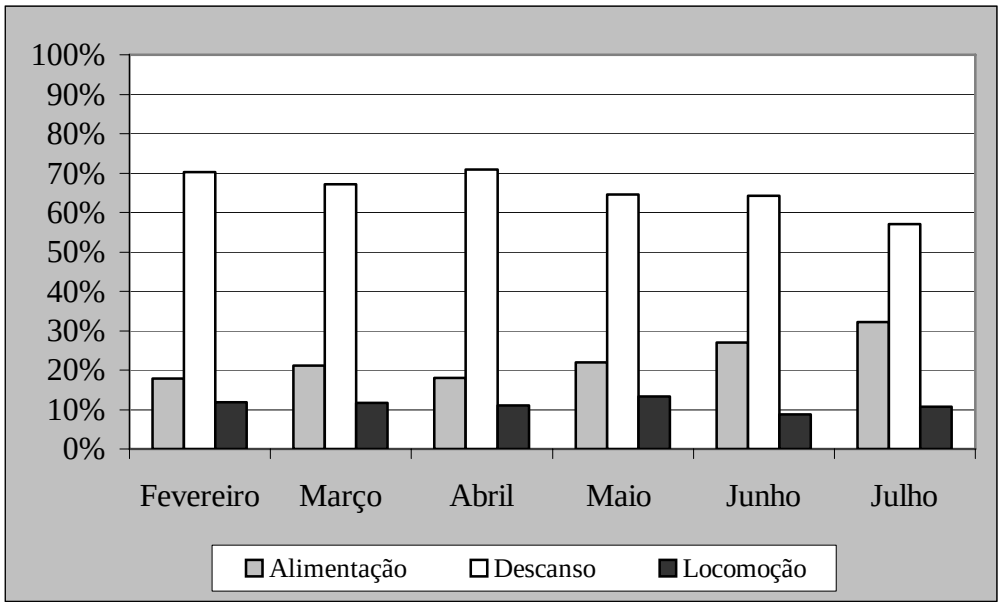
Estas diferenças entre os padrões de actividade entre estações são confirmadas pela realização de uma prova de Student-t para amostras dependentes ($t = 3,862107$; $p < 0,01$).

Gráfico 3 – Padrões de actividade por estação.



No **Gráfico 4** podemos observar a evolução do tempo aplicado em cada padrão de actividade ao longo dos diferentes meses de estudo.

Gráfico 4 – Padrões de actividade por mês de estudo.



Confirma-se aqui a evolução constatada anteriormente nos dados referentes aos padrões de actividade por estação (**Gráfico 3**). Podem observar-se as diminuições tanto do tempo de Descanso como de Locomoção, e o aumento da Alimentação à medida que avançamos da estação Seca para a estação Húmida. Em termos percentuais, o tempo gasto em Descanso desce de um valor no primeiro mês de estudo (Fevereiro) de 70,24%, para 57,14% em Julho. A Alimentação aumenta de um nível de 17,86% em Fevereiro, para 32,14% em Julho. Em relação à Locomoção, parte-se de um valor inicial de 11,9%, para um valor de 10,71% no último mês de observações.

No que diz respeito às diferenças entre a distribuição do tempo ao longo do dia pelas diferentes actividades entre estações, pela interpretação das representações gráficas que se apresentam abaixo, pode-se concluir que de uma maneira geral estas diferenças são mais de carácter quantitativo do que qualitativo. Em ambas as estações existem quatro picos de alimentação ao longo do dia: um primeiro logo pela manhã; outro já a meio da manhã; um terceiro aproximadamente entre as 12:15 e 13:30; e um último mais tarde, normalmente depois das 14:30.

Gráfico 5 – Espectro das actividades dos animais ao longo do dia: Estação Seca.

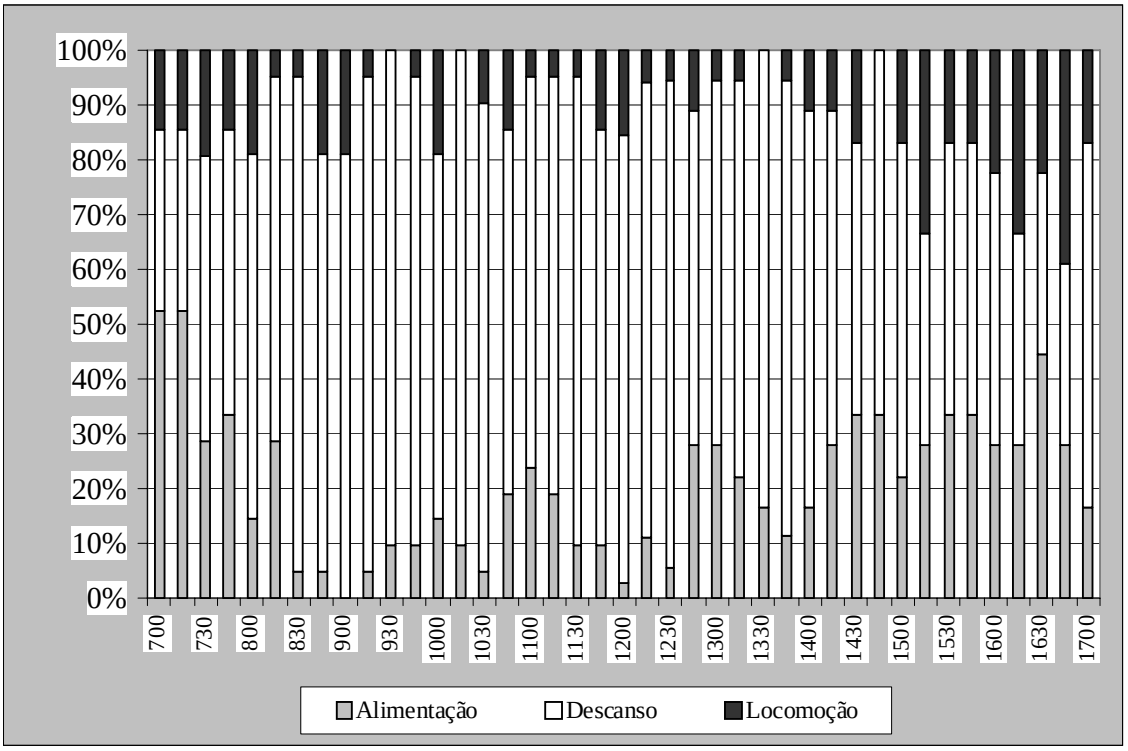
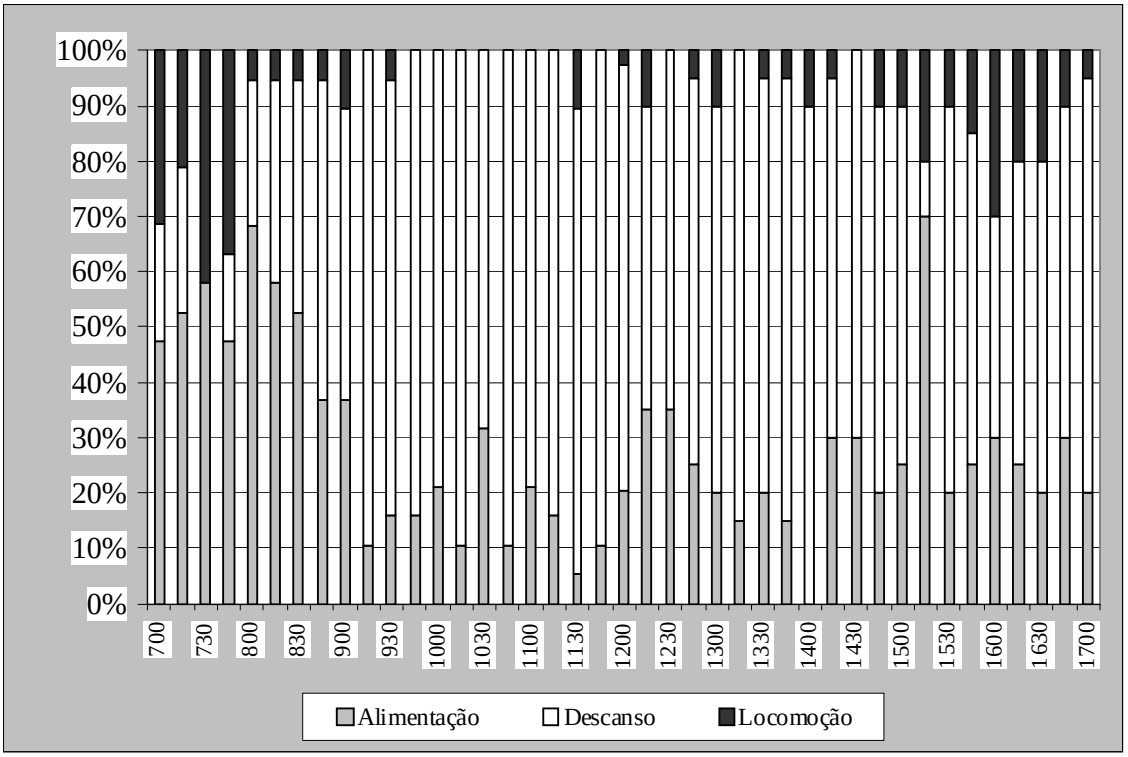


Gráfico 6 – Espectro das actividades dos animais ao longo do dia: Estação Húmida.



De forma idêntica, as actividades de Descanso e Locomoção apresentam uma distribuição semelhante entre estações.

As diferenças que se assumem como mais evidentes, são as que têm que ver com a diminuição bastante acentuada do tempo dedicado à Locomoção durante a estação Húmida. Esta situação é especialmente evidente no período que vai das 9:45 às 11:15, em que não existiram quaisquer registos desta actividade.

2. Caracterização das Interacções Sociais

Podemos observar no **Quadro 3** um resumo das interacções sociais Afiliativas e Agonísticas totais, por estação, e por padrão de actividade.

Em termos totais, verifica-se que ao longo do período de estudo as interacções Agonísticas apresentaram uma maior frequência em relação às interacções Afiliativas (Interacções Agonísticas 53,6%; Interacções Afiliativas 46,3%), diferenças estas que não são no entanto estatisticamente significativas – t = 1,0931; p = 0,277758.

No que diz respeito aos valores por estação, e na estação Seca, existiu uma maior frequência de ocorrência de interacções Agonísticas (58,2%) do que Afiliativas (41,8%) – t = 2,1617; p = 0,033752. Esta tendência inverteu-se na estação Húmida em que a Afiliação (50,9%) subiu para níveis superiores ao Agonísmo (49,1%). No entanto, e durante esta estação, os níveis de frequência dos diferentes tipos de comportamento são muito parecidos – t = 0,2091; p = 0,834955.

Comparando a evolução entre estações da ocorrência de comportamentos Afiliativos, vê-se que se passou de um valor de 44,6% na estação Seca, para 55,4% na estação Húmida – t = 1,3580; p = 0,178445. No que diz respeito às interacções Agonísticas, verificou-se um decréscimo dos 53,7% na estação Seca, para os 46,3% na estação Húmida – t = 1,4166; p = 0,160623.

Em relação às frequências de interacções sociais segundo o padrão de actividade associado à sua ocorrência, vemos que em Alimentação existiu um maior nível de agonísmo (Interacções Agonísticas 65,2%; Interacções Afiliativas 34,8%), sendo esta diferença significativa em termos estatísticos – t = 3,14341; p = 0,002372. Em Descanso, o tipo de interacções estabelecidas entre os animais distribuiu-se de igual forma entre as duas categorias de comportamento (Interacções Agonísticas 50%; Interacções Afiliativas 50%). Por fim em Locomoção os níveis de afiliação (55,6%) foram superiores aos de agonísmo (44,4%) – t = 1,05874; p = 0,293026.

Quadro 3 – Interacções Sociais: Valores Totais e Percentagens por Estação, e por Padrão de Actividade.

	Total de Interacções	Afiliativas Totais	% doTotal de Interacções	% do Total das Interacções Afiliativas	Agonísticas Totais	% do Total de Interacções	% do Total das Interacções Agonísticas
Total	580	269	46,4%	-	311	53,6%	-
Seca	287	120	41,8%	44,6%	167	58,2%	53,7%
Húmida	293	149	50,9%	55,4%	144	49,1%	46,3%
Alimentação	181	63	34,8%	23,4%	118	65,2%	38%
Descanso	282	141	50%	52,4%	141	50%	45,3%
Locomoção	117	65	55,6%	24,2%	52	44,4%	16,7%

Vemos também neste quadro que os animais foram mais afiliativos em Descanso (52,4%), enquanto que tanto para Alimentação como para Locomoção os níveis de afiliação foram mais baixos, e muito aproximados (Alimentação 23,4%; Locomoção 24,2%) – Descanso & Alimentação: t = 4,82484; p = 0,000007 ; Descanso & Locomoção: t = 4,26169; p = 0,000067 ; Alimentação & Locomoção: t = 0,16562; p = 0,86887.

Em relação ao comportamento Agonístico, verifica-se que este ocorre com maior frequência em Descanso (45,3%). Em Alimentação também existiu uma frequência relativamente alta de estes comportamentos (38%), enquanto que em Locomoção os valores de agonísmo foram bastante baixos (16,7%) – Descanso & Alimentação: t = 0,91908; p = 0,360922; Descanso & Locomoção: t = 4,00519; p = 0,000142; Alimentação & Locomoção: t = 3,76006; p = 0,000329.

2.1. Interacções Afiliativas

Podemos observar na no **Quadro 4** as interacções Afiliativas emitidas e recebidas pelos objectos de estudo.

Em média ocorreram 3,45 interacções afiliativas por cada díada, com um mínimo de 0 e um máximo de 11 (desvio padrão = 2,904).

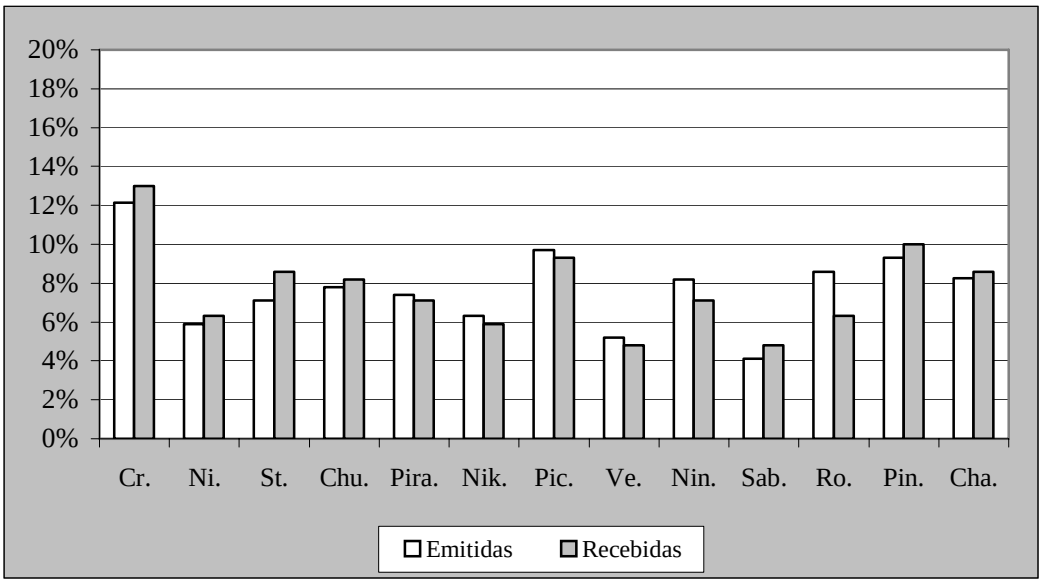
Quadro 4 – Matriz de Interacções Afiliativas.

↱	Cr	Ni	St	Chu	Pr	Nk	Pc	Ve	Nn	Sb	Ro	Pn	Cha	∑
Cr	-	2	5	4	1	2	4	1	1	0	4	6	3	33
Ni	1	-	0	3	0	0	2	2	0	0	4	2	2	16
St	3	0	-	4	1	3	0	0	0	5	0	2	1	19
Chu	5	2	3	-	2	0	0	2	1	0	1	1	4	21
Pr	1	2	3	1	-	2	6	0	1	0	0	3	1	20
Nk	3	0	5	0	2	-	1	2	1	0	1	1	1	17
Pc	6	0	1	0	5	2	-	1	3	2	0	1	5	26
Ve	5	2	0	1	0	2	1	-	1	1	0	0	1	14
Nn	2	0	0	1	0	4	4	3	-	3	1	2	2	22
Sb	0	2	2	0	1	0	0	1	1	-	1	3	0	11
Ro	1	3	2	1	0	1	2	0	4	1	-	5	3	23
Pn	4	1	2	2	5	0	3	0	5	1	2	-	0	25
Cha	4	3	0	5	2	0	2	1	1	0	3	1	-	22
∑	35	17	23	22	19	16	25	13	19	13	17	27	23	269

No **Gráfico 7** verifica-se que os animais que mais interacções deste tipo emitem são Cr, Pc e Pn, enquanto que Nc, Ve e Sb são os que menores frequências apresentam. Por outro lado, e em relação aos valores de recepção, os animais que receberam mais interacções foram os mesmos que mais emitiram – Cr, Pc e Pn –, e os que foram alvo de interacções afiliativas menos vezes foram Nk, Ve e Sb (ver também **Figura 1**).

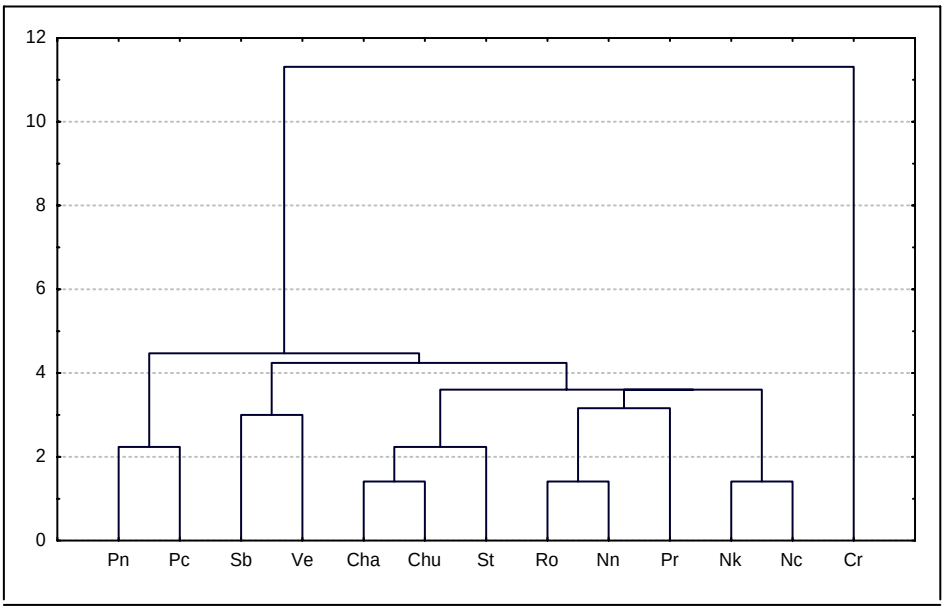
Realizou-se uma correlação de Pearson r para verificar a existência de relações entre a emissão e recepção de comportamentos afiliativos, e resultados apontam para uma correlação positiva muito estreita entre as frequências destes dois parâmetros de afiliação – $r = 0,9$; $p < 0,05$.

Gráfico7 – Interacções Afiliativas emitidas e recebidas: valores percentuais por indivíduo.



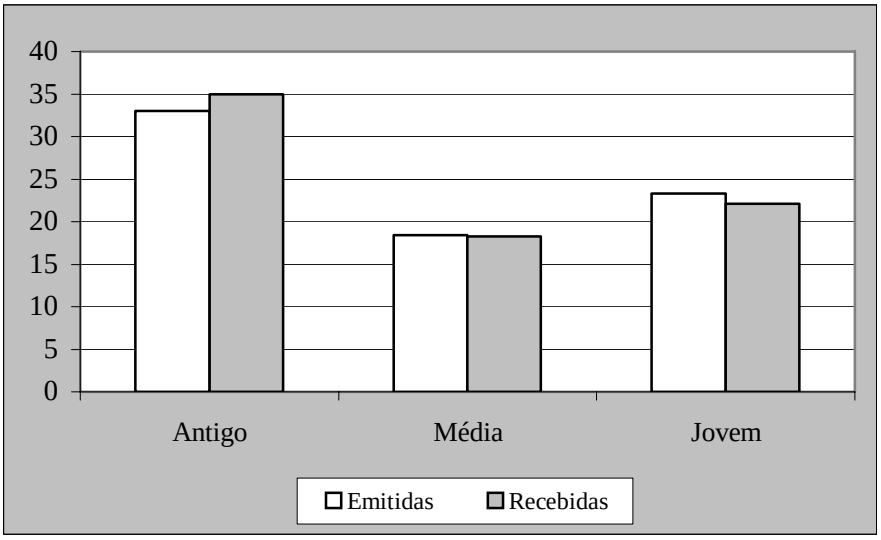
A **Figura 1** representa o grau de semelhança entre indivíduos em termos de interacções Afiliativas – análise de Cluster.

Figura 1– Dendograma representando as similitudes entre indivíduos quanto às interacções Afiliativas.



No **Gráfico 8** temos os valores médios de emissão e recepção de comportamentos afiliativos por categoria de idade.

Gráfico 8 – Interacções Afiliativas emitidas e recebidas por categoria de idade: valores médios por categoria de idade.



A classe de idade que mais interacionou foi a de macho antigo, a que se seguiu a dos machos jovens, e por último os machos de média idade.

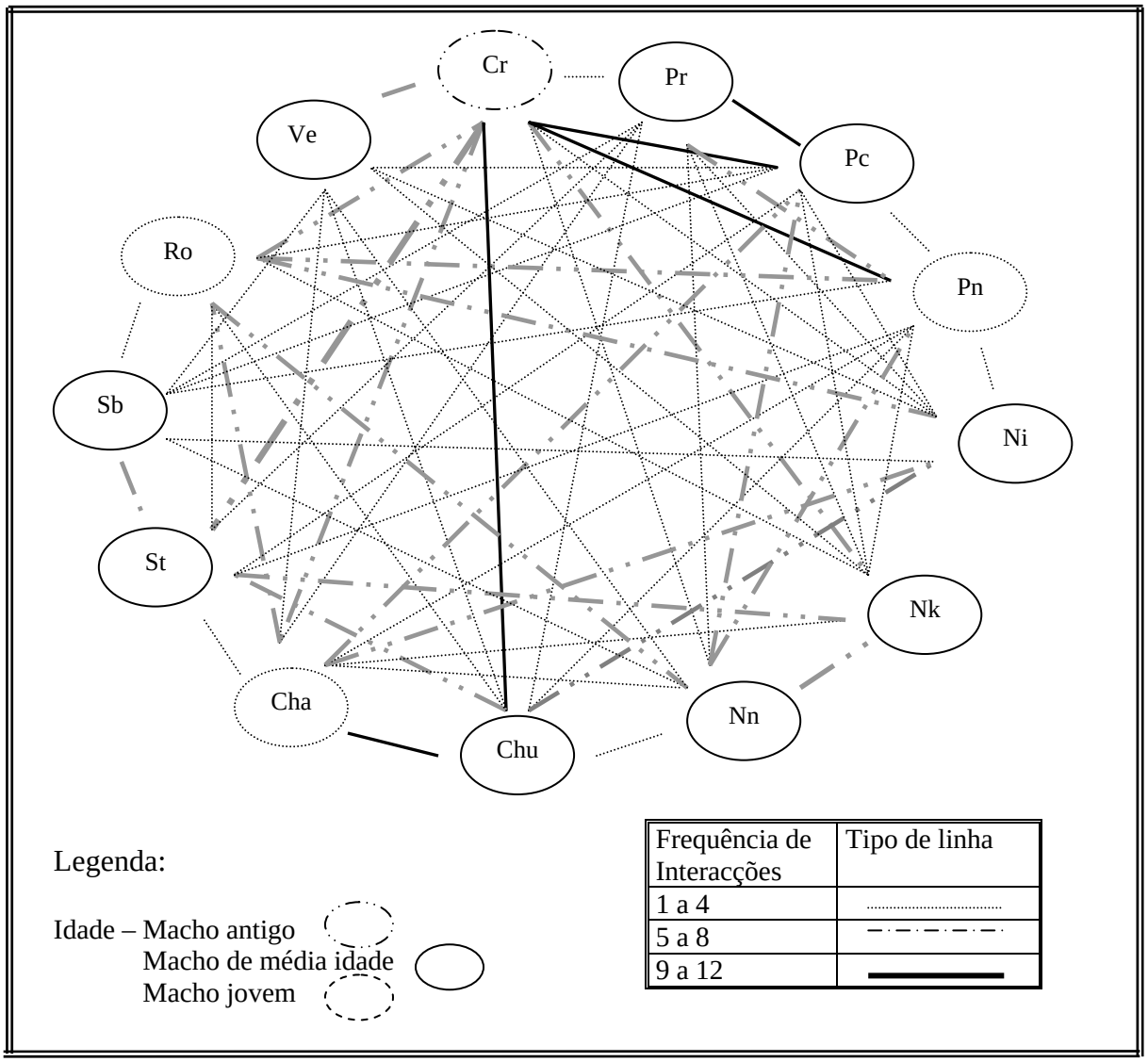
Estas diferenças são estatisticamente confirmadas por uma análise de variância, tanto para a emissão – $F = 6{,}753348$; $p = 0{,}013933$ –, como para a recepção – $F = 6{,}623980$; $p = 0{,}014726$ – de comportamentos afiliativos.

Tal como acontece para os valores individuais, os valores de emissão e de recepção de comportamentos afiliativos dentro de cada classe de idade estão estreitamente correlacionados – $r = 0{,}99$; $p < 0{,}05$. Deve-se referir, no entanto, que a primeira categoria de idade inclui apenas um indivíduo.

Por outro lado, no que diz respeito ao estabelecimento de interacções afiliativas entre indivíduos de diferentes classes de idade, os valores médios são superiores entre a classe “macho antigo” e “machos jovens”; seguindo-se as relações entre “macho antigo” e “média idade”; entre “machos jovens”; entre machos de “média idade” e “machos jovens”; e por fim entre machos de “média idade”. Estas diferenças são estatisticamente confirmadas – $F = 3{,}019781$; $p = 0{,}023114$.

Para uma melhor visualização das relações afiliativas que se estabeleceram entre os machos deste grupo construiu-se um sociograma – **Figura 2**.

Figura 2 – Sociograma das relações Afiliativas entre os machos.



Nesta representação gráfica podem ver-se não só as frequências de interacção entre os indivíduos em termos gerais, como perceber as influências da idade e do parentesco.

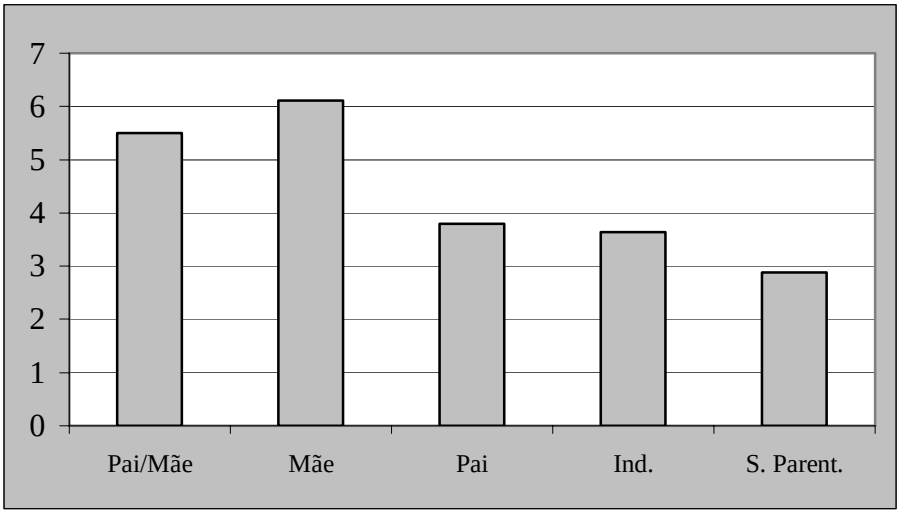
2.1.1. Influências do Parentesco

Tal como foi referido na Introdução, os machos deste grupo têm possibilidades de estabelecer relações sociais com outros animais que lhes são aparentados.

Para verificar a validade da predição de que os animais aparentados deveriam estabelecer entre si mais interacções, aplicámos uma análise de variância (one-way ANOVA) que confirmou as diferenças entre indivíduos aparentados e não aparentados – F = 2,896728; p = 0,027724.

Hierarquizando os valores médios de interacções entre os animais de forma decrescente, vemos que os animais que são irmãos por parte da mãe são os que apresentaram valores mais altos (x = 6,111); seguidos dos irmãos por parte de pai e mãe (x = 5,500); dos irmãos por pai (x = 3,800); indivíduos com relações de parentesco indeterminadas (x = 3,636); e indivíduos sem parentesco (x = 2,884) (Ver **Gráfico 9**).

Gráfico 9 – Valores médios de interacções Afiliativas estabelecidas por categoria de parentesco.

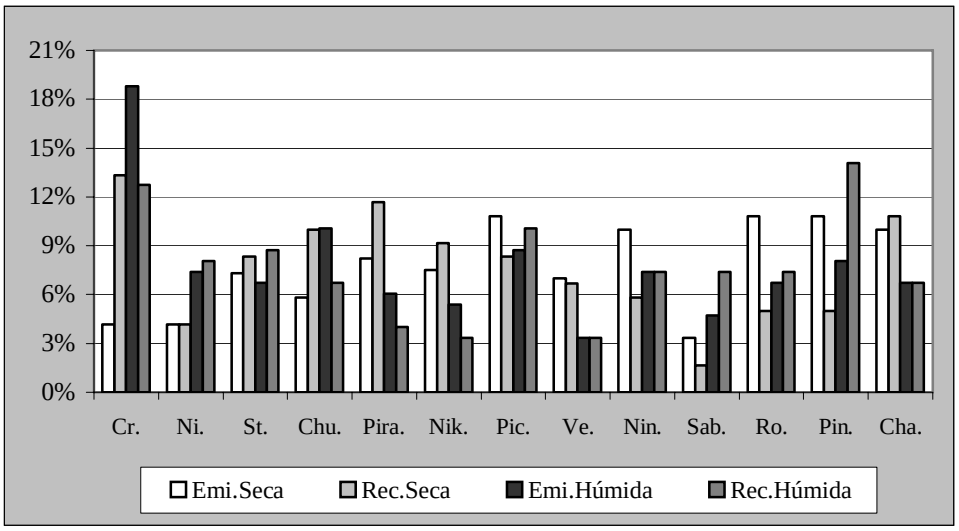


2.1.2. Influências da Sazonalidade

Como já tínhamos visto acima no ponto 2. deste capítulo, apesar de existirem em termos totais diferenças entre estações nas interacções Afiliativas (mais interacções na estação Húmida), estas não são estatisticamente significativas. Durante a estação Seca a média de interacções afiliativas entre cada díada de machos foi de 1,54, com um mínimo de 0, e um máximo de 9 (desvio padrão = 1,7409). Já na estação Húmida os valores passaram para uma média de 1,91, mínimo de o, e máximo de 8 (desvio padrão = 2,03).

No que diz respeito às diferenças entre a emissão e a recepção deste tipo de comportamentos entre estações – **Gráfico 10** – também não existem diferenças estatisticamente significativas – Afiliativas emitidas Seca & Afiliativas emitidas Húmida: t = 1,11511; p = 0,286638; Afiliativas recebidas Seca & Afiliativas recebidas Húmida: t = 1,25067; p = 0,234893.

Gráfico 10 – Interacções Afiliativas emitidas e recebidas por indivíduo, e por estação.



Por outro lado as diferenças entre o estabelecimento de interacções por classes de idade nas diferentes estações não são significativas na estação Seca (F = 0,670742; p = 0,614372), mas são-no durante a estação Húmida (F = 4,541258; p = 0,002484).

Na estação Seca existe uma distribuição dos valores médios entre classes de idade bastante uniforme. Os resultados mais altos ocorreram entre “macho antigo” e “machos jovens” e entre “machos jovens” (com o mesmo valor); seguindo-se as restantes categorias que apresentaram registos iguais.

Na estação Húmida, e em relação aos valores médios de interacções por classe de idade, os resultados organizam-se, partindo dos valores mais altos, da seguinte forma: “macho antigo” e “machos jovens”; “macho antigo” e machos de “média idade”; entre “machos jovens”; entre machos de “média idade” e “machos jovens”; e por fim entre machos de “média idade”.

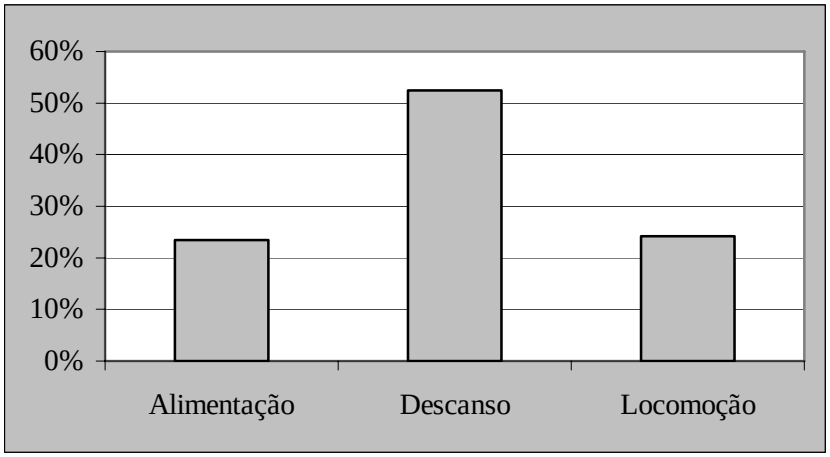
Em relação ao parentesco, na estação Seca as diferenças entre diferentes classes de idade quanto às frequências de estabelecimento de interacções afiliativas não são significativas – $F = 2{,}030848$; $p = 0{,}098939$ –, enquanto que durante a estação Húmida são – $F = 4{,}042494$; $p = 0{,}005131$.

2.1.3. Influências dos Padrões de Actividade

Tal como já tínhamos referido anteriormente, no que diz respeito à influência dos padrões de actividade nos comportamentos afiliativos, é em Descanso que se registam maiores frequências (52,4%), enquanto que tanto em Alimentação (23,4%) como em Locomoção (24,2%) os valores são mais baixos e bastante idênticos – conferir **Gráfico 11**. Estas relações são confirmadas por um teste de distribuição de Student-t. Entre Alimentação e Descanso (t = 4,82484; p = 0,000007) e Descanso e Locomoção (t = 4,26169; p = 0,000057) as diferenças observadas são estatisticamente significativas. Entre Alimentação e Locomoção não o são (t = 0,16562; p = 0,868887).

Os valores médios de interacções diádicas reflectem estas diferenças: Alimentação – 0,808 (mínimo = 0, máximo = 4); Descanso – 1,808 (mínimo = 0, máximo = 7); Locomoção – 0,833 (mínimo = 0, máximo = 5).

Gráfico 11 – Percentagem de interacções Afiliativas por padrão de actividade.



2.2. Interacções Agonísticas

Na matriz que se apresenta abaixo podem observar-se as interacções Agonísticas emitidas e recebidas por indivíduo ao longo do período de estudo.

Em média ocorreram 3,987 interacções Agonísticas por díada durante o nosso estudo (mínimo = 0; máximo = 13; desvio padrão = 3,139582).

Quadro 5 – Matriz de Interacções Agonísticas.

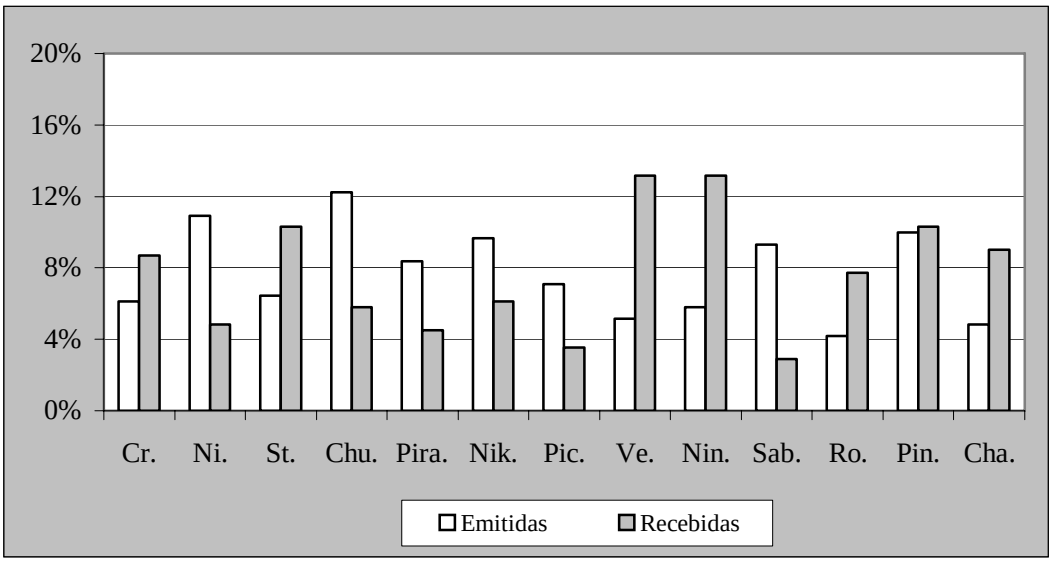
↱	Cr	Ni	St	Chu	Pr	Nk	Pc	Ve	Nn	Sb	Ro	Pn	Cha	∑
Cr	-	0	5	4	4	3	2	0	0	0	1	0	0	19
Ni	4	-	2	0	4	2	1	2	6	0	0	9	4	34
St	2	4	-	0	0	2	0	4	6	0	0	0	2	20
Chu	2	0	7	-	0	4	4	0	8	0	3	6	4	38
Pr	2	5	4	2	-	2	0	6	0	0	0	2	3	26
Nk	4	2	0	0	0	-	2	5	3	0	3	5	6	30
Pc	2	0	2	2	2	0	-	0	0	0	7	0	7	22
Ve	4	0	0	2	2	0	2	-	2	2	2	0	0	16
Nn	2	0	0	0	0	0	0	9	-	2	0	3	2	18
Sb	0	0	2	2	2	3	0	5	2	-	6	7	0	29
Ro	2	0	5	0	0	1	0	2	0	3	-	0	0	13
Pn	0	4	5	4	0	0	0	8	10	0	0	-	0	31
Cha	3	0	0	2	0	2	0	0	4	2	2	0	-	15
∑	27	15	32	18	14	19	11	41	41	9	24	32	28	311

No **Gráfico 12** verifica-se que os animais que mais interacções deste tipo emitiram foram Chu, Nc e Pn, enquanto que Ro, Cha e Ve são os que menores frequências apresentaram.

Por outro lado, e em relação aos valores de recepção, os animais que receberam mais interacções Agonísticas foram Ve e Nn, e St e Pn, e os que foram alvo de agonísmo menos vezes foram Sb, Pc e Pr (ver também **Figura 4)**.

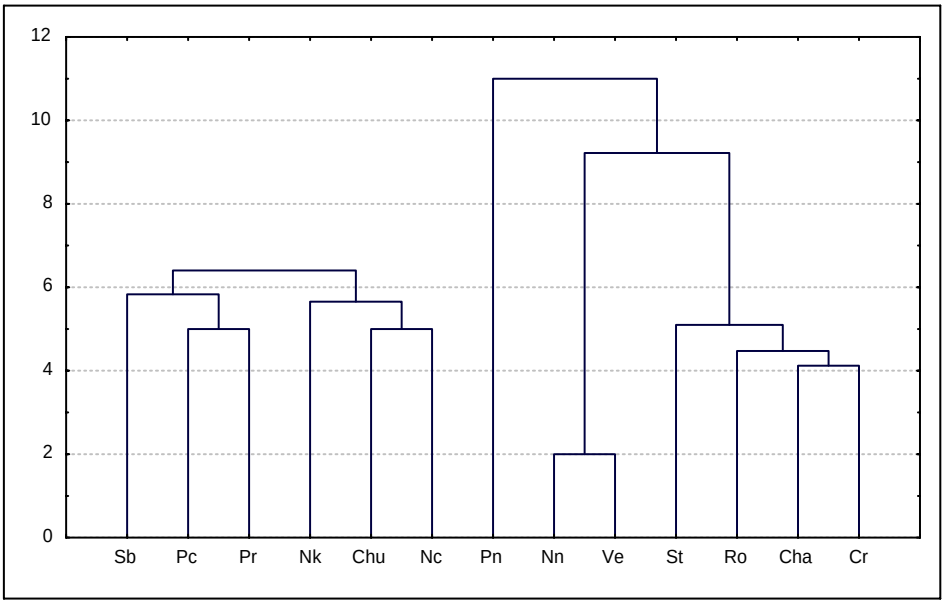
Realizou-se uma prova de correlação de Pearson r para verificar a existência de relações entre a emissão e recepção de comportamentos agonísticos, cujos resultados apontam para uma correlação negativa, não muito forte, entre as frequências destes dois parâmetros de afiliação – $r = -0,55$; $p < 0,05$.

Gráfico 12 – Interacções Agonísticas emitidas e recebidas: valores percentuais por indivíduo.



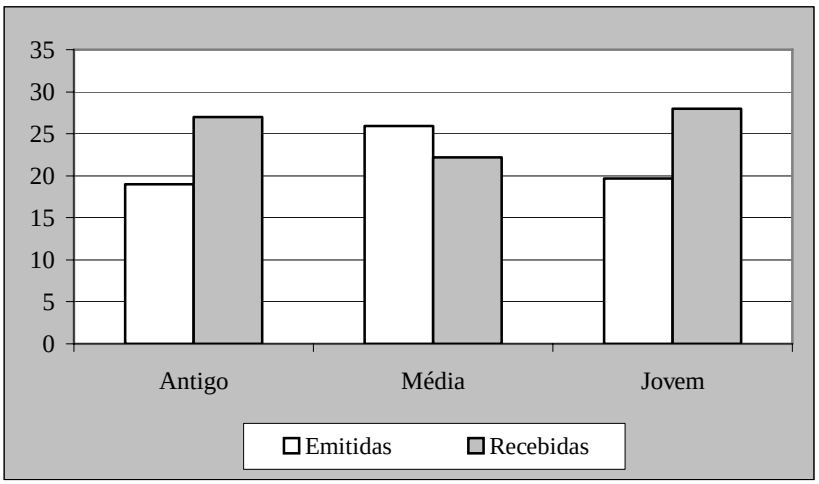
A **Figura 3** representa o grau de semelhança entre indivíduos em termos de interacções Agonísticas – análise de Cluster.

Figura 3 – Dendograma representando as similitudes entre indivíduos quanto às interacções Agonísticas.



No **Gráfico 13** temos os valores médios de emissão e recepção de comportamentos Agonísticos por categoria de idade.

Gráfico 13 – Interacções Agonísticas emitidas e recebidas por categoria de idade – valores médios por categoria de idade.



A classe de idade que mais interacionou foi a dos machos de média idade, a que se seguiu a dos machos jovens, e por último os machos antigos.

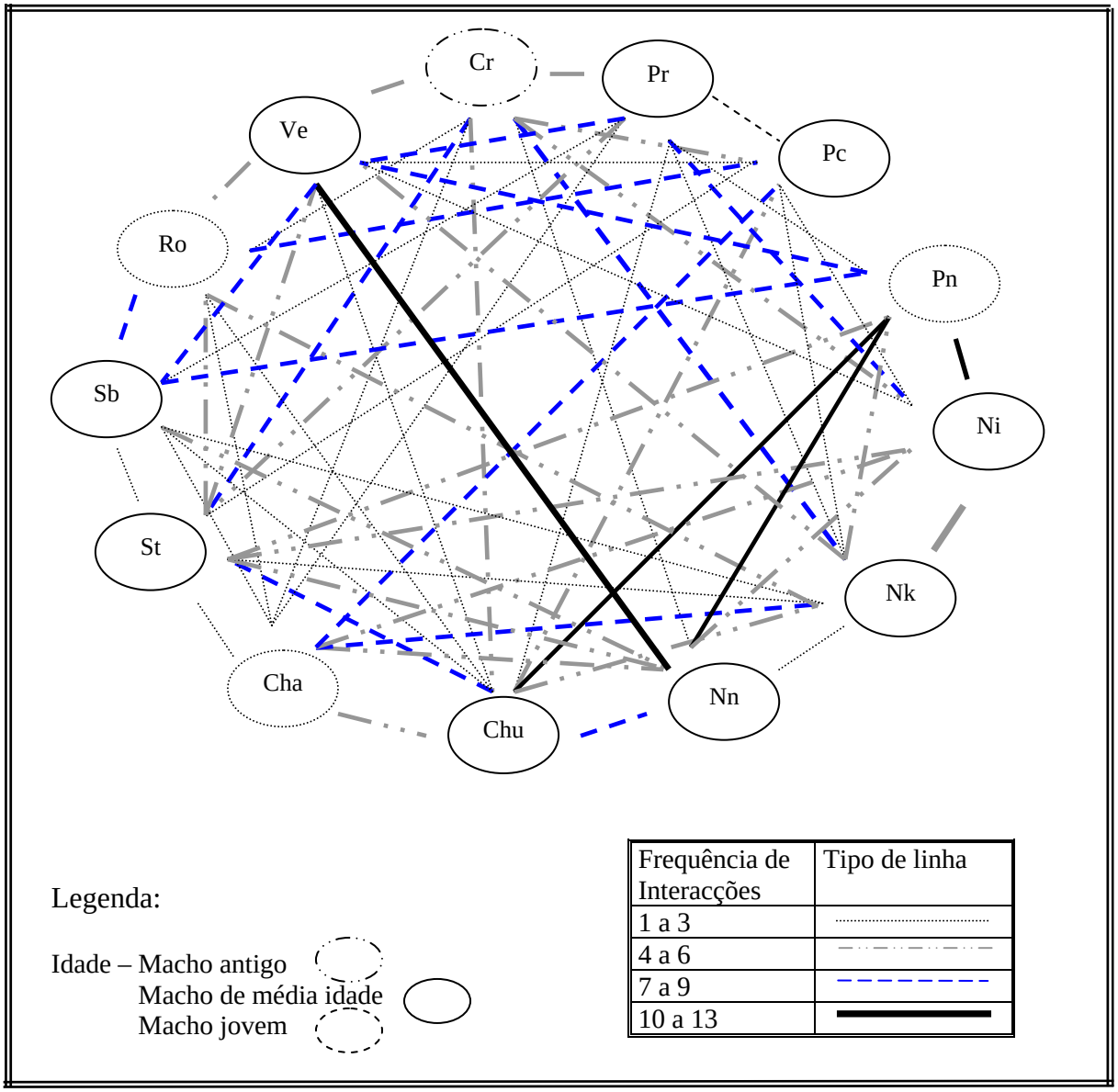
Estas diferenças não são, no entanto, confirmadas estatisticamente, tanto para a emissão – F = 0,880790; p = 0,444295 –, como para a recepção – F = 0,333062; p = 0,724381 – de comportamentos agonísticos.

Tal como acontece para os valores individuais, os valores de emissão e de recepção de comportamentos agonísticos dentro de cada classe de idade estão negativamente correlacionados – r = -0,56; p < 0,05.

Por outro lado, no que diz respeito ao estabelecimento de interacções agonísticas entre indivíduos de diferentes classes de idade, os valores médios são superiores entre a classe “média idade” e “machos jovens”; seguindo-se as relações entre “macho antigo” e “média idade”; entre machos de “média idade”; entre “macho antigo” e “machos jovens”; e por fim entre “machos jovens”. Estas diferenças não são no entanto estatisticamente significativas – F = 2,021610; p = 0,100275.

Para uma melhor visualização das relações Agonísticas que se estabeleceram entre os machos deste grupo construiu-se um sociograma – **Figura 4**.

Figura 4 – Sociograma das relações Agonísticas entre os machos.



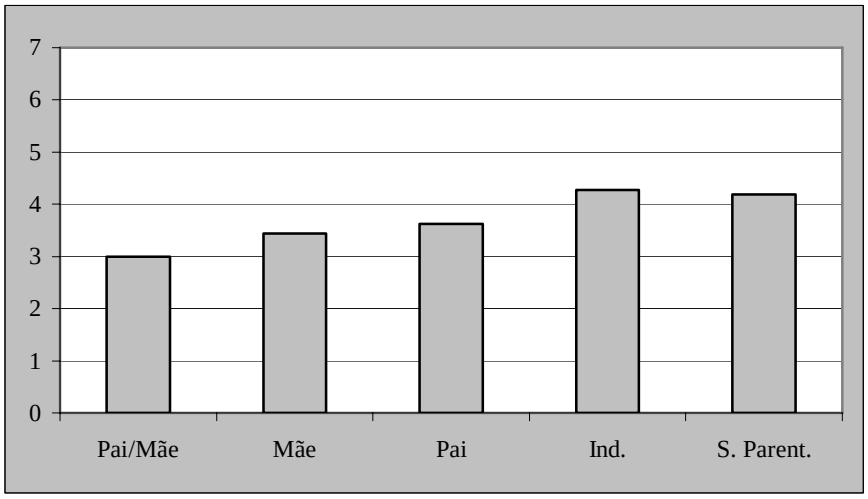
Nesta representação gráfica podem ver-se não só as frequências de interacção entre os indivíduos em termos gerais, como perceber as influências da idade e do parentesco.

2.2.1. Influências do Parentesco

Para verificar a validade da predição de que os animais aparentados deveriam estabelecer entre si menos interacções Agonísticas, aplicámos uma análise de variância (one-way ANOVA) que não confirmou as diferenças entre indivíduos aparentados e não aparentados – F = 0,317512; p = 0,865395.

Apesar destes resultados, verifica-se empiricamente que os valores médios de interacções entre os animais apontam para valores mais baixos entre animais aparentados, quando comparados com os valores diádicos de pares sem relações de parentesco. De forma crescente, vemos que os animais que são irmãos por parte de pai e mãe são os que apresentaram valores mais baixos (x = 3); seguidos dos irmãos por parte de mãe (x = 3,22); dos irmãos por pai (x = 3,62); indivíduos sem relações de parentesco (x = 4,19); e indivíduos cujas relações de parentesco estão indeterminadas (x = 4,45) (Ver **Gráfico 14**).

Gráfico 14 – Valores médios de interacções Agonísticas estabelecidas por categoria de parentesco.

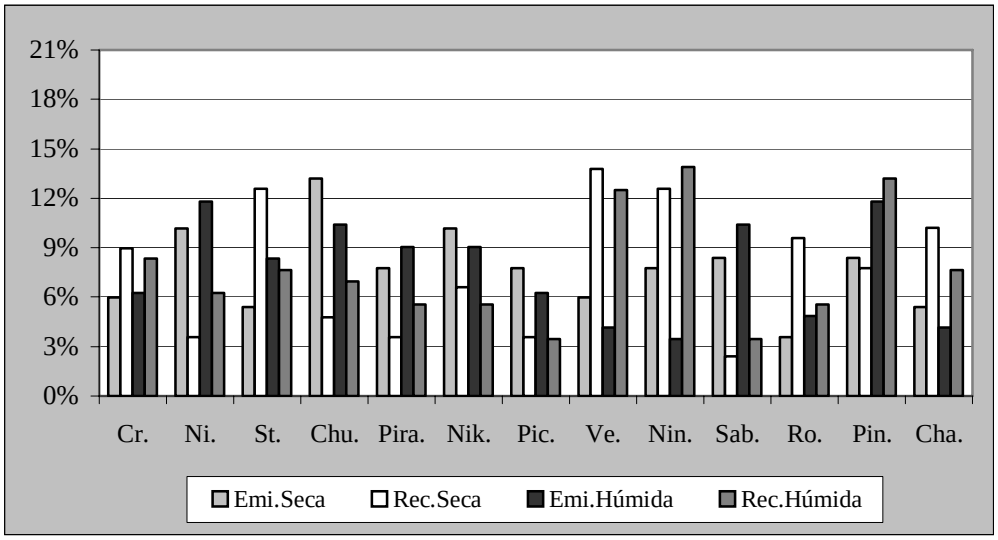


2.2.2. Influências da Sazonalidade

Como já tínhamos visto acima no ponto 2. deste capítulo, apesar de existirem em termos totais diferenças entre estações nas frequências das interacções Agonísticas (mais interacções na estação Seca), estas não são estatisticamente significativas. Durante a estação Seca a média de interacções Agonísticas entre cada díada de machos foi de 2,14, com um mínimo de 0 e um máximo de 8 (desvio padrão = 1,83). Já na estação Húmida os valores passaram para uma média de 1,85, mínimo de 0, e máximo de 8 (desvio padrão = 1,8).

No que diz respeito às diferenças entre a emissão e a recepção deste tipo de comportamentos entre estações – **Gráfico 15** – também não existem diferenças estatisticamente significativas – Agonísticas emitidas Seca & Agonísticas emitidas Húmida: t = 1,63661; p = 0,127651; Agonísticas recebidas Seca & Agonísticas recebidas Húmida: t = 1,37492; p = 0,194284.

Gráfico 15 – Interacções Agonísticas emitidas e recebidas por indivíduo, e por estação.



Por outro lado as diferenças entre o estabelecimento de interacções agonísticas por classes de idade nas diferentes estações não são significativas (Seca: F = 1,184989; p = 0,324610, Húmida: F = 1,854927; p = 0,127583).

O mesmo acontece em relação ao parentesco (Seca: F = 0,281930; p = 0,888792, Húmida: F = 0,343218; p = 0,847906).

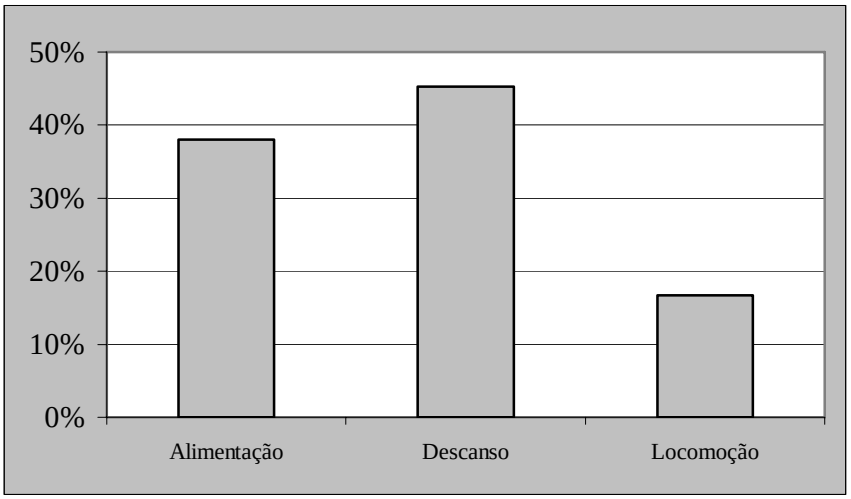
2.2.3. Influências dos Padrões de Actividade

No que diz respeito à influência dos padrões de actividade nos comportamentos Agonísticos, é em Descanso que se registam maiores frequências (45,3%), seguindo-se Alimentação (38%), e por último Locomoção (16,7%) – conferir **Gráfico 16**.

Os valores médios de interacções diádicas reflectem estas diferenças: Alimentação – 1,513 (mínimo = 0, máximo = 8; desvio padrão = 1,673); Descanso – 1,807 (mínimo = 0, máximo = 9; desvio padrão = 2,274); Locomoção – 0,666 (mínimo = 0, máximo = 6; desvio padrão = 1,1916).

Estas diferenças são significativas no que diz respeito a Alimentação & Locomoção (t = 3,76006; p = 0,000329), e Descanso & Locomoção (t = 4,00519; p = 0,000142). As diferenças entre Alimentação & Descanso não são significativas (t = 0,91908; p = 0,360922).

Gráfico 16 – Percentagem de interacções Agonísticas por padrão de actividade.



2.2.4. Interacções Agonísticas Vencidas

Como já foi referido anteriormente, na medição das condutas assimétricas uma distinção entre os comportamentos Agonísticos totais entre os animais e as interacções Agonísticas vencidas abona uma melhor compreensão das relações de dominância entre os membros de uma unidade social.

No **Quadro 6** podemos observar os valores de emissão e recepção de interacções Agonísticas vencidas.

O valor para a média de interacções Agonísticas vencidas foi de 1,92 (mínimo = 0; máximo = 8; desvio padrão = 1,670940).

Quadro 6 – Matriz de Interacções Agonísticas Vencidas.

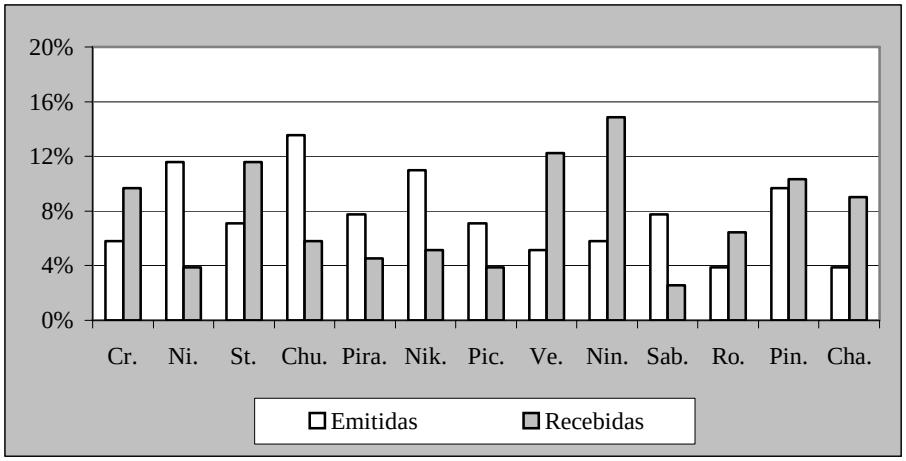
→	Cr	Ni	St	Chu	Pr	Nk	Pc	Ve	Nn	Sb	Ro	Pn	Cha	∑
Cr	-	0	3	2	2	1	1	0	0	0	0	0	0	9
Nc	2	-	2	0	2	1	1	1	3	0	0	4	2	18
St	1	2	-	1	0	1	0	2	3	0	0	0	1	11
Chu	1	0	4	-	0	2	2	0	5	0	2	3	2	21
Pr	1	2	2	1	-	1	0	3	0	0	0	1	1	12
Nk	4	0	0	0	0	-	1	3	2	0	1	3	3	17
Pc	1	0	1	1	1	0	-	0	0	0	3	0	4	11
Ve	2	0	0	1	1	0	1	-	1	1	1	0	0	8
Nn	1	0	0	0	0	0	0	4	-	1	0	2	1	9
Sb	0	0	1	1	1	1	0	2	1	-	2	3	0	12
Ro	1	0	3	0	0	0	0	1	0	1	-	0	0	6
Pn	0	2	2	2	0	0	0	3	6	0	0	-	0	15
Cha	1	0	0	0	0	1	0	0	2	1	1	0	-	6
∑	15	6	18	9	7	8	6	19	23	4	10	16	14	155

No **Gráfico 17** verifica-se que os animais que mais interacções vencidas emitiram foram Chu, Nc e Pn, enquanto que Ro, Cha e Ve são os que menores frequências apresentaram.

Por outro lado, e em relação aos valores de recepção, os animais que perderam mais interacções Agonísticas foram Ve e Nn, e St e Pn, e os que foram alvo de agonísmo menos vezes foram Sb, Pc e Nc (ver também **Figura 6**).

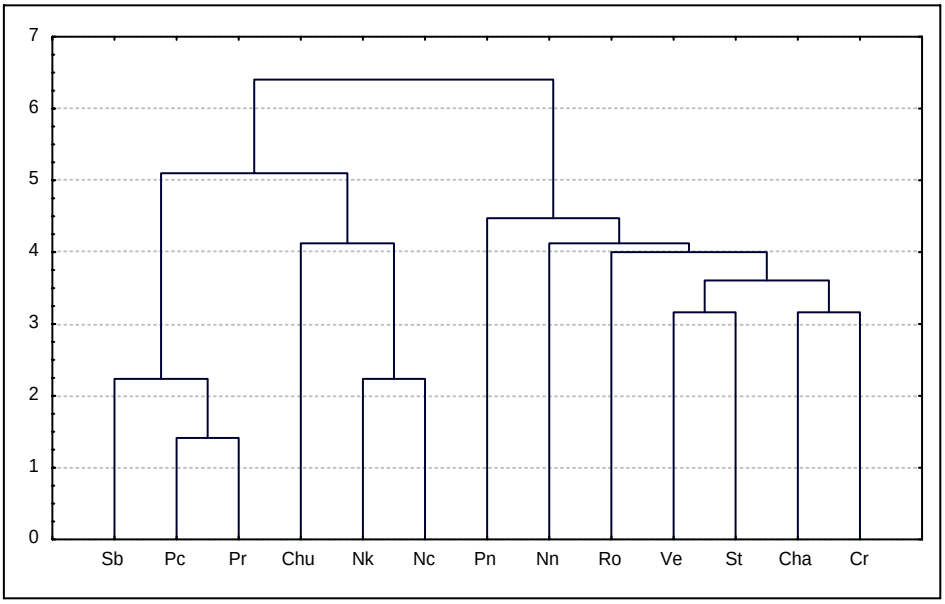
Realizou-se uma prova de correlação de Pearson r para verificar a existência de relações entre a emissão e recepção de comportamentos agonísticos em que existiu um vencedor e um vencido, cujos resultados apontam para uma correlação negativa entre as frequências destes dois parâmetros de afiliação – $r = -0,43$; $p < 0,05$.

Gráfico 17 – Interacções Agonísticas vencidas emitidas e recebidas – valores percentuais por indivíduo.



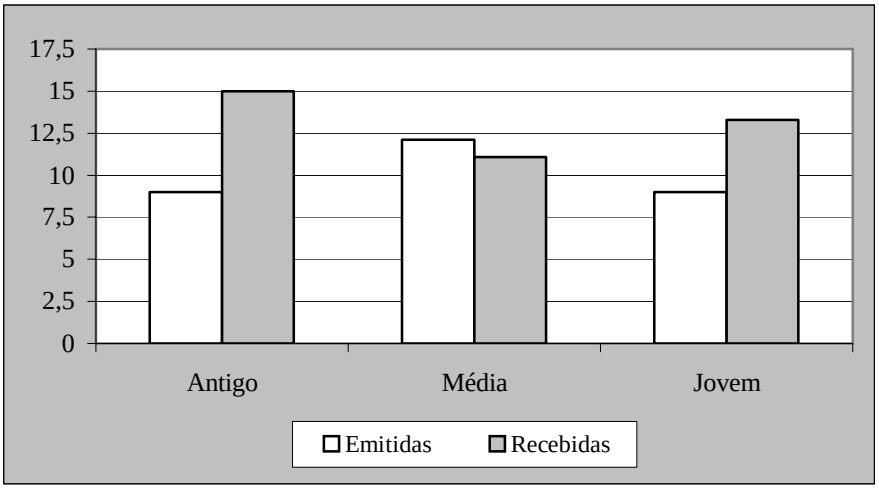
A **Figura 5** representa o grau de semelhança entre indivíduos em termos de interacções Agonísticas vencidas/perdidas – análise de Cluster.

Figura 5 – Dendograma representando as similitudes entre indivíduos quanto às interacções Agonísticas vencidas.



No **Gráfico 18** temos os valores médios de emissão e recepção de comportamentos Agonísticos por categoria de idade.

Gráfico 18 – Interacções Agonísticas vencidas emitidas e recebidas por categoria de idade – valores médios.



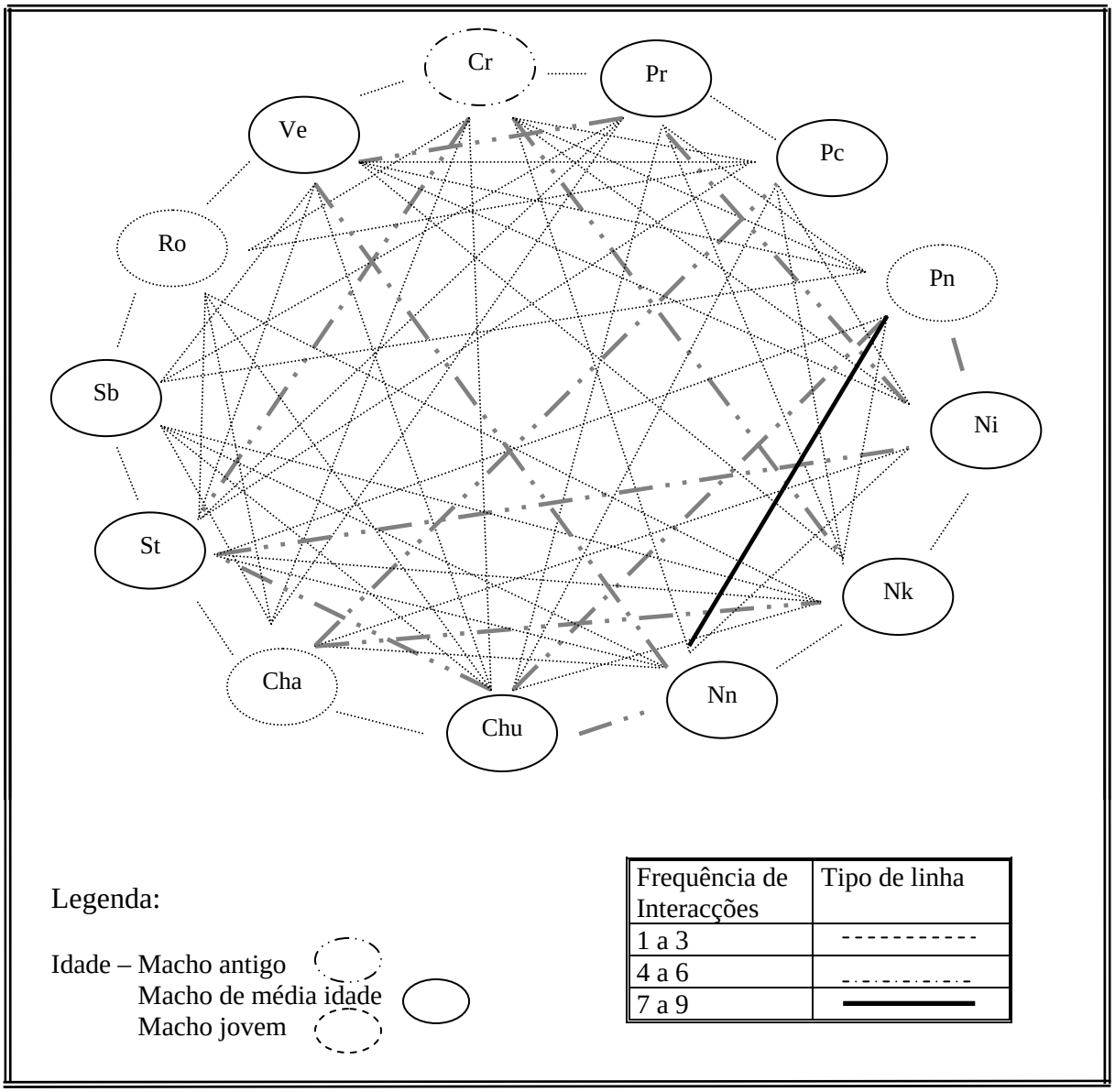
A classe de idade que mais interacionou foi a dos machos de média idade, a que se seguiu a dos machos jovens, e por último os machos antigos.

Estas diferenças não são, no entanto, confirmadas estatisticamente, tanto para a emissão – F = 0,177910; p = 0,347250 –, como para a recepção – F = 0,264741; p = 0,772618 – deste tipo de comportamentos agonísticos.

No que diz respeito ao estabelecimento de interacções agonísticas entre indivíduos de diferentes classes de idade, os valores médios são superiores entre a classe “média idade” e “macho antigo”; seguindo-se as relações entre “machos jovens” e “média idade”; entre machos de “média idade”; entre “macho antigo” e “machos jovens”; e por fim entre “machos jovens”. Estas diferenças não são no entanto estatisticamente significativas – F = 1,782134; p = 0,141629.

Para uma melhor visualização das relações Agonísticas vencidas que se estabeleceram entre os machos deste grupo construiu-se um sociograma – **Figura 6**.

Figura 6 – Sociograma das relações Agonísticas vencidas entre os machos.



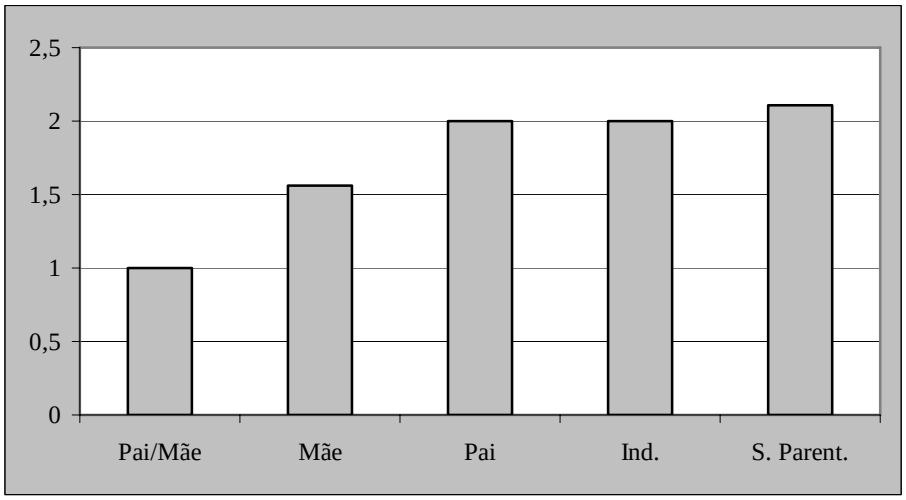
Nesta representação gráfica podem ver-se não só as frequências de interacção entre os indivíduos em termos gerais, como perceber as influências da idade e do parentesco.

2.2.4.1. Influências do Parentesco

Para verificar a validade da predição de que os animais aparentados deveriam estabelecer entre si menos interacções deste tipo, aplicámos uma análise de variância (one-way ANOVA) que não confirmou as diferenças entre indivíduos aparentados e não aparentados – F = 0,364325; p = 0,695888.

Apesar destes resultados, verifica-se empiricamente que os valores médios de interacções entre os animais apontam para valores mais baixos entre animais aparentados, quando comparados com os valores diádicos de pares sem relações de parentesco. De forma crescente, vemos que os animais que são irmãos por parte de pai e mãe são os que apresentaram valores mais baixos (x = 1); seguidos dos irmãos por parte de mãe (x = 1,56); dos irmãos por pai e indivíduos com parentesco indeterminado (x = 2); e indivíduos sem relações de parentesco em comum (x = 2,12) (Ver **Gráfico 19**).

Gráfico 19 – Valores médios de interacções Agonísticas vencidas estabelecidas por categoria de parentesco.

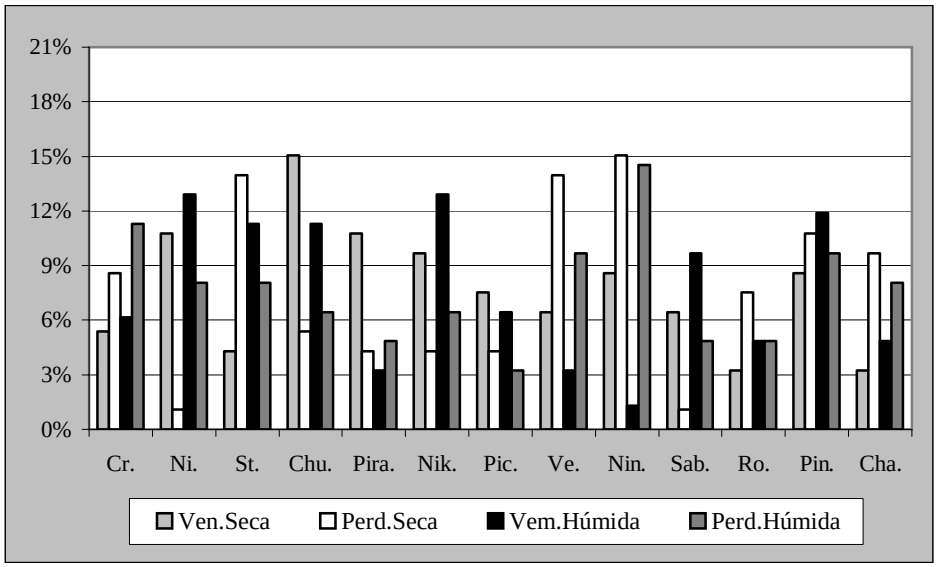


2.2.4.2. Influências da Sazonalidade

No que diz respeito às diferenças entre estações quanto às interacções Agonísticas vencidas, uma análise de Student-t confirma a força dessas diferenças – t = 2,33044; p = 0,022403. Durante a estação Seca a média de interacções Agonísticas vencidas entre cada díada de machos foi de 1,19, com um mínimo de 0 e um máximo de 5 (desvio padrão = 1,23). Já na estação Húmida os valores passaram para uma média de 0,79, mínimo de 0, e máximo de 4 (desvio padrão = 1,01).

No que diz respeito às diferenças entre a emissão e a recepção deste tipo de comportamentos entre estações – **Gráfico 20** – existem diferenças estatisticamente significativas – Agonísticas vencidas Seca & Agonísticas vencidas Húmida: t = 2,621539; p = 0,0223211; Agonísticas perdidas Seca & Agonísticas perdidas Húmida: t = 2,525533; p = 0,026637.

Gráfico 20 – Interacções Agonísticas vencidas e perdidas por indivíduo, e por estação.



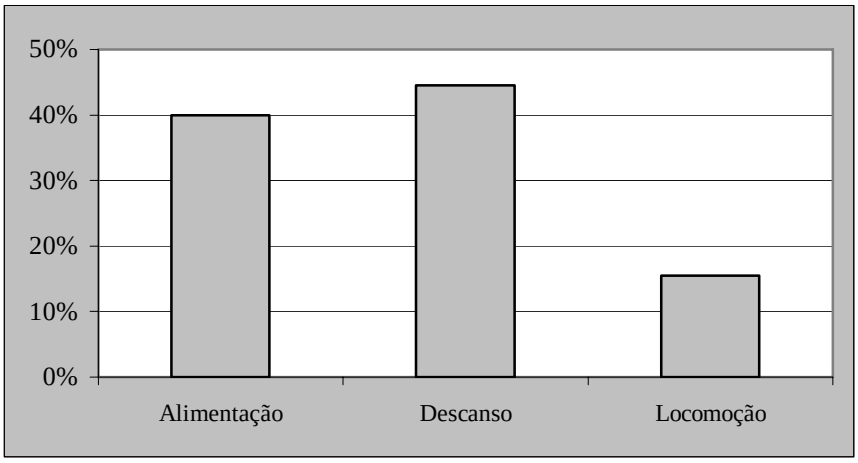
2.2.4.3. Influências dos Padrões de Actividade

No que diz respeito à influência dos padrões de actividade nas condutas Agonísticas vencidas, é em Descanso que se registam maiores frequências (44,52%), seguindo-se Alimentação com uma percentagem muito próxima (40%), e por último Locomoção (15,48%) – conferir **Gráfico 21**.

Os valores médios de interacções diádicas reflectem estas diferenças: Alimentação – 0,795 (mínimo = 0, máximo = 5; desvio padrão = 0,903); Descanso – 0,885 (mínimo = 0, máximo = 5; desvio padrão = 1,217); Locomoção – 0,308 (mínimo = 0, máximo = 4; desvio padrão = 0,67).

As diferenças registadas entre os valores para Alimentação e Descanso não são significativas (t = 0,52075; p = 0,604032), enquanto que as existentes entre Locomoção e Alimentação (t = 4,08349; p = 0,000108) e Locomoção e Descanso (t = 3,59080; p = 0,000578) o são.

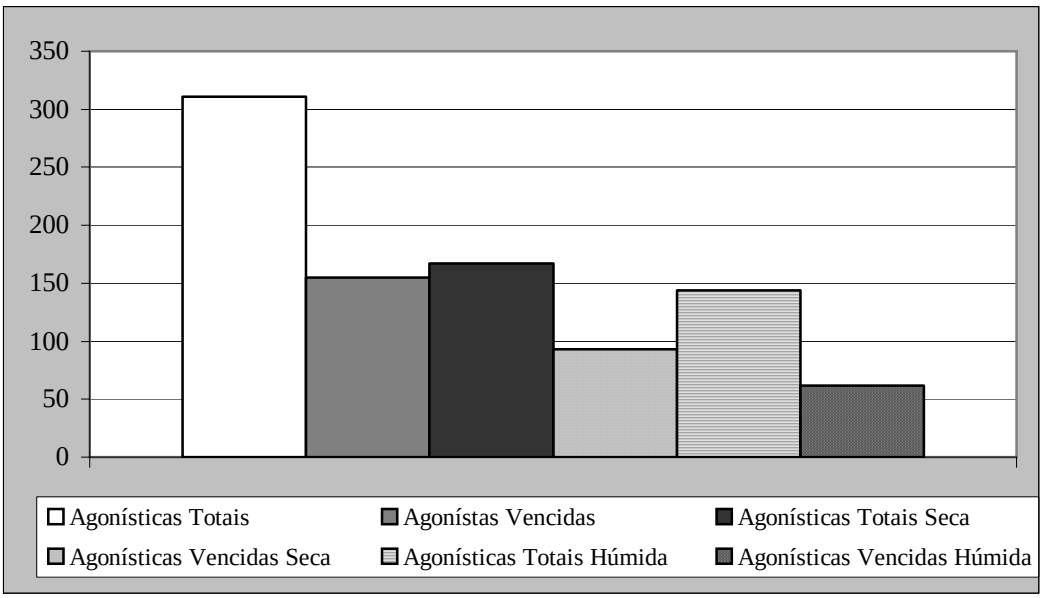
Gráfico 21 – Percentagem de interacções Agonísticas vencidas por padrão de actividade.



2.2.5. Relações entre Interacções Agonísticas Totais e Agonísticas Vencidas

No **Gráfico 22** pode-se visualizar a comparação entre os valores das interacções Agonísticas totais e Agonísticas vencidas em termos totais e por estação.

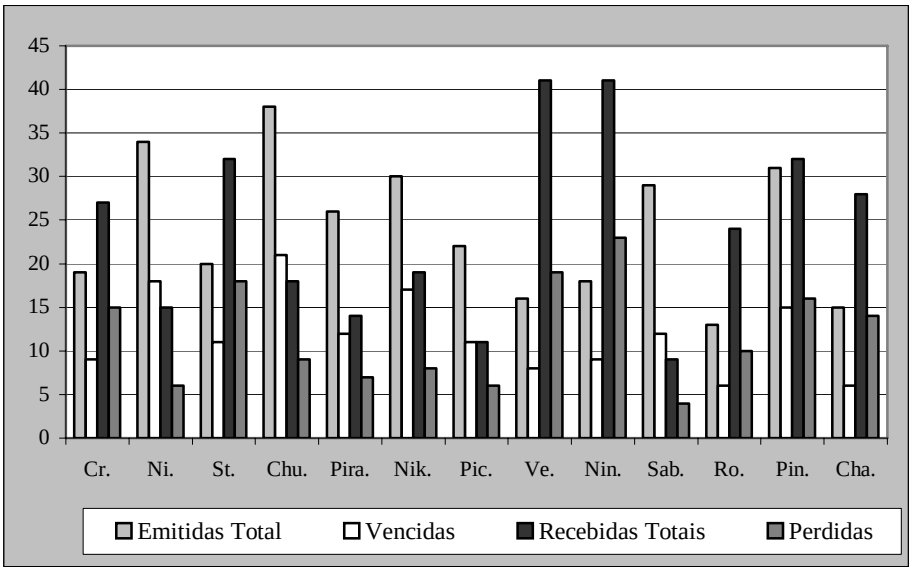
Gráfico 22 – Interacções Agonísticas Totais e Agonísticas Vencidas – valores totais e por estação.



Fazendo uma avaliação geral comparativa entre os valores das interacções Agonísticas totais e Agonísticas vencidas, vemos que em termos totais para cada interacção Agonística total ocorreram 0,5 interacções vencidas. Já no que diz respeito aos valores por estação, na estação Seca, a proporção foi de 0,6 interacções vencidas por cada interacção Agonística. Na estação Húmida deram-se 0,4 interacções vencidas por cada interacção Agonística. Estes valores apontam para um decréscimo menos que proporcional nas interacções Agonísticas vencidas da estação Seca para a Húmida.

O **Gráfico 23** representa os valores de emissão e recepção de interacções Agonísticas totais e vencidas.

Gráfico 23 – Interacções Agonísticas totais e vencidas – frequências por indivíduo.



Como se pode observar neste gráfico, existem para alguns animais grandes diferenças no que diz respeito aos valores tanto de emissão como de recepção quando se comparam as interacções Agonísticas totais com as vencidas. São bons exemplos desta situação Pinche e Chucho, para os quais se observam grandes discrepâncias entre os valores das interacções emitidas e das vencidas. Estas diferenças são confirmadas por uma prova de Student-t – Agonísticas totais emitidas & Agonísticas vencidas: $t = 11{,}84905$; $p = 0{,}000000$; Agonísticas totais recebidas & Agonísticas perdidas: $t = 8{,}568067$; $p = 0{,}000002$.

3. Hierarquia Social de Dominância

No **Quadro 7**, podemos observar a ordenação das interacções Agonísticas vencidas de forma decrescente.

Para definir a hierarquia social de dominância entre os machos deste grupo, construímos um Índice de Dominância Agonística a partir dos valores individuais de Agonísmo emitido e recebido.

Quadro 7 – Matriz de Interacções Agonísticas vencidas – ordem decrescente em relação aos valores de emissão.

↱	Chu	Nc	Nk	Pn	Sb	Pr	St	Pc	Cr	Nn	Ve	Ro	Cha	∑
Chu	-	0	2	3	0	0	4	2	1	5	0	2	2	21
Nc	0	-	1	4	0	2	2	1	2	3	1	0	2	18
Nk	0	0	-	3	0	0	0	1	4	2	3	1	3	17
Pn	2	2	0	-	0	0	2	0	0	6	3	0	0	15
Sb	1	0	1	3	-	1	1	0	0	1	2	2	0	12
Pr	1	2	1	1	0	-	2	0	1	0	3	0	1	12
St	1	2	1	0	0	0	-	0	1	3	2	0	1	11
Pc	1	0	0	0	0	1	1	-	1	0	0	3	4	11
Cr	2	0	1	0	0	2	3	1	-	0	0	0	0	9
Nn	0	0	0	2	1	0	0	0	1	-	4	0	1	9
Ve	1	0	0	0	1	1	0	1	2	1	-	1	0	8
Ro	0	0	0	0	1	0	3	0	1	0	1	-	0	6
Cha	0	0	1	0	1	0	0	0	1	2	0	1	-	6
∑	9	6	8	16	4	7	18	6	15	23	19	10	14	155

Este partiu da atribuição de um valor percentual a cada indivíduo para a frequência da emissão e recepção deste tipo de interacções. Dividiram-se depois os valores de emissão pelos de recepção de forma a obter um valor relativo para o nosso Índice. Os valores finais foram então hierarquizados de forma a que aos animais com valores mais altos correspondem posições hierárquicas mais altas.

A hierarquia resultante pode ser vista na **Figura 7**.

No caso dos indivíduos dominantes, os dois animais alfa obtiveram valores iguais para o índice, e por outro lado, não se registaram quaisquer interacções

deste tipo entre eles. Já no caso dos indivíduos que ocupam a oitava e nona posições, Cristóbal tem vantagem sobre Roberto já que nos confrontos que se registados entre eles o primeiro teve vantagem.

Figura 7 – Hierarquia Social de Dominância Agonística: valores para interacções Agonísticas vencidas.

Posição hierárquica	**Indivíduo**	**Índice de dominância**
1.	Nc/Sb	3
2.	Chu	2,333
3.	Nk	2,125
4.	Pc	1,833
5.	Pr	1,714
6.	Pn	0,938
7.	St	0,611
8.	Cr	0,6
9.	Ro	0,6
10.	Cha	0,429
11.	Ve	0,421
12.	Nn	0,391

Como se pode ver na matriz das relações agonísticas vencidas, nas relações de dominância que se estabelecem entre os animais deste grupo existem bastantes inversões no sentido da hierarquia social – o que por outro lado nos diz que a transitividade nesta hierarquia é apenas relativa.

Para verificar o grau de linearidade das relações de dominância entre os machos aplicámos o Índice de Linearidade de Landau (*h*). O valor encontrado – h = 0,2 – vem confirmar o que antes afirmámos. Neste índice os valores variam entre 0 (relações de dominância uniformemente distribuídas pelos membros do grupo) e 1 (hierarquia perfeitamente linear). Ora o valor obtido para este grupo diz-nos que baseando-nos nas interacções assimétricas estabelecidas entre os machos, apesar de se poder definir uma hierarquia social, existe um grande número de interacções entre algumas díadas com um sentido contrário às suas posições hierárquicas.

Para confirmar a validade destas medições resolvemos repetir o processo de definição da hierarquia social de dominância deste grupo utilizando para isso um indicador diferente, as relações Agonísticas totais. Apesar de estas não apresentarem no que diz respeito ao nível de confiabilidade, a mesma segurança das relações Agonísticas vencidas (não têm em consideração os empates), partimos do pressuposto de que uma vez que nesta espécie as taxas de interacção entre os animais são em geral baixas, as relações Agonísticas em bruto deveriam também reflectir as relações de dominância entre os machos.

Figura 8 – Hierarquia Social de Dominância Agonística: valores para interacções Agonísticas totais.

Posição hierárquica	**Indivíduo**	**Índice de dominância**
1.	Sb	3,222
2.	Chu	2,375
3.	Nc	2,267
4.	Pc	2
5.	Pr	1,857
6.	Nk	1,578
7.	Pn	0,969
8.	Cri	0,704
9.	St	0,625
10.	Ro	0,542
11.	Cha	0,464
12.	Nn	0,439
13.	Ve	0,390

De uma maneira geral, comparando as **Figuras 7** e **8**, podemos ver que apesar de se verificarem algumas alterações nas posições sociais de alguns animais, mantém-se o alinhamento genérico avançado na primeira hierarquia.

Isto é confirmado através de uma correlação de Pearson que nos indica um grau de relação muito estreito entre as posições hierárquicas dos animais nos dois índices – $r = 0,94$, $p < 0,05$.

Em relação às influências da idade, tal como vimos nos pontos 2.2. e 2.2.4., os animais da categoria “média idade” foram os mais activos na emissão de interacções Agonísticas. Isto, como seria de esperar, reflecte-se na ordenação dos animais na hierarquia de dominância.

Os animais que estão até ao meio da hierarquia pertencem todos a esta classe de idade. Só então aparece o primeiro indivíduo de idade “jovem”. O único animal incluído na categoria “macho antigo” surge já na segunda metade da hierarquia, assim como os dois outros machos “jovens”. Curiosamente as últimas posições são ocupadas por dois machos da categoria de “média idade”.

3.1. Influências da Sazonalidade

Para verificar em que medida a estação do ano influencia a hierarquia social de dominância (uma vez que já ficou acima provado que a estação do ano parece determinar diferenças nas frequências das interacções Agonísticas vencidas), calcularam-se Índices de Dominância Agonística para ambas as estações (ver **Figura 9**).

Figura 9 – Hierarquias de dominância segundo a estação do ano.

Posição hierárquica	**Estação Seca**		**Estação Húmida**	
	Índivíduo	**Índice Dominância**	**Indivíduo**	**Índice Dominância**
1.	Nc	10,003	Pc	2
2.	Sb	6,002	Sb	1,99
3.	Chu	2,8	Nk	1,99
4.	Pr	2,5	Chu	1,749
5.	Nk	2,25	Nc	1,59
6.	Pc	1,75	St	1,39
7.	Pn	0,79	Pn	1,167
8.	Cr	0,625	Pr	0,667
9.	Nn	0,571	Cha	0,6
10.	Ve	0,462	Cr	0,571
11.	Ro	0,429	Ve	0,333
12.	Cha	0,333	Nn	0,111
13.	St	0,308	Ro	0,1

Apesar destas hierarquias de dominância, no que diz respeito às posições sociais dos indivíduos, se correlacionarem com a hierarquia geral – Hierarquia total & Hierarquia Seca: $r = 0,72$; $p < 0,05$; Hierarquia total & Hierarquia Húmida: $r = 0,48$; $p < 0,05$ –, não se correlacionam entre si – $r = 0,08$; $p > 0,05$.

Em relação à linearidade destas hierarquias, os valores encontrados para o índice de Landau (*h*) apontam para a existência de grandes diferenças entre estações quanto à transitividade das relações de dominância. Assim, na estação Seca um valor de $h = 0,2$ indica uma hierarquia com poucas inversões no sentido da dominância, mas já na estação Húmida em que $h = 0,6$, passa a existir um maior grau de diferenciação nas posições hierárquicas dos machos.

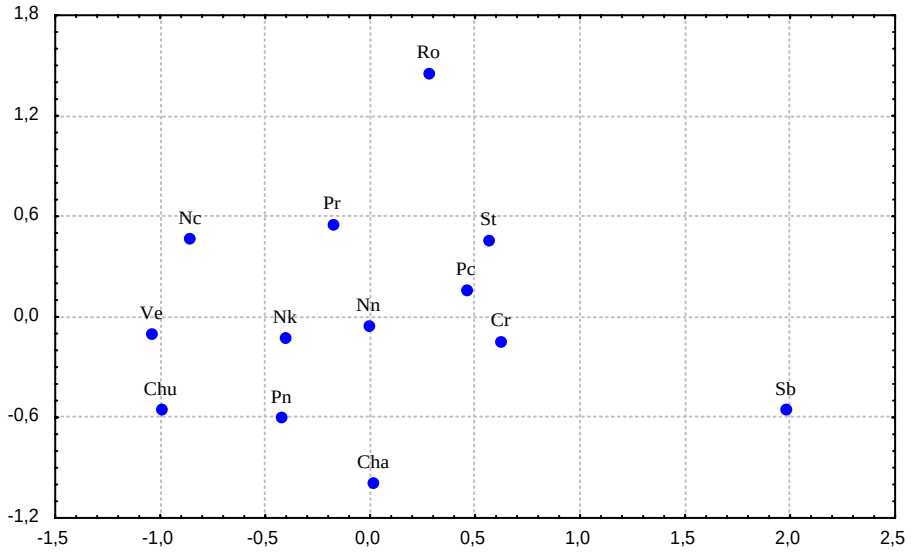
4. Relações Socioespaciais

4.1. Associações Interindividuais

O calculo de um Índice de Associação Interindivídual permite-nos compreender de forma clara quais as relações de associação que os membros de uma determinada unidade social estabelecem entre si. É que para além de considerar as vezes em que dois animais estão juntos, também tem em conta as vezes em que estes estão separados.

Podemos ver, comparando as **Figuras 10** e **11**, as diferenças que ocorrem ao considerarmos apenas o número de vezes em que os animais estão juntos, ou o índice de associação diádica.

Figura 10 – Mapa de coordenadas principais referente ao número de vezes em que os machos estiveram juntos.

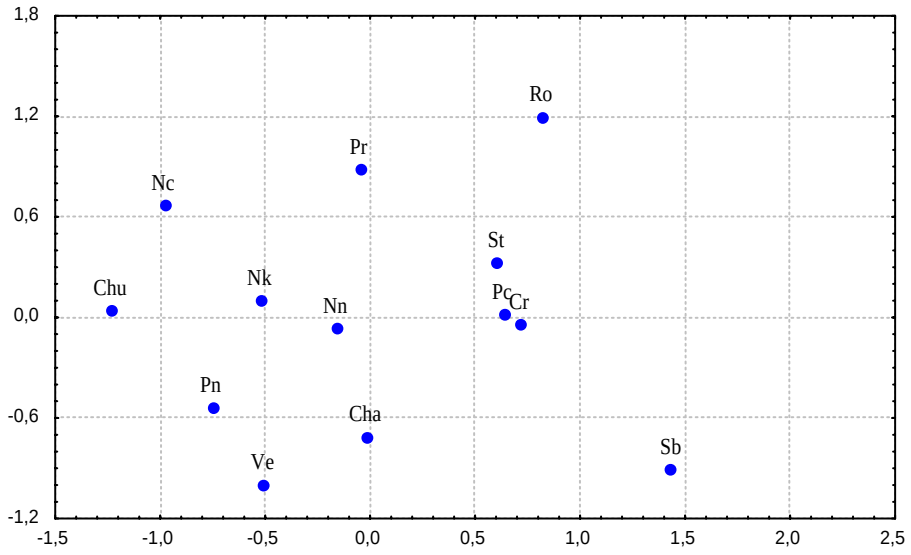


Em termos gerais, a análise dos dados referentes ao número de vezes em que os indivíduos estiveram juntos em relação à análise dos Índices de Associação totais, revela-nos a existência de algumas diferenças nos padrões de associação, mas verifica-se um grau de similitude considerável nos resultados obtidos através destas medidas diferentes.

Estas semelhanças são provadas através do nível de correlação que existe entre as duas medidas – Pearson r = 0,97; p<0,05.

Ro e Sb são em ambos os casos os animais que menos vezes estão juntos com outros indivíduos. Por outro lado, existem relações estreitas entre Pc, Cr e St; e entre Nk e Nn.

Figura 11 – Mapa de coordenadas principais referente aos Índices de Associação Interindivídual.



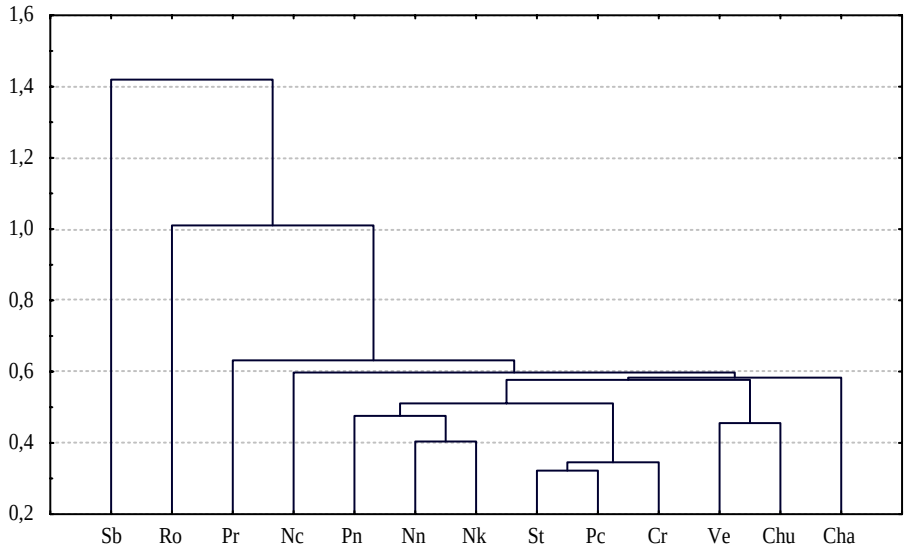
Para uma melhor interpretação dos resultados obtidos na análise multidimensional que conduziu à construção dos mapas de coordenadas principais, fizémos uma análise de Cluster. Desta forma pode-se visualizar de forma mais clara quais os animais que se associaram preferencialmente.

No que diz respeito ao número de vezes que os indivíduos estiveram juntos, a análise Cluster desta medida de proximidade mostra-nos que a um nível de 0,6, 77% da realidade é explicada. Isto é, 10 dos indivíduos estudados foram observados juntos um maior número de vezes, ficando apenas três de fora deste primeiro patamar.

Sb e Ro são os machos que mais se distanciam nesta análise, já que Pr não se afasta muito do valor de inclusão dos demais animais.

Dentro do grande grupo que se forma, para além da tríada que se destaca constituída por St, Pc e Cr, existem outros animais cujos valores de presença na companhia de outros se destacam. São os casos de Pn, Nn e Nk, e de Ve e Chu (ver **Figura 12**).

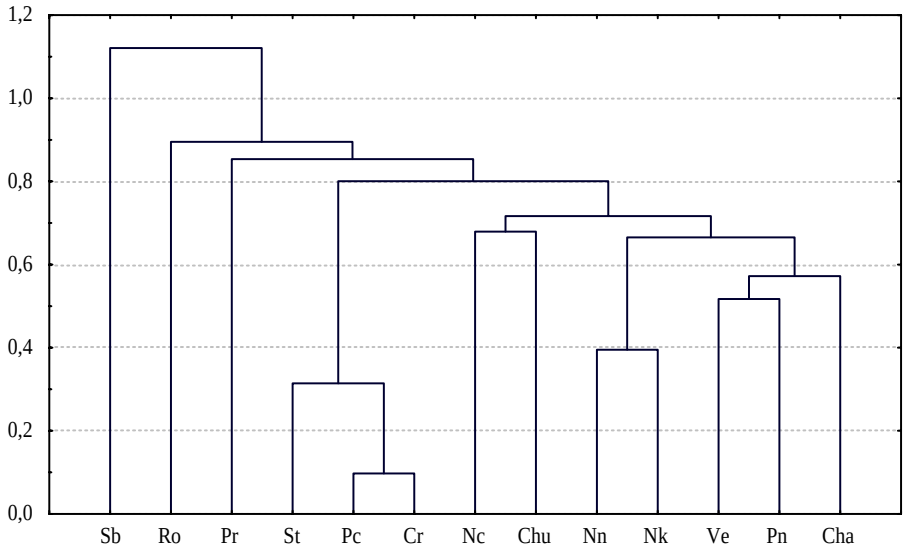
Figura 12 – Análise de Cluster relativa ao número de vezes em que os machos estiveram juntos.



Em relação ao dendograma relativo aos Índices de Associação (**Figura 13**), verifica-se que existem quatro associações preferenciais. Pc e Cr são os animais com um valor superior, aos quais, como já se referiu, se junta St. Segue-se uma associação entre Nk e Nn, e entre Ve e Pn, aos quais se junta Cha. Roberto e Sb são os indivíduos mais distantes.

53,7% dos casos situam-se entre os níveis de distância de 0,4 a 0,6, pelo mais de metade dos indivíduos apresentam valores de associação bastante similares.

Figura 13 – Análise de Cluster relativa aos Índices de Associação interindividual.

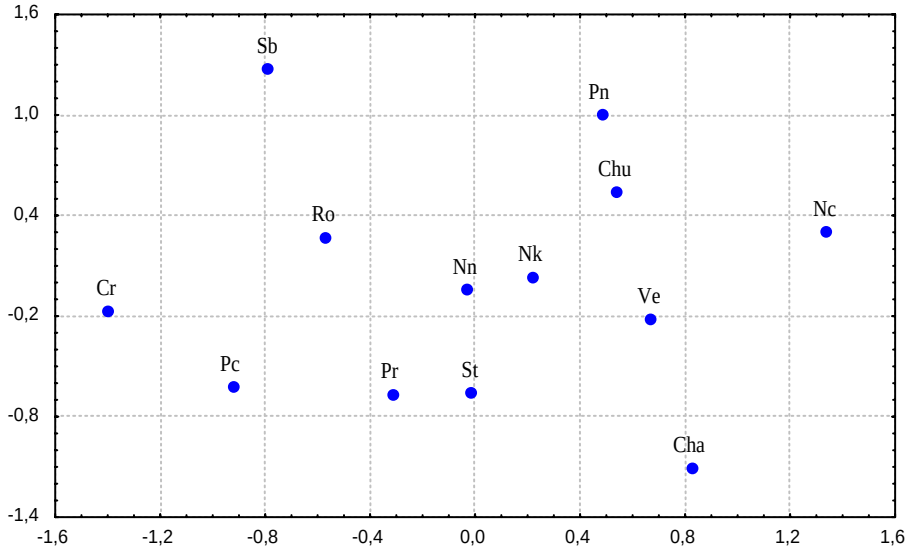


Por outro lado a idade parece não influenciar os níveis de associação entre os indivíduos – F = 0,761373; p = 0,553795.

4.1.1. Influências da Sazonalidade

Para averiguar se a estação do ano influencia as associações entre os machos deste grupo, começámos por construir mapas de coordenadas principais para as duas temporadas, Seca (**Figura 14**) e Húmida (**Figura 15**).

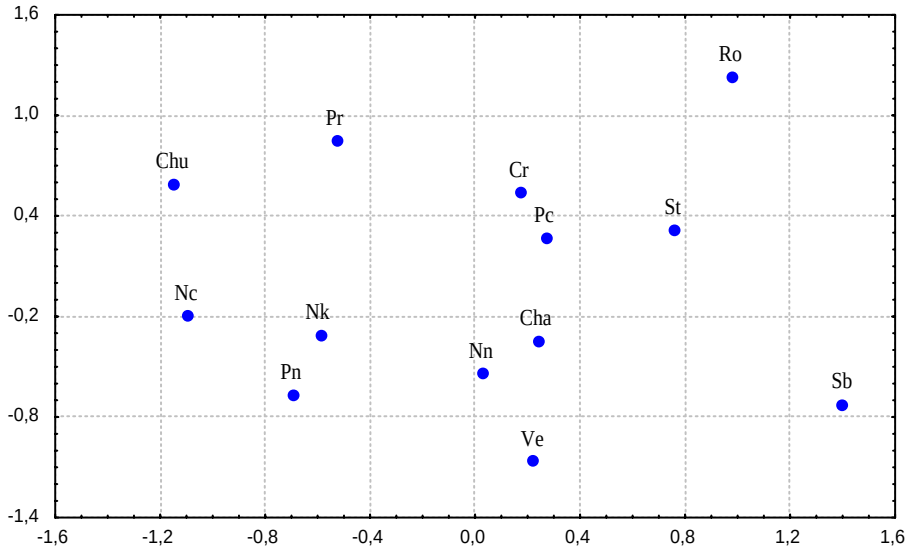
Figura 14 – Mapa de coordenadas principais referente aos Índices de Associação interindividuais na estação Seca.



Verifica-se que existe uma dispersão generalizada dos indivíduos durante a estação Seca. As excepções são os casos de Nk e Nn, e de Pr e St. Os animais que se mantêm mais afastados são Sb, Cha, Cr e Nc.

Já na estação Húmida alguns animais parecem estar mais próximos nesta representação, e verificam-se ainda alterações nos parceiros que estavam mais juntos na estação Seca.

Figura 15 – Mapa de coordenadas principais referente aos Índices de Associação interindividuais na estação Húmida.



Para se visualizarem mais facilmente estas alterações podem consultar-se abaixo os dendogramas referentes aos Índices de Associação por estação.

Figura 16 – Cluster dos Índices de Associação interindivídual na estação Seca.

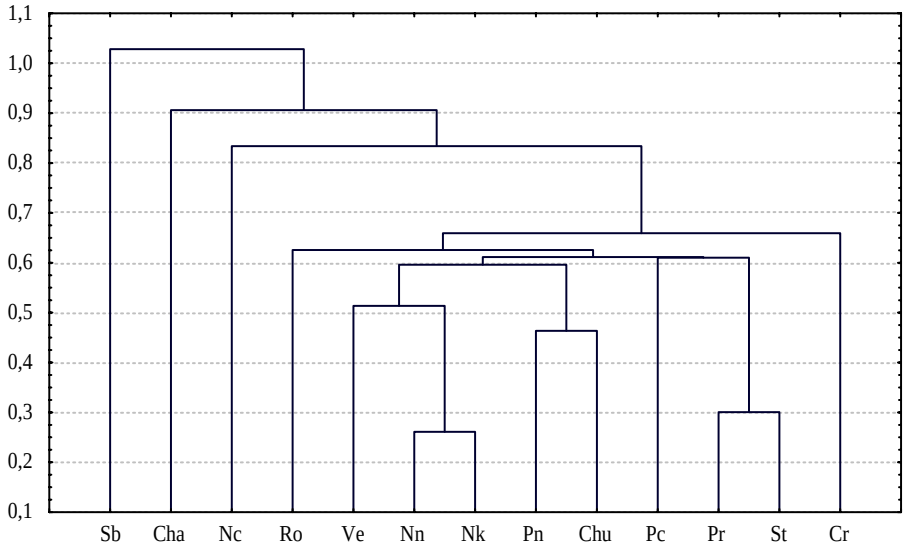
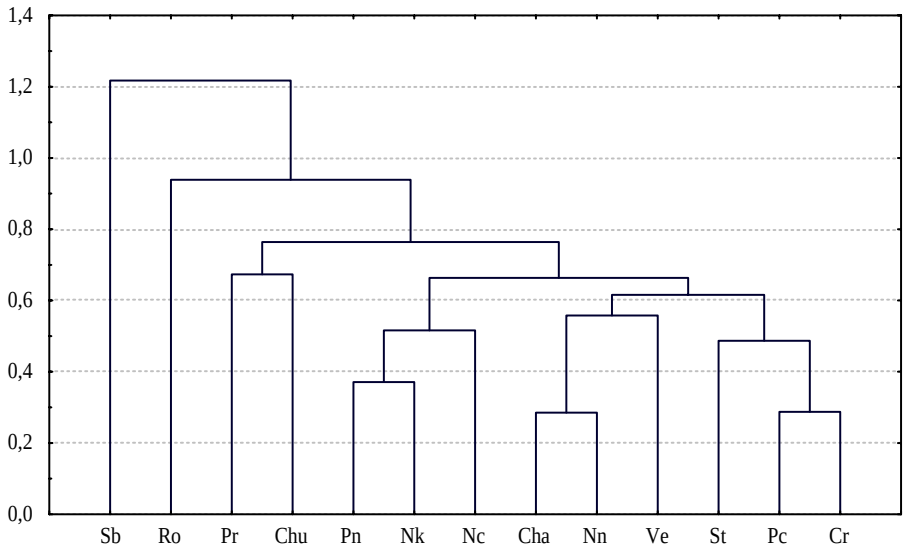


Figura 17 - Cluster dos Índices de Associação interindivídual na estação Húmida.



Se durante a estação Seca um corte a 0,7 no dendograma inclui 77% dos casos, já na estação Húmida o mesmo nível de medição inclui 85% dos casos.

Na estação Húmida os animais com relações espaciais mais estreitas são Nn e Cha, aos quais se junta a um nível superior Ve; Pn e Nk, seguidos de Nc; e Cr e Pc seguidos de St. Pr e Chu também formam uma díada, mas com uma força de ligação menor. Sb e Ro são os animais com os valores para os Índices de Associação menores.

Comparando níveis de associação que os indivíduos apresentam nas diferentes estações, vemos que na estação Húmida os níveis de associação aumentam, o que é confirmado no **Quadro 8**. Não só a média aumenta durante esta estação, como também os valores mínimos e máximos.

Quadro 8 – Dados estatísticos descritivos para os Índices de Associação por estação.

	Média	Mínimo	Máximo	Variância
Índices Seca	0,122462	0,26100	0,265100	0,002239
Índices Húmida	0,230178	0,82500	0,358200	0,003060

As diferenças nos níveis de associação diádica entre estações são confirmadas através de uma análise de Student-t para amostras dependentes (t = 14,3326, p = 0,0000).

Por outro lado verifica-se que os índices de associação por estação se correlacionam com os valores dos índices totais – ver **Quadro 9**. O mesmo não acontece com os índices por estação que, como já vimos, apresentam diferenças significativas entre si.

Quadro 9 – Valores para correlações de Spearman r para os diferentes Índices de Associação. (Os valores significativos a um nível de p < 0,05 estão sublinhados).

	Índices Totais	Índices Seca	Índices Húmida
Índices Totais	1,00	0,61	0,87
Índices Seca	0.61	1,00	0,17
Índices Húmida	0,87	0,17	1,00

Também nas diferentes estações a idade parece não influenciar os níveis de associação entre os machos – estação Seca F = 1,984468; p = 0,105823 e estação Húmida F = 1,100858; p = 0,362734.

4.1.2. Influências do Parentesco

A análise dos valores dos índices médios totais e por estação segundo as categorias consideradas, parece indicar que os animais que apresentam relações de parentesco entre si mantêm geralmente níveis de associação maiores (ver **Quadro 10**).

A única excepção aparece existir entre os animais que são irmãos por parte de mãe e pai durante a estação Seca, em que indivíduos sem parentesco se associam mais que os da categoria referida anteriormente.

No caso dos índices totais, os animais que mais se associam são, e por ordem decrescente, aqueles que são irmãos por parte de mãe e pai; por parte da mãe; por parte do pai; de parentesco indeterminado; e por fim sem parentesco.

No que se refere à estação Seca, irmãos por parte de mãe; por parte de pai; sem parentesco; por parte de mãe e pai; e de parentesco indeterminado.

Em relação à estação Húmida, a ordenação dos valores médios de associação segue um padrão igual ao dos valores totais.

As diferenças entre as médias dos Índices de associação nas diferentes estações são significativas – $t = 7{,}80297$; $p = 0{,}001455$.

Por outro lado, considerando as categorias de parentesco, as diferenças encontradas são significativas para os Índices totais ($F = 3{,}363895$; $p = 0{,}039896$) e os Índices na estação Húmida ($F = 3{,}057825$; $p = 0{,}050890$), e não significativas para os Índices na estação Seca ($F = 1{,}155228$; $p = 0{,}320526$).

Quadro 10 – Valores médios dos índices de associação totais e por estação segundo categorias de parentesco.

	Índices Totais	Índices Seca	Índices Húmida
Por Mãe	0,206833	0,136344	0,252122
Por Pai	0,196077	0,132954	0,241046
Mãe/Pai	0,219250	0,110000	0,299800
Sem Parentesco	0,176644	0,120993	0,216965
Indeterminado	0,185445	0,106709	0,238373

4.1.3. Associações Interindivíduais e Relações de Dominância

Os Índices de Associação Interindivídual parecem estar, pelo menos parcialmente, correlacionados com as relações de dominância existentes entre os machos deste grupo – ver **Quadro 11**.

Quadro 11 – Coeficientes de correlação de Pearson: Índices de Associação interindivídual por Índices de dominância.

	Índices de dominância Total
Índices de associação Totais	-0,02
	Índice de dominância na estação Seca
Índices de associação na estação Seca	-0,19
	Índice de dominância na estação Húmida
Índices de associação na estação Húmida	0,59

Para comparar estes dois parâmetros, transformámos as relações de dominância entre os indivíduos num índice numérico de distância hierárquica, de forma a que os animais que têm posições hierárquicas mais próximas apresentem valores mais baixos entre si, e os mais distantes, valores mais altos para este índice.

Desta forma, a correlação positiva observada entre as duas medidas na estação Húmida indica que, durante este período, a valores de associação mais altos corresponderam maiores distâncias hierárquicas, isto é, em termos diádicos, indivíduos que estiveram mais tempo juntos estavam mais distantes na hierarquia social de dominância.

Esta relação não se verificou nem para os índices totais, nem para a estação Seca.

4.1.4. Associação Interindividual e Interacções Sociais

De uma forma geral verifica-se uma inexistência de correlações entre os níveis de associação entre os animais e a qualidade e quantidade das interacções sociais estabelecidas entre eles. Os valores para as correlações de Pearson entre os índices de associação totais e as interacções afiliativas e agonísticas totais, não são significativos – $p > 0,05$. No entanto, no que diz respeito à relação entre as interacções agonísticas vencidas e os índices de associação, estas duas variáveis parecem estar relacionadas de forma negativa, ainda que não de forma muito forte – $r = -0,24$; $p < 0,05$. Assim sendo, parece que quanto mais dois animais se associam, menor é a probabilidade de que ocorram interacções agonísticas entre eles.

Durante as estações Seca e Húmida, não existem quaisquer relações significativas entre as associações diádicas e os diferentes tipos de interacções sociais – $p > 0,05$.

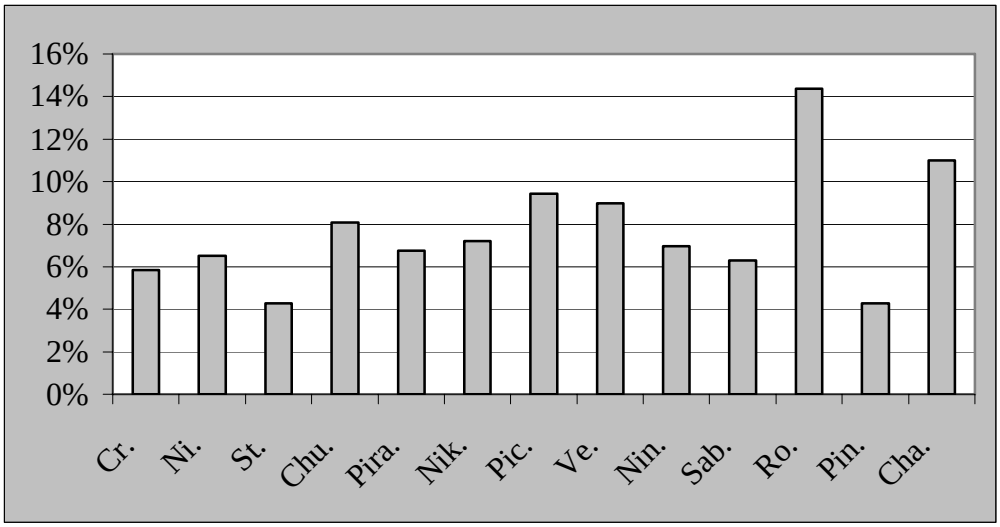
4.1.5. Ocasiões em que os indivíduos estiveram sozinhos

Ao longo das nossas observações aconteceu por várias vezes o focal encontrar-se afastado dos demais parceiros sociais. Uma vez que no nosso estudo estamos a considerar apenas as relações sociais entre os machos, o facto de aqui se dizer que um animal estava sozinho não quer dizer necessariamente que não estivesse na vizinhança de fêmeas ou de indivíduos não adultos, mas sim apenas que não existia outro macho por perto.

Do total de observações efectuadas, a frequência de vezes em que os machos estiveram sozinhos representou 27,17% dos registos.

No **Gráfico 24** podem observar-se as percentagens individuais relativas ao número de vezes em que cada macho esteve sozinho.

Gráfico 24 – Percentagens totais do número de vezes em que cada animal foi observado sozinho.



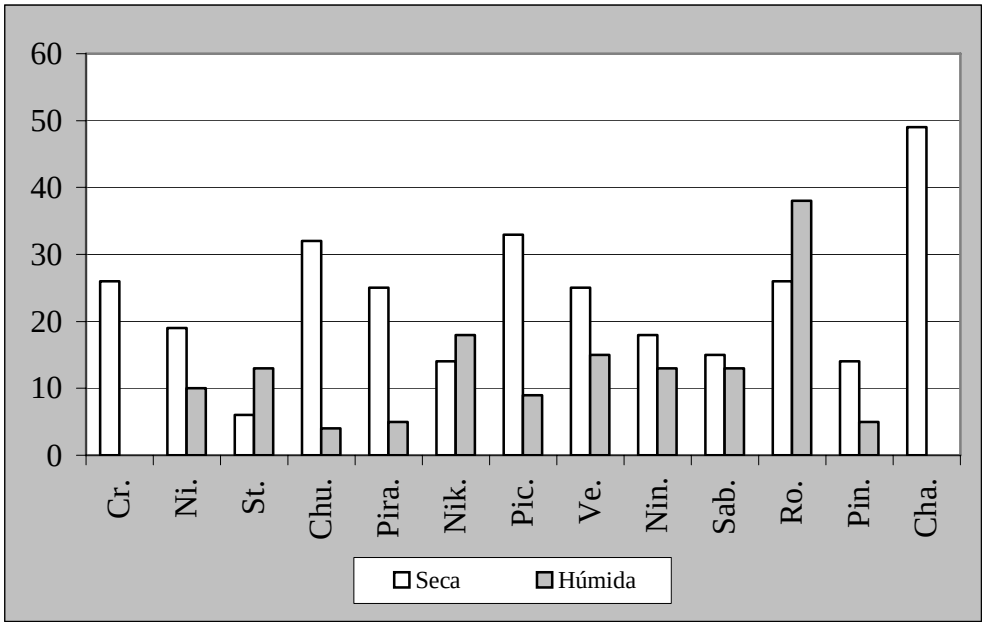
Como se pode verificar, os animais que mais vezes foram vistos sozinhos foram Ro e Cha. Ao contrário, tanto St como Pn foram os que apresentaram valores mais baixos para este parâmetro.

Ambos os machos com as frequências mais elevadas pertencem à mesma classe de idade, “macho jovem”. Mas por outro lado um dos animais com frequência mais baixa, Pinche, também pertence a esta categoria.

As diferenças existentes entre os animais segundo a classe de idade não são estatisticamente significativas – F =1,411652; p = 0,288403.

Por outro lado, e que no diz respeito às diferenças entre estações, podemos ver no **Gráfico 25**, a representação gráfica das frequências individuais relativas ao número de vezes sozinhos por estação.

Gráfico 25 – Número de vezes sozinhos por estação: frequências individuais.

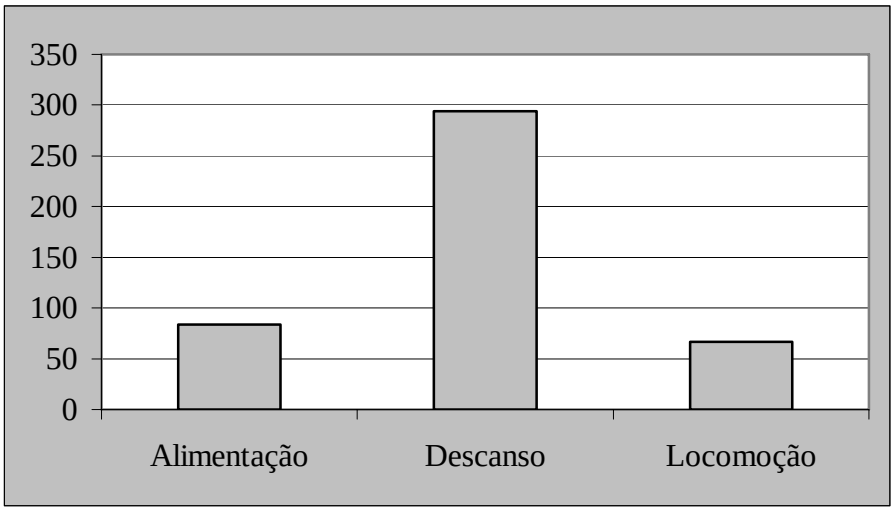


Como se pode ver no gráfico, na estação Seca os valores são bastante superiores. Excepção a esta tendência é o caso de Ro, que foi o único animal a ser encontrado mais vezes sozinho durante a estação Húmida. Em termos percentuais, do total de vezes em que os animais estiveram sem a companhia de outros machos durante o período de observações, 67,87% dos registos ocorram na estação Seca, e apenas 32,13% na estação Húmida. Estas diferenças são estatisticamente significativas – t = 2,62282; p = 0,022269.

Em relação à influência dos padrões de actividade no número de vezes que os animais estiveram sozinhos, foi em Descanso que se encontraram os valores mais altos

(66,07%), seguindo-se a Alimentação (18,87%), e por fim a Locomoção (15,06%) – ver **Gráfico 26**

Gráfico 26 – Número de vezes em que os animais estiveram sozinhos: frequências por Padrão de Actividade.

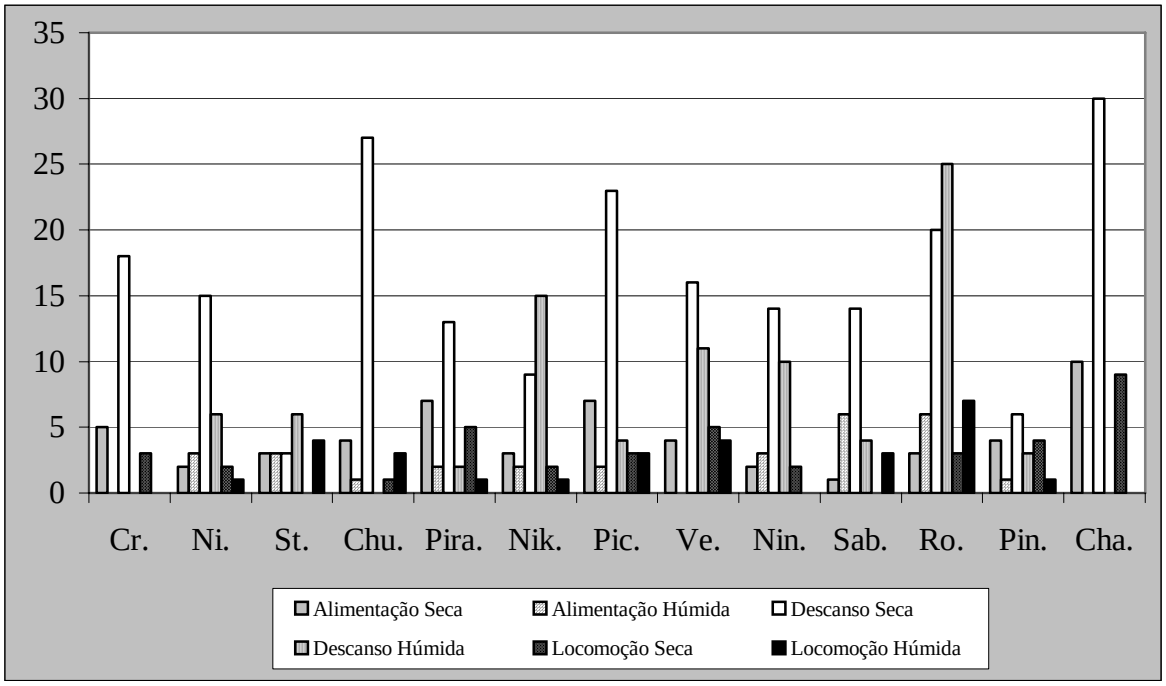


Estas diferenças são significativas no caso da Alimentação & Descanso (t = 6,47920; p = 0,000030); e Descanso & Locomoção (t = 7,62908; p = 0,000006); e não significativas para Alimentação & Locomoção (t = 2,02947; p= 0,065189), apesar do valor de *p* quase se aproximar do limite de significância.

O **Gráfico 27** representa as diferenças entre estações segundo o padrão de actividade.

As maiores diferenças verificam-se em Descanso, existindo um decréscimo muito grande da estação Seca para a Estação Húmida (t = 2,93855; p = 0,012405). Tanto para a Alimentação (t = 1,73219; p = 0,108839), como para a Locomoção (t = 0,841601; p = 0,416468), as diferenças não são significativas.

Gráfico27 – Número de vezes em que os animais estiveram sozinhos: valores por Estação e por Padrão de Actividade.



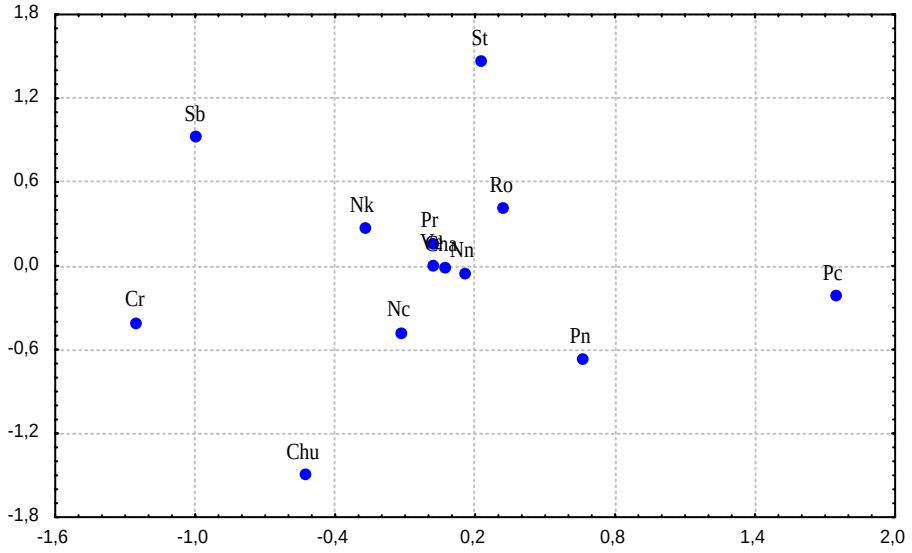
Por fim, parece não existir qualquer relação entre a posição hierárquica dos indivíduos e o número de vezes em que estes estiveram sozinhos.

Os valores estatísticos para as diferenças entre os diferentes níveis de dominância não são significativos em termos Totais (F = 0,412670; p = 0,826502), para a estação Seca (F = 0,104550; p = 0,992678), nem para a estação Húmida (F = 1,105287; p = 0,495250).

4.2. Distância Social

Como foi referido no capítulo da Metodologia, o registo das distâncias entre os indivíduos foi feito considerando várias categorias –*1*. Contacto; *2*. <1 metro; *3*. 1-7 metros; *4*. 8-15 metros; *5*. Mesma árvore. Para poder avaliar a distribuição dos animais pelas diferentes distâncias, aplicámos diferentes valores de ponderação para cada categoria, de forma a que classes que correspondam a maior proximidade espacial sejam mais valorizadas. Assim, e segundo as distâncias consideradas, aplicaram-se os seguintes valores: *1*. 1; *2*. 0.50; *3*. 0.25; *4*. 0.125; *5*. 0.0625.

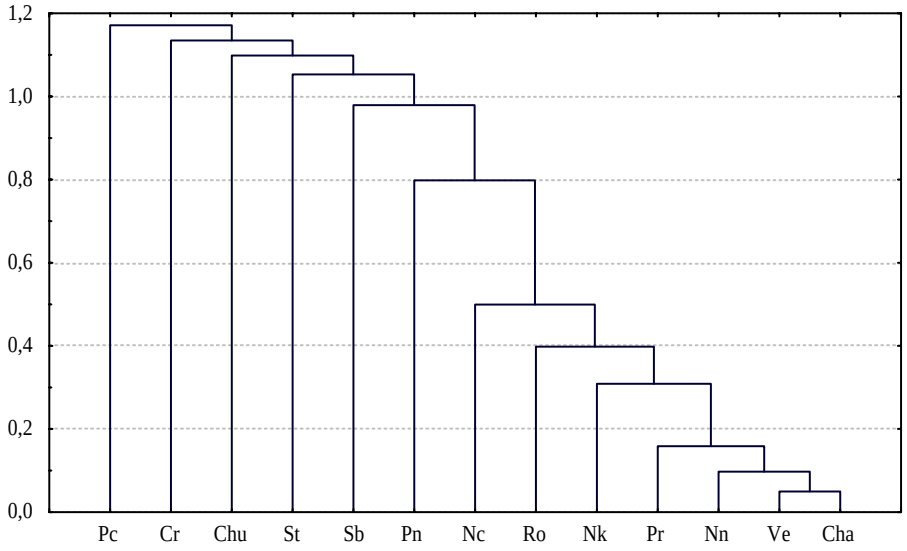
Figura 18 – Mapa de coordenadas principais referente às distâncias sociais mantidas por cada indivíduo.



Como se pode observar, existem ligações muito estreitas entre alguns animais. No grupo constituído por Ve, Cha, e Nn, os animais apresentam valores muito semelhantes, verificando-se até uma sobreposição destes na representação gráfica. Pr também se encontra muito próximo destes indivíduos. Um segundo nível pode ser identificado, ao qual pertencem Nk, Nc, Ro, e Pn. Já a maiores distâncias e sem aglomeração encontram-se os restantes indivíduos.

O dendograma mostra-nos a ordenação dos diferentes aglomerados de indivíduos. Um corte a 0,6 inclui 53,8% dos casos – ver **Figura 19**.

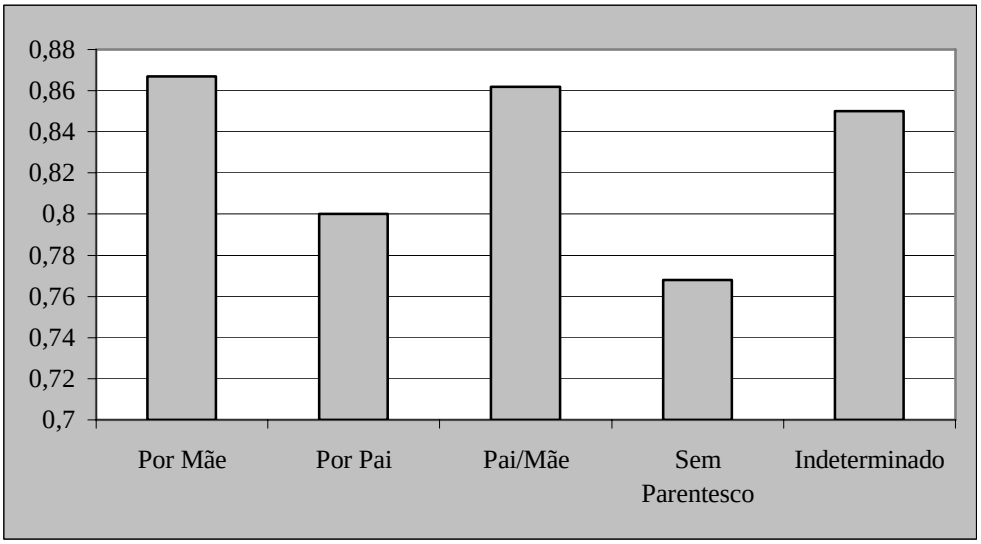
Figura 19 – Análise Cluster das Distâncias Interindividuais ponderadas.



4.2.1. Influências do Parentesco

No **Gráfico 28** podemos ver a representação dos valores médios para as distâncias ponderadas segundo categoria de parentesco.

Gráfico 28 – Distâncias ponderadas segundo categoria de parentesco: valores médios.



Como se pode ver, as categorias que apresentam valores médios mais elevados são as que dizem respeito aos animais que partilham relações de parentesco, "irmãos por parte da mãe" e "irmãos por pai e mãe". Excepção a esta tendência é o valor da categoria "irmãos por pai", que tem um valor inferior ao dos animais com parentesco indeterminado.

As diferenças registadas entre as categorias de animais aparentados e de não aparentados são confirmadas estatisticamente – $F = 4{,}084936$; $p = 0{,}020705$.

4.2.2. Influências da Sazonalidade

Nos diagramas que se apresentam abaixo podem consultar-se as diferenças existentes entre estações no que diz respeito às distâncias sociais ponderadas.

Figura 20 – Mapa de coordenadas principais referente às distancias sociais Ponderadas: estação Seca.

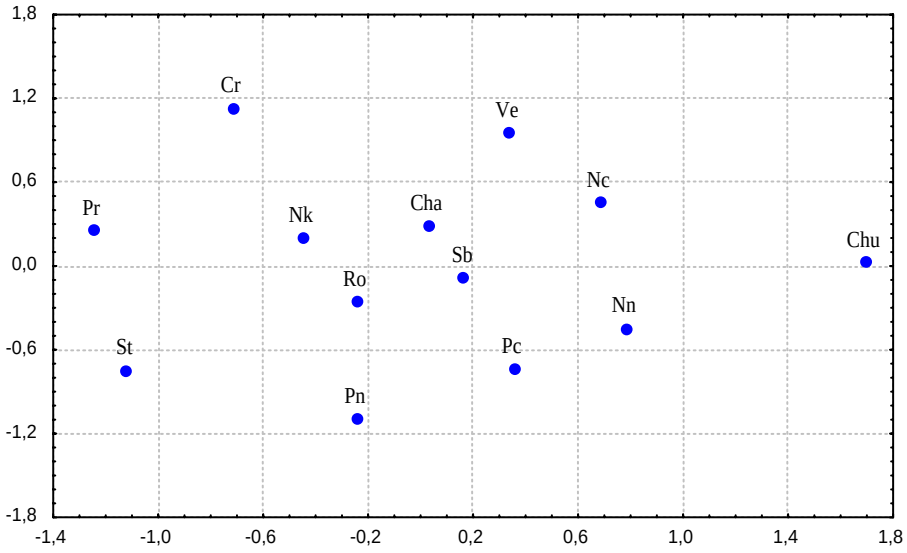
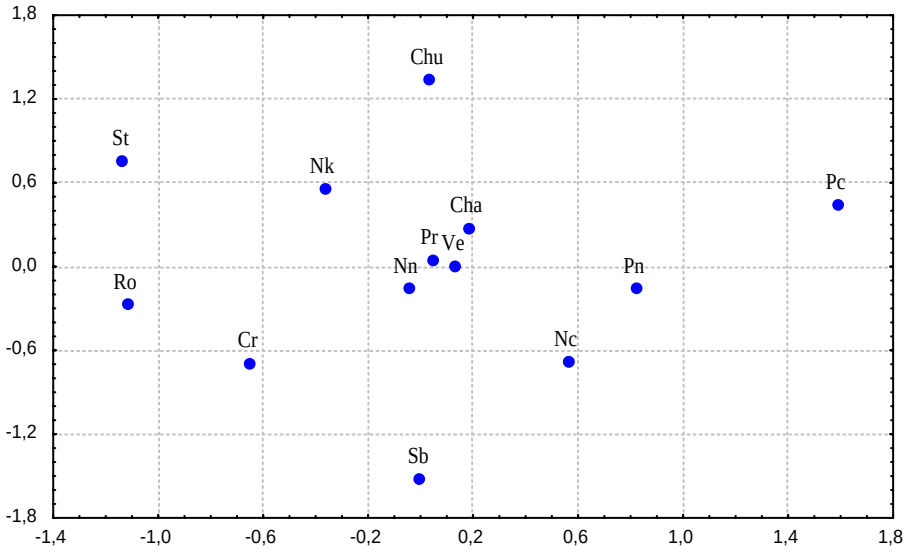


Figura 21 – Mapa de coordenadas principais referente às distancias sociais Ponderadas: estação Húmida

.



Durante a estação Seca o mapa de coordenadas principais não nos permite à partida identificar a existência de relações espaciais estreitas entre os animais. Já na estação Húmida podemos observar a formação de um grupo bem definido constituído por quatro indivíduos, Pr, Ve, Nn, e Cha. A estes animais junta-se a um nível superior Nk. Pn e Nc por um lado, e Ro e Cr por outro, são animais que também surgem aqui associados.

Em termos gerais as tendências de associação entre indivíduos segundo as diferentes classes de distância consideradas seguem um padrão equivalente entre estações.

Aplicámos uma prova de correlação de cujos resultados se podem consultar abaixo e que demonstram de forma clara esta situação. Tanto os valores totais como os valores por estação apresentam níveis de correlação muito altos ($p < 0,05$) – ver **Quadro 12**.

Quadro 12 – Valores de r para as correlações de Pearson. Relações entre os machos segundo categorias de distância: valores totais e por estação.

(Os valores significativos a um nível de $p < 0,05$ estão sublinhados).

	Total	Seca	Húmida
Total	1,00	1,00	0,98
Seca	1,00	1,00	0,98
Húmida	0,98	0,98	1,00

No entanto, pela comparação entre os diferentes mapas de coordenadas principais, podemos ver que em termos de força das associações, na estação Húmida os animais parecem estar mais próximos.

Este facto parece estar relacionado com a distribuição das frequências de associação entre os animais.

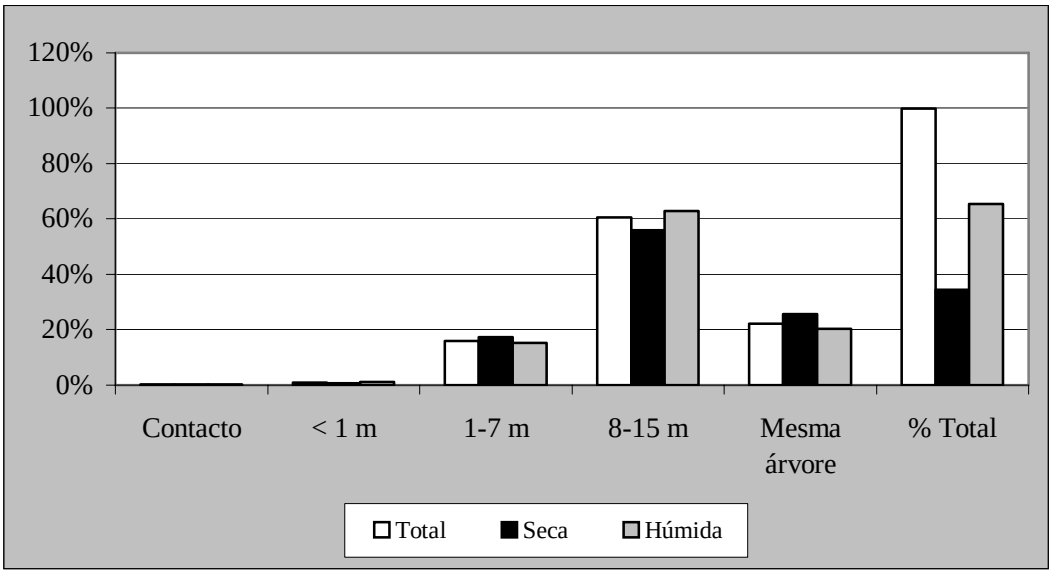
No quadro que se apresenta abaixo podem consultar-se as percentagens apresentadas por cada categoria de distância em termos totais e por estação.

Quadro 13 – Percentagens das frequências de presença dos machos nas diferentes categorias de distância: valores totais e por estação.

	Contacto	< 1 m	1-7 m	8-15 m	Mes.árvore	% Total	N
Total	0,3%	0,97%	15,99%	60,54%	22,2%	-	3621
Est. Seca	0,32%	0,72%	17,36%	55,92%	25,68%	34,52%	1250
Est. Húmida	0,3%	1,1%	15,27%	62,96%	20,37%	65,48%	2371

Por outro lado no **Gráfico 29** pode-se ver que na estação húmida a frequência de presença de animais na vizinhança dos focais é bastante superior à da estação seca.

Gráfico 29 – Presença dos indivíduos na vizinhança de um animal focal segundo diferentes categorias de distância: valores percentuais.



Verifica-se que globalmente as tendências gerais de presença dos animais na vizinhança dos focais seguem um padrão constante em termos de distribuição pelas diferentes categorias de distância – as categorias com maiores frequências são as que compreendem maiores distâncias, categorias quatro e cinco.

Por outro lado, e com já vimos, na estação Húmida as frequências de associação são superiores, o que parece contribuir para uma maior proximidade entre alguns indivíduos.

Para confirmar se existiam diferenças entre a presença dos animais nas diferentes categorias de distância entre estações realizámos uma prova de Student-t para amostras dependentes. Para todas as categorias que cruzámos não encontrámos diferenças – $p > 0,05$ – pelo que concluímos que em geral existe um elevado grau de concordância entre as medições feitas entre estações.

Podemos concluir que os machos desta comunidade em geral mantêm entre si distâncias que se encontram entre os 8 e 15 metros. Apesar disso, na estação Húmida os animais estão mais vezes juntos a menores distâncias.

4.2.3. Relações entre Distância Social e Interacções Sociais, Associações Interindividuais, e Hierarquia Social de Dominância

Quando se consideram os valores das distâncias sociais ponderadas ao longo de todo o período de estudo, não se verifica a existência de qualquer tipo de relações entre este parâmetro e os diferentes tipos de interacções sociais.

Já na estação Seca, existe uma correlação negativa entre as distancias e as interacções agonísticas totais – $r = -0,23$ –, e também com as interacções agonísticas vencidas – $r = -0,39$. Estes resultados dizem-nos que durante esta época do ano, quando aumentam os níveis de proximidade entre os indivíduos, isto é, quando os animais mantêm menores distâncias entre si, verifica-se uma diminuição na frequência de ocorrência de agonísmo entre eles.

Na estação Húmida, não existem relações entre distância e agonísmo, mas existe sim uma correlação com as interacções afiliativas – $r = 0,23$; $p < 0,05$. Esta indica que na estação Húmida os animais que estão mais próximos são mais afiliativos entre si.

No que diz respeito às influências da hierarquia social de dominância sobre as distâncias que os indivíduos mantêm entre si, tanto durante a estação Seca, como na estação Húmida, existem correlações fortes entre estas duas variáveis – Seca $r = 0,54$; Húmida $r = 0,60$ ($p < 0,05$). Estes resultados sugerem que quando os animais ocupam posições hierárquicas mais distantes, as distâncias entre eles diminuem.

Curiosamente, e ao contrário do que seria esperado, não existem quaisquer relações entre os níveis de associação entre os machos, e as distâncias que estes mantêm entre si tanto em termos totais como durante a estação Seca – $p > 0,05$.

Já durante a estação Húmida existe uma correlação positiva entre estas duas medidas de proximidade – $r = 0,45$; $p < 0,05$. Esta indica que neste período do ano, quando os níveis de associação aumentam, os animais que estão mais vezes juntos mantêm entre si menores distâncias.

5. Formação de Subgrupos

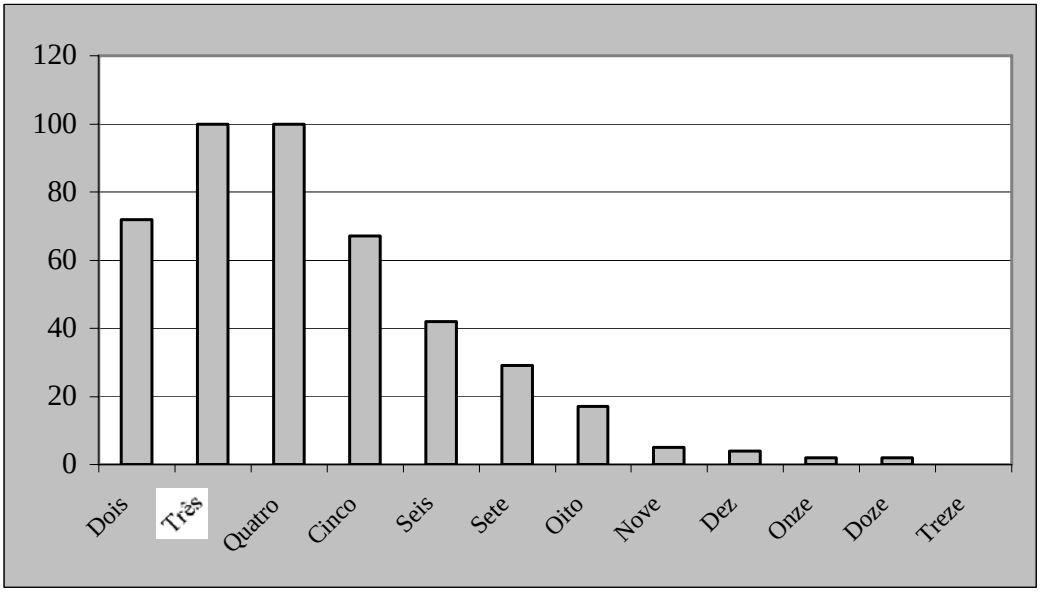
Ao longo do período do nosso estudo registámos a existência de vários subgrupos de machos de tamanho e composição diferentes.

Em relação à sua dimensão, esta variou entre dois e doze animais. Curiosamente nunca se observaram os treze machos todos juntos num mesmo momento.

No **Gráfico 30** podemos observar as frequências com que foram observados subgrupos de diferentes dimensões.

Dos 440 registos de diferentes tipos de subgrupos, quase metade destes tiveram três ou quatro machos (45,46%).

Gráfico 30 – Tamanho dos Subgrupos: frequências segundo o número de indivíduos presentes.



O tamanho médio dos subgrupos no total do tempo de estudo foi de 4,32 machos, com uma mediana de 4 – variância = 3,66.

Os nossos resultados apontam ainda para a existência de uma relação directa entre o número de indivíduos presente num subgrupo e as distâncias que eles mantiveram entre si – $r = 0,32$; $p < 0,05$. Assim, quando os subgrupos tiveram mais

indivíduos, os machos mantiveram menores distâncias entre si. Por outro lado, os animais que mais se associaram, fizeram-no normalmente em subgrupos de menor dimensão, o que revela a existência de preferências individuais de associação – $r = -0,28$; $p < 0,05$.

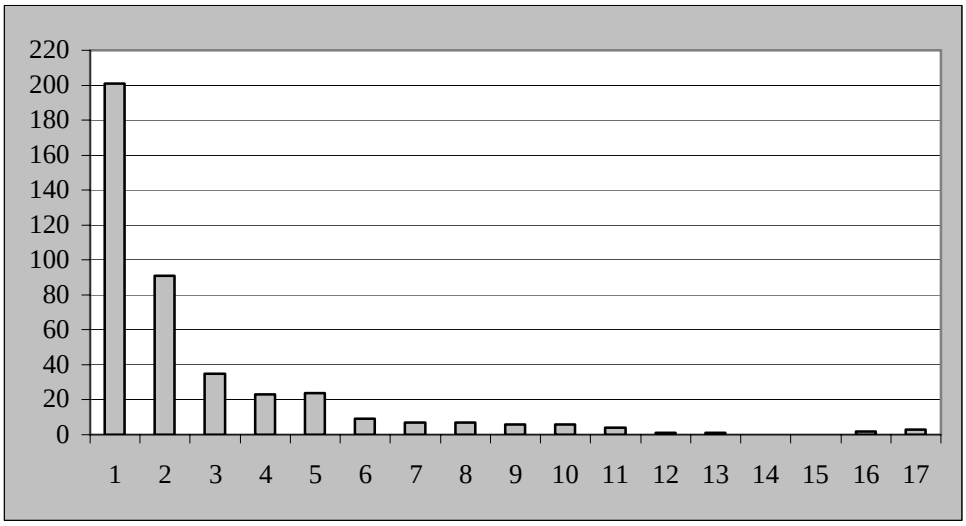
No que diz respeito às relações entre o tamanho dos subgrupos e a qualidade das interacções sociais, não se verificaram quaisquer resultados significativos, tanto para as interacções afiliativas – $r = -0,01$; $p > 0,05$ – como para as agonísticas – $r = 0,17$; $p > 0,05$.

Por fim, o tamanho dos subgrupos também se correlaciona com a hierarquia social de dominância – $r = -0,28$; $p < 0,05$. Assim, quando os subgrupos são maiores, os animais associam-se referencialmente com os outros indivíduos cujas posições hierárquicas são mais distantes da sua.

Verificou-se uma grande variação na composição dos subgrupos (440 combinações diferentes de indivíduos), mas, no entanto, algumas das combinações possíveis de machos não foram observadas.

Por outro lado os subgrupos que mais vezes foram observados tiveram no máximo uma frequência de 17, enquanto que para a maioria deles apenas temos um registo (45,68%) – ver **Gráfico 31**.

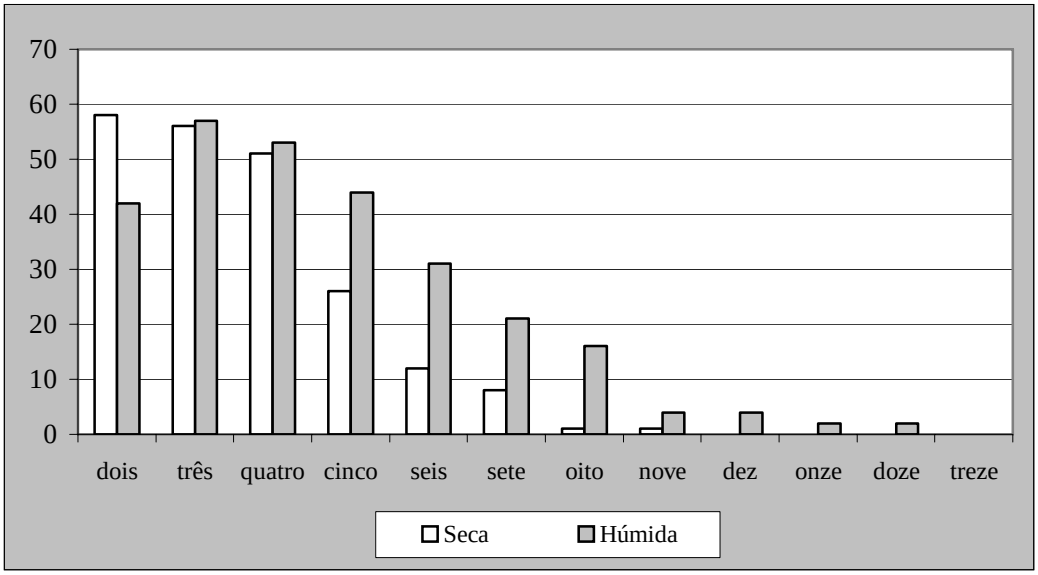
Gráfico 31 – Número de subgrupos observados segundo a frequência.



5.1. Influências da Sazonalidade

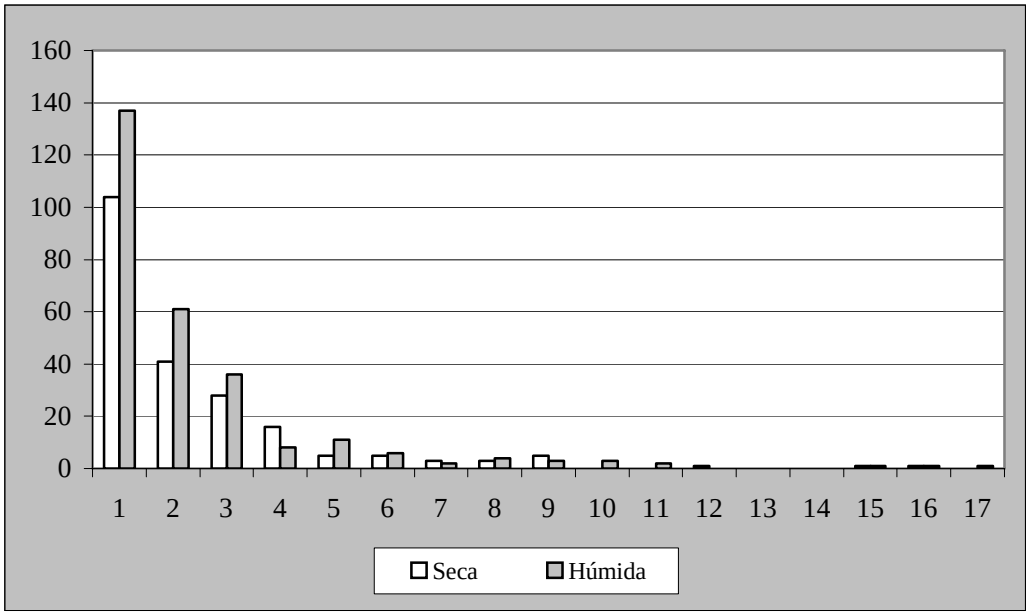
No que diz respeito à variação do tamanho dos subgrupos segundo a estação do ano, na estação Seca estes tiveram uma menor dimensão. Não só os valores médios aumentaram na estação Húmida (Seca – 3,58; Húmida – 4,6), como o valor máximo (Seca – 9; Húmida – 12) – ver **Gráfico 32**. Estas diferenças são significativas – t = 9,43253; p = 0,000000.

Gráfico 32 – Tamanho dos Subgrupos por estação: frequências segundo o número de indivíduos presentes.



Aliás, em termos gerais na estação Húmida existiu não só um aumento do tamanho médio dos subgrupos, como uma maior variabilidade na sua composição. Registaram-se 213 subgrupos distintos para a estação Seca, e 276 para a estação Húmida, sendo que na estação Húmida os valores para as frequências foram superiores – t = 2,00876; p = 0,045175 (ver **Gráfico 33**).

Gráfico 33 – Número de subgrupos observados segundo a frequência – valores por estação.



Na estação Seca o tamanho dos subgrupos não se correlaciona com as distâncias entre os machos – $r = -0,10$; $p > 0,05$. Já na estação Húmida, tal como acontece para os valores totais, quando existem mais machos nos subgrupos, as distâncias entre eles são menores – $r = 0,25$; $p < 0,05$.

Também não existe durante a estação Seca qualquer relação entre os índices de associação interindividual e o número de indivíduos nos subgrupos. Na estação húmida essa relação apresenta valores significativos que sugerem que os animais que mais se associam o fazem normalmente em subgrupos de menor dimensão.

No que diz respeito às interacções sociais por estação, o tamanho dos subgrupos parece não estar correlacionado com a ocorrência quer de comportamentos afiliativos – Seca: $r = 0,17$; $p > 0,05$, Húmida: $r = -0,16$; $p > 0,05$ – quer de comportamentos agonísticos – Seca: $r = 0,19$; $p > 0,05$, Húmida: $r = -0,08$; $p > 0,05$.

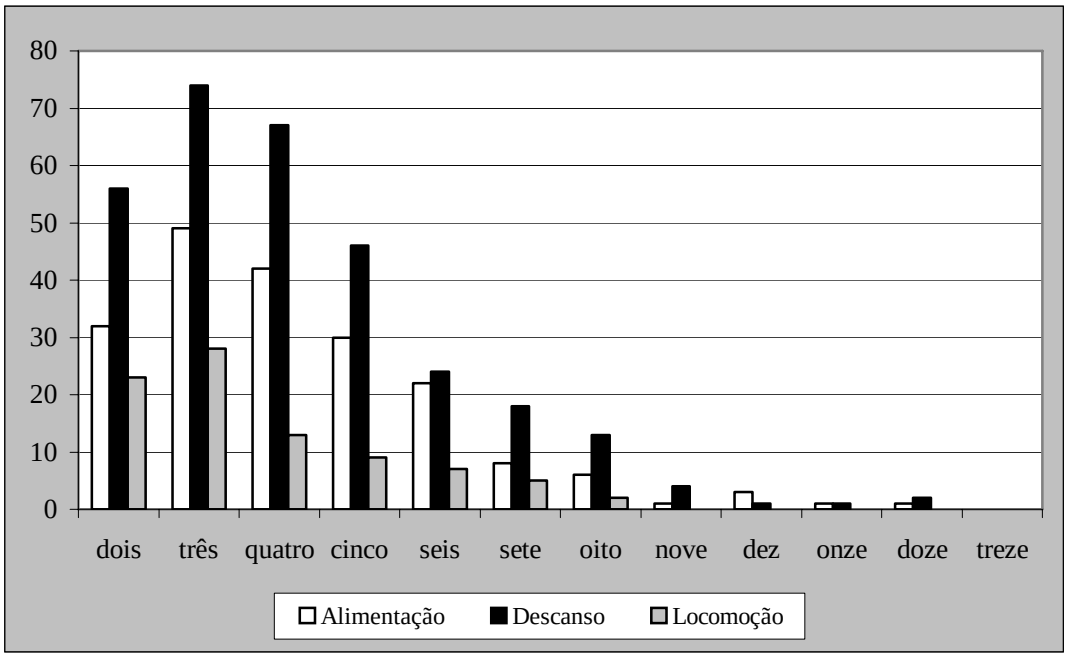
Por outro lado, e tal como acontece para os valores totais, na estação Seca os animais quando se têm de reunir em subgrupos de maior dimensão, fazem-no com outros machos que possuam posições hierárquicas distintas da sua – $r = -0,33$; $p < 0,05$. Na estação húmida estes dois indicadores não se correlacionam – $r = -0,14$; $p > 0,05$.

5.2. Influências do Padrão de Actividades

Quanto à influência dos padrões de actividade na formação dos subgrupos, em geral nos três tipos de actividades consideradas a dimensão não variou muito. Os subgrupos com maiores frequências tiveram quase sempre entre dois e cinco indivíduos – ver **Gráfico 34**.

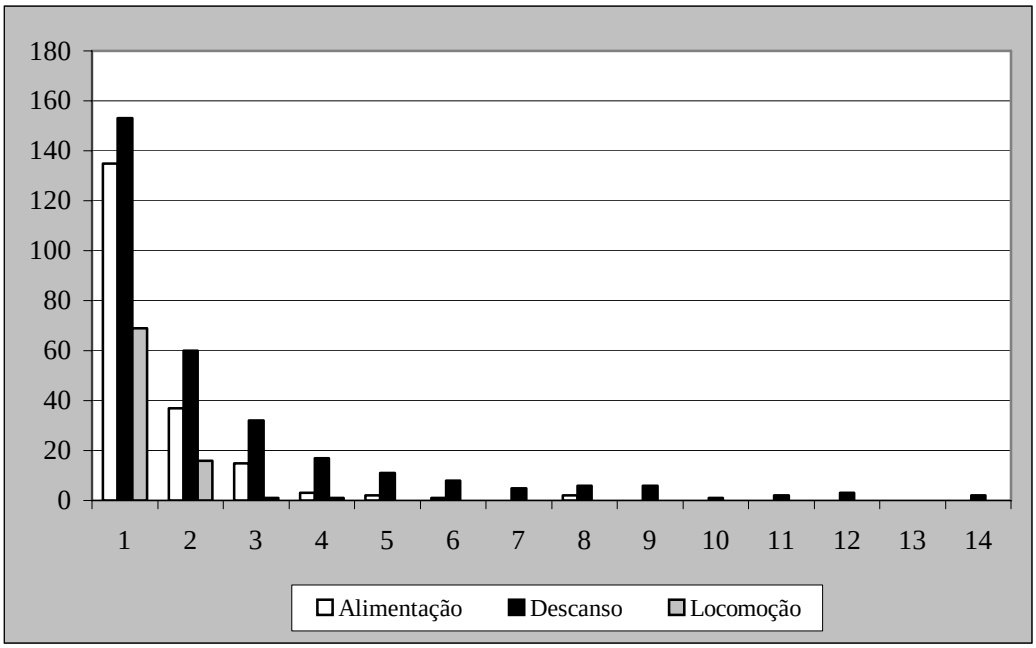
Os valores médios são parecidos para Alimentação e Descanso (4,2 e 4,21 respectivamente), mas um pouco mais baixos para Locomoção (3,68), verificando-se a mesma tendência para os valores máximos (Alimentação e Descanso: 12; Locomoção: 8). As diferenças entre Alimentação e Locomoção (t = 5,55986; p = 0,0000) e Descanso e Locomoção (t = 5,57349; p = 0,0000) são significativas.

Gráfico 34 – Tamanho dos Subgrupos por Padrão de Actividade: frequências segundo o número de indivíduos presentes.



Para os valores das frequências de repetição dos subgrupos, de uma forma geral pode identificar-se um padrão geral comum aos três tipos de actividade. As maiores frequências são encontradas para subgrupos observados apenas uma vez, e os valores decrescem muito a partir de este ponto.

Gráfico 35 – Número de subgrupos observados segundo a frequência: valores por Padrão de Actividade.



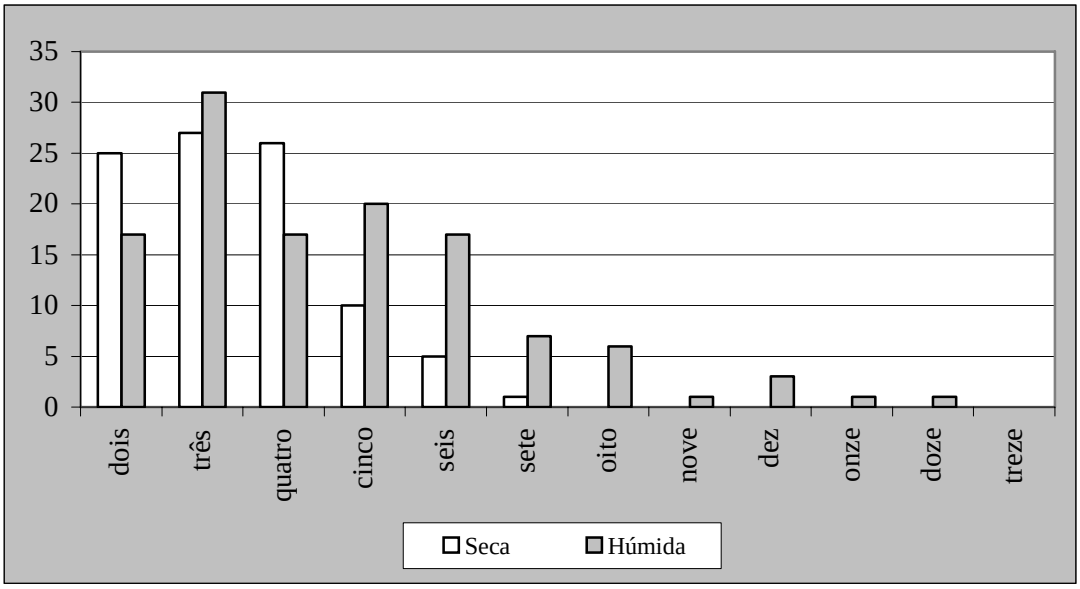
Só em Descanso se continuam a registar subgrupos com uma frequência superior a 8.

Cruzando os dados relativos à estação do ano, e ao padrão de actividade, verifica-se que as tendências enunciadas anteriormente para cada um destes parâmetros se mantêm.

Por um lado, e em relação ao número de indivíduos presentes no subgrupo, no que diz respeito à Alimentação, verifica-se que na estação Seca existe um maior número de subgrupos com dois e quatro indivíduos que na estação Húmida. No entanto, para subgrupos com três e mais de quatro machos, os registos com maiores frequências dão-se para a estação Húmida – **Gráfico 36**. Em termos gerais existiram mais subgrupos com mais indivíduos em Alimentação durante a estação Húmida.

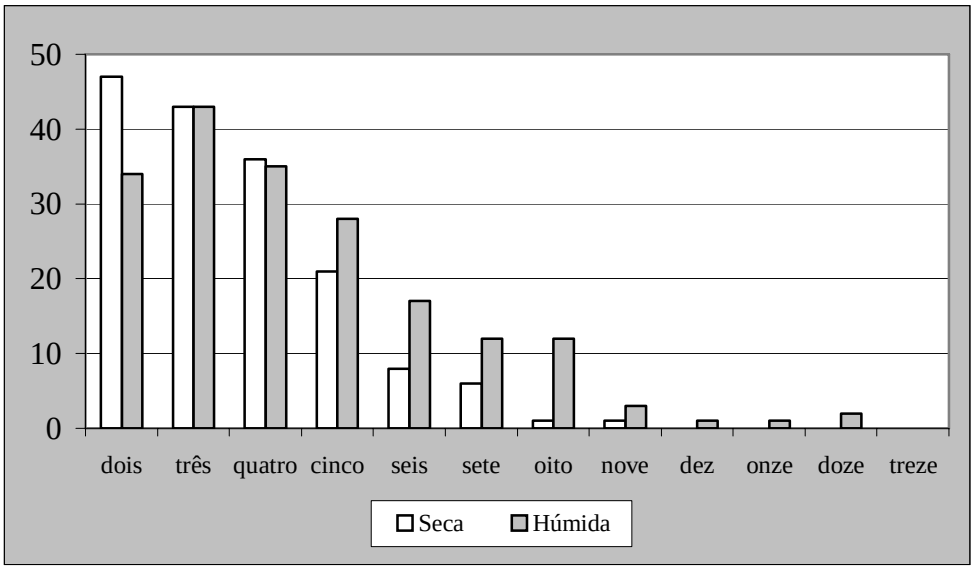
Estas diferenças são significativas – t = 7,65701; p = 0,0000. As médias são para a estação Seca de 3,43 indivíduos por subgrupo, e 4,6 na estação Húmida.

Gráfico 36– Número de indivíduos presentes nos subgrupos formados em Alimentação: frequências por estação.



Em Descanso, acontece exactamente o mesmo, apenas com a excepção no que diz respeito a subgrupos de três em existe um mesmo número de registos para ambas as estações – **Gráfico 37**.

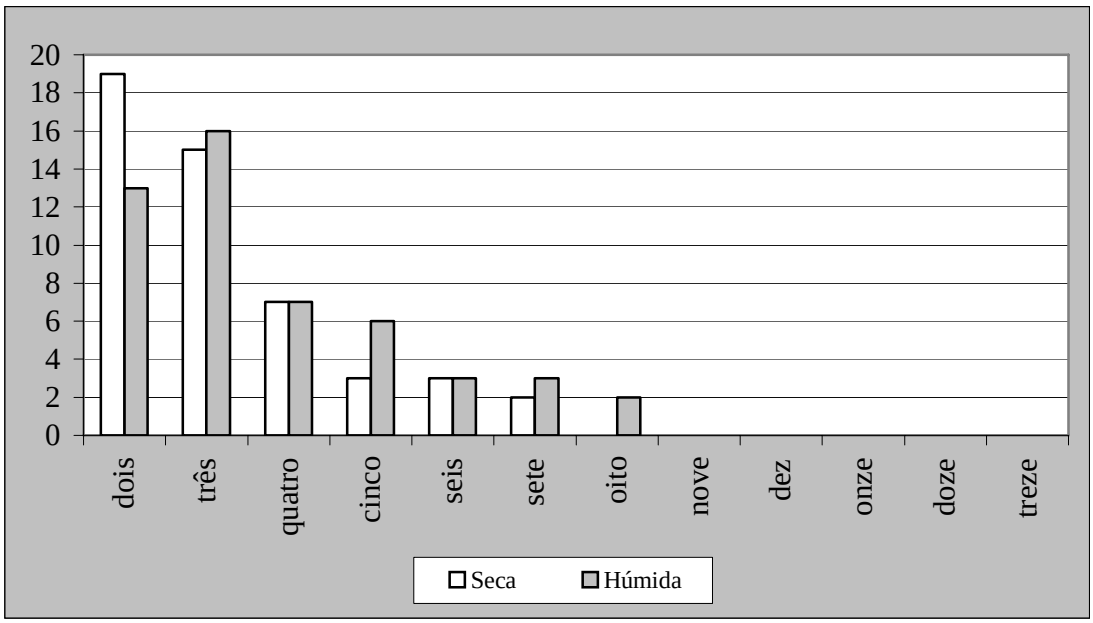
Gráfico 37 – Número de indivíduos presentes nos subgrupos formados em Descanso: frequências por estação.



Também aqui as diferenças registadas são significativas – t = 6,844319; p = 0,000. As médias são de 3,55 para a estação Seca, e de 4,42 para a estação Húmida.

Por fim no que diz respeito à Locomoção, a variação entre estações é menos clara, como se pode visualizar no **Gráfico 38**. Esta observação é reforçada pelo facto das diferenças não serem significativas – t = 1,99138; p = 0,058146. As médias são de 3,22 para a estação Seca e de 3,78 para a Húmida.

Gráfico 38 – Número de indivíduos presentes nos subgrupos formados em Locomoção: frequências por estação.



5.3. Evolução dos Subgrupos ao Longo do Dia

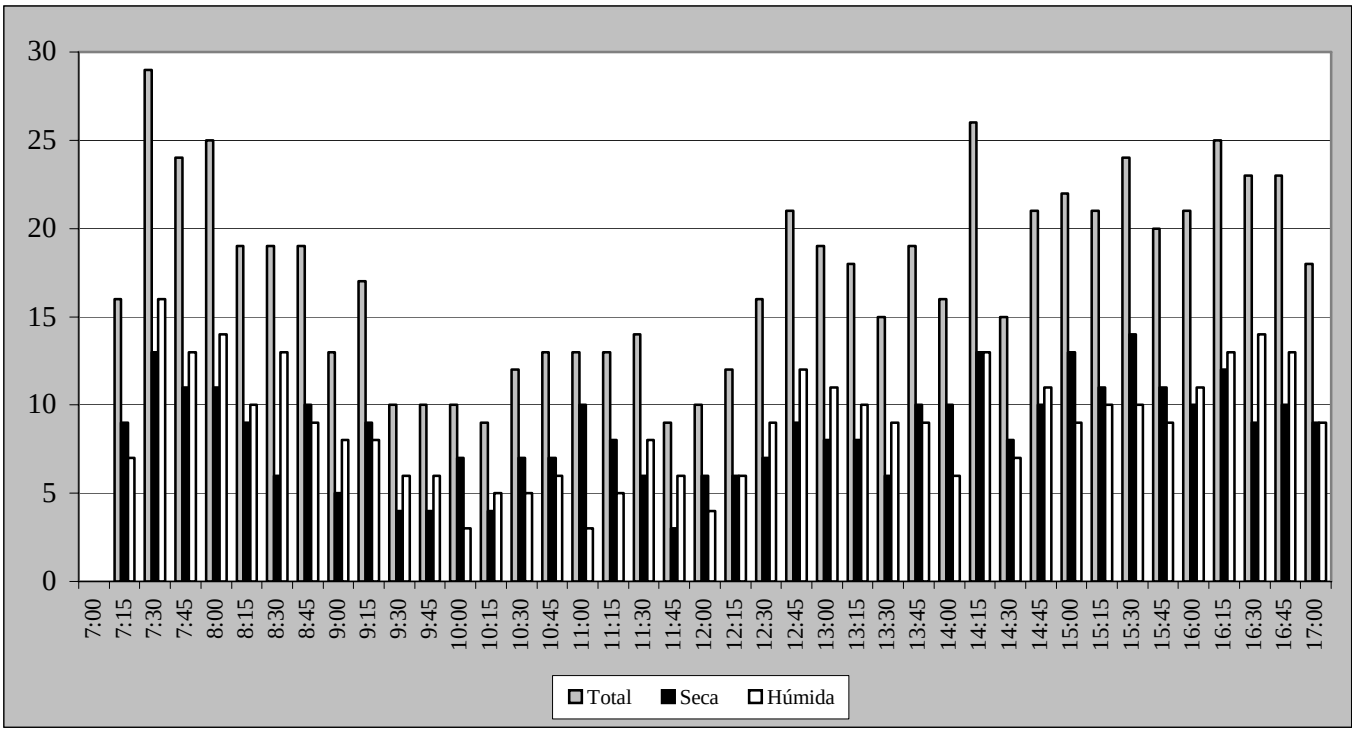
Como já se disse, a presença dos machos num mesmo subgrupo variou ao longo não só do período de estudo, como também ao longo dos dias e turnos de observação.

Em média verificaram-se 9 alterações na composição dos subgrupos por turno ao longo do período de estudo. Este valor foi mais baixo durante a estação Seca (8,79), sugerindo maior estabilidade na composição dos subgrupos, e mais elevado para a estação Húmida (9,21), não sendo, no entanto, estas diferenças estatisticamente significativas – t = 0,723619; p = 0,473510.

Por outro lado o número de alterações foi mais elevado no turno da tarde (média = 10,4) do que no da manhã (média = 7,6) – t = 2,65519; p = 0,015194.

No **Gráfico 39** pode-se observar o número de alterações na composição dos subgrupos ao longo do dia, tanto em termos totais como por estação.

Gráfico 39 – Evolução das alterações na composição dos subgrupos ao longo do dia em termos totais e por estação: Número de alterações por hora.



Em termos totais podem-se identificar alguns picos neste gráfico, que correspondam a maiores frequências de alterações na composição dos subgrupos, isto é, a uma menor estabilidade. O mais significativo ocorre de manhã, mais ou menos entre as 7:30 e as 8:45. Depois existe um registo bastante alto às 14:15. A partir das 14:45 os valores sobem bastante até às 17:00 em que decrescem.

A evolução das frequências de modificação da composição dos subgrupos por estação segue a mesma tendência que os valores totais. Os valores totais correlacionam-se significativamente com os de ambas as estações (Total & Seca = 0,89; Total & Húmida = 0,92), assim como os valores para cada estação (Seca & Húmida = 0,64).

IV - Discussão

A análise dos nossos resultados foi conduzida no sentido de compreender quais as estratégias comportamentais que os machos desta comunidade estão a aplicar na mediação das suas relações sociais. Para tal, examinámos tanto em termos qualitativos como quantitativos alguns parâmetros que nos parecem ser os mais adequados para fornecer respostas à nossa pergunta central: de que forma estão os machos neste local a responder a condições demográficas, ecológicas e sociais novas e tão distintas das que encontrariam num habitat contínuo ?

Uma primeira questão que nos parece relevante avançar para esta discussão é que, ao contrário do que se pensou durante muito tempo (e que alguns autores continuam a defender), parece-nos claro que apesar de realmente as taxas de ocorrência de interacções entre os uivadores não poderem ser comparadas com as de outras espécies de primatas – como é o caso dos antropóides do Velho Mundo –, uma recolha de dados sistemática e atenta permite verificar a existência de relações sociais complexas nesta espécie (Carpenter 1934; Bernstein 1964; Smith 1977; Mittermeier 1988).

O debate acerca das relações entre as interacções sociais e as relações espaciais entre os indivíduos não é simples. A leitura pode ser feita nos dois sentidos: as relações espaciais são o resultado de interacções estabelecidas previamente; as relações sociais são a consequência de um ordenamento espacial prévio. Para nós, a questão deve partir de uma integração destes dois universos, enquadrada sempre num contexto ecológico.

Se as populações num determinado ambiente estão condicionadas por um enquadramento ecológico específico – que inclui as pressões da predação e a disponibilidade e distribuição das fontes de alimentos –, então a sobrevivência destas depende da sua adaptação a estas condições. Desta forma, a estrutura social de uma determinada comunidade resultará da distribuição dos indivíduos pelo espaço de forma a que cada animal possa, a cada momento, encontrar um equilíbrio entre as suas necessidades fisiológicas – alimentação e reprodução – e sociais – níveis de sociabilidade e sistemas de acasalamento. No caso específico dos machos a sua distribuição espacial é uma consequência directa da presença de fêmeas (Trivers 1972, van Schaik 1996).

Em Agaltepec as pressões exercidas pelos predadores são nulas, pelo que a sobrevivência depende directamente dos padrões de forrageio adoptados. Assim, a partir do momento em que o número de indivíduos aumentou, verificaram-se alterações no

número de espécies consumidas; no número de árvores utilizadas como fonte de alimento; na área utilizada pelos animais; e na extensão dos percursos realizados diariamente para encontrar alimento. Registaram-se aumentos significativos para todos estes parâmetros de forrageio desde o primeiro momento em que existiam 8 animais, até agora em que existem 59 (Serio-Silva 1992, 1995a; Rodríguez-Luna *et al*. 1995c; Rodríguez-Luna 2000; González-Zamora 2000; Pérez-Moscoso 2001).

Por outro lado, partindo de uma situação inicial de coesão grupal, nalgum momento durante o processo de crescimento populacional os animais começaram a separar-se espacialmente durante períodos de tempo variáveis, e a população adoptou uma organização social do tipo mistura-separação.

Em termos comportamentais, as principais consequências deste novo sistema de organização registam-se ao nível das possibilidades que os animais passam a ter de eleger os seus parceiros sociais. É que, se mesmo no caso das sociedades coesas existem relações sociais preferenciais entre alguns indivíduos – reflectidas na qualidade e quantidade de interacções sociais estabelecidas entre eles e no distanciamento social –, aonde existe fragmentação de uma unidade social global em unidades de menor dimensão, essas preferências resultam numa separação física decisiva que ocorre a um nível grupal. Muitas vezes a selecção de um determinado parceiro pode implicar o afastamento de outros, já que os animais podem manter-se separados por períodos de tempo grandes. Desta forma, para um animal que viva numa população em que exista uma organização social do tipo mistura-separação, a preocupação em fazer uma avaliação estratégica dos custos e benefícios de permanecer num determinado subgrupo será uma necessidade constante.

Apesar de algumas das espécies arbóreas existentes em Agaltepec apresentarem padrões fenológicos descontínuos, sendo que para algumas das espécies consumidas existe mais de um período de frutificação por ciclo anual, a maioria apresenta uma maior disponibilidade de frutos durante a estação húmida (Serio-Silva 1995a; Rodríguez-Luna 2000).

Esta abundancia não só de frutos como de folhas novas (outro item alimentar muito apreciado pelos uivadores), parece influenciar o padrão diário de actividades dos animais. Em relação à temporada seca, os animais investiram mais tempo em alimentação durante a estação húmida, reduzindo o tempo gasto em descanso, e em locomoção. Durante a estação seca a estratégia de forrageio seguida pelos animais

parece apoiar-se sobretudo numa lógica de poupança de energia, o que se reflete em maiores períodos de inactividade. Este repouso parece ser uma consequência directa de uma menor qualidade dos alimentos disponíveis – as folhas maduras são o recurso mais comum –, o que por outro lado obriga os animais a percorrer maiores distâncias para encontrar o que comer. Já na estação de abundância, os animais podem dedicar mais tempo a seleccionar os tipos de alimentos que mais apreciam, e como existe também uma disponibilidade generalizada de alimento, não se têm de mover tanto. Na análise dos nossos resultados vimos inclusive que existe durante a estação húmida a supressão de um dos períodos de locomoção, que durante a época seca acontece entre as 9:45 e 11:15.

Ora estas diferenças na distribuição e disponibilidade de fontes alimentares – reflectidas no padrão diário de actividades – assumem-se como decisivas no condicionamento de vários aspectos da organização social dos machos. Se, tal como as principais teorias socioecológicas apontam, a distribuição das fêmeas no espaço depende precisamente da oferta alimentar existente a cada momento (Crook e Gartlan 1966; Trivers 1972; van Hooff *et al.* 1992; van Schaik 1996; Strier 1999), então as fêmeas neste local encontrar-se-ão mais dispersas durante a estação seca, de forma a evitar os custos implicados numa competição directa com outras fêmeas pelo acesso a recursos alimentares pobres. Pelo contrário, durante a estação húmida a maior abundância existente junto das fontes alimentares permite uma aglomeração destas, sem que se verifique uma diminuição no sucesso individual.

Desta forma os padrões de distribuição dos machos neste local deverão ser uma função destas forças, e as influências da sazonalidade serão bastante significativas sobre a estrutura das suas relações sociais.

As nossas observações apontam no sentido de os machos estarem a exercer neste momento uma verdadeira selecção em relação aos seus parceiros sociais. Os índices de associação entre diferentes indivíduos apresentam diferenças significativas de díada para díada, tal como as frequências de associação.

Aliás, estas diferenças são ainda mais claras quando vemos que os resultados para estes dois parâmetros, os índices de associação interindividual e o número de vezes em que os animais estiveram juntos se correlacionam. É que, enquanto que a primeira medida tem em conta não só o número de vezes em que os animais estiveram juntos, como também aquelas em que estiveram separados, a segunda apenas considera as

ocasiões em que os animais estiveram juntos. Se ainda assim as medidas se correlacionam, é porque existe uma coerência subjacente aos padrões de agrupamento, o que nos diz que os animais que se mais se associam raramente foram vistos separados.

É de referir neste aspecto que a idade parece não influenciar as taxas de associação entre os machos. Seria de esperar que animais que pertencessem à mesma classe de idade estivessem mais vezes juntos, uma vez que muitos deles foram com certeza companheiros de jogo durante a infância. Aliás, no estudo que precedeu este com a mesma população (Garcia 2000), a autora encontrou frequências de jogo bastante significativas entre os machos, mas esta relação não se verificou. Por outro lado, a idade também não foi uma variável determinante para o número de vezes em que os animais estiveram sozinhos.

Os níveis de associação entre os machos variaram segundo a estação do ano. Na estação seca os índices de associação foram, comparativamente com os valores da estação húmida, mais baixos. As diferenças entre estações foram significativas, mas as tendências gerais de associação mantiveram-se, uma vez que os índices por estação se correlacionaram com os índices totais. Já no que diz respeito ao número de vezes em que os machos estiveram sozinhos, as diferenças registadas entre estações foram muito marcadas, sendo que na estação seca as frequências são muito superiores às da estação húmida.

Um outro aspecto que parece estar a influenciar as associações entre os machos são as relações de parentesco. Como já se tinha referido anteriormente, normalmente a dispersão de ambos os sexos nesta espécie impossibilita, na maior parte dos casos, uma convivência prolongada de indivíduos aparentados após a entrada na idade adulta. No entanto, a insularidade da área (que resulta na impossibilidade de saída dos animais do seu grupo de nascença), estará a favorecer o surgimento de relações privilegiadas entre machos aparentados. No caso dos índices de associação totais ao longo do período de duração do estudo, e durante a estação húmida, esta relação é clara: os animais que mais se juntaram são aparentados. E os valores médios por categoria de parentesco hierarquizam-se de forma indiscutível: irmãos, meios irmãos por mãe, meios irmãos por pai, indivíduos para os quais as relações de parentesco são neste momento desconhecidas, e por fim indivíduos sem laços de parentesco entre si.

Esta relação não poderia ser mais evidente. Mesmo no caso das últimas duas categorias, cuja ordenação à partida pouco valor interpretativo teria, o facto de os indivíduos para os quais as relações de parentesco são desconhecidas se estarem a

associar mais que aqueles que de facto não têm qualquer relação, leva-nos a colocar a questão: será que estes resultados não aumentam em muito as suspeitas de que entre os primeiros existem parentes ?

Quanto à estação seca, neste período o parentesco não é um factor decisivo para a associação entre os machos.

Apesar de até ao momento os vários autores que têm trabalhado com os uivadores de manto não terem verificado a existência de laços sociais mais fortes entre indivíduos aparentados do que entre não-aparentados, devemos ter em conta as características específicas do grupo com que trabalhámos. Os padrões de dispersão nesta espécie promovem uma saída permanente tanto dos machos como das fêmeas dos grupos onde nasceram, o que à partida inviabiliza quaisquer possibilidades de convivência prolongada entre parentes (Strier 2000). Só nalguns casos existe uma dispersão conjunta dos machos pertencentes a um mesmo grupo. Assim, parece que quando as condições demográficas de uma população impedem a dispersão dos indivíduos, e por consequência, a formação ou entrada em novos grupos, os machos passam a associar-se preferencialmente com indivíduos que são seus parentes. Esta situação é equivalente à descrita para vários grupos de uivadores vermelhos (Pope 1990, 2000).

Mas este princípio parece aplicar-se apenas às associações existentes durante a estação húmida. Veremos mais à frente que a justificação para este facto se integra numa estratégia social global que resulta de um conjunto de vários factores, e que preside neste momento à organização das relações entre os machos.

Estes resultados apoiam assim o que dissémos antes, os padrões de associação entre os machos variam consoante a estação do ano, reflectindo desta forma a abundância e distribuição de alimento.

Desta forma a *Hipótese 1* é confirmada.

As previsões que fizémos na *Hipótese 2*, que apontavam para a existência de relações directas entre os níveis de associação interindividual e a qualidade das interacções sociais que ocorreriam entre os machos, foram confirmadas apenas parcialmente. Se bem que o facto de dois machos estarem mais vezes juntos não implicou a existência de uma maior frequência de comportamentos afiliativos entre eles – e inversamente, para aqueles que estiveram juntos num menor número de ocasiões não existiu em termos totais mais agonísmo –, os resultados indicam que no que diz respeito

ao estabelecimento de interacções agonísticas vencidas existe uma relação clara entre a associação dos machos e os níveis deste tipo de conduta. Assim, a existência de interacções agonísticas vencidas entre dois indivíduos será uma função directa da associação entre eles, sendo que normalmente os animais interagem mais desta forma com os machos com quem estão menos vezes juntos.

As interacções sociais que ocorreram entre os machos durante o período de estudo variaram em vários aspectos. Em termos totais, o balanço entre agonísmo e afiliação tendeu para uma maior frequência de interacções do primeiro tipo, apesar de os valores serem muito similares. Os resultados correspondem ao que foi sugerido por outros autores (Clarke, Glander e Zucker 1998). Estas diferenças acabaram por não se revelar significativas, o que se deverá em princípio aos resultados distintos que existiram entre estações. Enquanto que durante a estação seca o agonísmo apresentou maiores frequências, na estação húmida os valores de afiliação foram superiores. No entanto, nesta temporada as diferenças não foram expressivas estatisticamente. Em termos comparativos, o decréscimo do agonísmo da época seca para a húmida foi mais que proporcional em relação ao aumento do comportamento afiliativo.

No que diz respeito ao comportamento afiliativo entre os machos, importará ainda dizer que os animais que mais emitiram este tipo de condutas foram também os que mais receberam, o que sugere a existência de diferenças marcadas entre os indivíduos quanto à predisposição para participar em episódios de afiliação. Já em relação ao comportamento agonístico, os animais que foram mais agressivos receberam menos interacções deste tipo, o que aponta para a existência de relações de dominância esclarecidas entre os machos.

A idade é um factor importante a considerar para a interpretação das relações afiliativas, tendo-se verificado que tanto para a emissão como para a recepção, existem diferenças entre as várias classes de idade. A classe de “macho antigo” foi a registou maiores valores, seguindo-se a de “machos jovens”, e por fim a de machos de “média idade”. Os machos pertencentes à categoria “média idade” parecem ser mesmo os menos afiliativos, ao contrário do macho de mais idade que foi o que mais interaccionou, escolhendo normalmente como parceiros machos mais jovens. No que diz respeito às interacções agonísticas, apesar de os machos pertencentes à classe de “média idade” se apresentarem muito activos neste contexto, a idade não influencia tanto a emissão como a recepção deste tipo de comportamentos.

Tal como acontece com os índices de associação, o parentesco influencia os comportamentos afiliativos entre os machos. Os valores para todas as categorias de parentesco consideradas em termos totais foram sempre superiores aos das categorias em que as relações de parentesco ou não são conhecidas, ou não existem. Durante a estação seca estas diferenças não foram significativas, enquanto que para a estação húmida o foram. No entanto, apesar de no que diz respeito às interacções agonísticas os níveis médios de ocorrência de agressões entre parentes serem sempre menores em relação aos registados para animais não aparentados, as diferenças existentes não são significativas tanto em termos totais, como nas diferentes estações.

O padrão diário de actividades também influencia as interacções sociais estabelecidas. Foi durante os períodos de descanso que se registou mais afiliação. Por outro lado as frequências em alimentação foram menores, enquanto que em locomoção os valores são intermédios em relação às outras actividades. A actividade alimentar parece ser mesmo aquela em que existe uma maior intranquilidade. Para além dos níveis de afiliação serem baixos, a frequência de comportamentos agonísticos é significativa. O agonísmo em contexto alimentar é alto, apesar de em descanso os valores médios serem mais elevados. Devemos no entanto ter sempre em consideração o facto de os uivadores passarem a maior fatia do seu tempo diário a descansar, pelo que o número de interacções que ocorre nesse contexto, independentemente do seu carácter, será sempre mais elevado.

Esta relação entre alimentação e agonísmo é confirmada pela análise das interacções agonísticas vencidas. Para este tipo de comportamentos, em que existe uma definição inegável das relações de dominância entre machos, os valores médios são quase idênticos para alimentação e descanso. Durante a estação seca, em que a competição alimentar é muito maior devido à escassez de recursos, a proporção de interacções agonísticas em que existiu um vencedor foi muito superior à existente durante a temporada húmida.

No capítulo relativo às distâncias sociais, os animais apresentaram uma tendência ao longo do período de estudo para manter os mesmos níveis proximidade. Para as categorias de maior proximidade, que vão desde o contacto físico até aos 7 metros, os registos foram sempre muito baixos. Para a categoria “mesma árvore” – distâncias superiores a 15 metros quando dois machos estão no mesmo subgrupo – os valores médios são já maiores. O nível óptimo parece encontrar-se entre os 8 e 15

metros. Esta tendência verificou-se tanto em termos totais como para as duas estações, o que revela um elevado grau de concordância nos resultados.

Por outro lado quando juntos, os indivíduos que são aparentados mantêm-se geralmente mais próximos. Esta situação verifica-se para os animais irmãos por parte da mãe, e por mãe e pai. Uma excepção a esta disposição é categoria dos irmãos por parte de pai, cujos valores de proximidade são inferiores aos dos machos para os quais a paternidade está indeterminada.

Na nossa *Hipótese 3* foi sugerido que em princípio os animais que mais se associam deveriam manter maior proximidade entre si. A hipótese é apenas parcialmente confirmada. Durante a estação seca em que os animais se associam menos, aqueles que estão mais vezes juntos não apresentam maior proximidade. Já na estação húmida, aqueles animais que estão mais vezes juntos mantêm uma maior proximidade espacial. Por outro lado, e na estação seca, nas ocasiões em que os indivíduos se encontram mais próximos a probabilidade de ocorrência de interacções agonísticas entre eles diminui, enquanto que o mesmo acontece na estação húmida, mas em relação ao aumento da frequência de interacções afiliativas.

A análise das interacções de tipo assimétrico entre os machos permitiu-nos definir uma hierarquia social de dominância este grupo. Em termos genéricos pode-se dizer que as relações de dominância foram pouco marcadas. Por um lado, o nível de linearidade da hierarquia é muito baixo, e por outro lado na análise da matriz de interacções agonísticas vencidas verifica-se a existência de várias inversões no sentido da dominância. No entanto, ao avaliarmos a evolução das hierarquias da estação seca para a estação húmida, verificámos que, enquanto que na estação seca as relações de dominância se apresentaram pouco marcadas (h = 0,2), na estação húmida parece existir uma clarificação inequívoca das posições sociais de cada macho (h = 0,8).

Ainda dentro deste capítulo da hierarquia social de dominância, os nossos resultados estão em concordância com os apresentados por Garcia (2000) no que diz respeito à ausência de uma correlação entre idade e dominância social. Como tínhamos já visto anteriormente, vários autores têm defendido a existência de uma tendência nesta espécie para que as relações de dominância entre os machos se encontrem invertidas em relação à idade (Jones 1980, 1985; Zucker e Clarke 1998; Strier 1999). Esta relação justifica-se normalmente pelo facto de os machos jovens só conseguirem entrar num grupo se lograrem ultrapassar as barreiras agonísticas que os machos residentes

normalmente lhes colocam. Desta forma a entrada de um macho num grupo seria sinónimo de domínio social. Neste local, forças que parecem atribuir maior peso ao parentesco e às associações individuais do que à idade provocam uma estruturação das relações de dominância entre os machos que diverge da descrita para outras populações desta espécie.

A tendência para uma maior rigidez nas relações hierárquicas na estação húmida correlaciona-se com os índices de associação também nesta temporada. Parece que nesta época do ano em que os animais se associam mais, as relações de dominância se tornam mais claras.

Esta necessidade é lógica. Uma maior concentração dos machos junto dos recursos escassos obriga a uma definição das posições sociais de cada um, já que se assim não fosse, a convivência de vários animais com o mesmo nível de dominância num mesmo subgrupo resultaria certamente num incremento significativo das interacções agonísticas, muito dispendiosas em termos energéticos. Como já vimos acima, é exactamente nesta altura do ano que as taxas de agonísmo descem, apresentando valores bastante semelhantes aos de afiliação. Durante a estação seca, em que os animais se associam menos, a necessidade de existirem relações de dominância marcadas é menor, já que os encontros entre indivíduos são menos frequentes.

Assim, os resultados vieram confirmar as nossas predições avançadas na *Hipótese 4*, mas só para a estação húmida. Os animais neste período permaneceram mais tempo em associação com outros machos cujas posições hierárquicas eram mais distantes das suas.

As hierarquias de dominância nas sociedades de primatas têm acima de tudo uma função reguladora em relação ao acesso aos recursos escassos: fêmeas receptivas, fontes de alimentação, e espaço (Lee 1983). Desde esta perspectiva, ter uma posição hierárquica baixa num determinado grupo pode à partida limitar as possibilidades de um indivíduo obter níveis de aptidão individual altos, em especial no que diz respeito ao sucesso reprodutivo. Foi tendo em conta este princípio que pensámos no início deste estudo que os machos que ocupassem as posições hierárquicas mais baixas deveriam passar mais tempo longe dos outros machos, não só para evitar as agressões por parte dos dominantes, como também para aceder mais facilmente aos recursos alimentares. Se bem que, e como já vimos acima, durante a estação seca os machos foram encontrados num maior número de ocasiões afastados de outros machos, não se encontrou qualquer

relação entre estas frequências e a posição hierárquica dos animais, isto nem em termos totais nem em termos sazonais. A *Hipótese 5* é assim rechaçada.

Pensamos que neste aspecto específico do comportamento dos indivíduos, os resultados justificam-se pelo facto de que muitas das vezes em que os machos foram observados isolados, estes encontravam-se em consórcio fora do grupo com fêmeas. Deste modo, assumindo que os machos dominantes têm um acesso prioritário às fêmeas receptivas, a análise confunde-se pela repartição das frequências entre machos subordinados que estão sozinhos de forma a evitar o assédio agonístico por parte seus superiores, e machos dominantes que estavam isolados em contexto reprodutivo, tirando partido do seu estatuto social superior.

No seu estudo realizado com este mesmo grupo, Garcia (2000) definiu diferentes estratégias reprodutivas para os machos. Estas dependeriam directamente do estatuto dos indivíduos, e as suas observações apontam exactamente para a existência de uma relação entre estatuto alto e maior frequência de estabelecimento de consórcios fora do grupo.

Uma das principais características inerentes a um sistema social do tipo mistura-separação, são os padrões extremamente fluidos de agrupamento entre indivíduos ao longo do tempo (Chapman *et al*. 1993; Doran 1997). Apesar de por questões de metodológicas a análise das relações sociais nas sociedades de primatas se realizar quase sempre a um nível diádico – assegurando assim uma maior fiabilidade dos dados recolhidos –, a dinâmica social só poderá ser compreendida no seu todo se prestarmos também atenção às associações polidiádicas.

No caso dos machos deste grupo, pudémos constatar a existência de um leque bastante alargado de subgrupos diferentes. Estes tiveram um tamanho médio de 3 ou 4 machos, e a variabilidade na sua composição resultou em baixas frequências de repetição de cada subgrupo. Os valores médios observados são um pouco maiores do que os apresentados por Garcia (2000). Estas diferenças dever-se-ão em princípio ao aumento do número de machos na comunidade.

Em relação à influência dos padrões de actividade na formação dos subgrupos, os resultados apontam para a inexistência de grandes diferenças quanto à dimensão destes em contexto alimentar e em descanso, com um tamanho médio de 4 machos. Já em locomoção os animais associaram-se menos.

Apesar de todos os pares de animais terem sido vistos nalgum momento juntos, ao contrário do que esperávamos nem todas as possibilidades de combinações polidiádicas foram observadas, pelo que a *Hipótese 6* não se confirma. Destaca-se aqui o facto de nunca se terem registado os treze machos juntos. Existiu ainda uma tendência para as distâncias sociais se reduzirem quando os subgrupos incluíram mais animais.

Existiram grandes diferenças quanto à dimensão e composição dos subgrupos segundo a estação do ano. No que diz respeito ao tamanho, os subgrupos foram menores durante a época seca. Na temporada húmida não só os valores médios subiram – de $\cong 4$ para $\cong 5$ – como, ao contrário da estação seca, existiram subgrupos com 10, 11 e 12 machos. Estas alterações verificaram-se de igual forma tanto para alimentação como para descanso, enquanto que em locomoção a variação entre estações foi menos clara.

As diferenças entre estações em relação à composição dos subgrupos também foram significativas. Da estação seca para a húmida verificou-se um incremento de 12 pontos percentuais no que diz respeito às combinações de indivíduos. Tanto em alimentação como em descanso existiram mais tipos de subgrupos com mais indivíduos na estação húmida.

Confirmam-se portanto plenamente as previsões que tínhamos feito na nossa *Hipótese 7*.

As alterações registadas ao longo dos dias de observação na composição dos subgrupos, reflectiram-se em níveis de estabilidade que variaram durante o período do estudo. Em termos totais os subgrupos mantiveram-se mais estáveis durante o turno da manhã. Este padrão parece reflectir o ritmo diário de actividades dos animais. Às primeiras horas da manhã, os animais deslocam-se a partir dos locais onde descansaram durante a noite na direcção das áreas de alimentação, e é neste momento que ocorrem algumas modificações em relação à composição desses subgrupos. A partir de então, e ao longo de quase toda a manhã, os deslocamentos dos animais são mínimos, e o descanso é a actividade predominante. Já durante a tarde os níveis de locomoção aumentam, e é então que os animais se movem mais de um subgrupo para outro.

As diferenças sazonais apesar de não significativas, sugerem que durante a estação húmida os subgrupos foram menos estáveis, já que as taxas de alteração na sua composição foram superiores.

Na *Hipótese 8* foi sugerido que o facto de os machos se reunirem em subgrupos de maior dimensão durante a estação húmida, resultaria numa menor coesão grupal, e desta forma, num aumento das taxas de interacções do tipo agonístico. Se bem que realmente, e como acabámos de ver, durante esta temporada os níveis de estabilidade dos subgrupos são menores, não se encontraram quaisquer relações entre este facto e a qualidade das interacções sociais estabelecidas. A hipótese é portanto negada no que diz respeito à existência de uma causalidade directa entre estabilidade grupal e agonísmo.

Os resultados apresentados neste estudo parecem convergir de forma coerente para a definição de uma organização social complexa entre os machos neste grupo.

As características específicas que enquadram a população estudada estarão a provocar a adopção de estratégias sociais novas, das quais resultarão as diferenças marcadas existentes no que diz respeito à estrutura das relações sociais, entre esta comunidade e outras da mesma espécie.

Estas especificidades são uma consequência directa de algo muito simples, o facto dos animais viverem numa ilha. Este local apresenta à partida dois problemas que se confundem entre si por se interrelacionarem: pequena dimensão da área disponível; inexistência de possibilidades de dispersão.

Agaltepec tem uma área de aproximadamente 10 hectares, onde habitam neste momento mais de 50 animais. Esta proporção entre área vital e tamanho grupal é a maior descrita até agora para esta espécie, e é muito alta quando comparada com as registadas noutros locais para os quais existem estudos com *Alouatta palliata* (Milton 1980; Estrada 1982, 1984; Crockett *et al.* 1987). Em condições de habitat contínuo, esta densidade populacional seria quase impossível de se verificar, pois ter-se-iam certamente formado mais grupos pelos quais os animais se distribuiriam. Mas vivendo uma ilha, os animais vêem as possibilidades de expandir o seu território para novas áreas inevitavelmente vedadas.

Por outro lado, não se podendo dispersar para outros locais, os animais acabam por se ver sempre obrigados a permanecer no território do grupo onde nasceram.

É curioso observar que machos e fêmeas divergiram entretanto quanto aos seus padrões de dispersão. Enquanto que as fêmeas simplesmente deixaram de sair do grupo, os machos são invariavelmente expulsos quando entram na fase da puberdade, permanecendo solitários por períodos que variam de indivíduo para indivíduo. Durante o tempo em que estão afastados dos outros indivíduos, os machos subadultos evitam

qualquer contacto social, e quando por acaso se cruzam ou são detectados pelos outros, existe uma sucessão de comportamentos agonísticos que acaba quase sempre numa fuga apressada dos jovens (*Obs. do autor*). Até aqui nada difere do que acontece noutros locais (Scott *et al.* 1978; Crockett *et al.* 1987; Glander 1992; Pope 2000).

Mas a partir deste momento, não existindo outros grupos para os quais os animais possam tentar entrar, e uma vez que até ao momento as fêmeas permanecem sempre no grupo de nascença – pelo que não existem possibilidades de formar novos grupos –, os machos acabam por reentrar no grupo original.

À partida há algo de estranho nesta sucessão de fenómenos. Por que é que as fêmeas não estão a sair também do grupo ? Até porque, apesar da área disponível ser reduzida, poderiam associar-se com machos solitários e fundar assim novos grupos !

A resposta a esta questão encontra-se por um lado na história deste grupo, e por outro nos padrões de forrageio adoptados pelas fêmeas.

A tropa inicial formada por 10 animais começou por utilizar apenas uma pequena porção da área disponível, que seria nesse momento suficiente para que estes satisfizessem as suas necessidades alimentares. Além disso, a área vital de espécies arborícolas, como os uivadores, tende a ser menor do que a de espécies terrestres, já que vivem num espaço tridimensional, onde a densidade de alimentos será maior.

Tinha já entretanto nascido a primeira cria, um macho. Este viria mais tarde a ser expulso pelo macho adulto residente no grupo, que não era o seu progenitor.

Ora, desde o momento em que os animais foram introduzidos na ilha até que a primeira cria macho se tornou sexualmente maduro, passam quase 5 anos, em que apenas existiu um macho adulto, e em que o grupo apresentou sempre uma estrutura social do tipo unimacho. Nestas condições a dispersão por parte das fêmeas não teria qualquer sentido, uma vez que não existiam quaisquer possibilidades de encontrarem um novo grupo onde se reproduzir.

Quando esse primeiro macho nascido em Agaltepec estava a atingir a maturidade sexual, tornando-se desta forma num potencial parceiro para fêmeas dispostas a fundar novos grupos, aconteceu que passado pouco tempo morreu o macho residente no grupo, pelo que passou novamente a existir apenas um macho adulto. Esta situação prolongou-se por mais um ano até que novos machos começaram a atingir a maturidade sexual.

A nossa suposição é que esta sucessão de acontecimentos pode ter favorecido o surgimento de uma tradição de permanência contínua no mesmo grupo por parte das

fêmeas, já que durante gerações sucessivas de novos animais existiu apenas um macho adulto. Este facto resultou numa convivência prolongada de fêmeas aparentadas, já que mãe e filhas estariam sempre juntas, o que também terá contribuído para estimular a permanência das fêmeas.

Mas um novo problema terá surgido a partir do momento em que a população começou a aumentar: a um aumento de animais correspondeu um aumento da pressão sobre os recursos alimentares. Numa primeira resposta aos problemas levantados por esta nova realidade, o grupo aumentou a extensão do seu território para áreas que não tinham sido utilizadas até então (Serio-Silva 1992, 1995a, Rodríguez-Luna *et al*. 1995c). Vários autores têm estabelecido comparações interespecíficas no que diz respeito a esta questão da dimensão das áreas vitais, e concluem que esta se relaciona directamente com o tamanho e peso dos grupos – biomassa –, já que grupos maiores necessitam de mais alimento para a sua sobrevivência (Clutton-Brock e Harvey 1977; Froehlich e Thorington 1982; Milton e May 1976; Jolly 1985).

Mais tarde os animais optaram por começar a dividir-se em subgrupos de dimensão variável de forma a explorar mais eficiente os recursos alimentares, e foi este o momento em que surgiu o padrão mistura-separação neste grupo. A competição intra-sexual entre as fêmeas pelo acesso a fontes de alimentação de melhor qualidade, terá estado na raiz desta alteração estrutural ao nível das relações de associação entre indivíduos. É que a partir de um certo nível, os custos implicados em deslocamentos diários cada vez maiores para satisfazer as necessidades alimentares dos indivíduos – que resultam de uma população em constante crescimento –, superam os benefícios de permanecer numa unidade social coesa, daí a fragmentação. Este equilíbrio é crucial para os uivadores, que baseiam a sua estratégia de forrageio numa contenção meticulosa dos gastos energéticos (Milton 1978a, 1980). Por outro lado, nesse momento o espaço reduzido impossibilitaria que as novas unidades formadas se pudessem individualizar enquanto grupos independentes entre si.

Este quadro base, que se fundamenta não só em princípios teóricos chave para o estudo das sociedades primáticas, como em dados concretos relativos à população de estudo, conduz-nos na direcção da compreensão e integração dos nossos resultados.

No caso específico dos machos, estes neste momento fazem depender de facto a sua organização social da distribuição dos recursos – alimentares e sexuais. Assim, uma análise das diferenças nos padrões de comportamento em termos sazonais, será

abonatória para o conhecimento e determinação das principais dimensões que envolvem as relações sociais que os machos estabelecem entre si.

A estação seca caracteriza-se sobretudo por uma escassez em termos alimentares, tanto ao nível do número de itens disponíveis para consumo – folhas jovens, flores, frutos maduros –, como em relação à sua qualidade nutritiva.

Os animais têm de realizar maiores deslocamentos para encontrar alimentos, e para compensar estes gastos energéticos, são obrigados a passar mais tempo em repouso. Em termos totais, eles alimentam-se menos.

Os factores que limitam o forrageio, parecem actuar como inibidores a um nível social. Os machos não só passam mais tempo sozinhos, como por outro lado, quando se reúnem fazem-no com poucos indivíduos. A frequência com que os machos se juntam com outros machos não condiciona as distâncias que estes mantêm entre si, mas uma maior proximidade resulta normalmente em menos agonísmo.

Os subgrupos que se formam durante a estação seca incluem poucos machos e são geralmente bastante estáveis ao longo do dia, mas verifica-se uma maior intranquilidade em termos de interacções sociais que estes estabelecem entre si. As taxas de comportamento agonístico são altas, e a afiliação é rara. A escassez em termos alimentares reflecte-se numa alta incidência de interacções agonísticas vencidas durante os episódios alimentares. Apesar desta tendência, a hierarquia social de dominância que se estabelece entre os machos é pouco marcada, fruto de uma dispersão generalizada dos animais, e de uma estratégia que se baseia numa poupança dos gastos energéticos. Os animais parecem não querer investir em interacções sociais mais do que um mínimo necessário de energia. As relações hierárquicas entre os machos influenciam ainda o número de indivíduos com que estes se reúnem, sendo que indivíduos que têm posições sociais mais distantes, estão normalmente juntos em subgrupos de pequena dimensão.

Na estação húmida, a maior disponibilidade dos recursos alimentares e a melhor qualidade que estes apresentam, permitem que os animais sejam mais selectivos em relação aos itens consumidos. Estes despedem assim mais tempo em actividades alimentares, e passam menos tempo em repouso, já que os alimentos são mais ricos em nutrientes e energia. Por outro lado a grande abundância existente resulta num pequeno decréscimo dos níveis de locomoção.

Apesar da disponibilidade de alimentos existente, os animais parecem preferir consumir alguns itens específicos, tanto em termos de partes vegetais (folhas, frutos, talos, etc.), como de espécies, ou de árvores (indivíduos diferentes de uma mesma

espécie). Ao contrário do que seria de esperar, os animais não se distribuem uniformemente pelo espaço, concentrando-se mais durante esta estação. Os machos quase nunca estão sozinhos, e os níveis de associação diádica aumentam muito em relação à temporada seca.

O parentesco assume-se agora como um factor preponderante nas decisões de associação. Eles seleccionam quase sempre para parceiros de associação outros machos com os quais partilham laços de parentesco, em detrimento de outros não aparentados. Por outro lado, os machos que estão mais vezes juntos – parentes, portanto–, mantêm maior proximidade física entre si, e interagem mais afiliativamente.

Os subgrupos formados apresentam uma grande diversidade quanto à sua composição, e incluem vários machos. São por outro lado bastante instáveis, existindo um fluxo significativo de entradas e saídas de machos ao longo dia.

As taxas de interacção entre os machos, no que diz respeito ao comportamento agonístico são mais baixas do que na estação seca, reflectindo uma maior disponibilidade de recursos, e a afiliação aumenta, especialmente entre os animais aparentados.

A maior concentração das fêmeas que acompanha a concentração dos recursos alimentares, resulta na necessidade de existência de relações de dominância bastante marcadas entre os machos, como forma de definir o acesso prioritário a este recurso.

Não só estas relações assimétricas são mais rígidas, como os animais seguem uma estratégia de evitamento de confusões nas posições sociais de cada um. É que o facto de existirem 13 machos adultos neste grupo inviabiliza à partida a presença de uma hierarquia perfeitamente linear. Assim, os machos que têm posições sociais mais próximas permanecem normalmente em subgrupos diferentes, associando-se preferencialmente com animais mais distantes de si na hierarquia social de dominância. Normalmente estes indivíduos só se associam em subgrupos que incluem vários machos.

Uma última questão que convirá realçar, e que é levantada pela análise dos nossos resultados, diz respeito à existência de relações sociais diferenciadas entre indivíduos aparentados e não aparentados.

Já na introdução deste trabalho tínhamos feito referência a algumas das principais linhas de discussão acerca deste tema. Um aspecto que parece ser amplamente confirmado pelos nossos resultados é que, se se verificam diferenças ao

nível do comportamento que dependem do grau de parentesco entre os indivíduos, os animais terão de possuir um mecanismo complexo de reconhecimento interindividual. Como tínhamos concluído quando introduzimos esta discussão anteriormente, vários autores identificaram a existência de sistemas sofisticados de reconhecimento em inúmeras espécies de mamíferos, os quais parecem desempenhar um papel determinante no capítulo dos mecanismos comportamentais de evitamento do incesto (Cheney *et al.* 1982; Bateson 1983 *in* Moore *et al*. 1984; Moore *et al*. 1984; Manning *et al.* 1998).

Apesar dos nossos resultados apoiarem por um lado este ponto de vista no que diz respeito à existência de capacidades cognitivas que permitem que os animais reconheçam os seus parentes, não são neste momento conclusivos em relação à questão de se estes serão um parâmetro desenvolvido com o intuito de evitar o incesto. Ter-se-iam por um lado de realizar análises de ADN para confirmar se neste momento não existe já reprodução entre parentes, e por outro, analisar as estratégias de acasalamento dos indivíduos. Na sequência dos resultados que apresentámos, e correndo o risco de entrar no campo da especulação, esperar-se-ia que, se tal como vimos os machos apresentam padrões de associação que não são aleatórios, estes se associassem preferencialmente com fêmeas com as quais não partilhem laços de parentesco.

V - Conclusões

Dos resultados deste estudo podem retirar-se duas principais conclusões.

A primeira, é que esta comunidade encontra-se neste momento numa situação de equilíbrio tanto a um nível ecológico como comportamental.

Apesar de o presente estudo ser essencialmente de índole comportamental, o alcance das nossas conclusões permite-nos traçar também algumas inferências ecológicas.

Quando falamos de equilíbrio ecológico, referimo-nos especificamente à existência de indicadores demográficos normais, isto é, que evidenciam um crescimento populacional normal. Até ao momento os uivadores que habitam em Agaltepec têm apresentado níveis para as taxas de natalidade, mortalidade, mortalidade infantil, e morbilidade comparáveis às de outras populações que vivem em habitates contínuos.

A acepção ecológica diz também respeito aos padrões de forrageio dos animais. Estes têm até agora demonstrado uma grande capacidade de adaptação de vários aspectos da sua actividade alimentar a novas situações demográficas e sazonais. Esta capacidade está patente nos reajustes que têm vindo a ser registados a vários níveis: quanto à dimensão da área utilizada; em relação aos percursos diários; na adaptação do padrão de actividades; na integração de novas espécies na sua dieta.

Um outro nível representa a ponte entre ecologia e comportamento: o ajuste do tamanho grupal à disponibilidade e distribuição das fontes alimentares. Como vimos, a comunidade de uivadores de Agaltepec modificou a sua organização social de uma situação em que todos os animais se encontravam reunidos numa mesma unidade, para um novo sistema do tipo mistura-separação.

Esta transição traduziu-se na adopção de uma estratégia de forrageio que permitiu aos animais continuarem a poder fazer face às suas necessidades alimentares, sem que ocorresse uma situação de ruptura social. A permanência de demasiados animais num só grupo implicaria não só um decréscimo no sucesso do forrageio individual, como um aumento crescente do agonísmo, este resultante de um regime de competição intensa pelo acesso aos recursos.

Os nossos resultados apontam no sentido de que neste momento os machos estão perfeitamente adaptados a este tipo de estruturação das relações sociais – mistura-separação. Existe uma grande flexibilidade tanto nas relações sociais, como nas relações espaciais que estes estabelecem entre si, e estes dois pilares da organização social do

género são fortemente influenciados tanto por factores sazonais, como pelas relações de parentesco.

Pudémos, através da incorporação destas duas variáveis na nossa discussão, identificar e interpretar as estratégias comportamentais dos machos, e perspectivar-las desde um ponto de vista da história do grupo neste local.

Definiram-se dois tipos de estratégias sociais para os machos segundo a estação do ano. Durante a estação seca em que os recursos alimentares promovem uma dispersão generalizada dos animais, os machos seguem um regime de contenção dos gastos energéticos, reduzindo as suas relações sociais, e reduzindo a um mínimo os níveis de associação com outros machos. Quando o contacto social ocorre é quase sempre de cariz competitivo, e os machos revelam-se intransigentes para com outros machos. O advento da temporada de abundância alimentar, traz consigo uma nova ordem social. Os machos aglomeram-se junto das fêmeas, também elas agora reunidas em grandes grupos que exploram fontes de alimentação fartas, e é neste momento que o parentesco se assume como uma variável reguladora das relações entre os indivíduos. Irmãos com diferentes graus de relação hereditária juntam-se mais vezes, estão em média mais próximos, e são mais afiliativos entre si. As relações hierárquicas passam a ser mais claras, mas ainda assim, o princípio base da regulação das relações entre os uivadores continua a ser o mesmo: redução de gastos energéticos. Isto resulta em que, uma vez que os machos com o mesmo estatuto apresentarão maiores probabilidades de confronto entre si de forma a definir uma relação hierárquica, a melhor estratégia é a de um evitamento recíproco entre estes indivíduos.

Existe no entanto um factor limitativo para o alcance das nossas conclusões. Apesar de muitos dos pressupostos teóricos nos quais nos baseámos, em especial no que diz respeito aos socioecológicos, serem neste momento reconhecidos a um nível global dentro da comunidade primatológica, o fazer-se inferências comportamentais de um género para o outro como nós aqui o fizemos poder ser questionável. A verdade é que, e como já referimos na nossa introdução, neste momento é virtualmente impossível reconhecer todas as fêmeas deste grupo, e como tal, conduzir um estudo como o que agora é aqui apresentado com esse género, é no mínimo uma tarefa muito complicada.

É claro que os riscos que assumimos em relação a uma má interpretação dos nossos resultados são controlados, já que uma recolha dos dados realizada de forma sistemática e fiável por um lado, e a consulta de uma base de dados bibliográficos extensíssima por outro, fazem-nos confiar que neste momento, estas conclusões

constituem a melhor análise para o comportamento dos machos neste local, e mais importante ainda, um substrato de qualidade a partir do qual se poderão desenvolver novos projectos.

A segunda conclusão a que nos conduz este estudo, é que pelo facto dos animais se encontrarem numa área espacialmente isolada; de pequena dimensão; de onde não se podem dispersar; e com uma densidade populacional que continua a crescer, a qualquer momento a população pode entrar numa situação de ruptura.

Esta conclusão poderá parecer incoerente na medida em que vai exactamente no sentido oposto ao que dissemos acima. Mas a verdade é que as populações animais são vulneráveis a variações muito subtis nos factores ecológicos e ambientais, e devemos ter ainda em atenção os factores genéticos. Bastará que exista um ano com um padrão de pluviosidade reduzida, para que uma menor disponibilidade alimentar possa resultar na impossibilidade dos animais se poderem alimentar convenientemente. Este cenário seria especialmente catastrófico em Agaltepec, uma vez que para os animais neste local não existe a alternativa de se poderem mover para novas áreas de alimentação não exploradas antes.

Apesar de alguns autores já se terem referido a Agaltepec como uma área onde os animais estão sujeitos às mesmas pressões que existem nos fragmentos de selva, pensamos que esta ideia não é correcta (Rodríguez-Luna 2000; Garcia 2000). É que mesmo nos casos dos fragmentos de selva, os uivadores já foram observados a deslocar-se por áreas de pasto, isto é, sem selva, e num caso específico, pensa-se que um macho se terá movido de um fragmento para outro através de áreas escassamente arborizadas que distam de mais de 7 km entre si (obs. autor). Em Agaltepec os animais estão isolados através de uma barreira física que não se pode ignorar, a água.

Por outro lado, os riscos de surgimento de epidemias são reais, e os uivadores são uma espécie especialmente susceptível de sofrer um contágio, como já aconteceu no passado em áreas cujas características são muito semelhantes às de Agaltepec[1].

As probabilidades de ocorrência de consanguinidade vão também aumentando de geração para geração. Os perigos resultantes do acasalamento entre animais

[1] No início da década de 50, na Ilha de Barro Colorado, um surto de febre amarela dizimou a população de macacos uivadores (Collias *et al.* 1952; Chivers 1969). Os efeitos desta epidemia fizeram-se sentir durante vários anos, e Milton (1978) quando realizou os seus primeiros estudos neste local a partir da segunda metade da década de 70, correlacionava ainda alguns aspectos do comportamento dos animais com as consequências desse evento.

aparentados, passam principalmente pelo aumento exponencial dos perigos de exposição a alelos recessivos perniciosos. Como vimos no capítulo da discussão, as relações que identificámos entre os machos parecem concorrer para a existência de mecanismos concretos de identificação individual por parte dos animais, em especial no que diz respeito animais que partilham relações de parentesco. Mas ainda que seja assim, será uma questão de tempo até que o *pool* genético desta população seja reduzido, e que se comecem a dar reduções no sucesso reproductivo dos animais.

A menos que o programa de translocação dos macacos uivadores de manto para a Ilha de Agaltepec tenha como objectivo final a definição de parâmetros limite para as capacidades de resistência dos animais e do ambiente em que estes vivem, está a chegar o momento em que Agaltepec poderá assumir um novo e importante papel na conservação da espécie *Alouatta palliata mexicana*. É que se os projectos que estão neste momento sobre a mesa das instituições mexicanas ligadas à conservação chegarem a arrancar, fomentando campanhas reais de regeneração dos ecossistemas de selva perturbados na região de "Los Tuxtlas", Agaltepec poderá vir a funcionar como um verdadeiro "viveiro" para a repovoação de algumas áreas de selva.

Por fim, resta-nos dizer que os resultados deste estudo deverão ser acima de tudo considerados como uma pequena contribuição para uma tentativa de acoplagem dos conhecimentos das áreas do comportamento e da ecologia/biologia. Só um investimento sério numa perspectiva multidisciplinar integrada poderá conduzir à produção de melhores dados, melhores resultados, e melhores investigadores.

Bibliografia

Agoramoorthy, G. e R. Rudran 1993. Male Dispersal Among Free-Ranging Howler Monkeys (*Alouatta seniculus*) in Venezula – *Folia Primatologica*, 61: 92-96.

Agoramoorthy, G. e R. Rudran 1995. Infanticide by Adult and Subadult Males in Free-ranging Red Howler Monkeys, *Alouatta seniculus*, in Venezuela – *Ethology*, 99: 75-88.

Altmann, J. 1974. Observational Study of Behaviour: Sampling Methods - *Behaviour*, 49: 227-267.

Altmann, J. 1980. *Baboon Mothers and Infants*. Harvard University Press (Cambridge).

Altmann, S. 1959. Field Observations on a Howling Monkey Society – *Journal of Mammalogy*, 40: 317-330.

Alves, I.M.S.C. e J.C. Guix 1992. Feeding Habits of *Alouatta caraya* in a Semi-natural Area (SE Brazil) – *Mammalia*, 56: 469-472.

Anaya-Huertas, C.; Pérez-Ruiz, A.L. e Mondragón-Ceballos, R. 1995. Estudio del Juego Social en dos Especies de Primates: *Macaca arctoides* y *Ateles geoffroyi*. In, E. Rodríguez-Luna, L. Cortés-Ortiz e J.M. Contreras (eds.) *Estudios Primatológicos en México, Vol. II*. Universidad Veracruzana (Xalapa): 119-132.

Anderson, C.M. 1981. Subtrooping in a Chacma Baboon (*Papio ursinus*) Population – *Primates*, 22: 445-458.

Ataíde, A., A. Ferreira e H. Magalhães 1949. *Gorilas do Maiombe Português*. Mem. Junta Missões Geografia e Invest. Colonial (Lisboa).

Baldwin, J.D. e D.I. Baldwin 1972. Population Density and Use of Space in Howling Monkeys (*Alouatta villosa*) in Southwestern Panama – Primates, 13: 371-379.

Baldwin, J.D. e D.I. Baldwin 1976. Vocalizations of Howler Monkeys (*Alouatta palliata*) in Southwestern Panama – *Folia Primatologica*, 26: 81-108.

Baldwin, J.D. e D.I. Baldwin 1978. Exploration and Play in Howler Monkeys (*Alouatta palliata*) – *Primates*, 19: 411-422.

Bejder, L., D. Fletcher e S. Bräger 1998. A Method for Testing Association Patterns of Social Animals – *Animal Behaviour*, 56: 719-725.

Benítez-Rodríguez, J.; Jiménez-Huerta, J.; Silva-López, G.; Christen, A.G. e Castillo, M. 1993. Estudios Sobre *Ateles* y *Alouatta* en el Centro de Investigaciones

Biológicas de la Unversidad Veracruzana. In, A. Estrada, E. Rodríguez-Luna, R.L Wilchis, e R. Coates-Estrada. R. (eds.) *Estudios Primatológicos en México, Vol. I*. Universidad Veracruzana (Xalapa): 119-127.

Bernstein, I.S. 1964. A Field Study of the Activities of Howler Monkeys - *Animal Behaviour*, 12: 92-97.

Bernstein, I.S. 1970. Primate Status Hierarchies. In, L.A. Roseblum (ed.) *Primate Behaviour: Developments in Field and Laboratory Research, Vol. 1*. Academic Press (New York): 71-109.

Bernstein, I.S. 1981. Dominance: the Baby and the Bathwater – *The Behavioral and Brain Sciences*, 4: 419-457.

Bernstein, I.S. 1991. An Empirical Comparison of Focal and *Ad Libitum* Scoring With Commentary on Instantaneous Scans, All Occurrence and One-Zero Techniques – *Animal Behaviour*, 42: 721-728.

Bernstein, I.S., P.G. Judge e T.E. Ruehlmann 1993. Kinship, Association, and Relationships in Rhesus Monkeys (*Macaca mulatta*) – *American Journal of Primatology*, 31: 41-53.

Bicca-Marques, J.C. 1994. Padrão de Utilização de uma Ilha de Mata por *Alouatta caraya* (Primates: Cebidae) – *Revista Brasileira de Biologia*, 54: 161-171.

Boesch, C. 1994. Cooperative Hunting in Wild Chimpanzees – *Animal Behaviour*, 48: 653-667.

Boesch, C. 1996. Social Grouping in Taï Chimpanzees. In, W. McGrew, L. Marchant e T. Nishida (eds.) *Great Ape Societies*. Cambridge University Press (Cambridge): 101-113.

Bonvicino, C.R. 1989a. A Study of Pelage Color and Geographic Distribution in *Alouatta belzebul* (Primates: Cebidae) – *Revista Nordestina de Biologia*, 6: 139-148.

Bonvicino, C.R. 1989b. Ecologia e Comportamento de *Alouatta belzebul* (Primates: Cebidae) na Mata Atlântica – *Revista Nordestina de Biologia*, 6: 149-179.

Box, H. 1991. *Primate Responses to Environmental Change*. Chapman and Hall (London).

Boyd, R. e J.B. Silk 1983. A Method for Assigning Cardinal Dominance Rank – *Animal Behaviour*, 31: 45-58.

Bramblett, C.A. 1994. *Patterns of Primate Behaviour*. Waveland Press (Illinois).

Brandt, E.M. e G. Mitchell 1970. Parturition in Primates: Behaviour Related Birth. In, L.A. Roseblum (ed.) *Primate Behaviour: Developments in Field and Laboratory Research, Vol. 1*. Academic Press (New York): 177-224.

Braza, F., F. Alvarez e T. Azcarate 1981. Behaviour of the Red Howler Monkey (*Alouatta seniculus*) in the Llanos of Venezuela – Primates, 22: 459-473.

Braza, F., F. Alvarez e T. Azcarate 1983. Feeding Habits of the Red Howler Monkeys (*Alouatta seniculus*) in the Llanos of Venezuela – *Journal of Mammalogy*, 47: 205-215.

Brown, M.H. 1993. Guatemala: La Reserva Marimonte. In, A. Estrada, E. Rodríguez-Luna, R.L Wilchis, e R. Coates-Estrada. R. (eds.) *Estudios Primatológicos en México, Vol. I*. Universidad Veracruzana (Xalapa): 345-354.

Bryman, A. e D. Cramer 1990. *Análise de Dados em Ciências Sociais*. Celta Editora (Oeiras).

Bryman, A. e D. Cramer 1997. *Quantitative Data Analysis*. Routledge (London).

Butovskaya, M. 1995. Some Aspects of Hominid Socioecology According to Primatological Data. In, H. Ullrich (ed.) *Man and Environment in the Paleolithic*. E.R.A.U.L. (Liège): 309-316.

Cairns, S.J. e S.J. Schwager 1987. A Comparison of Association Indices – *Anima Behaviour*, 35: 1454-1469.

Calegaro-Marques, C. e J.C. Bicca-Marques 1996. Emigration in a Black Howling Monkey Group – *International Journal of Primatology*, 17: 229-237.

Cant, J.G. 1980. What Limits Primates ? – *Primates*, 21:538-544.

Cant, J.G. e L.A. Temerin 1984. A Conceptual Approach to Foraging Adaptations in Primates. In, P.S. Rodman e J.G. Cant (eds.) *Adaptations for Foraging in Nonhuman Primates*. Columbia University Press (New York): 304-341.

Carpenter, C.R. 1934. A Field Study on the Behaviour and Social Relations of Howler Monkeys – *Comp. Psychol. Monog*., 10: 1-168.

Carpenter, C.R. 1964. A Field Study on the Behaviour and Social Relations of Howler Monkeys (*Alouatta palliata*). In C.R. Carpenter (ed.) *Naturalistic Behaviour of Nonhuman Primates*. Penn. State University Press (Pennsylvania): 1-92.

Carpenter, C.R. 1965. The Howlers of Barro Colorado Island. In, I. De Vore (ed.) *Primate Behaviour*. Holt, Ruicheut e Winston (New York): 250-291.

Carrara, P.C. 1995. El Comportamiento Social y la Ecología de los Primates no Humanos. In, E. Rodríguez-Luna, L. Cortés-Ortiz e J.M. Contreras (eds.) *Estudios Primatológicos en México, Vol. II*. Universidad Veracruzana (Xalapa): 99-117.

Cartelle, C. 1996. Updating the Two Pleistocene Primates from Bahia, Brasil – *Neotropical Primates*, 4: 46-48.

Cartmill, M. 1974. Rethinking Primate Origins – *Science*, 184: 436-443.

Casanova, C.C.N. 1996. *Primatologia: Sobre o Comportamento e a Organização Social de um Grupo de Chimpanzés* (*Pan troglodytes*) *em Cativeiro*. Tese de Mestrado em Ciências Antropológicas. ISCSP (Lisboa).

Casanova, C.C.N., Vieira, A.B. e Vicente, L. 1997. Considerações Sobre a Origem da Política: as Comunidades de Chimpanzés (*Pan troglodytes*) como Modelo Referencial – *Ethnologia*, 5: 107-138.

Chance, M.R.A. 1967. Attention Structure as the Basis of Primate Rank Orders – *Man*, 2: 503-518.

Chao, L.L. 1999. *Introducción a la Estadística*. Cecsa (México D.F.).

Chapais, B. e S.R. Schulman 1983. Fitness and Female Dominance Relationships. In, R.A. Hinde (ed.) *Primate Social Relationships: An Integrated Approach*. Blackwell Scientific Publications (London): 271-278.

Chapman, C.A. 1987. Patch Use and Patch Depletion by the Spider and Howling Monkeys of Santa Rosa National Park, Costa Rica – *Behaviour*, 105: 99-116.

Chapman, C.A. 1988. Patterns of Foraging and Range Use by Three Species of Neotropical Primates – *Primates*, 29: 177-194.

Chapman, C.A. 1990a. Association Patterns of Spider monkeys: the Influence of Ecology and Sex on Social Organization – *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 26: 409-414.

Chapman, C.A. 1990b. Ecological Constraints on Group Size in Three Species of Neotropical Primates – *Folia Primatologica*, 55: 1-9.

Chapman, C.A., F.J. White e R.W. Wrangham 1991. Party Size in Chimpanzees and Bonobos. In, McGrew (ed.) *Chimpanzee Material Culture*. Cambridge University Press (Cambridge): 41-54.

Chapman, C.A., F.J. White e R.W. Wrangham 1993. Defining Subgroup Size in Fission-Fusion Societies – *Folia Primatologica*, 61: 31-34.

Chapman, C.A., R.W. Wrangham e L.J. Chapman 1995. Ecological Constraints on Group Size: an Analysis of Spider Monkey and Chimpanzee Subgroups – *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 36: 59-70.

Chapman, C.A. e S.R. Balcomb 1998. Population Conditions of Howlers: Ecological Conditions or Group History – *International Journal of Primatology*, 19: 385-403.

Cheney, D. e R. Seyfarth 1982. Recognition of Individuals Within and Beetween Groups of Free-Ranging Vervet Monkeys – *Am. Zool*., 22: 519-530.

Cheney, D. e R. Seyfarth 1990. *How Monkeys see the World: Inside the Mind of Another Species*. University of Chicago Press (Chicago).

Cheney, D. , R. Seyfarth, B. Smuts e R. Wrangham 1987. The Study of Primate Societies. In, B.B. Smuts, D.L. Cheney, R. M. Seyfarth, R.W. Wrangham e T.T. Struhsaker (eds.) *Primate Societies*. University of Chicago Press (Chicago): 1-8.

Chivers, D.J. 1969. On the Daily Behaviour and Spacing of Howling Monkey Groups – *Folia Primatologica*, 10: 48-102.

Chivers, D.J. 1974. The Siamang in Malaya : A Field Study of a Primate in Tropical Rainforest – *Contrib. To Primatol*., 4: 1-335.

Chivers, D.J e C.M. Hladik 1978. Primate Feeding Behaviour in Relation to Food Availability and Composition. In, D.J. Chivers e J. Herbert (eds.) *Recent Advances in Primatology, Vol.1*. Academic Press (London): 209-211.

Clarke, M.R. 1981. Aspects of Male Behaviour in Mantled Howlers (Alouatta *palliata* Grey) in Costa Rica – *American Journal of Physical Anthropology*, 54: 209.

Clarke, M.R. e K.E. Glander 1984. Female Reproductive Success in a Group of Free Ranging Howling Monkeys (*Alouatta palliata*) in Costa Rica. In, F. Small (ed.) *Female Primates: Studies by Women Primatologists*. Alan R. Liss (New York): 111-126.

Clarke, M.R., E.L. Zucker e N.J. Scott 1986. Population Trends of the Mantled Howler Groups of La Pacifica, Guanacaste, Costa Rica – *American Journal of Primatology*, 11: 79-88.

Clarke, M.R., K.E. Glander e E.L. Zucker 1998. Infant-Nonmother Interactions of Free-Ranging Mantled Howlers (*Alouatta palliata*) in Costa Rica – International Journal of Primatology, 19: 451-472.

Clegg, F. 1982. *Simple Statistics*. Cambridge University Press (Cambridge).

Clutton-Brock, T.H. e P.H. Harvey 1977. Species Differences in Feeding and Ranging Behaviour in Primates. In, T.H. Clutton-Brock (ed.) *Primate Ecology*. Academic Press (London): 557-584.

Clutton-Brock, T.H. e P.H. Harvey 1978a. *Readings in Sociobiology*. W.H. Freeman and Company (San Francisco).

Clutton-Brock, T.H. e P.H. Harvey 1978b. Primate Ecology and Social Organization. In, T.H. Clutton-Brock, e P.H. Harvey (eds.) *Readings in Sociobiology*. W.H. Freeman and Company (San Francisco): 342-383.

Coelho, A.M., C.A. Bramblett, L.B. Quick e S.S. Bramblett 1976. Resource Availability and Population Density in Primates: A Socio-Bioenergetic Analysis of the Energy Budgets of Guatemalan Howler and Spider Monkeys – *Primates*, 17: 63-80.

Coimbra-Filho, A.F. 1990. Sistemática, Distribuição Geográfica e Situação Atual dos Símios Brasileiros (Platyrrhini-Primates) – *Revista Brasileira de Biologia*, 50: 1063-1079.

Collias, D.E. e C.H. Southwick 1952. A Field Study of the Population Density and Social Organization in Howler Monkeys – *Proc. Am. Philos. Soc*., 96: 144-156.

Collinge, N. 1993. *Introduction to Primate Behaviour*. Kendall/Hunt Publishing Company (Iowa).

Colvin, J. 1983. Influences of the Social Situation on Male Emigration. In, R.A. Hinde (ed.) *Primate Social Relationships: An Integrated Approach*. Blackwell Scientific Publications (London): 160-171.

Cortéz-Ortiz, L., E. Rodríguez-Luna e J.C. Serio-Silva 1993. Reproductive Parameters and Sexual Behaviour of the Howler Monkey (*Alouatta palliata mexicana*) – *AAZPA Regional Proceedings*: 775-782.

Cortéz-Ortiz, L., E. Rodríguez-Luna e P. Miller 1996a. Análisis de Viabilidad de Poblaciones y de Hábitat para *Alouatta palliata mexicana – Neotropical Primates*, 4: 134-142.

Cortéz-Ortiz, L. e M.M. Morales 1996b. Consideraciones Sobre la Organización y el Sistema de Apareamiento de un Grupo de Monos Aulladores (*Alouatta palliata*) – *Neotropical Primates*, 4: 59-61.

Cox, C.R. e B.J. Boeuf 1977. Female Incitation of Male Competition: a Mechanism in Sexual Selection – *The American Naturalist*, 111: 317-335.

Cowlishaw, G. e R.I.M. Dunbar 1991. Dominance Rank and Mating Success in Male Primates – *Animal Behaviour*, 41: 1045-1056.

Cowlishaw, G. 1999. Ecological and Social Determinants of Spacing Behaviour in Desert Baboon Groups – *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 45: 67-77.

Cramer, D. 1994. *Introducing Statistics for Social Research*. Routledge (London).

Crews, D. e Moore, M.C. 1986. Evolution of Mechanisms Controlling Mating Behaviour - *Science*, 231: 121-125.

Crockett, C. 1987. Diet, Dimorphism and Demography: Perspectives From Howlers to Hominids. In, W. Kinzey (ed.) *The Evolution of Human Behaviour*: *Primate Models*. State University of New York (New York): 114-135.

Crockett, C.M. 1998. Conservation Biology of the Genus *Alouatta* – *International Journal of Primatology*, 19: 549-578.

Crockett, C e J.F. Eisenberg 1987. Howlers: Variations in group Size and Demography. In, B. B. Smuts, D. L. Cheney, R. M. Seyfarth, R. W. Wrangham e T. T. Struhsaker (eds.) *Primate Societies*. University of Chicago Press (Chicago): 54-68.

Crockett, C e R. Rudran 1987a. Red Howler Monkey Birth Data I: Seasonal Variation – *American Journal of Primatology*, 13: 347-368.

Crockett, C e R. Rudran 1987b. Red Howler Monkey Birth Data II: Interannual, Habitat, and Sex Comparisons – *American Journal of Primatology*, 13: 369-384.

Crook, J.H. 1970. Social Organization and the Environment: Aspects os Contemporary Social Ethology – *Animal Behaviour*, 18: 197-209.

Crook, J.H. 1989. Introduction: Sociecological Paradigms, Evolution and History: Perspectives for the 1990s. In, V. Standen e R.A. Foley (eds.) *Comparative Socioecology*. Blackwell Scientific Publications (Oxford): 1-36.

Crook, J.H. e J.S. Gartlan 1966. Evolution of Primate Societies – *Nature*, 210: 1200-1203.

Cuarón, A.D. 1997. Conspecific Aggression and Predation: Costs for a Solitary Mantled Howler Monkey – *Folia Primatologica*, 68: 100-105.

Curdts, T. 1993. Distribución Geográfica de las dos Especies de Mono Zaraguate que Habitan en Guatemala: *Alouatta palliata* y *Alouatta pigra*. In, A. Estrada, E. Rodríguez-Luna, R.L Wilchis, e R. Coates-Estrada. R. (eds.) *Estudios Primatológicos en México, Vol. I*. Universidad Veracruzana (Xalapa): 331-344.

Daly, M. e Wilson, M. 1983. *Sex, Evolution and Behaviour*. Wadsworth (California).

Darwin, C. 1974. *A Origem do Homem*. Hemus (São Paulo) (ed. original de 1859).

Denhan, W.W. 1971. Energy Relations and Some Basic Properties of Primate Social Organization – *American Anthropologist*, 73: 77-95.

van der Dennen, J.M. 1995. *The Origin of War: The Evolution of a Male-Coalitional Reproductive Strategie*. Origin Press (Groningen).

Dewsbury, D.A. 1982. Dominance Rank, Copulatory Behaviour and Differential Reproduction - *The Quarterly Review of Biology*, 57: 135-159.

Dewsbury, D.A. 1992. On the Problems Studied in Ethology, Comparative Psychology, and Animal Behaviour – *Ethology*, 92: 89-107.

Diáz, J.L. 1985. *Analisis Estructural de la Conducta*. UNAM (México, D.F.)

Di Fiore, A. e Rendall, D. 1994. Evolution of Social Organization: a Reappraisal for Primates by Using Phylogenetic Methods - *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 91: 9941-9945.

Dittus, W.P.J. 1979. The Evolution of Behaviours Regulating Density and Age-Specific Sex Ratios in a Primate Population – *Behaviour*, 69: 265-302.

Dittus, W.P.J. 1987. Group Fusion Among Wild Toque Macaques: An Extreme Case of Inter-group Resourse Competition – *Behaviour*, 100: 247-291.

Dixon, K.R. e J.A. Chapman 1980. Harmonic Mean Measure of Animal Activity Areas – *Ecology*, 61: 1040-1044.

Dixson, A.F. 199. Evolutionary Perspectives on Primate Mating Systems and Behaviour – *Annals of New York Academy of Sciences*: 42-61.

Doran, D. 1997. Influence of Seasonality on Activity Patterns, Feeding Behaviour, Ranging, and Grouping Patterns in Taï Chimpanzees – *International Journal of Primatology*, 18: 183-207.

Drews, C. 1993. The Concept and Definition of Dominance in Animal Behaviour – *Behaviour*, 125: 283-313.

Dunbar, R.I.M. 1988. *Primate Social Systems*. Cromhelm (London).

Dunbar, R.I.M. 1989. Social Systems as Optimal Strategy Sets: the Costs and Beneficts of Sociality. In, V. Standen e R.A. Foley (eds.) *Comparative Socioecology*. Blackwell Scientific Publications (Oxford): 131-149.

Eisenberg, J.F. 1978. The Evolution of Arboreal Herbivores in the Class Mammalia. In, G.G. Mongomery (ed.) *Ecology of Arboreal Folivores*. Smithsonian Instituition Press (Washington): 135-152.

Eisenberg, J.F. 1991. Mammalian Social Organization and the Case of *Alouatta*. In, M. Robinson e L. Tiger (eds.) *Man & Beast Revisited.* Smithsonian Institution Press (Washington): 127-138.

Eisenberg, J.F., N.A. Muckenhirn e R. Rudran 1972. The Relation Between Ecology and Social Structure in Primates – *Science*, 176: 863-874.

Elliot, D.G. 1912. *A Review of the Primates*. American Museum of Natural History (New York).

Elton, R.H. e B.V. Anderson 1977. The Social Behaviour of a Group of Baboons (*Papio anubis*) Under Artificial Crowding – *Primates*, 18: 225-234.

Estrada, A. 1982. Survey and Census of Howler Monkeys (*Alouatta palliata*) in the Rain Forest of "Los Tuxtlas", Veracruz, Mexico – *American Journal of Primatology*, 2: 363-372.

Estrada, A. 1984. Resource Use by Howler Monkeys (*Alouatta palliata*) in the Rain Forest of Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico – *International Journal of Primatology*, 5: 105-131.

Estrada, A e R. Coates-Estrada 1984. Fruit Eating and Seed Dispersal by Howling Monkeys (*Alouatta palliata*) in the Tropical Rain Forest of Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico – *International Journal of Primatology*, 6: 77-91.

Estrada, A., E. Rodríguez-Luna, R. Lopez-Wilchis. e R. Coates-Estrada 1993a. *Estudios Primatológicos en México, Vol. I*. Universidad Veracruzana (Xalapa).

Estrada, A. e R. Coates-Estrada 1993b. Aspects of Ecological Impact of Howling Monkeys (*Alouatta*) on their Habitat: A Review. In, A. Estrada, E. Rodríguez-Luna, R.L Wilchis, e R. Coates-Estrada. R. (eds.) *Estudios Primatológicos en México, Vol. I*. Universidad Veracruzana (Xalapa): 87-119.

Estrada, A. e R. Coates-Estrada 1993c. Aprovechamiento y Conservación de los Primates *Alouatta* y *Ateles* en la Investigación Científica Básica y Aplicada en México. In, A. Estrada, E. Rodríguez-Luna, R.L Wilchis, e R. Coates-Estrada. R. (eds.) *Estudios Primatológicos en México, Vol. I*. Universidad Veracruzana (Xalapa): 179-194.

Estrada, A. e Coates-Estrada, R. 1994. La Contracción y Fragmentación de las Selvas y las Poblaciones de Primates Silvestres: El Caso de Los Tuxtlas, Veracruz – *Ciencia Hombre*, 18: 45-70.

Estrada, A. e Coates-Estrada, R. 1995. La Contracción y Fragmentación de las Selvas y las Poblaciones de Primates Silvestres: El Caso de Los Tuxtlas, Veracruz. In, E. Rodríguez-Luna, L. Cortés-Ortiz e J.M. Contreras (eds.) *Estudios Primatológicos en México, Vol. II*. Universidad Veracruzana (Xalapa): 25-59.

Estrada, A. e Coates-Estrada, R. 1996. Tropical Rain Forest Fragmentation and Wild Populations of Primates at Los Tuxtlas, Mexico – *International Journal of Primatology*, 17: 759-783.

Fedigan, L.M. 1992. *Primate Paradigms*. University of Chicago Press (Chicago).

Fedigan, L.M., L.M. Rose e R.M. Avila 1998. Growth of Mantled Howler Groups in a Regenerating Costa Rican Dry Forest – *International Journal of Primatology*, 19: 405-432.

Ferrari, S.F.; Neto, E.H.; Iwanaga, S. e Corrêa, H.K. 1996. An Unusual Primate Community at the Estação Ecológica Serra dos Três Irmãos, Rondónia, Brazil – *Neotropical Primates*, 4: 55-56.

Fleagle, J.G. 1988. *Primate Adaptation & Evolution*. Academic Press (San Diego).

Foley, R.A. 1991. *The Origins of Human Behaviour*. Unwin Hyman Lta. (London).

Freeland, W.J. e D.H. Janzen 1974. Strategies of Herbivory in Mammals: The Role of Plant Secondary Compounds – *American Naturalist*, 108: 269-289.

Froehlich, J.W., R.W. Thorington e J.S. Otis 1981. The Demography of Howler Monkeys (*Alouatta palliata*) on Barro Colorado Island, Panamá – *International Journal of Primatology*, 2: 207-237.

Garcia, M. S. 2000. *Interacções Sociais em Macacos Uivadores Machos* (*Alouatta palliata mexicana*) *em Semi-Liberdade*. Dissertação de Mestrado em Ciências Antropológicas, Instituto Superior de Ciências Sociais e Políticas (Lisboa).

García-Orduña, F. 1995. Fragmentacion del Habitat y Demografia de Primates en la Region de Los Tuxtlas, Ver. In, E. Rodríguez-Luna, L. Cortés-Ortiz e J.M. Contreras (eds.) *Estudios Primatológicos en México, Vol. II*. Universidad Veracruzana (Xalapa): 61-80.

Gartlan, J.S. Structure and Function in Primate Society – *Folia Primatologica*, 8: 89-120.

Gaulin, S.J.C. 1979. A Jarman-Bell Model of Primate Feeding Niches – *Human Ecology*, 7: 1-20.

Gaulin, S.J.C. e C.K. Gaulin 1982. Behavioral Ecology of *Alouatta seniculus* in Andean Cloud Forest – *International Journal of Primatology*, 3: 1-31.

Gaulin, S.J.C., D.H. Knight e C.K. Gaulin 1980. Local Variance in *Alouatta* Group Size and Food Availability on Barro Colorado Island – *Biotropica*, 12: 137-143.

Glander, K. 1978. Howling Monkey Behaviour and Plant Secondary Compounds: A Study of Strategies. In, G.G. Mongomery (ed.) *Ecology of Arboreal Folivores*. Smithsonian Instituition Press (Washington): 561-574.

Glander, K. 1980. Reproduction and Population Growth in Free-Ranging Mantled Howling Monkeys – *American Journal of Physical Anthropology*, 53: 25-36.

Glander, K. 1992. Dispersal Patterns in Costa Rican Mantled Howling Monkeys – *International Journal of Primatology*, 13: 415-426.

Glander, K.E. 1993. Capture and Marking Techniques for Arboreal Primates. In, A. Estrada, E. Rodríguez-Luna, R.L Wilchis, e R. Coates-Estrada. R. (eds.) *Estudios Primatológicos en México, Vol. I.* Universidad Veracruzana (Xalapa): 299-304.

Gonzalez-Kirchner, J.P. 1999. Habitat Use, Population Density and Subgrouping Pattern of the Yucatan Spider Monkey (*Ateles geoffroyi yucatanensis*) in Quintana Roo, México – *Folia Primatologica*, 70: 55-60.

González-Zamora, A 2000. Preferencias Alimentarias de Monos Aulladores (*Alouatta palliata mexicana*) en la Isla Agaltepec, Lago de Catemaco, Veracruz. Tesis de Licenciatura en Biología. Universidad Veracruzana (Córdoba).

Goodall, J. 1986. *The Chimpanzees of Gombe. Patterns of Behaviour*. The Bellknap Press of Harvard University Press (Cambidge, Massachustts).

Goodhart, C. B. 1991. Origins and Future of Human Monogamy – *Primatology Today*: 251-254.

Gould, L. 1997. Intermale Affiliative Behaviour in Ringtailed Lemurs (*Lemur catta*) at the Beza-Mahafaly Reserve, Madagascar – *Primates*, 38: 15-30.

Gouzoules, S. e H. Gouzoules 1987. Kinship. In, B. B. Smuts, D. L. Cheney, R. M. Seyfarth, R. W. Wrangham e T. T. Struhsaker (eds.) *Primate Societies*. University of Chicago Press (Chicago): 299-305.

Green, S. 1978. Feeding, Spacing, and Movements as Correlates of Troop Size in the Lion-Tailed Macaque. In, D.J. Chivers e J. Herbert (eds.) *Recent Advances in Primatology, Vol.1*. Academic Press (London): 343-346.

Hall, E.T. 1966. *The Hidden Dimension*. Doubleday (New York).

Hamburg, D. 1971. Psychobiological Studies of Aggressive Behaviour – *Nature*, 230:19-23.

Hamilton, W.D. 1971. Geometry for the Selfish Herd – *J. Theor. Biol*., 31: 295-311

Harcourt, A.H. 1978. Strategies of Emigrations and Transfer by Primates, With Particular Reference to Gorillas – *Z. Tierpsychol*., 48: 401-420.

Harcourt, A.H. e K. Stewart 1981. Gorilla Male Relationships: Can Differences During Immaturity Lead to Contrasting Reproductive Tactics in Adulthood? – *Animal Behaviour*, 29: 206-210.

Harcourt, A.H., P.H. Harvey, S.G. Larson e R.V. Short 1981. Testis Weight, Body Weight, and Breeding System of Primates – Nature, 293: 55-57.

Harcourt, A.H. e F.B. de Waal 1992. *Coalitions and Alliances in Humans and Other Animals*. Oxford University Press (Oxford).

Harris, M. 1968. *The Rise of Anthropological Theory*. Crowell (New York).

Hashimoto, C., Y. Tashiro, D. Kimura, T. Enomoto, E.J. Ingmanson, G. Idani e T. Furuichi 1998. Habitat Use and Ranging of Wild Bonobos (*Pan paniscus*) at Wamba – *International Journal of Primatology*, 19: 1045-1060.

Hazlett, B.A. 1977. *Quantitative Methods in the Study of Animal Behaviour*. Academic Press (New York).

Hediger, H. (1950) *Wild Animals in Captivity*. Butterworths Scientific Publications (London).

Hemelrijk, C.K. e M. Luteijn 1998. Philopatry, Male Presence and Grooming Reciprocation Among Female Primates: a Comparative Perspective – *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 42: 207-215.

Hill, W.O. 1962. *Primates: Comparative Anatomy and Taxonomy, vol. 4*. Intersciences (New York).

Hill, D.A. e J.A.R.M. van Hooff 1994. Affiliative Relationships Between Males in Groups of Nonhuman Primates: A Summary – *Behaviour*, 130: 143-149.

Hinde, R.A. 1974. *Biological Bases of Human Social Behaviour*. McGraw-Hill Book Company (New York).

Hinde, R.A. 1976. Interactions, Relationships and Social Structure – *Man*, 11: 1-17.

Hinde, R.A. 1978. Dominance and Role: Two concepts With Dual Meanings – *J. Social Biolo. Struct.*, 1: 27-38.

Hinde, R.A. 1982. *Ethology: Its Nature and Relations With Other Sciences*. Oxford University Press (Oxford).

Hinde, R.A. 1983. *Primate Social Relationships: An Integrated Approach*. Blackwell Scientific Publications (London).

Hinde, R.A. 1983. Description of Social Behaviour. In, R.A. Hinde (ed.) *Primate Social Relationships: An Integrated Approach*. Blackwell Scientific Publications (London): 17-20.

Hinde, R.A. e J. Groebel 1991. *Cooperation and Prosocial Behaviour*. Cambridge University Press (Cambridge).

Hladik, C.M. 1975. Ecology, Diet, and Social Patterning in Old and New World Primates. In, R.H. Tutle (ed.) *Socioecology and Psychology of Primates*. Mouton (The Hague): 18-30.

Hladik, C.M. 1978. Adaptative Strategies of Primates in Relation to Leaf-Eating. In, G.G. Montgomery (ed.) *The Ecology of Arboreal Folivores*. Smithsonian Institution Press (Washington): 373-395.

Hladik, A. e C.M. Hladik 1969. Rapports Trophiques entre Vegetation et Primates dans la Forêt de Barro Colorado (Panama) – *Terre et la Vie*, 1 : 25-117.

Holekamp, K.E., S.M. Cooper, C.I. Katona, N.A. Berry, L.G. Frank e L. Smale 1997. Patterns of Association Among Female Spotted Hyenas (*Crocuta crocuta*) – *Journal of Mammalogy*, 78: 55-64.

Holloway, R.L. 1974. *Primate Aggression Territoriality and Xenophobia*. Academic Press (New York).

van Hooff, J.A.R.M. e C. van Schaik 1992. Cooperation in Competition: the Ecology of Primate Bonds. In, A. Harcourt e F. De Waal (eds.) *Coalitions and Alliances in Humans and Other Animals*. Oxford University Press (Oxford): 357-389.

van Hooff, J.A.R.M. e C. van Schaik 1994. Male Bonds: Afiliative Relationships Among Nonhuman Primate Males – *Behaviour*, 130: 309-337.

Horwich, R. 1993. Community Sanctuaries: Present and Future Goals. In, A. Estrada, E. Rodríguez-Luna, R.L Wilchis e R. Coates-Estrada. R. (eds.) *Estudios Primatológicos en México, Vol. I*. Universidad Veracruzana (Xalapa): 355-372.

Hrdy, S.B. 1977. *The Langures of Abu: Male and Female Strategies of Reproduction*. Harvard University Press (Cambridge).

Hrdy, S.B. 1981. *The Woman That Never Evolved*. Harvard University Press (Cambridge).

Hrdy, S.B. e P.L. Whitten 1987. Patterning of Sexual Activity. In, B. B. Smuts, D. L. Cheney, R. M. Seyfarth, R. W. Wrangham e T. T. Struhsaker (eds.) *Primate Societies*. University of Chicago Press (Chicago): 370-384.

Isbell, L.A. e D. van Vuren 1995. Differential Costs of Locational and Social Dispersal and Their Consequences for Female Group-Living Primates – *Behaviour*, 133:1-36.

Izawa, K., K. Kimura e A.S. Nieto 1979. Grouping in Wild Spider Monkeys – *Primates*, 20: 503-512.

Iwasa, Y. e A. Pomlankowski 1994. The Evolution of Mate Preferences for Multiple Sexual Ornaments – *Evolution*, 48: 853-867.

Jameson, K.A., M.C. Appleby e L.C. Freeman 1999. Finding an Appropriate Order for a Hierarchy Based on Probabilistic Dominance – *Animal Behaviour*, 57: 991-998.

Janson, C.H. 1987. Intra-specific Food Competition and Primate Social Structure: A Synthesis – *Behaviour*, 105: 1-17.

Janson, C.H. 1990. Social Correlates of Individual Spatial Choice in Foraging Group of Brown Capuchin Monkeys, Cebus apella – *Animal Behaviour*, 40: 910-921.

Johnson, C.N. 1989. Grouping and The Structure of Association in the Red-Necked Wallaby – *Journal of Mammalogy*, 70: 18-26.

Jolly, A. 1966. *Lemur Behaviour*. University of Chicago Press (Chicago).

Jolly, A. 1985. *The Evolution of Primate Behaviour*. Macmillan (New York).

Jolly, A., H. Rasamimanana, M. Kinnaird, T. O'Brien, H. Crowley, C. Harcourt, S. Gardner e J. Davidson 1993. Territoriality in *Lemur catta* Groups During Birth Season at Berenty, Madagascar. In, P.M. Kappeler e J.U. Ganzhorn (eds.*) Lemur Social Sistems and Their Ecological Basis*. Plenum Press (New York): 85-109.

Jones, C. 19. Life History Patterns of Howler Monkeys in a Time Varying Environment. …?

Jones, C. 1980. The Functions of Status in the Mantled Howler Monkey, *Alouatta palliata* GRAY: Intraspecific Competition for Group Membership in a Folivorous Neotropical Primate – *Primates*, 21: 389-405.

Jones, C. 1982. A Field Manipulation of Spatial Relations Among Mantled Howler Monkeys – *Primates*, 23: 130-134.

Jones, C. 1983. Social Organization of Captive Black Howler Monkeys (*Alouatta caraya*): Social Competition and the Use of Non-Damaging Behaviour – *Primates*, 24: 25-39.

Jones, C. 1985. Reproductive Patterns in Mantled Howler Monkeys: Estrus, Mate Choice and Copulation – *Primates*, 26: 130-142.

Jones, C. 1995a. Alternative Reproductive Behaviour in the Mantled Monkey (*Alouatta palliata* Gray): Testing Carpenters Hypothesis – *Bio. Primatology. Lat*., 5: 1-5.

Jones, C. 1995b. Dispersal in Mantled Howler Monkeys: A Threshold Model – *Mastozoologia Neotropical*, 2: 203-211.

Jones, C. 1996a. Temporal Division of Labor in a Primate: Age-Dependant Foraging Behaviour – *Neotropical Primates*, 4: 50-53.

Jones, C. 1996b. Predictability of Plant Food Resources for Mantled Howler Monkeys at Hacienda la Pacifica, Costa Rica: Glander's Dissertation Revisited – *Neotropical Primates*, 4:

Jones, C. 1998. A Broad-Band Contact Call by Female Mantled Howler Monkeys: Implications for Herogeneous Conditions – *Neotropical Primates*, 6: 38-40.

Judge, P.G. e F.B. de Waal 1993. Conflict Avoidance Among Rhesus Monkeys: Coping with Short-Term Crowding – *Animal Behaviour*, 46: 221-232.

Judge, P.G. e F.B. de Waal 1997. Rhesus Monkey Behaviour Under Diverse Population Densities: Coping With Long-Term Crowding – *Animal Behaviour*, 54: 643-662.

Julliot, C. 1996. Seed Dispersal by Red Howling Monkeys (*Alouatta seniculus*) in the Tropical Rain Forest of French Guiana – *International Journal of Primatology*, 17: 239-258.

Jurmain, R. e H. Nelson 1994. *Introduction to Physical Anthropology*. West Publishing Company (New York).

Kappeler, P. M. 1993. Variation in Social Structure: The Effects Of Sex and Kinship on Social Interactions in Three Lemur Species - *Ethology*, 93: 125-145.

Kappeler, P. M. 2000. *Primate Males : Causes and Consequences of Variation in Group Composition*. Cambridge University Press (Cambridge).

Kappeler P.M. e J.U. Ganzhorn 1993. The Evolution of Primate Communities and Societies in Madagascar – *Evol. Anthrop*., 2: 159-171.

Kato, E. 1999. Effects of Age, Dominance, and Seasonal Changes on Proximity Relationships in Female Japanese Macaques (*Macaca fuscata*) in a Free-ranging Group at Katsuyama – *Primates*, 40: 291-300.

Kawanaka, K. 1984. Association, Ranging, and the Social Unit in Chimpanzees of the Mahale Mountains, Tanzania – *International Journal of Primatology*, 5: 411-334.

Kinzey, W. 1986. New World Primate Field Studies: What's in it for Anthropology ? - *Animal Rev. Anthropology*, 15:121-148.

Kinzey, W. 1987. *The Evolution of Human Behaviour: Primate Models*. Williams Press (New York).

Kinzey, W. e E.P. Cunningham 1994. Variability in Platyrrhine Social Organization – *American Journal of Primatology*, 34: 185-198.

Klein, L.L. 1974. Agonistic Behaviour in Neotropical Primates. In, R.L. Holloway (ed.) *Primate Aggression Territoriality and Xenophobia*. Academic Press (New York): 77-122.

Kummer, H. 1971a. Spacing Mechanisms in Social Behaviour. In, J.F. Eisenberg e M. Dillon (eds.) *Man and Beast, Comparative Social Behaviour*. Smithsonian Press (Washington): 220-234.

Kummer, H. 1971b. *Primate Societies: Group Techniques of Ecological Adaptation*. Aldine (Chicago).

Kuhn, T.S. (1962) *The Structure of Scientific Revolutions*. University of Chicago Press (Chicago).

Lee, P.C. 1983. Context-specific Unpredictability in Dominance Interactions. In, R.A. Hinde (ed.) *Primate Social Relationships: An Integrated Approach*. Blackwell Scientific Publications (London): 35-44.

Lee, P.C. 1988. Ecological Constraints and Opportunities: Interactions, Relationships, and Social Organization of Primates. In, J.E. Fa e C.H. Southwick (eds.) *Ecology and Behaviour of Food-Enhanced Primate Groups*. Alan R. Liss, Inc. (Cambridge): 297-311.

Lee, P.C. 1994. Social Structure and Evolution. In, P.B. Slater e T.R. Halliday (eds.) *Behaviour and Evolution*. Cambridge Univertity Press (Cambridge): 266-303.

Lee, P.C. 1999. *Comparative Primate Socioecology*. Cambridge University Press (Cambridge).

Lehner, P.N. 1979. *Handbook of Ethological Methods*. Garland STPM Press (New York).

Leighton, D.R. 1987. Gibbons: Territoriality and Monogamy. In, B. B. Smuts, D. L. Cheney, R. M. Seyfarth, R. W. Wrangham e T. T. Struhsaker (eds.) *Primate Societies*. University of Chicago Press (Chicago): 135-145.

Leighton, M. e D.R. Leighton 1982. The Relationship of Size of Feeding Aggregate to Size of Food Patch: Howler Monkeys (*Alouatta palliata*) Feeding in *Trichilia cipo* Fruit Trees on Barro Colorado Island – *Biotropica*, 14: 81-90.

Levin, J. 1987. *Estatística Aplicada a Ciências Humanas*. Harbra (São Paulo).

López-Galindo, A. e R. Acosta-Pérez 1998. Listado Florístico de la Isla Agaltepec, Lago de Catemaco, Veracruz – *Floresta Veracruzana*, 1: 1-4.

Lowen, C. e R.I.M. Dunbar 1994. Territory size and Defendability in Primates – *Behav. Ecolo. Sociobiol*., 35: 347-354.

Lyall, Z.S. 1996. The Early Development of Behaviour and Independence in Howler Monkeys, *Alouatta palliata mexicana – Neotropical Primates*, 4:

Mafham, R.P. e Mafham, K.P. 1992. *Primates of the World*. Blandford (London).

Mallinson, J.J. 1986. The Importance of Interdisciplinary Approach: Getting the Conservation Act Together. In, K. Benirschke (ed.) *Primates: the Road to Self-Sustaining Populations*. Springer-Verlag (New York): 995-1003.

Manning A. e M.S. Dawkins 1998. *Animal Behaviour*. Cambridge University Press (Cambridge).

Manson, J. 1995. Female Male Choice in Primates – *Evolutionary Anthropology*, 192-195.

Manson, J. e R. Wrangham 1991. Intergroup Aggression in Chimpanzees and Humans – *Current Anthropology*, 32: 369-376.

Martin, P. e T.M. Caro 1986. Play in Behavioral Development. In, J. Rosenblatt, C. Beer, M.C. Busnel e P.J. Slater (eds.) *Advances in the Study of Behaviour, Vol. 15*. Academic Press (London): 60-73.

Martin, P. e P. Bateson 1993. *Measuring Behaviour*. Cambridge University Press (Cambridge).

Matsumoto-Oda, A., K. Hosaka, M. Huffman e K. Kawanaka 1998. Factors Affecting Party Size in Chimpanzees of the Mahale Mountains – *International Journal of Primatology*, 19: 999-1011.

Mauss, M. 1950. *Sociologie et Anthropologie*. (Paris).

McNab, B. 1978. Energetics of Arboreal Folivores: Physiological Problems and Ecological Consequences of Feeding on an Ubiquitous Food Supply. In, G.G. Mongomery (ed.) *Ecology of Arboreal Folivores*. Smithsonian Instituition Press (Washington): 153-163.

Mendel, F. 1976. Postural and Locomotor Behaviour of *Alouatta palliata* on Various Substrates – *Folia Primatologica*, 26: 36-53.

Mendes, S.L. 1989. Estudo Ecológico de *Alouatta fusca* (Primates: Cebidae) na Estação de Caratinga, MG – *Revista Nordestina de Biologia*, 6: 71-104.

Menzel, C.R. 1997. Primates' Knowledge of Their Natural Habitat: As Indicated in Foraging. In, A. Whitten e R.W. Byrne (eds.) *Machiavellian Intelligence II*. Cambridge University Press (Cambridge): 207-239.

Milton, K. 1978a. Behavioral Adaptations to Leaf-eating by the Mantled Howler Monkey (*Alouatta palliata*). In, G.G. Montgomery (ed.) *The Ecology of Arboreal Folivores*. Smithsonian Institution Press (Washington): 535-549.

Milton, K. 1978b. The Quality of Diet as a Possible Limiting Factor on the Howler Monkey Population of Barro Colorado Island. In, D.J. Chivers e J. Herbert (eds.) *Recent Advances in Primatology, Vol.1*. Academic Press (London): 387-390.

Milton, K. 1979. Factors Influencing Leaf Choice by Howler Monkeys: A Test of Some Hypoteses of Food Selection by Generalist Herbivores – *The American Naturalist*, 114: 362-378.

Milton, K. 1980. *The Foraging Strategy of Howler Monkeys: A Study of Primate Economics*. Columbia University Press (New York).

Milton, K. 1981. Distribution Patterns of Tropical Plant Foods as an Evolutionary Stimulus to Primate Mental Development – *American Anthropologist*, 83: 534-548.

Milton, K. 1984. The Role of Food-Processing Factors in Primate Food Choice. In, P.S. Rodman e J.G. Cant (eds.) *Adaptations for Foraging in Nonhuman Primates*. Columbia University Press (New York): 249-279.

Milton, K. 1985. Mating Patterns of Woolly Spider Monkeys, *Brachyteles arachnoides*: Implications for Female Choice – *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 17: 53-59.

Milton, K. 1991. Comparative Aspects of Diet in Amazonian Forest Dwellers – *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, 334: 253-263.

Milton, K. 1998. Physiological Ecology of Howlers (*Alouatta*): Energetic and Digestive Considerations and Comparison With the *Colobinae* – *International Journal of Primatology*, 19: 513-548.

Milton, K. e M. May 1976. Body Weight, Diet, and Home-Range Area in Primates – *Nature*, 259: 459-462.

Milton, K., T.M. Casey e K. Casey 1979. The Basal Metabolism of Mantled Howler Monkeys (*Alouatta palliata*) – *Journal of Mammalogy*, 60: 373-376.

Mittermeier, R. 1973. Group Activity and Population Dynamics of the Howler Monkey on Barro Colorado Island – *Primates*, 14: 1-19.

Mittermeier, R. 1988. *Ecology and Behaviour of Neotropical Primates, volume 2*. World Wildlife Fund (Washington).

Mittermeier, R. e J.G. Fleagle 1976. The Locomotor and Postural Repertoires of Ateles geoffroyi and Colobus guereza, and a Reevaluation of the locomotor Category Semibrachiation – *American Journal of Physical Anthopology*, 45: 235-256.

Moody, A.L., W.A. Thompson, B. Bruijn, A.I. Houston e J.D. Goss-Custard 1997. The Analisys of the Spacing of Animals, With an Example Based on Oystercatchers During the Tidal Cycle – *Journal of Animal Ecology*, 66: 615-628.

Moore, J. 1983. Carrying Capacity, Cycles and Culture – *J. Human Evolution*, 12: 505-514.

Moore, J. 1984. Female Transfer in Primates – *International Journal of Primatology*, 5: 537-589.

Moore, J. 1999. Population Density, Social Pathology, and Behavioral Ecology – *Primates*, 40: 5-26.

Moore, J. e R. Ali 1984. Are Dispersal and Inbreeding Avoidance Related ? – *Animal Behaviour*, 32: 94-112.

Moraes, P.L.R., O. Carvalho e K. Strier 1998. Population Variation in Patch and Party Size in Muriquis (*Brachyteles arachnoides*) – *International Journal of Primatology*, 19: 325-337.

Morgan, B.J.T., M.J.A. Simpson, J.P. Hanby e J.H. Craggs 1975. Visualizing Interactions and Sequential Data in Animal Behaviour: Theory and Applications of Clustter-Analysis Methods – *Behaviour*, 56: 1-43.

Moynihan, M. 1976. *The New World Primates*. Princeton University Press (New Jersey).

Nagy, K.A. e K. Milton 1979. Energy Metabolism and Food Consumption by Wild Howler Monkeys (*Alouatta palliata*) – *Ecology*, 60: 475-480.

Neves, A.M. e A.B. Rylands 1991. Diet of a Group of Howling Monkeys, *Alouatta seniculus*, in an Isolated Forest Patch in Central Amazonia. In, A.B. Rylands e A.T. Bernardes (eds.) *A Primatologia no Brasil*. Federal University of Juiz de Fora (Minas Gerais): 263-274.

Neville, M.K. 1972. Social Relations Within Troops of Red Howler Monkeys (*Alouatta seniculus*) – *Folia Primatologica*, 18: 47-77.

Neville, M., K. Glander, F. Brazza. e A. Rylands 1988. The Howling Monkeys, Genus *Alouatta*. In, R. Mittermeier, A. Rylands, A. Coimbra Filho e G. Fonceca (eds.) *Ecology and Behaviour of Neotropical Primates*. World Wildlife Found (Washington): 349-453.

Newton-Fisher, N.E. 1999. Association by Male Chimpanzees: A Social Tactic ? – *Behaviour*, 136: 705-730.

Nishida, T. 1990. *The Chimpanzee of the Mahale Mountains*. University of Tokyo Press (Tokyo).

Oates, J.F. 1987. Food Distribution and Foraging Behaviour. In, B. B. Smuts, D. L. Cheney, R. M. Seyfarth, R. W. Wrangham e T. T. Struhsaker (eds.) *Primate Societies*. University of Chicago Press (Chicago): 197-209.

Oates, J.F. e G. Davies 1994. *Colobine Monkeys*. Cambridge University Press (Cambridge).

Ordoñez, R.M. 1993. El Contacto como Indicador de la Estructura Social. In, A. Estrada, E. Rodríguez-Luna, R.L Wilchis, e R. Coates-Estrada. R. (eds.) *Estudios Primatológicos en México, Vol. I*. Universidad Veracruzana (Xalapa): 255-266.

Orduña, F.G. 1995. Fragmentación del Hábitat y Demografía de Los Tuxtlas, Veracruz. In, E. Rodríguez-Luna, L. Cortés-Ortiz e J.M. Contreras (eds.) *Estudios Primatológicos en México, Vol. II*. Universidad Veracruzana (Xalapa): 61-80.

Paterson, J.D. 1992. *Primate Behaviour*. Waveland Press (Illinois).

Packer, C. 1979. Inter-Troop Transfer and Inbreeding Avoidance in *Papio anubis* – *Animal Behaviour*, 27: 1-36.

Packer, C. e A.E. Pusey 1982. Cooperation and Competition within Coalitions of Male Lions: Kin Selection or Game Theory? – *Nature*, 296: 740-743.

Paul, A. 1997. Breeding Seasonality Affects the Association Between Dominance and Reproductive Success in Non-Human Male Primates – *Folia Primatologica*, 68: 344-349.

Pearl, M.C. 1983. Techniques for the Analysis of Social Structure in Animal Societies. In, J. Rosenblatt, R. Hinde, C. Beer e M.C. Busnel (eds.) *Advances in the Study of Behaviour, Vol. 13*. Academic Press (London): 107-146.

Pellis, S.M. e A.N. Iwaniuk 1999. The Problem of Adult Play Fighting: A Comparative Analysis of Play and Courtship in Primates – *Ethology*, 105: 783-806

Pepper, J.W., J.C. Mitani e D.P. Watts 1999. General Gregariousness and Specific Social Preferences Among Wild Chimpanzees – *International Journal of Primatology*, 20: 613-632.

Pereira, A. 1999. *SPSS: Guia Prático de Utilização*. Edições Sílabo (Lisboa).

Peres, C.A. 1997. Effects of Habitat Quality and Hunting Pressure on Arboreal Folivore Densities in Neotropical Forests: A Case Study of Howler Monkeys (*Alouatta spp*.) – *Folia Primatologica*, 68: 199-222.

Pérez-Moscoso, C.A. 2001. Patron de Ocupación Espacial de un Grupo de Monos Aulladores (*Alouatta palliata mexicana*) en la Isla Agaltepec, Lago de Catemeco, Veracruz. Tesis de Licenciatura en Biologia. Universidad Veracruzana (Córdoba).

Pilbeam, D. 1972. *The Ascendent of Man*. Macmillan (New York).

Poole, T.B. e M. Schwilbbe 1993. IPS International Guidelines for the Acquisition, Care and Breeding of Nonhuman Primates – *Primate Report*, 35: 3-29.

Pope, T.R. 1990. The Reproductive Consequences of the Male Cooperation in the Red Howler Monkey: Paternity Exclusion in Multi-Male and Single-Male Troops Using Genetic Markers – *Behav. Ecolo. Sociobiol*., 27: 439-446.

Pope, T.R. 1998. Effects of Demographic Change on Group Kin Structure and Gene Dynamics of Populations of Red Howling Monkeys – *Journal of Mammalogy*, 79: 692-712.

Pope, T.R. 2000. The Evolution of Male Philopatry in Neotropical Monkeys. In, P.M. Kappeler (ed.) *Primate Males : Causes and Consequences of Variation in Group Composition*. Cambridge University Press (Cambridge): 219-235.

Quiatt, D. e J. Everett 1982. How can Sperm Competition Work ? – *American Journal of Primatology*, 1: 161-169.

Quiatt, D. e V. Reynolds 1995. *Primate Behaviour*. Cambridge University Press (Cambridge).

Racenis, J. 1952. Some Observations on the Howling Monkey (*Alouatta seniculus*) in Venezuela – *Journal of Mammalogy*, 33: 114-115.

Rajpurohit, L.S. 1995. Temporary Splitting or Subgrouping in Male Bands of Hanuman Langurs, *Presbytis entellus* Around Jodhpur, Western India – *Mammalia*, 59: 3-8.

Richard, A. 1970. A Comparative Study of the Activity Patterns and Behaviour of *Alouatta villosa* and *Ateles geoffroyi* – *Folia primatologica*, 12: 241-263.

Richard, A. 1981. Changing Assumptions in Primate Ecology – *American Anthropologist*, 83: 517-533.

Richard, A. 1985. *Primates in Nature*. W.H. Freeman and Company (New York).

Richard-Hansen, C., N. Bello. e J.C. Vié 1998. Tool Use by a Red Howler Monkey (*Alouatta seniculus*) Towards a Two-toed Sloth (Choloepus didactylus) – *Primates*, 39: 545-548.

Robbins, M.M. 1996. Male-male Interactions in Heterosexual and All-male Wild Mountain Gorilla Groups – *Ethology*, 102: 942-965.

Robinson, J.G. 1981. Spatial Structure in Foraging Groups of Wedge-Capped Capuchin Monkeys, *Cebus nigrivittatus* – *Animal Behaviour*, 29: 1036-1056.

Robinson, J.G. e C.H. Janson 1987. Capuchins, Squirrel Monkeys, and Atelines: Socioecological Convergence with Old World Primates. In, B. B. Smuts, D. L. Cheney, R. M. Seyfarth, R. W. Wrangham e T. T. Struhsaker (eds.) *Primate Societies*. University of Chicago Press (Chicago): 69-82.

Rodman, P.S. e J.G. Cant 1984. *Adaptations for Foraging in Nonhuman Primates*. Columbia University Press (New York).

Rodríguez-Luna, E. 1997. *Alouatta palliata* (mono aullador, mono zambo, saraguato). In, E.G. Soriano, R. Dirzo. e R.V. Vogt, (eds.) Historia de Los Tuxtlas. Universidad Nacional Autónoma de México (México).

Rodríguez-Luna, E. 2000. Cambios en la Estrategia de Forrajeo del Mono Aullador (*Alouatta palliata mexicana*); Estudio de una Población en un Fragmoento de Selva. Tesis de Maestria en Neuroetologia. Universidad Veracruzana (Xalapa).

Rodríguez-Luna, E., E. Fa, F. García-Orduña, G. Silva-Lopez e D. Canales-Espinoza 1987. Primate Conservation in México – *Primate Conservation*, 8: 114-118.

Rodríguez-Luna, E., F. Garcia-Orduña e D. Canales Espinosa 1993a. Translocación del Mono Aullador *Alouatta palliata*: una Alternativa Conservacionista. In, A. Estrada, E. Rodríguez-Luna, R.L Wilchis, e R. Coates-Estrada. R. (eds.) *Estudios Primatológicos en México, Vol. I*. Universidad Veracruzana (Xalapa): 129-177.

Rodríguez-Luna, E., F. Garcia-Orduña, D. Canales Espinosa e J.C. Serio-Silva 1993b. Introduction of Howler Monkey: A Four Years Record – *AAZPA Regional Proceedings*: 767-774.

Rodríguez-Luna, E., L. Cortéz-Ortiz e J.M. Contreras 1995a. *Estudios Primatológicos en México, Vol II*. Universidad Veracruzana (Xalapa).

Rodríguez-Luna, E. e L. Cortés Ortiz 1995b. Consideraciones en Relación a la Translocacion de un Grupo de Monos Aulladores (*Alouatta palliata*). In, E. Rodríguez-Luna, L. Cortés-Ortiz e J.M. Contreras (eds.) *Estudios Primatológicos en México, Vol. II*. Universidad Veracruzana (Xalapa): 81-95.

Rodríguez-Luna, E., M.M. Morales, J.C. Serio-Silva e L.E. Domínguez 1995c. Forrajeo del Mono Aullador (*Alouatta palliata*) en Semilibertad. In, E. Rodríguez-Luna, L. Cortés-Ortiz e J.M. Contreras (eds.) *Estudios Primatológicos en México, Vol. II*. Universidad Veracruzana (Xalapa): 133-148.

Rodríguez-Luna, E., L. Cortéz-Ortiz, S. Ellis e E. McCance 1996a. Taller de Conservación, Análisis y Manejo Planificado para Primates Mexicanos – *Neotropical Primates*, 4: 113-118.

Rodríguez-Luna, E., L. Cortéz-Ortiz., R. Mittermeier, A. Rylands, G. Wong-Reyes, E. Carrillo, Y. Matamouros, F. Núñez, e Y. Motta-Gill 1996b. Hacia un Plan de Acción Para Los Primates Mesoamericanos – *Neotropical Primates*, 4: 119-132.

Rodseth, L., R. Wrangham, A. Harrigan e B. Smuts 1991. The Human Community as a Primate Society - *Current Anthropology*, 32(3): 221-241.

Rowe, N. 1996. *The Pictorial Guide to the Living Primates*. Pogonias Press (New York).

Rowell, T.E. 1988. Beyond the One Male-Group – *Behaviour*, 104: 189-201.

Rowell, T.E. e D.K. Olson 1983. Alternative Mechanisms of Social Organization in Monkeys – *Behaviour*, 86: 31-54.

de Ruiter, J.R. e J.A.R.A.M. van Hooff 1993. Male Dominance Rank and Reproductive Success in Primate Groups – *Primates*, 34: 513-523.

Runghan, W.G., J. Maynard-Smith e R.I.M. Dunbar 1996. *Evolution of Social Behaviour Patterns in Primates and Man*. The British Academy (Oxford).

Rylands, A.B., R. Mittermeier e E. Rodríguez-Luna 1995. A Species List For the New World Primates (Platyrrini) Distribution by Country, Endemism and Conservation Status According to Mace-Lande Sistem – *Neotropical Primates*, 3:113-160.

Rylands, A.B., E. Rodríguez-Luna e L. Cortéz-Ortiz 1996. Neotropical Primate Conservation - The Species and the IUCN/SSC Primate Specialist Group Network - *Primate Conservation*, 17: 46-69.

Rylands, A.B., R.A. Mittermeier e E. Rodríguez-Luna 1997. Conservation of Neotropical Primates: Threatened Species and an Analysis of Primate Diversity by Country and Region – *Folia Primatologica*, 68: 134-160.

Sá, R.M.L. e K. Strier 1992. A Preliminary Comparison of Forest Structure and Use by Two Isolated Groups of Woolly Spider Monkeys, *Brachyteles arachnoides* – *Biotropica*, 24: 455-459.

Sailer, L.D. e S.J.C. Gaulin 1984. Proximity, Sociality, and Observation: The Definition of Social Groups – *American Anthropologist*, 86: 91-97.

Sánchez, E.C. 1993. *Etograma del Mono Aullador (Alouatta palliata mexicana) en la Isla de Agaltepec, Lago de Catemaco, Veracruz*. Universidade Veracruzana, Facultad de Biologia – Tese de Licenciatura.

Sánchez-Villagra, M.R., R. Pope e V. Salas 1998. Relation of Intergroup Variation in Allogrooming to Group Social Structure and Ectoparasite Loads in Red Howlers (*Allouatta seniculus*) – *International Journal of Primatology*, 19: 473-491.

Santillán-Doherty, A.M. e R. Mondragón-Ceballos 1993. Influencias del Macho Alfa Sobre la Individualidad de los Infantes en Macacos Cola de Muñon (*Macaca arctoides*). In, A. Estrada, E. Rodríguez-Luna, R.L Wilchis, e R. Coates-Estrada. R.

(eds.) *Estudios Primatológicos en México, Vol. I*. Universidad Veracruzana (Xalapa): 267-280.

van Schaik, C.P. 1996. Social Evolution in Primates: The Role of Ecological Factors and Male Behaviour. In, W.G. Runghan, J. Maynard-Smith e R.I.M. Dunbar (eds.) *Evolution of Social Behaviour Patterns in Primates and Man*. The British Academy (Oxford): 9-31.

van Schaik, C.P e M.A. van Noordwijk 1986. The Hidden Costs of Sociality: Intragroup Variation in Feeding Strategies in Sumatran Long-Tailed Macaques (*Macaca fascicularis*) – Behaviour, 99: 296-315.

Schnell, G.D.; Watt, D.J. e Douglas, M.E. 1984. Statistical Comparison of Proximity Matrices – *Animal Behaviour*, 33: 239-253.

Scott, J.N., L. Malmgreen e K. Glander 1978. Grouping Behaviour and Sex Ratio in Mantled Howling Monkeys. In, D. Chivers e J. Herbert (eds.) *Recent Advances in Primatology Vol.I*. Academic Press (London): 183-185.

Sekulic, R. 1982a. Daily and Seasonal Patterns and Spacing in Four Red Howler *Alouatta seniculus* Troops – *Folia Primatologica*, 39: 22-48.

Sekulic, R. 1982b. The Function of Howling in Red Howler Monkeys (*Alouatta seniculus*) – *Behaviour*, 81: 38-54.

Sekulic, R. 1983. Male Relationships and Infant Deaths in Red Howler (*Alouatta seniculus*) – *Z. Tierpsychol*., 61: 185-202.

Sekulic, R. e D.J. Chivers 1986. The Significance of Call Duration in Howler Monkeys – *Inter. Jour. Primatology*., 7: 183-190.

Sept, J.M. 1992. Was There no Place Like Home ? – *Current Anthropology*, 33: 187-196.

Serio-Silva, J.C. 1992. *Patrón Diario de Actividades y Hábitos Alimenticios de Alouatta palliata en Semilibertad*. Tese de Licenciatura em Biologia. Universidade Veracruzana (Córdoba).

Serio-Silva, J.C. 1995a. Patrón Diario de Actividades y Hábitos Alimenticios de *Alouatta palliata* en Semilibertad. In, E. Rodríguez-Luna, L. Cortés-Ortiz e J.M. Contreras (eds.) *Estudios Primatológicos en México, Vol. II*. Universidad Veracruzana (Xalapa): 149-171.

Serio-Silva, J.C. 1995b. Amates e Saraguatos – *Hablando de Monos*, 2: 1-4.

Serio-Silva, J.C. e E. Rodríguez-Luna 1995. Distancia Social en Monos Aulladores (*Alouatta palliata*) Translocados a la Isla de Agaltepec, Catemaco, Veracruz,

Mexico. In, E. Rodríguez-Luna, L. Cortés-Ortiz e J.M. Contreras (eds.) *Estudios Primatológicos en México, Vol. II*. Universidad Veracruzana (Xalapa): 173-187.

Serio-Silva, J.C. 1996. Calidad del Alimento Consumido por *Alouatta palliata* en Condiciones de Semilibertad. Tese de Mestrado em Neuroetologia. Universidade Veracruzana (Xalapa).

Seyfarth, R.M. 1983. Grooming and Social Competition in Primates. In, R.A. Hinde (ed.) *Primate Social Relationships: An Integrated Approach*. Blackwell Scientific Publications (London): 182-190.

Seyfarth, R.M. e D.L. Cheney 1984. Grooming, Alliances and Reciprocal Altruism in Vervet Monkeys – *Nature*, 308: 541-543.

Seyfarth, R.M., D.L. Cheney e P. Marler 1980. Monkey Responces to Three Different Alarm Calls: Evidence for Predator Classification and Semantic Communication – *Science*, 210: 801-803.

Seward, C.E. e C.A. Bramblett 1980. The Structure of Social Space Among a Captive Group of Vervet Monkeys – *Folia primatologica*, 34: 214-238.

Siegel, S. e N.J. Castellan 2001. *Estadística no Paramétrica*. Trillas (México D.F.).

Silk, J.B. 1987. Social Behaviour in Evolutionary Perspective. In, B. B. Smuts, D. L. Cheney, R. M. Seyfarth, R. W. Wrangham e T. T. Struhsaker (eds.) *Primate Societies*. University of Chicago Press (Chicago): 318-329.

Silva, E.C. 1981. A Preliminary Survey of Brown Howler Monkeys (*Alouatta fusca*) at the Cantareira Reserve (São Paulo, Brazil) – *Revista Brasileira de Biologia*, 41: 897-909.

Silverberg, J. e P.J. Gray 1992. Violence and Peacefulness as Behavioral Potentialities of Primates. In J. Silverberg e P.J. Gray (eds.) *Aggression and Peacefulness in Humans and Other Primates*. Oxford University Press (Oxford): 1-36.

Small, M.F. 1988. Female Primate Sexual Behaviour and Conception – *Current Anthropology*, 29: 81-100.

Smolker, R.A., A.F. Richards, R.C. Connor e J.W. Pepper 1992. Sex Differences in Patterns of Association Among Indian Ocean Bottlenose Dolphins – *Behaviour*, 123: 38-69.

Smith, C.C. 1977. Feeding Behaviour and Social Organization in Howler Monkeys. In, T.H. Clutton-Brock (ed.) *Primate Ecology*. Academic Press (London).

Smuts, B.B., Cheney, D.L., Seyfarth, R.M., Wrangham, R.W. e Struhsaker, T.T. 1987. *Primate Societies*. University of Chicago Press (Chicago).

Smuts, B.B. e Smuts, R.W. 1993. Male Aggression and Sexual Coercion of Females in Nonhuman Primates and Other Mammals: Evidence and Theoretical Implications. In, P.J. Salter, J. Rosenblatt e C. Snowdon (eds.) *Advances in the Study of Behaviour, Vol. 22*. Academic Press (London): 1-63.

Sokal, R.R. e Rohlf, F.J. 1995. *Biometry*. Freeman and Company (New York).

Soriano, E.G., R. Dirzo e R.G. Vogt 1997. *Historia de Los Tuxtlas*. Universidade Nacional Autónoma de México (México).

Standen V. e R.A. Foley 1989. *Comparative Socioecology*. Blackwell Scientific Publications (Oxford).

Sterck, E.H., D.P. Watts e C.P. van Schaik 1997. The Evolution of Female Social Relationships in nonhuman Primates – *Behav. Ecol. Sociobiol*., 41: 291-309.

Stevenson, P.R. 1998. Proximal Spacing Between Individuals in a Group of Wooly Monkeys (*Lagothrix lagotricha*) in Tinigua National Park, Colombia – *International Journal of Primatology*, 19: 299-311.

Stevenson, P.R., M.J. Quiñones e J.A. Ahumada 1998. Effects of Fruit Patch Availability on Feeding Subgroup Size and Spacing Patterns in Four Primate Species at Tinigua National Park, Colombia – *International Journal of Primatology*, 19: 313-324.

Stoner, K.E. 1996. Habitat Selection and Seasonal Patterns of Activity and Foraging of Mantled Howling Monkeys (*Allouatta palliata*) in Northeastern Costa Rica – *International Journal of Primatology*, 17: 1-30.

Strier, K.B. 1989. Effects of Patch Size on Feeding Associations in Muriquis (*Brachyteles arachnoides*) – *Folia Primatologica*, 52: 70-77.

Strier, K.B. 1990. New World Primates, New Frontiers: Insights from the Wooly Spider Monkey, or Muriqui – *International Journal of Primatology*, 11: 7-19.

Strier, K.B. 1992. Causes and Consequences of Nonaggression in Wooly Spider Monkeys. In, J. Silverberg e J.P. Gray (eds.) *Aggression and Peacefulness in Humans and Other Primates*. Oxford University Press (New York): 100-116.

Strier, K.B. 1994a. Brotherhoods Among Atelins: Kinship, Affiliation, and Competition – *Behaviour*, 130: 152-167.

Strier, K.B. 1994b. Myth of the Typical Primate – *Yearbook of Physical Anthropology*, 37: 233-271.

Strier, K.B. 1996. Male Reproductive Strategies in New World Primates – *Human Nature*, 7: 105-123.

Strier, K.B. 1999. Why is female kin bonding so rare ? Comparative Sociality of Neotropical Primates. In, P.C. Lee (ed.) *Comparative Primate Socioecology*. Cambridge University Press (Cambridge): 300-319.

Strier, K.B. 2000. From Binding Britherhoods to Short-Term Sovereignty: The Dilema of Male Cebidae. In, P.M. Kappeler (ed.) *Primate Males : Causes and Consequences of Variation in Group Composition*. Cambridge University Press (Cambridge): 72-83.

Stuart, M., V. Pendergast, S. Rumfelt, S. Pierberg, L. Greenspan, K. Glander e M. Clark 1998. Parasites of Wild Howlers (*Alouatta* spp.) – *International Journal of Primatology*, 19:493-512.

Sussman, R.W. e P.A. Garber 1987. A New Interpretation of the Social Organization and Mating System of the Callitrichidae – *International Journal of Primatology*, 8: 73-92.

Symington, M.M. 1988. Food Competition and Foraging Party Size in the Black Spider Monkey (*Ateles paniscus chamek*) – *Behaviour*, 105: 117-134.

Symington, M.M. 1990. Fission-Fusion Social Organization in *Ateles* and *Pan* – *International Journal of Primatology*, 11: 47-62.

Takahata, Y. 1990. Social Relationships Among Adult Males. In, T. Nishida (ed.) *The Chimpanzees of the Mahale Mountains*. University of Tokio Press (Tokyo): 149-170.

Takahata, Y. *et al.* 1998. Does Troop Size of Wild Japanese Macaques Influence Birth Rate and Infant Mortality in the Absence of Predators ? – *Primates*, 39(2): 245-251.

Takahata, Y. 1999. Why Dominants do not Consistently Attain High Mating and Reproductive Success: a Review of Longitudinal Japanese Macaque Studies – *Primates*, 40: 143-158.

Tejedor, M.F. 1996. Sistemática de los Platirrinos: Una Perspectiva Filogenética – *Neotropical Primates*, 4: 44-46.

Terborgh, J. 1983. *Five New World Primates, A Study in Comparative Ecology*. Princeton University Press (Princeton).

Terborgh, J. 1992. Maintenance of Diversity in Tropical Forests – *Biotropica*, 24: 283-292.

Terborgh, J e C.H. Janson 1986. The Socioecology of Primate Groups – *Annu. Rev. Ecol. Syst*., 17: 111-135.

Thoisy, B. e C. Richard-Hansen 1997. Diet and Social Behaviour Changes in a Red Howler Monkey (*Alouatta seniculus*) Troop in a Highly Degraded Rain Forest – *Folia Primatologica*, 68: 357-361.

Thorington, R.W., J.C. Ruiz e J.F. Eisenberg 1984. A study of a Black Howling Monkey (*Alouatta caraya*) Population in Northern Argentina – *American Journal of Primatology*, 6: 357-366.

Treves, A. 1998. Primate Social Systems: Conspecific Threat and Coercion-Defence Hypotheses – *Folia Primatologica*, 69: 81-88.

Trivers, R.L. 1972. Parental Investment and Sexual Selection. In B. Campbell (ed.) *Sexual Selection and the Descent of Man 1871-1971*. Aldine (Chicago): 136-179.

Tutle, R. 1998. Global Primatology in a New Millennium – *Inter. Journ. Primatology*, 19: 1-9.

Vieira, A.B. 1983. *Etologia e Ciências Humanas*. Imprensa Nacional Casa da Moeda (Lisboa).

Vieira, A.B. 1995. *Ensaios Sobre a Evolução do Homem e da Linguagem*. Fim de Século (Lisboa).

de Vries, H. 1998. Finding a Dominance Order Most Consistent With a Linear Hierarchy: A New Procedure and Revue – *Animal Behaviour*, 55: 827-843.

Youlatos, D. 1998. Seasonal Variation in the Positional Behaviour of Red Howling Monkeys (*Alouatta seniculus*) – *Primates*, 39: 449-457.

Young, O.P. 1983. An Example of "Apparent" Dominance-Submission Behaviour Between Adult Male Howler Monkeys (*Alouatta palliata*) – *Primates*, 24: 283-287.

de Waal, F.B.M. 1987. Dynamics of Social Relationships. In, B. B. Smuts, D. L. Cheney, R. M. Seyfarth, R. W. Wrangham e T. T. Struhsaker (eds.) *Primate Societies*. University of Chicago Press (Chicago): 421-429.

de Waal, F.B.M. 1992. Coalitions as Part of Reciprocal Relations in the Arnhem Chimpanzee Colony. In A. H. Harcourt e F. de Waal (eds.) *Coalitions and Alliances in Humans and Other Animals*. Oxford University Press (Oxford): 233-258.

Walters, J.R. 1987. Transition to Adulthood. In, B. B. Smuts, D. L. Cheney, R. M. Seyfarth, R. W. Wrangham e T. T. Struhsaker (eds.) *Primate Societies*. University of Chicago Press (Chicago): 358-369.

Walters, J.R. e R.M. Seyfarth 1987. Conflict and Cooperation. In, B. B. Smuts, D. L. Cheney, R. M. Seyfarth, R. W. Wrangham e T. T. Struhsaker (eds.) *Primate Societies*. University of Chicago Press (Chicago): 306-317.

Waser, P.M. e R.H. Wiley 1979. Mechanisms and Evolution of Spacing in Animals. In, P. Marler e J.G. Vanderberg (eds.) *Handbook of Behavioral Neurobiology, Vol.3*. Plenum (New York): 159-216.

Watson, D.M. 1993. The Play Associations of Red-necked Wallabies (*Macropus rufogriseus banksianus*) and Relation to Other Social Contexts – Ethology, 94: 1-20.

Watts, D.P. 1998. Long-Term Habitat Use by Mountais Gorillas (*Gorilla gorilla beringei*). 1. Consistency, Variation, and Home Range Size and Stability – *International Journal of Primatology*, 19: 651-680.

White, F.J. 1998. The Importance of Seasonality in Primatology – *International Journal of Primatology*, 19: 925-927.

White, F.J. e R.W. Wrangham 1988. Feeding Competition and Patch Size in the Chimpanzee Species *Pan paniscus* and *Pan troglodytes – Behaviour*, 105: 148-164.

Whitehead, J.M. 1989. The Effect of the Location of a Simulated Intruder on Responses to Long-distance Vocalizations of Mantled Howling Monkeys, *Alouatta palliata palliata – Behaviour*, 108: 73-103.

Whitten, A.J. 1982. The Ecology of Singing in Kloss Gibbons (*Hylobates klossii*), Sibrut Island, Indonesia – *International Journal of Primatology*, 3: 33-51.

Wilchis, R., A. Estrada, R. Coates-Estrada e E. Rodríguez-Luna. 1993. Grado de Conocimiento y Perspectivas de Estudio en Primates Mexicanos. In, A. Estrada, E. Rodríguez-Luna, R.L Wilchis, e R. Coates-Estrada. R. (eds.) *Estudios Primatológicos en México, Vol. I*. Universidad Veracruzana (Xalapa): 37-84.

Wilchis, R.L. 1995. Estudios Taxonómicos en Primates. In, E. Rodríguez- Luna, L. Cortés-Ortiz e J.M. Contreras (eds.) *Estudios Primatológicos en México, Vol. II*. Universidad Veracruzana (Xalapa): 7-11.

Wilchis, R.L. e S. Gaona 1995. Clasificación, Sistemática y Filogenia en Primates. In, E. Rodríguez-Luna, L. Cortés-Ortiz e J.M. Contreras (eds.) *Estudios Primatológicos en México, Vol. II*. Universidad Veracruzana (Xalapa): 13-21.

Williamson, D.K. e R. Dunbar 1999. Energetics, Time Budgets and Group Size. In, P.C. Lee (ed.) *Comparative Primate Socioecology*. Cambridge University Press (Cambridge): 320-340.

Wilson, E.O. 1975. *Sociobiology, the New Synthesis*. Belknap (Cambridge, Massachussets).

Wolfheim, J. 1983. Distribution, Abundance and Concentration of Primates. In R. P. Mafham e K. P. Mafham (eds.) *Primates of The World*. Blandford (London): 75-76.

Wrangham, R.W. 1979. On the Evolution of Ape Social Systems – *Soc. Sci. Inf.*, 18: 335-368.

Wrangham, R.W. 1983. Ultimate Factors Determining Social Structure. In, R.A. Hinde (ed.) *Primate Social Relationships: An Integrated Approach*. Blackwell Scientific Publications (London): 255-262.

Wright, P.C. 1993. Variations in Male-Female Dominance and Offspring Care in Non-human Primates. In, B.D. Miller (ed.) *Sex and Gender*. Cambridge University Press (Cambridge): 127-145.

Zemel, A. e Y. Lubin 1995. Inter-group Competition and Stable Group Sizes – *Animal Behaviour*, 50: 485-488.

Zhao, Q.K. 1999. Responces to Seasonal Changes in Nutrient Quality and Patchiness of Food in a Multigroup Community of Tibetian Macaques at Mt. Emei – *International Journal of Primatology*, 20: 511-524.

Zucker, E.L. e M.R. Clarke 1986. Male-Male Interactions in a Group of Mantled Howling Monkeys (*Alouatta palliata*) in Costa Rica – *Ninth Annual Meeting of the Amer. Society of Primatologists*, comuni. : 1-13.

Zucker, E.L. e M.R. Clarke 1992. Developmental and Comparative Aspects of Social Play of Mantled Howling Monkeys in Costa Rica – *Behaviour*, 123: 144-171.

Zucker, E.L. e M.R. Clarke 1998. Agonistic and Affiliative Relationships of Adult Female Howlers (*Alouatta palliata*) in Costa Rica over a 4-Year Period – *International Journal of Primatology*, 19: 443-449.

Zunino, G.E., S. Bravo, F.M. Ferreira e C. Reisenman 1996. Characteristics of Two Types of Habitat and the Status of the Howler Monkey (*Alouatta caraya*) in Northern Argentina – *Neotropical Primates*, 4: 48-50.

Anexos

Etograma de *Alouatta palliata mexicana*

***A* – Comportamentos afiliativos**

1 - Convite ao jogo
2 - Jogo
3 - Jogo agressivo
4 - Contacto físico
5 - Reconhecimento interindividual
6 - Toque boca-boca
7 - Toque boca-nariz
8 - Toque mão-cauda
9 - Toque mão-testículos
10 - Toque nariz-nariz
11 - Olfactear testículos

***B* – Comportamentos agonísticos**

B1: *Comportamentos agressivos*

12 - Aproximação
13 - Ameaça
14 - Olhar fixo
15 - Mostrar dentes
16 - Lingueteo
17 - Sacudir ramas
18 - Partir ramas
19 - Suplantar
20 - Perseguição
21 - Bofetada
22 - Mordida
23 - Empurrão

***B2**: Comportamentos submissos*

24 - Evitar outro indivíduo

25 - Afastamento

26 - Fuga

B3: *Comportamento apaziguador*

27 - Apaziguamento

B4*:* Outros

28 – Ignorar