

Sistema monogâmico de acasalamento e estratégias reprodutivas dos pequenos primatas neotropicais*

Cristina Valéria Santos¹

Universidade do Sul de Santa Catarina

Resumo

O sistema monogâmico de acasalamento é raro entre os mamíferos. Entretanto, os calitriquídeos têm sido considerados monógamos devido à exibição de um conjunto de comportamentos que caracterizam este sistema social. Vários estudos descritos neste artigo mostram que os comportamentos exibidos pelo casal modificam-se diante de três situações: tempo de pareamento, período periovulatório da fêmea e nascimento dos filhotes. Essas alterações comportamentais têm sido interpretadas como formas alternativas de asse-

Abstract

Monogamy is not common in mammals, but some callitrichid species are regarded as monogamous due to behavioral displays of animals. In fact, many findings reveal that the behavior of male and female changes in accordance to the pair-bond time, ovulation and parturition. The increased frequency of affiliative and sexual behavioral displays by recently paired animals and between male and female during the periovulatory phase are essential for the formation of

* Monogamous mating system and reproductive strategies of small Neotropical primates

¹ Endereço para correspondências: Rod. Haroldo Soares Glavan, 3522, casa 20, Cacupé, 88050-005, Florianópolis, SC (E-mail: sagui@cfh.ufsc.br).

gurar o sucesso reprodutivo do casal. A alta frequência na exibição de comportamentos afiliativos e sexuais em casais recém-formados e durante a fase periovulatória é essencial para a formação da ligação do par e garantir a fecundação da fêmea. As relações sociosexuais modificam-se também no final da gestação e imediatamente após o nascimento dos filhotes. O estreitamento das relações afiliativas durante estas fases pode assegurar a permanência e a assistência do macho no cuidado parental, enquanto os machos aumentariam suas chances de uma nova reprodução com sua parceira reprodutiva. Como vários estudos têm sugerido que diferentes situações reprodutivas podem influenciar na expressão do comportamento do casal. É proposto que tais variáveis devam ser consideradas e controladas, principalmente naquelas pesquisas realizadas com primatas criados em cativeiro.

Palavras-chave: Monogamia, comportamento reprodutivo, cuidado cooperativo, calitriquídeos.

monogamous pairs and fecundation. Sociosexual relations change at the end of gestation and immediately after parturition. The consolidation of the pair-bond relations makes males more susceptible to exhibit parental care; monogamous pair bond also favors males, since their reproductive performances may be increased due to new copulatory opportunities. On the whole, many studies have been demonstrated that the behavior of male and female may be affected by many types of variables; it has been argued that such factors should be taken in consideration in the studies of the behavior of primates in captivity.

Keywords: Monogamy, reproductive behavior, cooperative infant care, callitrichids.

Introdução

O sistema monogâmico de acasalamento ou o acasalamento entre um macho e uma fêmea durante uma ou várias estações reprodutivas é extremamente raro entre os mamíferos. A observação de casais monógamos foi registrada em apenas algumas espécies de roedores, canídeos e primatas (SNOWDON, 1990; CARTER et al., 1993; ASA, 1997).

Nas espécies de mamíferos nas quais a monogamia ocorre, determinadas características comportamentais são normalmente observadas (KLEIMAN, 1977a). Podem ser citadas: a) constante proximidade espacial do par, independente da condição reprodutiva da fêmea; b) preferência por determinado (a) parceiro (a) durante a estação de acasalamento; c) ausência de adultos não parentes no território defendido pelo casal; d) exibição de agressão do par direcionado a adultos que tentam imigrar para o grupo; e) reprodução de apenas um casal no grupo familiar, resultando em muitos casos em famílias estendidas; f) exibição da corte envolvendo pouco gasto energético do macho; g) pouco ou nenhum dimorfismo sexual; h) participação ativa do macho reprodutor no cuidado com a prole.

Entretanto, Dewsbury (1987) apontou dificuldades na definição e na caracterização da monogamia entre os vertebrados, sugerindo que dificilmente poderíamos provar sua existência nos animais. Para Dewsbury (op. cit.) a monogamia pode ser identificada a partir de três critérios: a) exclusividade no acasalamento, a) associação do par e a união dos esforços do casal no cuidado parental. Entretanto, para Dewsbury (op. cit.), a exclusividade no acasalamento abrange dois aspectos difíceis de serem investigados. O primeiro é a certeza de que o par investigado mantém exclusividade sexual, pois cópulas furtivas muitas vezes deixam de ser registradas, devido às dificuldades na observação de determinadas espécies tanto na natureza como no semicativeiro. O segundo aspecto refere-se à certeza da paternidade em relação à prole. Quando se tem a possibilidade de utilizar marcadores genéticos, muitas vezes o macho identificado como parceiro constante da fêmea não é o pai genético de todos os filhotes.

O segundo critério, que define a monogamia – a associação “prediz a existência de prolongada co-habitação entre um macho e uma fêmea em particular, na qual ambos são normalmente observados utilizando o mesmo ninho ou toca, deslocam-se juntos e defendem o território de forma conjunta. O terceiro e último critério prevê que a união do par no cuidado parental ocorre quando a criação dos filhotes se dá pelo casal.

Estudos com um pequeno roedor descrito como monógamo – o vole-da-pradaria (*Microtus ochrogaster*) – têm mostrado, através da utilização de testes de DNA, que em casais observados utilizando a mesma área e com ativa participação do macho na criação dos filhotes,

o macho muitas vezes não é o pai genético de todos os filhotes da ninhada (CARTER e GETZ, 1993). Assim, estudos que investigaram o comportamento sociosexual de espécies monógamas têm considerado a co-habitação do par (ou a exclusividade social) como critério mais importante para a caracterização da monogamia, em vez da exclusividade no acasalamento (CARTER e GETZ, 1993; DIXSON, 1997).

Entre os primatas do Velho Mundo o acasalamento de um único par durante a estação de acasalamento parece se restringir às espécies do gênero *Hylobates* (gibões e siamangos) e às espécies *Cercopithecus neglectus* e *Presbytis potenziani* (macaco-de-Brazza e macaco-do-peito-vermelho, respectivamente) (EVANS e POOLE, 1984; VAN SCHAIK e DUNBAR, 1990; PALOMBIT, 1996).

Já pequenos primatas neotropicais – os calitriquídeos² – além de alguns *Cebidae* (*Aotus spp.*: macaco-da-noite e *Callicebus spp.*: sauás), têm sido considerados monógamos em função da exibição de um conjunto de comportamentos característicos do sistema monogâmico de acasalamento. Por exemplo, exibição de um padrão de ligação sociosexual de longo prazo (EVANS e POOLE, 1984; SAVAGE et al., 1988; SNOWDON, 1990; SCHAFFNER et al., 1995); cuidado cooperativo dos filhotes, com participação ativa do macho reprodutivo (TARDIF et al., 1990; PRICE, 1992; TARDIF, 1994; SANTOS et al., 1997; SANTOS, 1998); agressividade dos dominantes em relação aos demais membros do grupo, especialmente entre fêmeas ou indivíduos que imigram para o grupo (FRENCH e SNOWDON, 1981; ANZENBERGER, 1985; FRENCH e INGLET, 1989, 1991; EPPLE, 1990).

A ligação do casal na manutenção do bem estar-social do par

Se, por um lado, a co-habitação favorece a ligação sociosexual do casal, a separação proporciona mudanças drásticas, tanto comportamentais como fisiológicas. Por exemplo, Smith e colaboradores (1998) observaram que o estresse causado pela separação física do casal no sagüi-de-tufo-preto-de-Wied (*Callithrix kuhlii*) poderia ser menor caso um dos parceiros mantivesse contato visual com o outro.

² A família dos primatas calitriquídeos compõe os menores representantes dos primatas neotropicais e possui quatro gêneros: *Leontopithecus* (os micos-leões), *Saguinus* (os micos Amazônicos), *Callithrix* (os sagüis) e o *Cebuella* (o saguizinho-leãozinho-da-Amazônia).

Quando um dos sagüis era colocado em uma gaiola menor, mas com visualização total do parceiro, os níveis de cortisol (hormônio utilizado para medir o estresse) e de agitação do animal separado eram menores que do animal colocado numa outra sala (em um novo ambiente e sem a visualização do parceiro). Após a reunião, os casais que foram privados do contato visual exibiram freqüências mais altas de contato físico que aqueles que mantiveram contato visual durante a separação.

Resultados semelhantes foram obtidos por Hennessy e colaboradores (1995) em um experimento bastante similar com *Callicebus moloch* (macaco-do-crepúsculo). Além do aumento dos níveis de cortisol, foi observado, ainda, que a separação física dos parceiros no macaco-do-crepúsculo pode causar o aumento dos batimentos cardíacos no animal separado (CUBICCIOTTI e MASON, 1975). Esses estudos sugerem a participação de mecanismos fisiológicos e comportamentais, que são disparados em função de alterações no ambiente social – separação e reunião do casal – o que poder estar diretamente relacionado com a manutenção da ligação do par após situações de estresse (ANZENBERGER, 1992; SMITH et al., 1998).

Os mecanismos fisiológicos e comportamentais para a manutenção da reprodução de uma única fêmea no grupo

Estudos com primatas calitriquídeos têm tentado estabelecer uma relação entre os altos custos reprodutivos da fêmea e aos fatores que permitiram a evolução da monogamia. A grande proporção de nascimentos de gêmeos, a alta relação de peso filhote/mãe (podendo chegar a 21% o peso dos gêmeos do sagüi-do-Nordeste, *C. jacchus*), e a ausência de supressão da ovulação durante a lactação (que possibilita uma nova gravidez poucos dias após o nascimento dos filhotes) são alguns fatores que contribuem para os altos custos da reprodução nos calitriquídeos (LEUTENEGGER, 1973, 1979; HEARN, 1983; TARDIF et al., 1984; SNOWDON et al., 1985; TARDIF, 1994).

Nos calitriquídeos, por exemplo, a fêmea reprodutiva amamenta mais freqüentemente seus filhotes comparado às mães dos gêneros *Aotus* (macaco-da-noite), *Callicebus* (sauá) e *Callimico* (macaco-de-Goeldi), devido ao rápido desenvolvimento das crias, o que,

conseqüentemente, acarreta um aumento das taxas de transporte por ela (TARDIF, 1994; GARBER e LEIGH, 1997). Estes autores propõem que o rápido crescimento dos filhotes, em relação ao tamanho e ao peso da mãe, tenha propiciado a evolução de um sistema social, no qual vários indivíduos participariam na alimentação e no transporte da prole.

Assim, é provável que o sistema monogâmico de acasalamento e o cuidado cooperativo dos filhotes (pelo pai e demais indivíduos do grupo) tenham co-evoluído a partir do elevado custo energético dos cuidados parentais. O sistema cooperativo propicia uma diminuição gradual do transporte dos filhotes pela fêmea e na partilha de alimento pelos diferentes indivíduos do grupo (SANTOS et al., 1997; observação pessoal).

A contribuição no cuidado dos filhotes pelos ajudantes tem sido explicada com base na aptidão abrangente e seleção de parentesco (HAMILTON, 1964). Quando um indivíduo auxilia seus pais no cuidado parental de um irmão mais jovem, este pode estar garantindo tanto a sobrevivência como o sucesso reprodutivo de indivíduos que possuem metade de seus próprios genes, o que representaria um ganho indireto. Por outro lado, quando um indivíduo passa pela experiência da aprendizagem do cuidado, há um benefício que pode ser medido pelo seu próprio sucesso reprodutivo ou um ganho direto (CLEVELAND e SNOWDON, 1984; TARDIF et al., 1984; SANTOS et al., 1997). Enquanto permanece no grupo, o ajudante tem a chance de participar do cuidado dos filhotes em sucessivas parturições.

A presença de filhotes recém-nascidos também parece ser responsável por provocar estimulação hormonal no macho reprodutivo, que, por sua vez, influencia na expressão do cuidado parental (DIXSON e GEORGE, 1982; ZIEGLER et al., 1996; SOUSA e MOTA, 1998; NUNES et al., 2000, 2001; ZIEGLER e SNOWDON, 2000). Entretanto, quais mecanismos estariam atuando no adiamento da reprodução das demais fêmeas do grupo? Ou quais estratégias são utilizadas pela fêmea reprodutiva para garantir apenas sua própria reprodução?

Uma característica marcante dos primatas calitriquídeos é a supressão hormonal ou inibição da reprodução das demais fêmeas do grupo imposta pela fêmea reprodutora. A inibição da ovulação ou a exibição de ciclos ovarianos irregulares parece ser importante fator para a manutenção de uma única fêmea reprodutiva no grupo. A supressão da fertilidade das fêmeas filhas ou subordinadas já foi observada, por exemplo,

em alguns gêneros de calitriquídeos: *Saguinus oedipus* (FRENCH et al., 1984; ZIEGLER et al., 1987; SAVAGE et al., 1988), *S. fuscicollis* (EPPLE e KATZ, 1983), *S. labiatus* (KUDERLING et al., 1995), *Callithrix jacchus* (ABBOTT e HEARN, 1978; ABBOTT 1984, 1987; ABBOTT et al., 1981; ABBOTT e GEORGE, 1991; ABBOTT et al., 1992; SMITH et al., 1995), *C. kuhlii* (SMITH et al., 1997) e *Cebuella pygmaea* (CARLSON et al., 1997).

Entretanto, em grupos estritamente familiares de espécies do gênero *Callithrix* existem evidências de que uma das fêmeas, geralmente a filha mais velha, exiba ciclos ovarianos (ABBOTT e GEORGE, 1991; SALTZMAN et al., 1997; SMITH et al., 1997). Embora a filha mais velha ovule, ela não interage sexualmente com os machos adultos do grupo. Várias hipóteses têm sido formuladas a respeito dos mecanismos pelos quais a fêmea dominante poderia provocar mudanças fisiológicas nas demais fêmeas, tendo sido citada na literatura a influência de fatores feromonais³, sociais e a “barreira da endogamia”. Entretanto, não poderíamos descartar a possibilidade de esses fatores atuarem conjuntamente.

Um dos mecanismos que poderia atuar na supressão da fertilidade das fêmeas do grupo seria resultado das pistas químicas emitidas pela dominante (ou reprodutiva). Existem evidências de que estímulos feromonais, emitidos através de marcações anogenitais ou circunungitais de cheiro, poderiam resultar em mudanças drásticas na fertilidade das demais fêmeas. No caso do sagüi-do-Nordeste (*Callithrix jacchus*), a falha reprodutiva nas fêmeas subordinadas parece ser resultado de uma insuficiência de hormônios produzidos pelo hipotálamo e pela hipófise (ABBOTT et al., 1990). Esta espécie possui vestígios do órgão vomeronasal, e odores recebidos através das marcações de cheiro podem ser importantes na regulação da fisiologia reprodutiva das fêmeas (KEVERNE, 1987; ZIEGLER et al., 1990; SMITH et al., 1994; TANAGUCHI et al., 1992).

Além dos mecanismos fisiológicos citados acima, contatos físicos e visuais, com a fêmea dominante – ou o estresse social – também têm sido apontados como responsáveis pela inibição da atividade reprodutiva das demais fêmeas e a manutenção de uma única fêmea reprodutiva.

³ Feromônios são mensagens químicas voláteis que agem em outros indivíduos, normalmente da mesma espécie, através de receptores olfativos ou gustativos, alterando o comportamento ou o sistema neuroendócrino (BROWN, 1994).

O estresse social parece ser um importante mecanismo para inibição da reprodução de fêmeas de mico-leão-dourado. Nesta espécie a supressão de hormônios ovarianos das filhas adultas ou subordinadas parece estar ausente (FRENCH, 1997).

Não apenas no mico-leão-dourado, mas também em outras espécies de primatas calitriquídeos, o estresse social é resultado da constante e incansável agressividade emitida pela fêmea reprodutiva do grupo (FRENCH, 1997). Tanto em grupos alojados em cativeiro como os observados em seu ambiente natural, é praticamente impossível a entrada de uma fêmea adulta desconhecida, devido à alta agressividade emitida pela dominante através de comportamentos específicos (perseguição e vocalização).

Anzenberger e colaboradores (1996) levantaram uma terceira hipótese para a manutenção da fertilidade de uma única fêmea no grupo, que seria a evitação da procriação consanguínea entre parentes ou a “barreira da endogamia”. Por exemplo, estes autores formaram dois grupos de fêmeas de sagüi-do-Nordeste. No primeiro elas foram separadas do grupo e alojadas com o irmão ou com o pai. No segundo grupo as fêmeas foram alojadas com um macho não parente. Os resultados revelaram que nenhuma das fêmeas pareada com machos parentes exibiu ciclos ovarianos normais, enquanto cinco das sete pareadas com machos desconhecidos ovularam e conceberam em apenas dez dias. Anzenberger e colaboradores (op. cit.) sugerem que, dentro do grupo familiar, o reconhecimento do odor dos machos parentes pode contribuir para a supressão da fertilidade das fêmeas não dominantes. Esses resultados tendem a concordar com outros estudos em que fêmeas anovulatórias iniciaram ciclos ovarianos normais e copularam ativamente logo após terem sido separadas do grupo familiar e pareadas com machos não parentes (*S. oedipus*: FRENCH et al., 1984; WIDOWSKI et al., 1990; *C. jacchus*: ABBOTT e GEORGE, 1991).

Identificação de outras formas mais flexíveis de acasalamento nos calitriquídeos

Se, por um lado, à monogamia é freqüentemente observada em calitriquídeos criados em cativeiro, na natureza formas mais flexíveis de acasalamento, como a poliginia (acasalamento de um macho com duas ou três fêmeas) e a poliandria (acasalamento da fêmea com dois ou três machos),

já foram identificadas. Digby e Ferrari (1994), por exemplo, identificaram a poliginia em três grupos de sagüi-do-Nordeste na Estação Florestal Experimental em Nísia Floresta (RN). O grau de parentesco entre machos e fêmeas que foram observados copulando não foi identificado. Para estes autores fatores, demográficos como a alta densidade populacional na área estudada e grupos com muitos indivíduos, além do fatores ecológicos como a alta disponibilidade de alimento, especialmente gomas e exsudatos, poderiam ter colaborado para o surgimento e manutenção da poliginia.

Goldizen e colaboradores (1996), após treze anos de pesquisas com onze grupos de *S. fuscicollis* na Amazônia peruana, sugeriram que o mais comum na área estudada era a reprodução de uma única fêmea durante as estações de acasalamento. Entretanto, estes autores confirmaram a ocorrência de reprodução simultânea de duas fêmeas (em alguns casos mãe e filha) em seis situações diferentes. Dessas seis situações, em quatro casos em que uma segunda fêmea conseguiu se reproduzir (geralmente mais nova que a dominante) elas desapareceram ou deixaram o grupo cerca de um ano após o nascimento da sua cria. É possível que a tentativa da reprodução tenha resultado na possível emigração ou expulsão da fêmea de menor *status* social.

Na Amazônia colombiana Savage e colaboradores (1997) realizaram dosagens hormonais em fêmeas *S. oedipus* na tentativa de correlacionar a emigração de fêmeas com possíveis mudanças hormonais. Foi verificado que, em um dos grupos, a expulsão de uma das fêmeas (filha) pela fêmea dominante ocorreu quando a filha engravidou. As dosagens hormonais realizadas neste estudo revelaram, ainda, que todas as fêmeas filhas do grupo não exibiam ciclo ovariano. Ao que parece, assim como tem sido descrito nos trabalhos realizados com calitriquídeos criados no cativeiro, fatores que podem estar relacionados com o baixo sucesso reprodutivo das fêmeas não dominantes, tais como a redução da expressão dos hormônios ovarianos e a agressividade da fêmea dominante direcionada às demais fêmeas podem também ser disparados em grupos selvagens.

No mico-leão-dourado a poliginia foi registrada em cerca de 10% dos grupos estudados ao longo de oito anos de pesquisas na Reserva Biológica de Poço das Antas, RJ (DIETZ e BAKER, 1993).

Os nascimentos, em sua grande maioria, ocorreram em grupos em que as fêmeas eram aparentadas (mãe e filha, ou entre irmãs). Entretanto, em apenas poucos grupos houve sobrevivência dos filhotes da fêmea não dominante. O baixo sucesso reprodutivo destas fêmeas poderia estar associado à inexperiência reprodutiva. Outros aspectos, tais como, a saturação de micos e o isolamento da mata, seriam fatores que tenderiam a reduzir a dispersão e aumentar a incidência de poliginia. Dietz e Baker (op. cit.) especularam que a reprodução de fêmeas parentes com um macho sem parentesco pode ser positiva para o grupo, uma vez que proporciona um aumento da aptidão abrangente.

Em cativeiro a ocorrência de acasalamentos de duas fêmeas de calitriquídeos com um mesmo macho também foi registrada em *C. jacchus*, *C. kuhlii* e *S. oedipus*, e estaria relacionada, principalmente, com a introdução de um macho não aparentado no grupo (KONIG e ROTHE, 1991; PRICE e MCGREW, 1991; ALONSO e PORFÍRIO, 1993). Saltzman e colaboradores (1996) realizaram um experimento testando esta hipótese. O objetivo desta pesquisa foi o de investigar a relação entre a retirada do pai e a introdução de um macho estranho ao grupo com mudanças hormonais em filhas adultas de *C. jacchus*. Os resultados das dosagens da progesterona no plasma sanguíneo mostraram que, em todos os grupos estudados, uma das filhas começou a ovular logo após a introdução do macho estranho. Paralelamente ao início da atividade ovariana, as filhas se tornaram dominantes em relação à mãe. Estas fêmeas também interagiram sexualmente com os machos introduzidos, e a concepção foi identificada na maior parte das filhas estudadas.

Algumas pesquisas de campo têm revelado que dois ou três machos podem copular com a fêmea reprodutiva do grupo, mostrando que em algumas situações os calitriquídeos podem exibir o sistema poliândrico de acasalamento. Estudos com aves têm sugerido uma correlação positiva entre a ocorrência da poliandria e os altos custos da criação dos filhotes (EMLEN e ORING, 1977). Em algumas espécies de calitriquídeos, esta parece ser também uma possível explicação para o surgimento da poliandria. O alto custo do transporte dos filhotes, normalmente gêmeos, e os grandes deslocamentos para o forrageamento parecem ser as principais pressões para o surgimento de um sistema de acasalamento poliândrico (GOLDIZEN et al., 1996).

Sussman e Garber (1987) apontam que, na Amazônia, dificilmente casais sozinhos de *S. fuscicollis* e *S. mystax* se reproduzem ou alcançam sucesso reprodutivo, sugerindo que a taxa de sobrevivência dos filhotes parece se tornar maior a partir da imigração de mais um macho para o grupo. Frequentemente, os machos dos grupos poliândricos exibem uma alta participação no transporte dos filhotes (SUSSMAN e GARBER, 1987). A ocorrência da poliandria, somada a uma maior taxa da sobrevivência dos filhotes, em situações nas quais não existem ainda ajudantes presentes (animais nascidos ou que tenham imigrado para o grupo), beneficiaria tanto os machos como a fêmea (TERBORGH e GOLDIZEN, 1985; GARBER et al., 1993; GOLDIZEN et al., 1996). Com o aumento do número de indivíduos no grupo, proveniente do nascimento de proles sucessivas, a monogamia tornar-se-ia, então, um sistema de acasalamento viável, para que o sucesso reprodutivo pudesse ser igualmente alcançado (GOLDIZEN, 1987).

Em um estudo de campo, com *C. humeralifer*, Rylands (1985) verificou que, apesar de os três machos do grupo estudado terem montado na fêmea reprodutiva, não foi possível confirmar se dois deles exibiram intromissão e ejaculação. Entretanto, o transporte dos três pares de filhotes nascidos durante a pesquisa foi principalmente observado por dois dos três machos que foram vistos montando a fêmea. Rylands (1985), e Terborgh e Goldizen (1985) apresentaram a hipótese de que a incerteza da paternidade, gerada pelo sistema poliândrico de acasalamento, poderia induzir uma participação ativa destes machos no cuidado dos filhotes. Nos calitriquídeos, os gêmeos gerados são dizigóticos, o que possibilita a paternidade genética de um ou dois machos (BERNIRSCHE e LAYTON, 1969, apud SUSSMAN e KINZEY, 1984).

Um padrão diferente de poliandria foi observado por Baker (1991) em *L. rosalia* na natureza. Em grupos com dois ou três machos adultos, apenas um dos machos foi observado copulando com a fêmea reprodutiva. Este macho era também bastante agressivo com os demais machos do grupo, monopolizando a fêmea durante os períodos de cópula. Passado o período em que um dos machos adultos a monopolizava, os outros, então, copulavam com ela. Neste caso, a monopolização da fêmea parece estar intimamente ligada ao seu momento reprodutivo, o que poderia resultar na fertilização dos óvulos por apenas um macho. Dietz e Baker (1996) apontam que estes grupos podem ser caracterizados como socialmente poliândricos, mas geneticamente monogâmicos.

Schaffner (1996) investigou como a poliandria poderia afetar as relações entre machos e fêmeas de *C. kuhlii*. Grupos contendo dois machos e uma fêmea foram artificialmente formados e monitorados. Os resultados revelaram que a fêmea não exibiu preferência entre os machos na manutenção do contato e demais interações sociais. Além disso, ambos os machos foram observados exibindo comportamentos sociais e sexuais com a fêmea. A autora sugere que a fêmea *Callithrix* seria capaz de exibir comportamentos afiliativos com mais de um macho no grupo. Tal comportamento poderia lhe conferir vantagens, uma vez que ambos os machos poderiam ser os pais das crias e participarem ativamente no cuidado parental.

Alterações no repertório comportamental do par em função de variáveis sociais e biológicas

Estudos mais detalhados sobre o repertório comportamental de casais de calitriquídeos, realizados em cativeiro, têm revelado que as relações afiliativas (sociais e sociosexuais) podem ser influenciadas por três fatores: duração da formação do casal ou do acasalamento, momento do ciclo ovariano da fêmea e nascimento dos filhotes.

a) A influência do tempo de pareamento

Estudos que compararam casais recém-formados com aqueles acasalados já há algumas semanas ou meses mostraram que casais que estão há pouco tempo vivendo juntos exibem altos níveis de interação sexual durante as primeiras semanas após o pareamento. Nesses casais as cópulas são mais frequentes, e as iniciativas do macho em manter proximidade espacial com a fêmea também são maiores (*C. jacchus*: WOODCOCK, 1982; EVANS e POOLE, 1984; *L. rosalia*: STRIBLEY et al., 1987; *C. kuhlii*: SCHAFFNER et al., 1995; *C. geoffroyi*: YOUNG, 1994). Comparações feitas em pares de calitriquídeos acasalados por poucas semanas ou meses com aqueles acasalados há mais de um ano revelaram que as fêmeas cujos casais tinham menor tempo de pareamento, ficavam mais tempo em contato e catavam mais seus parceiros (SAVAGE et al., 1988; RUIZ, 1990).

A exibição de comportamentos afiliativos e sexuais em casais recém-formados tem sido descrita como essencial para a formação da ligação do par (KLEIMAN, 1977b; EPPLÉ, 1977). Schaffner e colaboradores (1995) sugerem, ainda, que as altas frequências de interações sexuais combinadas com uma maior responsabilidade do macho nas aproximações, logo após o pareamento, são padrões comportamentais que demonstram uma possível estratégia reprodutiva que resultaria em maiores chances de fertilização da fêmea. Em situações em que os acasalamentos são feitos de forma artificial, ou seja, quando a escolha do macho e da fêmea para o pareamento é feita por quem os maneja, é possível que haja certa variabilidade comportamental possibilitando a ocorrência de casais com diferentes características. Assim, para Silva e Sousa (1997) um maior investimento do macho e da fêmea na exibição dos comportamentos afiliativos em casais recém-pareados pode ser um indicativo do futuro sucesso reprodutivo do casal.

Em um estudo com *C. kuhlii*, Santos (1998) observou que casais com até seis meses de pareamento realizavam mais marcações de cheiro (glândulas localizadas nas áreas anogenitais) e monitoravam mais os substratos do viveiro (cheirar e/ou lambar os poleiros) que aqueles pareados há mais de sete meses. Estudos já realizados com várias espécies de calitriquídeos têm mostrado que os indivíduos do grupo que mais realizam marcações de cheiro são o casal reprodutivo do grupo (EPPLÉ et al., 1993). Baseando-se na premissa de que casais realizam mais marcações de cheiro que os demais indivíduos do grupo e que os sinais químicos emitidos por eles podem ter importante papel comunicativo, há a possibilidade de o casal ser capaz de discriminar vários aspectos individuais do grupo através de informações químicas. Assim, é possível que a maior manifestação da marcação de cheiro em casais recém-pareados possa ser importante tanto na ligação do par como no reconhecimento interespecífico.

b) A influência do ciclo ovariano

As fêmeas de calitriquídeos não menstruam nem exibem sinais visuais na genitália que indiquem seu momento de receptividade sexual. Entretanto, muitas pesquisas têm mostrado a ocorrência de alterações no comportamento afiliativo e sexual entre o casal ao longo do ciclo ovariano.

Kendrick e Dixson (1983), por exemplo, observaram que, durante a fase periovulatória (dias que circundam a ovulação), machos e fêmeas de *C. jacchus* exibiram com maior frequência expressões faciais específicas (projeção da língua para fora e para dentro, interpretada como convite sexual) antes (*proceptive tongue-flicks*) e durante (*receptive tongue-flicks*) a cópula. Coincidindo com as expressões faciais, as montas e cópulas também foram mais frequentes durante a fase periovulatória que na fase não ovulatória. Estudos com *C. jacchus* e *C. kuhlii* (ROTHE, 1975; KENDRICK e DIXSON, 1983; SANTOS, 1998) e *S. oedipus* (BRAND e MARTIN, 1983) sugerem que os convites sexuais exibidos entre machos e fêmeas, durante o período periovulatório, estariam associados com o aumento do número de cópulas.

Schaffner e colaboradores (1995) verificaram que em *C. kuhlii* a cópula (interação sexual bem-sucedida), a monta e a tentativa de monta (interações sexuais malsucedidas) estavam associadas com a exibição de convites sexuais. Assim, as interações sexuais bem-sucedidas – as cópulas – ocorreram sempre com maiores frequências quando precedidas pelo convite sexual, enquanto as interações sexuais malsucedidas (tentativas de monta e monta) estavam associadas com a ausência de convite sexual entre macho e fêmea. Fêmeas também foram observadas emitindo mais convites sexuais que os machos. Assim, parece que a exibição de convites sexuais pelas fêmeas, especificamente durante o período periovulatório, poderia estar associada à motivação da fêmea em interagir sexualmente com seu parceiro.

O papel das informações químicas também parece ser responsável pelo aumento das interações sociossexuais. As fêmeas são mais atrativas para os machos durante o período periovulatório que durante o não ovulatório. Em um estudo realizado com casais de *C. pygmaea*, criados em cativeiro, foi observado que os machos lamberam e cheiraram mais a região anogenital das fêmeas e suas marcações de cheiro durante este período. As montas também ocorreram com maior frequência durante a fase periovulatória em comparação com a não ovulatória (CONVERSE et al., 1995; SANTOS, 1998).

A fim de testar a capacidade de ambos os sexos em discriminar possíveis sinais feromoniais emitidos pelas fêmeas ao longo do ciclo ovariano, Ziegler e colaboradores (1993) delinearam um interessante experimento com *S. oedipus*. Amostras de marcações de cheiro e de urina de fêmeas desconhecidas foram coletadas no interior dos viveiros,

e através de dosagens do hormônio luteinizante (LH) foram determinados os períodos não ovulatórios e periovulatório. Neste estudo foi estipulado que a fase periovulatória seriam os três dias que circundaram o pico de secreção do LH, o que caracteriza a ovulação. Os autores observaram diferentes reações comportamentais do par, quando as amostras coletadas de marcação de cheiro foram introduzidas em locais estratégicos dentro dos viveiros. As amostras contendo informações do período periovulatório de uma fêmea desconhecida foram significativamente mais investigadas pelas fêmeas que as amostras provenientes de outros dias do ciclo ovariano. Os machos, por sua vez, copularam com suas parceiras e exibiram ereções do pênis quando estiveram expostos a marcações de cheiro e urina provenientes dessas amostras periovulatórias. Através desse experimento, Ziegler e colaboradores propuseram que a fêmea poderia ser capaz de emitir pistas olfativas, através de feromônios produzidos durante a ovulação, que informariam ao macho sua condição reprodutiva.

Ao que tudo indica, a estimulação dos hormônios ovariano e hipotalâmico pode possibilitar a emissão de pistas comportamentais e feromonais pelas fêmeas. Juntas essas pistas poderiam tornar a fêmea mais atrativa para o macho, resultando em um aumento na frequência das montas e cópulas. Por outro lado, o período periovulatório da fêmea também pode ser caracterizado por uma maior intensidade na performance das interações afiliativas pelo macho. Em *C. kuhlii*, por exemplo, o macho é o principal responsável pela proximidade espacial do casal, resultando em maiores períodos de contato físico durante o período de fertilidade máxima da fêmea (SANTOS, 1998). A manutenção da proximidade espacial exibida pelo parceiro, durante o período periovulatório da fêmea, estaria de acordo com a estratégia reprodutiva do macho, no que diz respeito a guardá-la e monopolizá-la. O comportamento do macho, em associação com o aumento do número de cópulas, poderia maximizar as chances de fertilização da parceira.

c) A influência do nascimento dos filhotes

As relações afiliativas e sociossexuais do casal podem, ainda, modificar-se em função de dois períodos: no final da gestação e imediatamente após o nascimento dos filhotes. Price (1992), baseando-se na perspectiva evolutiva, propôs que diferentes formas de investimento,

tanto do macho como da fêmea, poucas semanas antes e após o parto, poderiam promover o estreitamento das relações do par. Segundo esta autora, esse estreitamento beneficiaria a fêmea no sentido de assegurar a permanência e, conseqüentemente, a assistência do macho no cuidado parental, enquanto os machos aumentariam suas chances de reproduzir novamente com a fêmea. Price (op. cit.) chegou a esta conclusão observando casais de *S. oedipus* durante 24 semanas, doze semanas antes e doze após o parto. Os resultados de seu estudo mostraram que as fêmeas foram as principais responsáveis pela manutenção da proximidade espacial, além de catarem mais o parceiro antes do nascimento dos filhotes. Os machos, por outro lado, foram os responsáveis pela manutenção da proximidade espacial e exibição de comportamentos afiliativos (cheirar e lambar o pêlo da fêmea) durante o primeiro mês após o parto. Mota e colaboradores (1995) obtiveram resultados semelhantes aos de Price em estudos com casais de *C. jacchus* no que diz respeito às aproximações do macho e da fêmea e às catações exibidas pelas fêmeas antes do parto.

Observações realizadas por Santos (1998) com casais de *C. kuhlii* revelaram que as relações tanto sociais como sociosexuais do par tornaram-se mais intensas após o nascimento dos filhotes. Machos e fêmeas ficaram significativamente mais em contato físico durante as semanas após o parto. Durante esse mesmo período, o macho também seguiu e copulou com a fêmea significativamente mais, enquanto as fêmeas exibiram mais o convite sexual. Antes do nascimento dos filhotes, a fêmea foi responsável pela manutenção da proximidade espacial entre parceiros, enquanto que após o parto o macho foi o principal responsável.

A estratégia reprodutiva do par poderia estar intimamente relacionada ao fato de a fêmea gerar gêmeos e da fundamental participação do macho no transporte dos filhotes (PRICE, 1992). Sendo assim, com o investimento da fêmea no estreitamento das relações do par antes do nascimento dos filhotes, é provável que haja um aumento na tendência de o macho permanecer e cuidar dos filhotes. O macho, por outro lado, além de exibir cuidado paterno, tenderia a investir mais na fêmea durante o período pós-parto (período, também, da provável ovulação), maximizando, assim, suas chances de ser o pai da próxima geração de filhotes.

Considerações finais

Resultados obtidos através de experimentações em cativeiro têm revelado que vários mecanismos podem estar envolvidos na manutenção da reprodução de uma única fêmea no grupo. Entretanto, até o momento, esses estudos têm se concentrado em poucas espécies. Por outro lado, o aumento do número de trabalhos realizados em ambiente natural, especialmente na última década, tem revelado que o sistema monogâmico de acasalamento não é uma regra. Entretanto, embora existam estudos revelando a possibilidade de diferentes sistemas de acasalamento, investigações com mais espécies de primatas calitriquídeos ainda são necessárias.

Também foram apresentados resultados que demonstram a flexibilidade do comportamento reprodutivo, sugerindo que tanto o macho como a fêmea exibem estratégias comportamentais que tendem a resultar no sucesso reprodutivo do casal. Foi exposto que as relações sociosexuais do casal podem se modificar diante de três situações: o tempo de pareamento do casal, a ovulação da fêmea e o nascimento dos filhotes. Assim, estudos, principalmente os realizados em primatas criados em cativeiro, devem dispor de mecanismos para controlar tais variáveis.

Dentre as variáveis citadas acima, o tempo de pareamento e a presença de filhotes seriam as de mais fácil controle por parte do pesquisador, uma vez que a determinação do período periovulatório da fêmea exige a coleta de material biológico e dosagens hormonais. Entretanto, sabendo-se a duração da gestação e da média em dias da ovulação pós-parto da espécie estudada, muitos pesquisadores têm utilizado o intervalo entre os partos para obtenção do provável período da ovulação.

Uma vez que vários estudos têm sugerido que a experiência reprodutiva prévia e a duração da co-habitação do par podem influenciar a expressão do comportamento do casal, tais variáveis devem ser consideradas quando se pretende realizar uma pesquisa que envolve a compreensão de comportamentos sociosexuais. É possível que mudanças comportamentais específicas, como as cópulas e a proximidade espacial, cuja função está relacionada com a formação da ligação do par, ocorram com maiores frequências durante as primeiras semanas após o pareamento. Após vários meses de acasalamento, o comportamento social ou sociosexual pode se estabilizar,

e a elevação das respostas pode estar relacionada com a ovulação das fêmeas. Assim, para que se identifiquem possíveis modificações entre os comportamentos a serem estudados, é necessário o acompanhamento dos pares desde os primeiros dias de co-habitação, envolvendo ainda, quando possível, a determinação dos períodos periovulatórios das fêmeas. Comparações entre casais que estão acasalados há semanas ou meses com casais recém-pareados, sem que haja o controle destas variáveis, podem levar à obtenção de resultados não conclusivos sobre a expressão de comportamentos sociais e sexuais.

Estudos que enfocam o comportamento afiliativo de casais recém-pareados devem também levar em consideração que os acasalamentos em cativeiro são realizados pelo pesquisador, nos quais não há nenhuma participação dos primatas na escolha pelo parceiro(a). Acasalamentos artificiais podem, em muitas situações, resultar na demora da reprodução, visto que muitas vezes há pouca expressão de comportamentos afiliativos e sexuais pelo casal (observação pessoal).

De maneira geral, a privação do contato social por um longo período resulta, em muitos casos, na ativação da secreção de cortisol pela hipófise, propiciando o surgimento de várias conseqüências deletérias à saúde do primata. Assim, é importante considerar que a garantia do bem-estar é resultado do conhecimento das características da espécie e de um manejo adequado.

Agradecimentos

Parte dos resultados apresentados são de pesquisas realizadas pela autora no Centro de Primatologia do Rio de Janeiro/CPRJ-FEE-MA, com financiamentos concedidos pela CAPES, pelo CNPq e pela FAPESP. Agradeço ao Prof. Ademar Faria Coimbra-Filho e ao Dr. Alcides Pissinatti pelo apoio e no fornecimento de condições logísticas, o que tornou possível a coleta de dados comportamentais e material biológico dos calitriquídeos.

Referências bibliográficas

ABBOTT, D. H. Behavioral and physiological suppression of fertility in subordinate marmoset monkeys. *American Journal Primatology*, v. 6, p.169-186, 1984.

ABBOTT, D. H. Behaviourally mediated suppression of reproduction in female primates. *Journal Zoology of London*, v. 213, p.455-470, 1987.

ABBOTT, D. H. e GEORGE, L. M. Reproductive consequences of changing social status in female common marmosets. In: BOX, H. (Editor). *Primate Responses to Environmental Change*. London: Chapman-Hall, p. 294-309, 1991.

ABBOTT, D. H.; GEORGE, L. M.; BARRET, J.; HODGES, J. K.; O'BYRNE, K. T. E SHEFFIEL, J. W. In: SUTHERLAND, I. A.; CHAMBERS, G. R.; LUNN, S. F. e ELVIRA, M. C. R. Elvira (Editors). *Socioendocrinology of primate reproduction*. Wiley-Liss, p. 135-158, 1990.

ABBOTT, D. H.; GEORGE, L. M. E FERREIRA, B. R. Endocrine and behavioral constraints on reproduction in subordinate male common marmosets. *American Journal of Primatology*, v. 27, p. 13-66, 1992.

ABBOTT, D. H. e HEARN, J. Physical, hormonal and behavioural aspects of sexual development in the marmoset monkey (*Callithrix jacchus jacchus*). *Journal of Reproduction and Fertility*, v. 53, p.155-166, 1978.

ABBOTT, D. H.; MCNEILLY, A. S.; LUNN, S. F.; HULME, M. J. E BURDEN, F. J. Inhibition of ovarian function in subordinate female marmoset monkeys (*Callithrix jacchus*). *Journal of Reproduction and Fertility*, v. 63, p. 335-345, 1981.

ALONSO, C. E PORFÍRIO, S. Um caso de poliginia em *Callithrix kuhlii* com criação simultânea dos filhotes. *Biotemas*, v. 6, n. 2, p. 89-99, 1993.

ANZENBERGER, G. How stranger encounters of common marmosets (*Callithrix jacchus jacchus*) are influenced by family members: the quality of behavior. *Folia Primatologica*, v. 45; p. 204-224, 1985.

ANZENBERGER, G. Monogamous social systems and paternity in primates. In: MARTIN, R. D.; DIXSON, A. F. e WICHING, E. J. (Editors). *Paternity in primates: genetics tests and theories*. Basel: Karger, 1992, p. 203-224.

ANZENBERGER, G.; HORTZ, A. e KELLER, M.. Behavioral endocrinology of inbreeding avoidance in female common marmosets (*Callithrix jacchus*). Resumo apresentado no CONGRESS OF THE INTERNATIONAL PRIMATOLOGICAL SOCIETY 19, E CONFERENCE OF THE AMERICAN SOCIETY OF PRIMATOLOGISTS 19, Madison "Wisconsin, 1996.

ASA, C. S. Hormonal and experiential factors in the expression of social and parental behavior in canids. In: SOLOMON, N. G. e FRENCH, J. A. (Editors). *Cooperative breeding in mammals*. Cambridge: University Press, p. 129-149, 1997.

BAKER, A. J. *Evolution of the social system of the golden lion tamarin (Leontopithecus rosalia): mating system, group dynamics and cooperative breeding*. 1991. 179 p. Tese (Doutorado), University of Maryland, Washington DC.

BRAND, H. M. E MARTIN, R. D. The relationship between urinary estrogen excretion and mating behavior in cotton-topped tamarins, *Saguinus oedipus oedipus*. *International Journal of Primatology*, v. 4, p. 275-290, 1983.

BROWN, R.E. *An introduction to Neuroendocrinology*. Cambridge: University Press, 1994.

CARLSON, A. A.; ZIEGLER, T. E. E SNOWDON, C. T. Ovarian function of pygmy marmoset daughters (*Cebuella pygmaea*) in intact and motherless families. *American Journal of Primatology*, v. 43, n. 4, p. 347-356, 1997.

CARTER, C. S. e GETZ, L. L. Monogamy and the prairie vole. *Scientific American*, June, p. 100-106, 1993.

CLEVELAND, J. E SNOWDON, C. T. Social development during the first twenty weeks in the cotton-top tamarins (*Saguinus o. oedipus*). *Animal Behaviour*, v. 32, p. 432-44, 1984.

CONVERSE, L. J.; CARLSON, A. A.; ZIEGLER, T.E. E SNOWDON, C.T. Communication of ovulatory state to mates by female pygmy marmosets, *Cebuella pygmaea*. *Animal Behaviour*, v. 49, n. 3, p. 615-621, 1995.

CUBICCIOTTI, D. E MANSON, W. A. Comparative studies of social behavior in *Callicebus* and *Saimiri*: male-female emotional attachments. *Behavioral Biology*, v. 16, p. 185-197, 1975.

DEWSBURY, D. A. The comparative psychology of monogamy. *Nebraska Symposium of Motivation*, v. 35, p. 1-50, 1987.

DIETZ J. M. E BAKER, A. J. Polygyny and female reproductive success in golden lion tamarins, *Leontopithecus rosalia*. *Animal Behaviour*, v. 46, p. 1067-1078, 1993.

DIETZ J.M. E BAKER, A. J. Why lion tamarin mating systems are flexible. Resumo apresentado no CONGRESS OF THE INTERNATIONAL PRIMATOLOGICAL SOCIETY 19, E CONFERENCE OF THE AMERICAN SOCIETY OF PRIMATOLOGISTS 19, Madison "Wisconsin, resumo n. 59, 1996.

DIGBY, L. J. E FERRARI, S. F. Multiple breeding females in free-ranging groups of *Callithrix jacchus*. *International Journal of Primatology*, v. 15, n. 3, p. 389-398, 1994.

DIXSON, A. F. Evolutionary perspective on primate mating systems and behavior. *Annals of the New York Academy of Sciences*, p. 42-61, 1997.

DIXSON, A. F. E GEORGE, L. Prolactin and parental behaviour in a male New World primate. *Nature*, v. 299, p. 551-553, 1982.

EMLEN, S. T. e ORING, L. W. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science*, v. 197, n. 4300, p. 215-223, 1977.

EPPLE, G. Notes on the establishment and maintenance of the pair bond in *Saguinus fuscicollis*. In: KLEIMAN, D. G. (Editor). *The Biology and conservation of the Callitrichidae*. Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press, 1977, p. 231-237.

EPPLE, G. Sex differences in partner preference in mated pairs of saddle-back tamarins (*Saguinus fuscicollis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, v. 27, p. 455-459, 1990.

EPPLE, G.; BELCHER, A. M.; KÜDERLING, I.; ZELLER, U.; SCOLNICK, L.; GREENFIELD, K. L. e SMITH III, A. B. Making sense out of scents: species differences in scent glands, scent-marking behaviour, and scent-mark composition in the Callitrichidae. In: RYLANDS, A. B. (Editor). *Marmosets and Tamarins: systematics, behaviour, and ecology*. Oxford: University Press, 1993, p. 123-151.

EPPLE, G. e KATZ, Y. The saddle back tamarin and other tamarins. In: HEARN, J. (Editor). *Reproductive in New World primates*. London: MTP: International Medical Publisher, 1983, p. 115-148.

EVANS, S. e POOLE, T. B. Long term changes and maintenance of the pair bond in common marmoset, *Callithrix jacchus jacchus*. *Folia Primatologica*, v. 42, p. 33-41, 1984.

FRENCH, J. A. Proximate regulation of singular breeding in Callitrichid primates. In: SOLOMON, N. G. e FRENCH, J. A. (Editors). *Cooperative breeding in mammals*. Cambridge: Cambridge University Press, 1997, p. 34-75.

FRENCH, J. A.; ABBOTT, D. H. e SNOWDON, C. T. The effects of social environment on estrogen excretion, scent marking, and sociosexual behavior in tamarins (*Saguinus oedipus*). *American Journal of Primatology*, v. 26, p. 155-167, 1984.

FRENCH, J. A. E INGLETT, B. J. Female-female aggression and male indifference in response to unfamiliar intruders in lion tamarins. *Animal Behaviour*, v. 37, p. 487-497, 1989.

FRENCH, J. A. E INGLETT, B. J. Responses to novel social stimuli in Callitrichid monkeys: a comparative perspective. In: BOX, H. (Editor). *Primate responses to environmental change*. London: Chapman-Hall, 1991, p. 274-294.

FRENCH, J. A. E SNOWDON, C. T. Sexual dimorphism in responses to unfamiliar intruders in the tamarin *Saguinus oedipus*. *Animal Behaviour*, v.29, p. 822-829, 1981.

GARBER, P. A.; ENCARNACIÓN, F.; MOYA, L. E. PRUETZ, J. D. Demographic and reproductive patterns in moustached tamarin monkeys (*Saguinus mystax*): implications for reconstructing Platyrrhine mating systems. *American Journal of Primatology*, v. 29, p. 235-254, 1993.

GARBER, P. A. e LEIGH, S. R. Ontogenetic variation in small-bodied new world primates: implications for patterns of reproduction and infant care. *Folia Primatologica*, v. 68, p 1-22, 1997.

GOLDIZEN, A. W. Facultative polyandry and the role of infant-carrying in wild saddle-back tamarins (*Saguinus fuscicollis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, v. 20, p. 99-109, 1987.

GOLDIZEN, A. W.; MENDELSON, J.; VAN VLAARDINGEN, M. e TERBORGH, J. Saddle-Back tamarin (*Saguinus fuscicollis*) reproductive strategies: evidence from a thirteen-year study of a marked population. *American Journal of Primatology*, v. 38, p. 57-83, 1996.

HAMILTON, W. D. The genetical evolution of social behaviour. *Journal Theoretical Biology*, v. 7, p. 1-16. 1964.

HEARN, J. The common marmoset (*Callithrix jacchus*). In: HEARN, J. (Editor). *Reproduction in New World Primates*. . London: MTP: International Medical Publisher, 1983, p. 183-215.

HENNESSY, M. B.; MENDOZA, S.P.; MASON, W.A. E MOBERG, G.P. Endocrine sensitivity to novelty in squirrel monkeys and titi monkey: species differences in characteristic modes of responding to the environment. *Physiology e Behavior*, v. 57, n. 2, p. 331-338, 1995.

KENDRICK, K. M. E DIXSON, A. F. The effect of the ovarian cycle on the sexual behaviour of the common marmoset (*Callithrix jacchus*). *Physiology e Behavior*, v. 30, p. 735-742, 1983.

KEVERNE, E. B. Processing of environmental stimuli and primate reproduction. *Journal Zoology of London*, v. 213, p. 395-408, 1987.

KLEIMAN, D. G. Monogamy in mammals. *Quarterly Review in Biology*, v. 52, p.39-69, 1977a.

KLEIMAN, D. G. Characteristics of reproduction and sociosexual interactions in pairs of lion tamarins (*Leontopithecus rosalia*) during the reproductive cycle. In: KLEIMAN, D. G. (Editor). *The Biology and conservation of the Callitrichidae*. Washington, D.C: Smithsonian Institution Press. 1977b, p. 181-192.

KOENING, A. e ROTHE, H. Infant carrying in a polygynous group of common marmosets (*Callithrix jacchus*). *American Journal of Primatology*, v. 25; p. 185-190, 1991.

KUDERLING, I.; EVANS, C. S.; ABBOTT, D. H.; PRYCE, C. R. E EPPLÉ, G. Differential excretion of urinary oestrogen by breeding females and daughters in the red-bellied tamarin (*Saguinus labiatus*). *Folia Primatologica*, v. 64, p. 140-145, 1995.

LEUTENEGGER, W. Maternal-fetal weight relationships in primates. *Folia Primatologica*, v.20, p. 280-293, 1973.

LEUTENEGGER, W. Evolution of litter size in primates. *American Naturalist*, v. 114, p. 525-531, 1979.

MOTA, M. T. S.; SOUSA, M. B. C. e CAMPOS, M. F. The effect of parturition on the interaction within pairs of common marmosets (*Callithrix jacchus*). *Brazilian Journal of Medical and Biology Research*, v. 28, p. 108-112, 1995.

NUNES, S.; FITE, J. E. e FRENCH, J. A. Variation in steroid hormones associated with infant care behaviour and experience in male marmosets (*Callithrix kuhlii*). *Animal Behaviour*, v. 60, p. 857-865, 2000.

NUNES, S.; FITE, J. E.; PATERA, K. J. e FRENCH, J. A. Interactions among paternal behavior, steroid hormones, and parental experience in male marmosets (*Callithrix kuhlii*). *Hormones and Behavior*, v. 39, p. 70-82, 2001.

PALOMBIT, R. A. Pair bonds in monogamous apes: a comparison of the siamang *Hylobates syndactylus* and the white-handed gibbon *Hylobates lar*. *Behaviour*, v. 133, p. 321-356, 1996.

PRICE, E. C. Sex and helping: reproductive strategies of breeding male and female cotton-top tamarins, *Saguinus oedipus*. *Animal Behaviour*, v. 43; p. 717-728, 1992.

PRICE, E. C. e MCGREW, W. C. Departures from monogamy in colonies of captive cotton-top tamarins. *Folia Primatologica*, v. 57, p.16-27, 1991.

ROTHER, H. Some aspects of sexuality and reproduction in groups of captive marmosets (*Callithrix jacchus*). *Z. Tierpsychol.*, v. 37, p. 255-273, 1975.

RUIZ, J. C. Comparative of affiliative behaviors between old and recently established pairs of golden lion tamarins, *Leontopithecus rosalia*. *Primates*, v. 31, n. 2, p. 197-204, 1990.

RYLANDS, A. B. Infant-carrying in a wild marmoset group *Callithrix humeralifer*: evidence for a polyandrous mating system. In: MELLO, M. T. (Editor). *A Primatologia no Brasil*, v. 2. Brasília: Universidade de Brasília, 1985, p. 131-144.

SALTZMAN, W.; SCHUTZ, DARKEN, N. J. e ABBOTT, D. H. Induction of mother daughter polygyny in common marmosets by replacement of the breeding male. Resumo apresentado no CONGRESS OF THE INTERNATIONAL PRIMATOLOGICAL SOCIETY 19, E CONFERENCE OF THE AMERICAN SOCIETY OF PRIMATOLOGISTS 19, Madison "Wisconsin, resumo n. 62, 1996.

SALTZMAN, W.; SEVERIN, J. M.; SCHULTZ-DARKEN, N. J. e ABBOTT, D. H. Behavioral and social correlates of escape from suppression of ovulation in female common marmosets housed with the natal family. *American Journal of Primatology*, v. 41, p. 1-21, 1997.

SANTOS, C. V. Cuidado parental em *Callithrix kuhli* e *Callithrix geoffroyi*. In: FERRARI, S. F. e SCHNEIDER, H. (Editores). *A Primatologia no Brasil*, v. 5. Brasília: Universidade de Brasília, 1994, p. 233-247.

SANTOS, C. V. *Aspectos sociais e hormonais do comportamento reprodutivo de Callithrix kuhli (PRIMATES) em cativeiro*. 1998. Tese (Doutorado), Universidade de São Paulo, São Paulo.

SANTOS, C. V.; FRENCH, J. A. E OTTA, E. Infant carrying behavior in Callitrichid primates: *Callithrix* and *Leontopithecus*. *International Journal of Primatology*, v.18, n.6, p. 889-907, 1997.

SAVAGE, A.; SHIDELER, S. E.; SOTO, L. H.; CAUSADO, J.; GIRALDO, L. H.; LASLEY, B. L. E SNOWDON, C. T. Reproductive events of wild cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*) in Columbia. *American Journal of Primatology*, v. 43, n. 4, p. 329-338, 1997.

SAVAGE, A.; ZIEGLER, T. E. E SNOWDON, C. T. Sociosexual development, pair bond formation, and mechanisms of fertility suppression in female cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus oedipus*). *American Journal of Primatology*, v. 14, p. 345-359, 1988

SCHAFFNER, C. M. *Social and endocrine factors in the establishment and maintenance of sociosexual relationships in Wied's black tufted-ear marmosets (Callithrix kuhlii)*. Nebraska, 1996. 164 p. Dissertation, Faculty of the Graduate College at the University of Nebraska, Lincoln, USA.

SCHAFFNER, C. M., SHEPHERD, R. E., SANTOS, C. V. E FRENCH, J. A. Development of heterosexual social relationships in Wied's black tufted-ear marmosets (*Callithrix kuhlii*). *American Journal of Primatology*, v. 36, p. 185-200, 1995.

SILVA, H. P. A. e SOUSA, B. C. The pair-bond formation and its role in the stimulation of reproductive function in female common marmosets (*Callithrix jacchus*). *International Journal of Primatology*, v. 18, n. 3, p. 387-399, 1997.

SMITH, T. E.; MCGREER-WHITWORTH, B. e FRENCH, J. A. Close proximity of the heterosexual partner reduces the physiological and behavioral consequences of novel-cage housing in black tufted-ear marmosets (*Callithrix kuhlii*). *Hormones and Behavior* v. 34, p. 211-222, 1998.

SMITH, T. E.; SCHAFFNER, C. M. e FRENCH, J. A. Regulation of reproductive function in subordinate female black tufted-ear marmosets (*Callithrix kuhlii*). *American Journal of Primatology*, v. 36, p. 156-157, 1995.

SMITH, T. E.; SCHAFFNER, C. M. E FRENCH, J. A. Social and developmental influences on reproductive function in female Wied's black tufted-ear marmosets (*Callithrix kuhlii*). *Hormones and Behavior*, v. 31, p. 159-168, 1997.

SMITH, T. E.; TOMLINSON, A.; MLOTKIEWICZ, J. e ABBOTT, D. H. Unique ratios of highly volatile chemicals in circumgenital scent marks may provide a basis for discerning individual identity in female common marmosets. Resumo apresentado em CHEMICALS SIGNALS IN VERTEBRATES CONFERENCE, 7., Tubingen-Germany, 1994.

SNOWDON, C. T. Mechanisms maintaining monogamy in monkeys. In: DEWSBURY, D. A. (Editor). *Contemporary issues in Comparative Psychology*. Massachusetts: Sinauer Associates, 1990.

SNOWDON, C. T., SAVAGE A. E MCCONNEL P. B. A breeding colony of cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*). *Laboratory Animal Science*, v. 35, p. 477-480, 1985.

SOUSA, M. B. C. e MOTA, M. T. Possível influência da prolactina no cuidado parental de ajudantes não reprodutivos em *Callithrix jacchus*. Resumo apresentado na REUNIÃO ANUAL DA FEDERAÇÃO DE SOCIEDADES DE BIOLOGIA EXPERIMENTAL, 12., 1998, p. 444.

STRIBLEY, J. A.; FRENCH, J. A. E INGLETT, B. J. Mating patterns in the golden lion tamarin (*Leontopithecus rosalia*): continuous receptivity and concealed estrus. *Folia Primatologica*, v. 49, p.137-150, 1987.

SUSSMAN, R. W. E GARBER, P. A. A new interpretation of the social organization and mating system of the Callitrichidae. *International Journal of Primatology*, v. 8, p. 73-92, 1987.

SUSSMAN, R.W. E KINZEY, W. G. The ecological role of the Callitrichidae. *American Journal of Physical Anthropology*, v. 64, p.419-449, 1984.

TANAGUCHI, K.; MATSUSAKI, Y.; OGAWA, K. E SAITO, T. R. Fine structure of the vomeronasal organ in the common marmoset (*Callithrix jacchus*). *Folia Primatologica*, v. 59, p. 169-176, 1992.

TARDIF, S. D. Relative energetic cost of infant care in small-bodied neotropical primates and its relation to infant-care patterns. *American Journal of Primatology*, v. 34, p. 133-143, 1994.

TARDIF, S. D.; CARSON, R. L. e GANGAWARE, B. L. Infant-care behavior of mothers and fathers in a communal-care primate, the cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus*). *American Journal of Primatology*, v. 22, p. 73-85, 1990.

TARDIF, S. D.; RICHTER, C. B. e CARSON, R. L. Reproductive Performance of three species of Callitrichidae. *Laboratory Animal Science*, v. 34, p. 272-275, 1984.

TERBORGH, J. e GOLDIZEN, A. W. On the mating system of the cooperatively breeding saddle-backed tamarin (*Saguinus fuscicollis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, v. 16, p. 293-299, 1985.

VAN SCHAIK, C. P. e DUNBAR, I. M. The evolution of monogamy in large primates: a new hypothesis and some crucial tests. *Behaviour*, v. 115, n. 1-2, p. 30-62, 1990.

WIDOWSKI, T. M.; ZIEGLER, T. E.; ELOWSON A. M. e SNOWDON, C. T. The role of males in the stimulation of reproductive function in female cotton-top tamarins, *Saguinus o. oedipus*. *Animal Behaviour*, v. 40, p. 731-741, 1990.

WOODCOCK, A. J. The first weeks of cohabitation of newly-formed heterosexual pairs of common marmosets (*Callithrix jacchus*). *Folia Primatologica*, v. 37, p. 228-254, 1982.

YOUNG, J. A Pair behaviour in captive Geoffroy's marmosets *Callithrix geoffroyi*: a description and comparison of established and newly-formed pairs. *Dodo, J. Wildl. Preserv. Trusts*, v. 30, p. 57-69, 1994.

ZIEGLER, T. E.; BRIDSON, W. E.; SNOWDON, C. T. e EMAN, S. The endocrinology of puberty and reproductive functioning in female cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*) under varying social conditions. *Biology and Reproduction*, v. 37, p. 618-627, 1987.

ZIEGLER, T. E.; EPPLÉ, G.; SNOWDON, C. T.; PORTER, T. A.; BELCHER, A. M. e KÜDERLING, I. Detection of chemical signals of ovulation in the cotton-top tamarin, *Saguinus oedipus*. *Animal Behaviour*, v.45, p. 313-322, 1993.

ZIEGLER, T. E. e SNOWDON, C.T. Preparental hormone levels and parenting experience in male cotton-top tamarins, *Saguinus oedipus*. *Hormones and Behavior*, v.38, n. 3, p. 159-167, 2000.

ZIEGLER, T. E.; SNOWDON, C. T. e UNO, H. Social interactions and determinants of ovulation in Tamarins (*Saguinus*). *Socioendocrinology of Primate Reproduction*, p. 113-133, 1990.

ZIEGLER, T. E.; WEGNER, F. H. e SNOWDON, C. T. Hormonal responses to parental and nonparental conditions in male cotton-top tamarins, *Saguinus oedipus*, a new world primate. *Hormones and Behavior*, v. 30, p. 287-297, 1996.

*(Recebido em outubro de 2003 e aceito para
publicação em março de 2004)*