



**UNIVERSIDADE FEDERAL DE SANTA CATARINA
CENTRO DE FILOSOFIA E CIÊNCIAS HUMANAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM PSICOLOGIA
MESTRADO EM PSICOLOGIA**

**EFEITOS DA PRESENÇA DO PAI E DE UM MACHO ESTRANHO
SOBRE A RESPONSABILIDADE PARENTAL**

FLORIANÓPOLIS

2004

GILVANA DA SILVA MACHADO

**EFEITOS DA PRESENÇA DO PAI E DE UM MACHO ESTRANHO
SOBRE A RESPONSABILIDADE PARENTAL**

Dissertação apresentada como requisito parcial à obtenção do grau de Mestre em Psicologia, Programa de Pós-Graduação em Psicologia, curso de Mestrado, Centro de filosofia e Ciências Humanas.

Orientador: Prof. Dr. Rogério Ferreira Guerra

FLORIANÓPOLIS

2004

AGRADECIMENTOS

Por esses três anos, ao longo do desenvolvimento desta dissertação, passaram muitas pessoas e todas elas influenciaram no resultado desta pesquisa, seja em maior ou menor grau, deste modo começo agradecendo a todos os quais por acaso esquecer de citar.

Para eu chegar aqui, muito do caminho foi traçado através do investimento de meus pais, portanto nada mais justo agradecê-los por propiciarem este resultado, dedico a vocês este trabalho.

À tia Margarida Prade, pelo investimento extra quando mais precisei. Ao professor Guerra, pela oportunidade de conviver com uma pessoa de mente brilhante e astuta, exemplo dos rigores da produção científica. Aos funcionários do LPE, Sr. Lourival Lamarque, Vanderlei Oliveira pela manutenção do laboratório e eficiência no manejo dos animais. A Carlos de Oliveira Nunes pelas “dicas” em estatística e pelo exemplo de profissional da academia. A todos bolsistas de iniciação científica, mestrando e doutorandos do LPE com os quais convivi ao longo dos cinco anos que frequentei o laboratório e a UFSC, pela experiência e amizades adquiridas através deste convívio. A Álvaro de Azevedo Diaz, por não deixar me perder da poética da vida. Por fim, a todos animais que servem de modelo experimental para pesquisas que beneficiem os seres humanos.

Meu Profundo e Sincero Agradecimento.

“As filosofias preponderantes da natureza humana reconhecem uma “vontade” interna que tem a força de interferir nas relações causais e que torna impossíveis a previsão e o controle do comportamento. Sugerir que abandonemos esta noção é ameaçar muitas crenças acalentadas e destruir o que parece ser uma concepção produtiva e estimulante da natureza humana”.

B.F. Skinner

SUMÁRIO

RESUMO	7
ABSTRACT	8
1. INTRODUÇÃO	9
1.1. Implicações acerca dos Cuidados Parentais	13
1.2. Descrição do Sujeito Experimental	18
2. OBJETIVOS DA PESQUISA	21
3. MATERIAL E MÉTODO	22
3.1. Sujeitos	22
3.2. Equipamentos	22
3.3. Procedimentos	24
3.3.1. Separação e Acasalamento dos Animais	24
3.3.2. Filmagens	24
3.3.3. Coleta de Dados	25
3.3.3.1. Categorias pertencentes ao repertório do comportamento parental direto	26
3.3.3.2. Categorias pertencentes ao repertório do comportamento parental indireto	26
3.3.3.3. Categorias pertencentes ao repertório comportamental geral	27
3.3.4. Análise dos Dados	27
4. RESULTADOS	28
4.1. Dados comportamentais	28
4.1.1. Comparação entre os grupos	28
4.1.1.1. Contato Físico Mãe-Filhote	28
4.1.1.2. Atividade locomotora	29
4.1.1.3. Arrumação de Ninho e Escavação de Substrato	30
4.1.1.4. Auto-limpeza corporal.	30
4.1.1.5. Cheirar os filhotes	32
4.1.2. Comparações intra-grupais	35
4.1.2.1. Contato Físico com filhotes	35

4.1.2.2. Atividade locomotora	36
4.1.2.3. Arrumar ninho	38
4.1.2.4. Escavar substrato	38
4.1.2.5. Auto limpeza corporal	39
4.1.2.6. Cheirar/limpar filhotes.	40
4.1.2.7. Contato pai/mãe	40
4.2. Dados físicos	43
4.2.1. Peso dos pais (machos e fêmeas)	43
4.2.2. Peso dos filhotes	44
4.2.3. Natalidade X Mortalidade	45
5. DISCUSSÃO	50
5.1. Dados comportamentais	50
5.2. Dados físicos	55
5.2.1. Peso dos pais (machos e fêmeas)	55
5.2.2. Peso dos filhotes	56
5.2.3. Natalidade X Mortalidade	57
6. CONCLUSÃO	61
7. REFERÊNCIAS	65

RESUMO

De acordo com a literatura, monogamia e cuidados biparentais emergiram como uma estratégia evolucionária para minimização dos custos reprodutivos. A proposta deste estudo foi investigar os efeitos da presença de um macho estranho conspecífico sobre o comportamento dos pais (em sistema biparental e uniparental) e variação de peso corporal de mães e sobrevivência de filhotes de gerbilos da Mongólia (*Meriones unguiculatus*). Os animais foram abrigados em caixas de polipropileno, com cobertura transparente. Dois grupos foram formados: Grupo biparental: 11 casais e seus filhotes; Grupo uniparental: 10 fêmeas com seus filhotes. Uma tela metálica de arame dividia o ambiente possibilitando contato visual, olfativo e auditivo entre o macho estranho e casal com filhotes ou fêmea com filhotes. O comportamento dos animais foi filmado (Panasonic Color ViewFinder) no 1º, 7º, 14º e 21º dia *postpartum* em duas fases subseqüentes: Fase I – ausência de macho estranho; Fase II – presença de macho estranho (30 min. de filmagem em cada fase). Os animais foram pesados a cada três dias a partir do nascimento dos filhotes até 21º dia *postnatal*. Resultados. Comparação intergrupar (teste *t* para amostras independentes): Na Fase I, fêmeas do grupo uniparental exibiram significativamente mais episódios de cheirar/limpar filhotes ($p < 0,05$). Na Fase II, fêmeas do grupo uniparental apresentaram mais episódios de contato físico com filhotes ($p < 0,01$); Exibiram atividade locomotora ($p < 0,01$), auto-limpeza ($p < 0,01$) e cheirar/limpar os filhotes ($p < 0,05$) mais tempo e mais freqüentemente que fêmeas do grupo biparental ($p < 0,01$; $p < 0,01$; $p < 0,05$; respectivamente). Comparação intragrupal (teste *t* para amostras correlacionadas): Na Fase II, fêmeas do grupo uniparental e machos do grupo biparental revelaram menores médias de tempo despendido em contato físico com filhotes ($p < 0,01$ e $p < 0,05$; respectivamente) e maiores médias de número de episódios ($p < 0,01$ e $p < 0,05$; respectivamente); as fêmeas do grupo biparental e uniparental apresentaram maiores médias de tempo ($p < 0,05$ e $p < 0,01$; respectivamente) e número de episódios ($p < 0,01$; para ambos) de locomoção, assim como o pai ($p < 0,05$). As fêmeas do grupo biparental exibiram mais episódios da categoria arrumar ninho ($p < 0,05$). As fêmeas do grupo uniparental exibiram maiores médias de tempo e freqüência da categoria auto-limpeza ($p < 0,01$). Fêmeas e machos do grupo biparental exibiram mais episódios de contato físico entre eles ($p < 0,01$). O peso das mães e filhotes dos dois grupos não diferiu significativamente. Porém o número de filhotes nascidos é maior do que o de sobreviventes no grupo biparental ($p < 0,01$). Conclusão. Nossos resultados indicam que a relação mãe-filhote foi afetada pela presença de macho estranho. Os efeitos dependem da presença do pai e interferem na sobrevivência dos filhotes.

Palavras – chave: responsividade parental, competição sexual, infanticídio.

ABSTRACT

The effects of father and novel male presence on parental responsiveness

According to literature, monogamy and biparental care have emerged as an evolutionary strategy for minimizing the reproductive costs. This study was carried out to investigating the effects of a novel male on the behavior of parents (in biparental and uniparental conditions), body weight changes of mothers and pup survival of Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*). **Material and Methods.** Animals were housed in polypropylene home-cages, with transparent cover. Animals were grouped as follows: Biparental Group (11 male-female monogamous pairs with their pups) and Uniparental Group (10 single females with their pups). In order to expose subjects to a novel male, with no bodily interactions between them, a wire-mesh wall was placed inside the home-cages. The behavior of animals was video-recorded (Panasonic, Color View-Finder) at the 1st, 7th, 14th and 21st *postpartum* days, in two phases of measurements: 30min before (Phase 1, control) and 30min during the exposition of subjects to the novel male (Phase 2). Body weight of animals was obtained at every three days from day 1 to day 21 *postnatal*. **Results.** Intergroupal comparison (test *t* to independent samples): At Phase 1, females from the uniparental group exhibited significantly more episodes of pup licking ($p < 0,05$). At phase II, females from the uniparental group revealed a higher mean of episodes of physical contact with pups ($p < 0,01$); exhibited locomotor activity ($p < 0,01$), self-grooming ($p < 0,01$) and pup licking ($p < 0,05$) longer and more frequently than females of biparental group ($p < 0,01$; $p < 0,01$; $p < 0,05$; respectively). Intragroupal comparison (test *t* to correlated samples): At Phase 2 females from uniparental group and males from biparental group revealed lower mean time spent on body contact with pups ($p < 0,01$ and $p < 0,05$; respectively) and higher mean of episodes ($p < 0,01$ and $p < 0,05$; respectively); females from both biparental and uniparental groups exhibited higher locomotor activity ($p < 0,05$ and $p < 0,01$; respectively) and number of locomotor episodes ($p < 0,01$; for both), as well as for the father ($p < 0,05$). Females from biparental group exhibited higher nest building episodes number ($p < 0,05$). Females from uniparental group exhibited higher means of self-grooming (time and frequency: $p < 0,01$). Females and males from the biparental group exhibited a higher mean number of body contact episodes with them ($p < 0,01$). Weight of females and pups from both groups did not differ significantly. But in the biparental group the number of born pups is higher than survivors ($p < 0,01$). **Conclusions.** Our results indicated that mother-pup relationship was affected by the presence of a novel male. These effects were dependent on the presence of father that impairs pup survival.

Key - words: parental responsiveness, sexual competition, infanticide.

1. INTRODUÇÃO

Os atributos dos organismos geralmente são adequados às condições ambientais (Clutton-Brock, 1991) e um conjunto de regras e escolhas pertencentes ao cronograma individual de reprodução denominado *história filogenética* (ver Alcock, 1998), representa a resolução com a máxima vantagem para o indivíduo em termos de perpetuação de suas características, da contraposição entre as necessidades conflitantes de sobrevivência e de reprodução seguidos por respostas a variações temporais e espaciais (Stern, 1976).

A *história filogenética* de cada espécie tem muitos componentes. Os mais importantes referem-se à maturidade, parição, fecundidade e término da vida. Estes são fortemente influenciados pelas condições ambientais, os quais sugerem uma resposta adaptativa semelhante àquela apresentada pelos atributos morfológicos e fisiológicos.

No caso da reprodução, é preciso converter os recursos ambientais disponíveis em descendentes, o que envolve escolhas como quando começar a reproduzir, quantos descendentes produzir a cada vez, quanto de cuidados conferir a eles (Stearns, 1976), afinal, o processo reprodutivo envolve dispêndio de tempo e energia, custo que reduz as chances dos pais de reproduzirem novamente.

Desta forma, observa-se na natureza diferentes estratégias de reprodução dentre elas, as *K e r* (Pianka, 1970; Klopfer, 1981; Guerra, 2000). De modo geral, aponta-se que os estrategistas *K* em relação aos estrategistas *r*: 1. demoram mais tempo para chegar a idade reprodutiva; 2. têm um período de gestação e amamentação longos com um longo intervalo entre eles; 3. o tamanho da ninhada é menor; 4. a responsividade materna é caracterizada por um forte vínculo mãe-filhote; e, 5. geralmente há presença de ajudantes no cuidado com a prole.

Já os filhotes dos estrategistas *K* em relação aos estrategistas *r* apresentam: 1. período de vida uterina, infância e expectativa de vida longa; 2. têm um peso

proporcionalmente alto em relação ao peso da mãe; 3. desenvolvimento motor lento; 4. grande plasticidade comportamental (grande capacidade de aprendizagem e imitação); 5. baixa mortalidade infantil; 6. maior atratividade (geralmente barulhentos e conspícuos); 7. têm um alto valor individual para os pais, visto que depositam um grande investimento neles.

Os animais estão distribuídos ao longo de um *continuum* entre as estratégias *K e r* devido a fatores ecológicos, que por sua vez, também interferem na distribuição de fêmeas no ambiente, o que implica em diferentes sistemas de acasalamento no sentido de maximização do sucesso reprodutivo (Sellén-Tullberg & Møller, 1993; Temrin & Tullberg, 1995).

O fenômeno de escolha de parceiro, em função de vantagens reprodutivas, é denominado seleção sexual (Darwin, 1952; Trivers, 1972), que, dentre outras implicações, pode resultar em disputas dos machos pelas fêmeas e influencia na estratégia de acasalamento adotada por uma espécie.

Os animais adotam diferentes estratégias reprodutivas de acordo com as características ambientais e custos energéticos inerentes ao processo. Segundo Alcock (1998), a poligamia ocorre quando um único indivíduo de determinado sexo forma ligações com mais de um indivíduo de sexo oposto. O sistema que envolve um macho e várias fêmeas (poliginia), única fêmea e vários machos (poliandria) e, o sistema bastante raro que envolve vários machos acasalados com várias fêmeas (poliginiandria), perdurando numa estação reprodutiva pelo menos.

A teoria da seleção sexual demonstra que os machos tendem a ser poligínicos, visto que, há uma assimetria básica em relação à habilidade de produção de ovos entre os sexos no caso dos mamíferos. O gameta feminino maior requer mais recursos do que o gameta masculino e, por esta razão, a habilidade da fêmea em agregar recursos para reprodução é determinante no seu sucesso ou fracasso na produção de descendentes (Emlen & Oring, 1977). Além disso, fêmeas produzem muito poucos gametas em relação aos machos. Conseqüentemente há uma competição entre gametas machos por gametas

fêmeas (Alcock, 1998). Após a fecundação do óvulo, parte importante do custo reprodutivo recai sobre as fêmeas, seja durante a gravidez, seja durante a amamentação. Esta peculiaridade, torna as fêmeas mais seletivas e sensíveis aos custos dos cuidados parentais.

Assim, a contribuição do macho para seus descendentes pode ser primordialmente genética ou através da habilidade do controle de recursos que a fêmea precisa para reproduzir.

A poliginia pode ser caracterizada por envolver a defesa de várias fêmeas contra as tentativas de acasalamentos de outros machos (um harém), a defesa de território ou locais de ninhos em torno dos quais mais de uma fêmea gravita, tanto para acasalar como para procriar. Observa-se que em espécies onde os machos não provêm cuidados parentais, o sistema de acasalamento é diretamente influenciado pela distribuição de recursos requeridos pelas fêmeas para a reprodução (Davies, 1991). Entretanto, este sistema apresenta um limite.

Várias explicações têm sido oferecidas para que alguns machos parem de procurar por mais fêmeas após encontrarem uma. Como exemplo temos as duas hipóteses que foram formuladas por Emlen e Oring (1977): a primeira, denominada “acasalamento guardião”, discute que a fêmea, após copular com um macho, poderá copular com outro posteriormente, que terá mais chances de fertilizar seus ovos e que, portanto, o macho ficaria guardando a fêmea após a cópula para evitar tal evento. A segunda, denominada “acasalamento de assistência”, define a atitude do macho prover uma única fêmea para ajudar a abastecer o descendente num ambiente onde o investimento parental do macho possa influenciar muito na sobrevivência e desenvolvimento do filhote.

A poligamia ocorre sempre que a qualidade dos territórios dos machos varie tanto que algumas fêmeas tenham um maior “ajustamento” (*fitness*) quando acasaladas com um macho poligâmico num território de alta qualidade do que teriam se estivessem acasaladas monogamicamente com um macho num território de baixa qualidade. Assim, à medida que os machos, progressivamente,

aumentam a fecundidade de um único acasalamento, os sistemas de acasalamento progridem da promiscuidade (menor cuidados para com os filhotes), através da poligamia, até à restrita monogamia (máximo de cuidado para com os filhotes).

Segundo Kleiman (1977), monogamia é o sistema de acasalamento no qual os pais permanecem juntos por pelo menos, uma estação reprodutiva. Enquanto mais de 90% das espécies de aves são monogâmicas, menos de 5% das espécies de mamíferos têm sido relatadas como monogâmicas. Dentre os mamíferos, a monogamia é mais freqüente em primatas e roedores. Como os machos não amamentam, eles exibem certas respostas que indiretamente beneficiam os filhotes, tais como armazenamento de alimento, defesa territorial e arrumação do ninho (Manning & Dawkins, 1992; Guerra, 2003). Exemplos de vantagens diretas incluem recursos como um local de ninho, território, presentes nupciais, cuidados paternos e ausência de parasitas contagiosos, enquanto vantagens indiretas incluem genes para atratividade sexual e viabilidade dos descendentes, sendo que as oportunidades para benefício direto são mais óbvias em espécies com cuidados biparentais ou cuidados uniparentais por parte dos machos que em espécies sem cuidados dos machos (Moller & Thornhill, 1998).

A permanência da estabilidade do casal durante toda a vida, ou apenas numa estação de acasalamento, permite a divisão dos custos energéticos da criação dos filhotes e o aumento do sucesso reprodutivo (Elwood, 1975; Waring & Perper, 1980). Em mamíferos, a gestação dos filhotes é interna e os custos da reprodução são mais elevados na fase de amamentação, pois além da produção de leite, as mães transportam, limpam o corpo, transferem calor (termorregulação) e despendem energia protegendo os filhotes contra predadores. Em aves, a gestação ocorre fora do corpo das fêmeas e os machos colaboram ativamente para aquecer e proteger os ovos, pois os filhotes são extremamente vulneráveis a predação, tanto antes quanto após a eclosão do ovo, e os cuidados parentais são exibidos eficientemente por ambos os sexos (Alcock, 1998).

A monogamia está relacionada com os cuidados biparentais à prole. Em certas espécies de mamíferos, os filhotes crescem muito lentamente, exibem peso

corporal elevado, em relação ao corpo da mãe, e são vulneráveis à ação de predadores e infanticídios intra-específicos. Dessa forma, o vínculo monogâmico e os cuidados parentais exibidos pelos machos minimizam os custos energéticos maternos e contribuem, portanto, para o aumento do sucesso reprodutivo (Guerra, 2003). Em roedores, por exemplo, a monogamia é caracterizada pela coabitação e exploração de uma mesma área, as cópulas são mais freqüentes entre indivíduos acasalados, os machos exibem cuidados biparentais e tanto estes quanto as fêmeas exibem reação de defesa contra indivíduos intrusos (Young *et al.*, 1998).

1.1. Implicações acerca dos Cuidados Parentais

O cuidado parental pode ser definido como qualquer forma de comportamento parental que aparece provavelmente para aumentar a aptidão de seus descendentes (Clutton-Brock, 1991) ou algum investimento do pai e mãe aumentando as chances de sobrevivência da prole e o sucesso reprodutivo (Trivers, 1972; Zeveloff, 1980). O comportamento parental é encontrado entre vertebrados e invertebrados. A qualidade e a quantidade em diferentes espécies são determinadas por fatores como risco de predação, clima, recursos naturais do ambiente e o sistema social (Estanislau, 2001).

O sistema de cuidado parental é dinâmico e modulado por diferentes variáveis neuroendócrinas, genéticas, biológicas ou ambientais, tais como variações hormonais, estímulos sociais vindos dos filhotes e dos parceiros, experiência prévia no cuidado dos filhotes, variações da temperatura, disponibilidade de alimento, coabitação, cópula e sistema de acasalamento. É determinado pela quantidade de investimento necessária para gerar e criar a prole, pela probabilidade de conseguir futuros acasalamentos e pela sobrevivência dos filhotes se algum dos pais não está presente (Wright, 1994).

Em diversas espécies de mamíferos, os filhotes são dependentes de cuidados parentais e isto tem um custo elevado, pois restringe a mobilidade, os

pais ficam mais expostos à predação e sofrem uma redução na atividade de forrageamento e consumo de alimento (Guerra, 2000). O cuidado parental inclui a preparação do ninho, a produção de grandes e nutritivos ovos, prover a prole antes e após o nascimento, termorregulação e o cuidado com os descendentes após a independência nutricional. Algumas respostas beneficiam de forma direta, e outras indiretamente aos filhotes. Respostas do primeiro tipo estão relacionadas à transferência de calor (postura de amamentação), amamentação, recuperação de filhotes extraviados e limpeza corporal dos filhotes. As respostas que beneficiam indiretamente podem ser exibidas por fêmeas e machos, tais como armazenamento de alimento, arrumação e limpeza do ninho, agressão *postpartum* e defesa territorial.

Tanto em aves como em mamíferos, os pais podem freqüentemente dar o máximo de seu gasto metabólico quando alimentam filhotes (Alcock, 1998). Os filhotes nestes casos apresentam diferentes níveis de maturidade após o nascimento e o cuidado parental ajusta-se a essas diferenças. De acordo com o nível de maturidade, eles podem ser classificados como altriciais, precoces e semi-altriciais ou semi-precoces (Rosenblatt, 1987; Estanislau, 2001). Os filhotes têm necessidades específicas, crescem em ritmo diferenciado e, portanto os custos energéticos dos cuidados parentais devem levar em conta a capacidade motora dos filhotes, peso corporal, desenvolvimento termo-regulatório e outros fatores. Com efeito os filhotes precociais em geral nascem com pêlos recobrando o corpo, de olhos abertos e se locomovem por conta própria, o que pode ser observado em eqüinos. Nas espécies altriciais, nos primeiros dias após o parto, os filhotes são muito imaturos e dependentes de cuidados. Em muitos casos, eles nascem sem pêlos e com os olhos fechados, necessitando de alimentos, calor e proteção contra predadores (Guerra & Vieira, 1989; 1990). Nestes casos presume-se imprescindível o cuidado parental para a sobrevivência dos filhotes nos primeiros dias de vida, pois são extremamente vulneráveis à predação e à falta de alimento. Devemos destacar duas funções principais para o cuidado parental: proteger os filhotes quando ainda estão frágeis e promover o seu desenvolvimento (Rosenblatt, 1987).

Na maior parte dos mamíferos, o macho tem pouco ou nenhum papel no que se refere aos cuidados com a prole. Após a atração mútua durante a estação de reprodução, necessária para efetuar a fertilização, o macho, na maioria das espécies de vertebrados, completou seus deveres familiares. Os filhotes desenvolvem-se dentro da fêmea, que fornece leite para sua amamentação durante algum tempo após o nascimento e que, freqüentemente toma conta deles por um longo período, dependendo da velocidade de crescimento. Com efeito, as fêmeas tendem a ser mais cuidadosas enquanto os machos focam mais investimento no acasalamento (Trivers, 1972; Clutton-Brock, 1991).

Existem algumas evidências na literatura de que às vezes o investimento materno a prole pode prejudicar direta e indiretamente as mães. Em muitas espécies de pássaros a mortalidade das fêmeas durante a estação reprodutiva é mais alta que dos machos, como resultado da predação durante a incubação (Lack, 1966; 1968). No caso de babuínos, aquelas mães que estão carregando bebês não desmamados registram uma taxa de mortalidade que é o dobro das fêmeas com filhotes desmamados (Altmann, 1980). Presume-se, deste modo, que mães e filhos possam discordar sobre quanto tempo deverá durar o período de investimento parental, sobre a soma de investimento parental que deve ser dado e sobre as tendências altruístas e egoístas dos filhos na medida em que estas tendências afetam outros parentes e a sua própria sobrevivência (Trivers, 1974).

Em algumas espécies de roedores, algumas fêmeas podem ter mais filhotes do que conseguem manter. Essas fêmeas podem realizar um infanticídio seletivo. Gandelman e Simon (1978) observaram que camundongos *Rockland-Swiss* albinos tipicamente produzem ninhadas de nove indivíduos. Quando foram acrescentados mais filhotes, ninhadas de 12 a 16 indivíduos, foram reduzidas pelas fêmeas. Fêmeas adultas sempre consomem os filhotes que matam, mas continuam a cuidar dos outros filhotes. Observaram também que elas matam filhotes menos desenvolvidos, de acordo com peso corporal.

Em humanos, alguns estudiosos apontam um fenômeno parecido com os benefícios do infanticídio seletivo. Com efeito, o pessoal do serviço de

assistência em países em desenvolvimento têm especulado, por vezes, que a morte de algumas crianças melhora a situação nutricional das restantes (De Meer & Heymans, 1993). O infanticídio pode ser considerado um mecanismo adaptativo, pois permite uma manipulação final da composição da ninhada de acordo com as condições fisiológicas e ambientais que prevalecem no nascimento. Além disso, a proporção de recursos alocada a filhotes subdesenvolvidos pode ser recuperada através do canibalismo. De acordo com a perspectiva evolucionária, os infanticídios servem como mecanismo eficiente para reduzir o tamanho da prole à capacidade física das mães. Além disso, o consumo da carcaça de filhotes mortos proporciona energia às mães e beneficia direta (menor competição da prole por leite materno) e indiretamente os filhotes sobreviventes (mães bem alimentadas produzem mais leite).

Observações relacionadas ao infanticídio demonstram que tanto o macho quanto a fêmea podem ser infanticidas, sendo que as fêmeas adultas são as responsáveis na maioria dos casos. Isto leva a crer que a prática do infanticídio seletivo proporciona às fêmeas, reprodutiva e competitivamente, maiores benefícios que aos machos (Labov *et al.*, 1985), visto que recaem sobre elas maiores custos energéticos de criação dos bebês (como a amamentação), além de mudanças fisiológicas que sofrem imediatamente após o parto (Stanton & Simpson, 2002). Além disso, alguns estudos indicam também que esse fenômeno pode estar relacionado com a estratégia reprodutiva feminina de reduzir investimentos a uma prole que, provavelmente, será vítima de infanticídio (Hrdy, 1979; Hyck, 1984).

Em diversas espécies de primatas, os adultos exibem respostas hostis dirigidas aos filhotes, principalmente quando ocorre competição por alimento ou quando dois machos competem pela mesma fêmea. Os maus tratos ou a negligência podem levar à morte dos filhotes, mas não estão necessariamente relacionados com o infanticídio (Trivers, 1974).

Vários estudos (Elwood, 1975; Elwood & Broom, 1978; Gubernick & Alberts, 1987; Teferi & Gubernick, 2000; Estanislau, 2001) demonstraram que os

machos exibem as mesmas qualidades de respostas que as fêmeas (exceto amamentação). Desta forma, presume-se que o investimento paterno exerce grande influência na manutenção da prole, visto que quando os machos ajudam as fêmeas no cuidado da prole ocorre um aumento na taxa de reprodução do casal, já que o intervalo de tempo entre os partos torna-se menor (Cantoni & Brown, 1997) e ocorre um maior número de ovos ou filhotes sobreviventes (Clutton-Brock, 1991). A literatura mostra que a presença do pai tem influência na abertura dos olhos, no desenvolvimento físico e comportamental dos filhotes (Elwood & Broom, 1978), bem como na sobrevivência da prole (Gubernick *et al.*, 1993). O comportamento paterno está relacionado com a alimentação, defesa dos filhotes de possíveis predadores, controle térmico da prole, crescimento físico dos filhotes e sobrevivência da prole em situações adversas, como, por exemplo, baixas temperaturas ou escassez de alimentos (Bart & Tornes, 1989; Wuensch, 1995). No caso dos roedores, o cuidado do pai refere-se à manipulação do material do ninho, limpeza do filhote, recuperação daqueles que são extraviados do ninho, proteção contra predadores e transferência de calor (Estanislau, 2001; Wang & Insel, 1996).

Uma vez que a participação do macho no cuidado com os filhotes é entendida como favorável ao desenvolvimento dos filhotes, os dados mais sólidos para a verificação desta hipótese devem ser provenientes de estudos onde são comparados grupos em que foi realizado a remoção do macho com grupos onde o casal cuida dos filhotes (Clutton – Brock, 1991; Mock & Fujioka, 1990). Além disso, Estanislau (2001) sugere que o estudo da influência da presença do pai sobre o sucesso reprodutivo do casal necessita da submissão dos animais a um tipo de situação adversa similar as principais enfrentadas por eles em seu ambiente natural. Segundo Elwood & Broom (1978), variar o tamanho da ninhada, introduzir ou remover outros adultos, podem provocar efeitos importantes nos cuidados parentais.

Tem sido demonstrado que o tamanho da ninhada afeta a responsividade materna de ratas (Grota & Ader, 1969) e mães da espécie *Mesocricetus auratus*

(Guerra & Nunes, 2001) lactantes. Além disso, sabe-se que em gerbilos da Mongólia, mães de grandes ninhadas cheiram e lambem seus filhotes mais freqüentemente, e ninhadas compostas de três filhotes exibem desenvolvimento comportamental e físico, mais rápidos (Elwood & Broom, 1978). Como foi visto acima, a interação mãe-filhote é um sistema bastante dinâmico e vários fatores interferem na responsividade parental em roedores. Poucos estudos foram realizados com espécies monogâmicas, em condições de laboratório. Desse modo, o principal interesse deste trabalho foi o de investigar como a presença ou ausência de cuidados do pai em uma espécie monogâmica (*Meriones unguiculatus*) interfere no sucesso reprodutivo e comportamento das fêmeas em situação de competição intra-específica, para tanto submetemos um grupo de fêmeas acasaladas e seus respectivos filhotes e outro grupo de fêmeas sozinhas e filhotes às condições de ausência e presença e de macho estranho da mesma espécie próximo ao território de ninho.

1.2. Descrição do Sujeito Experimental

O gerbilo da Mongólia (*Meriones unguiculatus*), é um roedor monogâmico de pequeno porte pertencente à ordem *Rodentia*, subordem *Myomorpha*, família *Muridae*, e subfamília *Gerbilinae*, originário da Mongólia, sul da Sibéria, norte da China e Manchúria, habita savanas, desertos e estepes, possui hábitos noturnos, é gregário e prefere viver em tocas por ele escavadas no solo (Nowak, 1991; MacDonald, 1995). Por volta de 1950, foram trazidos para os Estados Unidos para fins de pesquisa em laboratório, tanto na área médica quanto fisiológica e psicológica. Os primeiros estudos revelaram a fácil adaptação destes animais ao ambiente de laboratório (Nowak, 1991). No Brasil, os primeiros estudos experimentais com estes animais foram realizados no Laboratório de Psicologia Experimental da UFSC.

Estes animais são roedores de pequeno porte, não passando de 9 cm de comprimento corporal mais 9 cm de cauda. É um animal dócil ao manejo e de

fácil manutenção. Consome entre 5 a 8g de comida e de 4 a 7 ml de água por dia. Reproduz normalmente em cativeiro e seu ciclo reprodutivo, nas condições controladas do laboratório, é mensal. Atingem a maturidade sexual entre 10 a 12 semanas. A fêmea apresenta ciclo estral que varia em duração de 4 a 6 dias e há a possibilidade de estro cerca de 12h após o final do parto, no qual aproximadamente 86% das fêmeas encontram-se férteis. A gestação dura cerca de 24 a 26 dias e o número de filhotes pode variar de 3 a 12 neonatos. O tamanho médio da ninhada é aproximadamente de 4,5 filhotes. O desmame ocorre entre o 21º e 25º dia. Os filhotes geralmente abrem os ouvidos no 5º dia. Os incisivos surgem aos 12 dias. Os olhos abrem-se entre o 15º e 20º dia de idade. A vagina abre-se aos 40 ou 76 dias de vida (Thiessen & Yahr, 1977; Novak, 1991; Macdonald, 1995).

Algumas evidências experimentais colhidas pela equipe do Laboratório de Psicologia Experimental revelam poucas diferenças no peso corporal de filhotes machos e fêmeos (apenas 0,003g, em favor dos machos). No 31º dia de vida, os machos pesam cerca de 0,37g acima do peso das fêmeas. A mortalidade infantil é baixa (0,38 filhotes por ninhada), se comparada com as taxas observadas em ninhadas de *Rattus norvegicus* e *Mesocricetus auratus*. O hamster, por exemplo, apresenta uma taxa de mortalidade infantil de 1,52 filhotes por ninhada. A mãe, durante o período de amamentação, apresenta uma pequena variação de peso corporal (Baião, 2003).

O filhote de gerbilo da Mongólia pode ser classificado como mais voltado para o padrão altricial, se compararmos o processo reprodutivo com o de *R. norvegicus* e *M. auratus*. Com efeito, os filhotes são bastante dependentes do cuidado parental, nascem sem pêlos e com olhos e ouvidos envoltos por uma membrana, o que os torna muito vulneráveis às variações térmicas e predação, exigindo que a mãe fique continuamente em contato com a prole sendo que o leite produzido por elas é bastante diluído, composto por mais água e menos gordura e proteína (Pianka, 1970; Wilson, 1975). Elwood e Ostermeyer (1984) esclarecem que as fêmeas de gerbilo da Mongólia são potencialmente infanticidas de filhotes

não aparentados embora os machos apresentem também este comportamento. Não descartando a hipótese do infanticídio ser adaptativo para o animal que o pratica, ou seja, ao mesmo tempo em que é eliminado um concorrente adquire-se uma refeição rica em proteínas (Clutton-Brock, 1991).

Em roedores monogâmicos, nota-se que os casais são estáveis e tanto machos quanto às fêmeas exibem defesa territorial e cuidados à prole. O sistema biparental não é comum em mamíferos, de forma que existem poucos estudos que revelam os efeitos da presença de um macho sobre o desenvolvimento dos filhotes e performance reprodutiva.

2. OBJETIVOS DA PESQUISA

O presente estudo propõe-se a verificar se efeitos da presença do pai junto à mãe e a prole, em espécie monogâmica, são significantes para a sobrevivência e o desenvolvimento dos filhotes na situação de competição intra-específica. Em outro momento tentaremos desvendar se a presença de um outro macho estranho interfere no relacionamento do casal e se isto tem efeitos no desenvolvimento dos filhotes.

Desta forma, as perguntas a serem respondidas foram:

1. O comportamento materno se altera quando o pai está ausente e há presença de macho estranho?
2. Se ocorre alteração, como a fêmea equilibra a necessidade de defesa de território e cuidados com os filhotes ao longo de seu desenvolvimento (do nascimento até a abertura de olhos)?
3. A ausência do pai interfere no desenvolvimento dos filhotes? O ganho de peso é diferente para filhotes machos e fêmeas do grupo uni e biparental?

3. MATERIAL E MÉTODO

3.1. Sujeitos

Foram utilizados animais adultos de gerbilos da Mongólia (*Meriones unguiculatus*), sendo 11 casais (Grupo Biparental) e 10 fêmeas (Grupo Uniparental – Os machos (pais) foram retirados no 1º dia *postpartum*), com seus respectivos filhotes. Os animais tinham aproximadamente 90 dias de idade no início do experimento e foram escolhidos de forma aleatória em relação à experiência parental. Todos foram obtidos da criação do biotério do Laboratório de Psicologia Experimental da UFSC.

3.2. Equipamentos

Os gerbilos foram mantidos em caixas de polipropileno para manutenção e reprodução. Caixas estas previamente numeradas e etiquetadas, para permitir o controle dos animais. Nas etiquetas, fornecidas pelo próprio Laboratório de Psicologia Experimental da UFSC, constava: o número da caixa, o tipo de experimento, data de acasalamento, data de nascimento dos animais, número de filhotes machos e fêmeos na ninhada e um item para registrar observações.

Cada caixa de polipropileno foi dividida com tela interna separando uma área de 40cm de comprimento x 38cm de largura x 23cm de profundidade e outra área de 20cm de comprimento x 38cm de largura x 23cm de profundidade, fechada na parte superior com suporte de madeira e lâmina de vidro. O bebedouro (de vidro com tampão de borracha e bico metálico) estava acoplado neste suporte de madeira.

As caixas de polipropileno foram dispostas dentro de uma sala-biotério cuja temperatura variava entre $22 \pm 1^\circ\text{C}$, com ciclo claro/escuro de 12h. Este local é iluminado com lâmpadas fluorescentes, tipo luz do dia, acendendo automaticamente às 7h.

Cada caixa recebeu substrato especial de serragem variando em cerca de $\pm 200\text{g}$. A alimentação foi *ad libitum*, constando de água, ração industrial

peletizada para roedores (CR-1 – Nuvilab®, produzida pela Nuvital Nutrientes Ltda.).



Figura 1. Detalhes da caixa-viveiro utilizada nas sessões experimentais. Uma grade metálica permitia que o casal ou fêmea adulta de gerbilo da Mongólia fosse exposto à presença de um macho estranho, sem contato físico.

O comportamento dos animais foi filmado utilizando-se os seguintes materiais:

a) câmera filmadora Panasonic Color View Finder®, acoplada a vídeo - cassete da marca Philco®, para gravações de 1h.

b) fitas VHS de qualidade extra (T-120 min).

c) caixa de polipropileno, preparada para filmagem, com 38cm de largura x 60cm de comprimento x 23cm profundidade, com substrato de serragem fina (aproximadamente 200g), com suporte de madeira superior suportando lâmina de vidro para permitir a filmagem e evitar a fuga dos animais.

Para coletar os dados foram utilizados os seguintes materiais:

a) micro-computador *pentium* 166 MHz portando o *software SmartRat* (12 cronômetros múltiplos que registram tempo e frequência), visando registrar tempo e/ou frequência das categorias estudadas,

b) televisor 20” (marca Philco®) acoplado a um vídeo - cassete (marca Philco®) para assistir as gravações realizadas e,

c) folhas padronizadas para o registro dos resultados.

Por fim, foi utilizada também uma balança eletrônica de precisão marca Gehaka BG-200® para o registro das variações de peso corporal dos indivíduos adultos e filhotes.

3.3. Procedimentos**3.3.1. Separação e Acasalamento dos Animais**

Os gerbilos destinados a esta pesquisa foram separados nas caixas destinadas ao experimento, sendo que previamente encontravam-se em caixas onde havia indivíduos de um só sexo, ou seja, caixas com fêmeas e machos excedentes.

Utilizou-se como critério, para formação dos casais, acasalar macho e fêmea com pelagens de cores diferentes, visando facilitar a identificação do sexo de cada animal durante as filmagens e coleta de dados.

3.3.2. Filmagens

As filmagens foram realizadas no período de 11/12/03 a 05/01/2004, sendo que houve maior número de nascimentos no verão. Os animais foram submetidos a este procedimento no 1º, 7º, 14º e 21º dia após o parto, em sessões experimentais de 60min de duração e realizadas entre 16:00 e

18:00h. Este período foi dividido em duas fases: PI) Por trinta minutos foram filmadas fêmeas em sistema uniparental com filhotes ou fêmea em sistema biparental com filhotes; PII) Nos trinta minutos subseqüentes era colocado um macho adulto da mesma espécie num espaço de 20cm de largura x 38cm de comprimento, separado por tela de arame possibilitando contato visual, olfativo e auditivo entre os indivíduos alocados nos dois compartimentos da caixa.

A câmara filmadora foi posicionada acima da caixa-viveiro dos animais focalizando somente o espaço onde estes se encontravam. Todo o aparato foi acomodado num canto isolado da sala e as atividades no biotério ficaram restritas à manutenção dos animais. A circulação de pessoas dentro do biotério também foi reduzida para evitar estresse dos animais durante as filmagens. A alimentação peletizada ficou disposta diretamente sobre o substrato da caixa.

3.3.3. Coleta de Dados

Os dados coletados foram quantificados através da utilização do *software SmartRat*¹, com a finalidade de registrar, a variação comportamental das famílias de gerbilos estudados. Para o registro, foi previamente desenvolvido um catálogo de categorias comportamentais mutuamente excludentes para cada animal. Porém, a categoria comportamental referente ao contato físico foi registrada simultaneamente com outras categorias tais como, auto-limpeza, e limpar filhotes. As categorias comportamentais foram subdivididas de acordo com o repertório comportamental ao qual pertencem, seguindo o critério de divisão do comportamento parental em direto e indireto (Trivers, 1974). Assim, as categorias comportamentais estudadas de acordo com a especificidade foram as seguintes:

¹ Programa de computador pertencente ao Laboratório de Psicologia Experimental, elaborado pelo Prof. R.F. Guerra com a participação dos alunos. O programa apresenta comandos à partir de janelas e comporta até 12 cronômetros inteligentes, cada cronômetro corresponde a uma categoria comportamental especificável pelo usuário. Possui contador regressivo para definir sessões experimentais e permite a impressão dos dados coletados.

3.3.3.1 Categorias pertencentes ao repertório do comportamento parental direto:

a) *Tempo despendido e número de episódios em contato físico com os filhotes*: quando um dos indivíduos adultos encosta qualquer parte de seu corpo em mais da metade do número total de filhotes da prole. Inclui postura de amamentação, que não foi quantificada separadamente devido à dificuldade na observação deste comportamento.

b) *Tempo despendido e número de episódios de cheirar e/ou limpar os filhotes*: quando um dos indivíduos adultos encosta seu focinho nos filhotes, exibindo movimentos exploratórios do focinho sobre a superfície corporal dos filhotes (geralmente a superfície ventral e região anogenital).

3.3.3.2. Categorias pertencentes ao repertório do comportamento parental indireto:

a) *Tempo despendido e número de episódios em arrumação de ninho*: arrumar o ninho puxando as palhas com as patas dianteiras ou transportando o material na boca. Inclui também mordiscar e empurrar o material com as patas dianteiras.

b) *Tempo despendido e número de episódios de escavação do substrato*: escavar o substrato em qualquer lugar da caixa, inclusive no sítio do ninho, utilizando as patas dianteiras e jogar a palha para trás com as patas traseiras (também válida para tentativa de escavar os lados da caixa e a divisória que separa os dois compartimentos da caixa).

c) *Tempo despendido e número de episódios contato físico pai-mãe*: quando macho e fêmeas adultos do grupo biparental encostam qualquer parte de seu corpo no consorte. Inclui hetero-limpeza entre estes indivíduos.

3.3.3.3. Categorias pertencentes ao repertório comportamental geral:

a) *Tempo despendido e número de episódios em atividade locomotora*: deslocamento de um local para outro da caixa, utilizando-se das quatro patas, podendo tocar as laterais da caixa com as patas dianteiras.

b) *Tempo despendido e número de episódios em auto-limpeza corporal (self-grooming)*: consiste no próprio animal lamber a superfície de seu corpo. Inclui-se aqui coçar o corpo com uma das patas traseiras.

Além da caracterização comportamental descrita acima, todos indivíduos participantes deste estudo (exceto o macho adulto estranho), foram pesados a cada três dias. Os filhotes foram pesados separando-os de acordo com o sexo. Foi considerada também a quantidade de filhotes nascidos e sobreviventes conforme os respectivos sexos.

3.3.4. Análise dos Dados

Os dados referentes às categorias comportamentais foram comparados de forma inter-grupal: fêmea em sistema biparental *versus* fêmea em sistema uniparental, na ausência e presença de macho estranho, para tanto foi utilizado teste *t* para amostras independentes; e intra-grupal: fêmea em sistema biparental na ausência *versus* presença de macho estranho, fêmea em sistema uniparental na ausência *versus* presença de macho estranho e macho adulto em sistema biparental na ausência *versus* presença de macho estranho, para estas comparações foi utilizado teste *t* para amostras correlacionadas.

A média de peso dos indivíduos adultos e dos filhotes, assim como número de filhotes da cada sexo, nascido e sobrevivente, ao longo das pesagens também foi comparado utilizando-se teste *t* para amostras independentes e correlacionadas (Weinberg & Goldberg, 1990).

4. RESULTADOS

4.1. Dados comportamentais

4.1.1. Comparação entre os grupos (teste t para amostras independentes).

4.1.1.1. Contato Físico Mãe-Filhote. Na ausência de macho estranho não houve variações significantes na performance das fêmeas tanto em tempo como em número de episódios. Na presença de macho estranho os resultados revelaram que as mães sozinhas exibiram significativamente maior número de episódios de contato físico com a ninhada ($t_{19} = 3,37$; $p < 0,01$) em relação às fêmeas mantidas em sistema biparental, como pode ser visto na Figura 2. A diferença entre as taxas temporais apresentadas pelos dois grupos não diferiu significativamente (ver Tabela 1, pg 35).

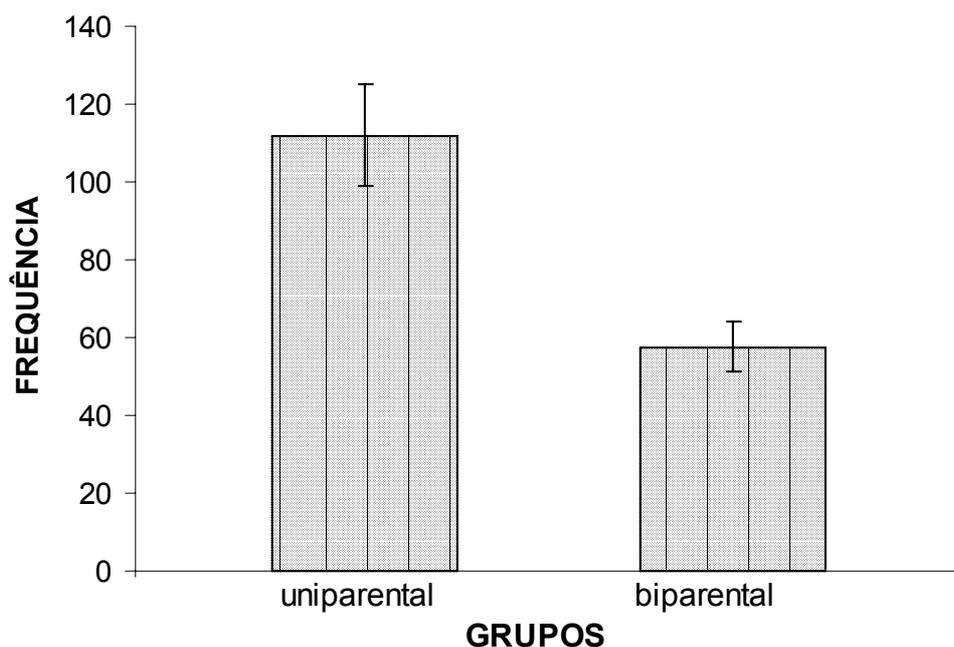


Figura 2. Número médio de episódios (\pm EPM) de contato físico com filhotes exibido por fêmeas mantidas em sistema uniparental e biparental na presença de macho estranho. A diferença entre as performances das fêmeas dos dois grupos foi estatisticamente significativa ($p < 0,01$; teste t).

4.1.1.2. Atividade locomotora. Na ausência de macho estranho não houve variações significantes na performance das fêmeas tanto em tempo como em número de episódios (ver Tabela 1). Conforme pode ser visto nas Figuras 3 e 4, na presença de macho estranho, as mães mantidas em sistema uniparental exibiram maior atividade locomotora que fêmeas mantidas em sistema biparental. A análise estatística revelou que as diferenças entre as performances das mães dos dois grupos foram significantes em relação ao tempo despendido na atividade ($t_{19} = 4,42$; $p < 0,01$) e número médio de episódios de locomoções ($t_{19} = 3,80$; $p < 0,01$).

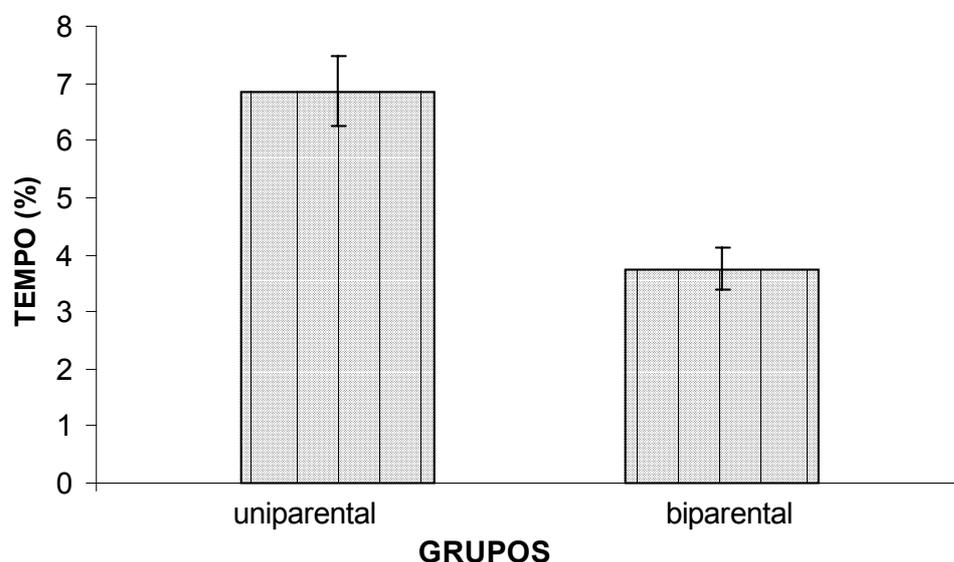


Figura 3. Tempo médio (\pm EPM), em porcentagem, despendido em locomoção exibido por fêmeas mantidas em sistema uniparental e biparental na presença de macho estranho. A diferença entre as performances das fêmeas dos dois grupos foi estatisticamente significante ($p < 0,01$, teste t).

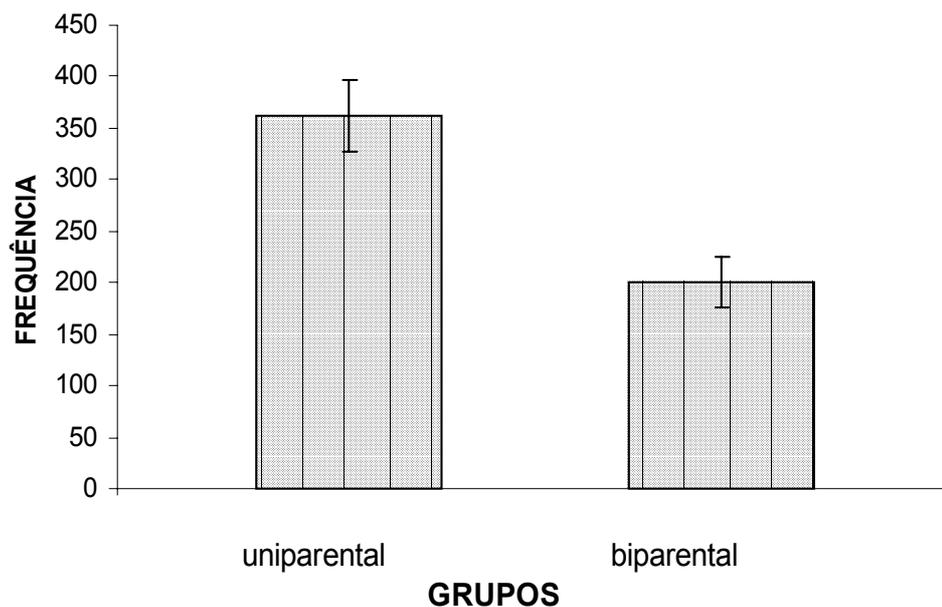


Figura 4. Número médio de episódios (\pm EPM) de locomoção exibido por fêmeas mantidas em sistema uniparental e biparental na presença de macho estranho. A diferença entre as performances das fêmeas dos dois grupos foi estatisticamente significativa ($p < 0,01$; teste t).

4.1.1.3. Arrumação de Ninho e Escavação de Substrato. Conforme pode ser visto na Tabela 1, as diferenças na performance de mães mantidas em sistema uniparental e biparental foram pequenas e estatisticamente não-significantes nas duas categorias, tanto no que diz respeito ao tempo despendido quanto número de episódios ($p > 0,05$), na ausência e na presença de macho estranho.

4.1.1.4. Auto-limpeza corporal. Na ausência de macho estranho não houve variações significantes na performance das fêmeas tanto em tempo como em número de episódios (ver Tabela 1). Diante de um macho estranho, as mães mantidas sozinhas exibiram níveis mais elevados de auto-limpeza corporal, como pode ser visto nas Figuras 5 e 6. As comparações entre as atividades das fêmeas

mantidas em sistema uniparental e biparental foram estatisticamente significantes, tanto no que diz respeito ao tempo ($t_{19} = 4,23$; $p < 0,01$) quanto ao número de episódios exibido pelos animais ($t_{19} = 4,45$; $p < 0,01$).

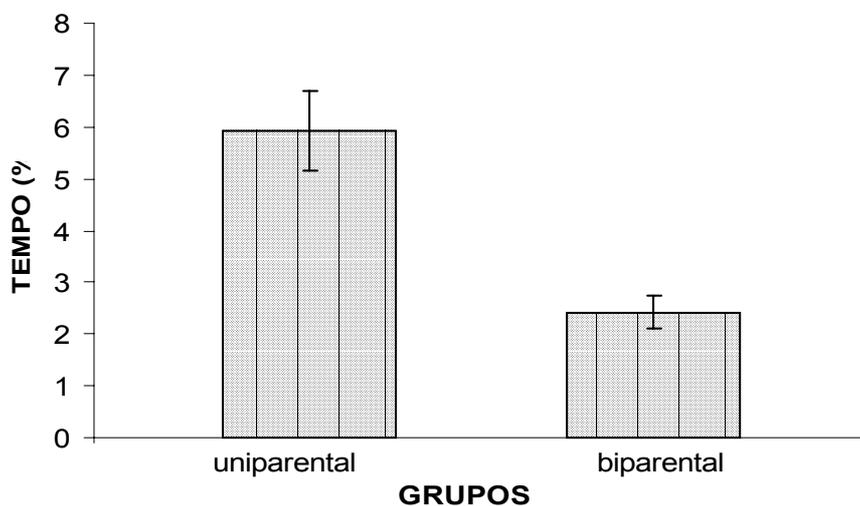


Figura 5. Tempo médio (\pm EPM), em porcentagem, despendido em auto-limpeza exibido por fêmeas mantidas em sistema uniparental e biparental, na presença de macho estranho. A diferença entre as performances das fêmeas dos dois grupos foi estatisticamente significativa ($p < 0,01$, teste t).

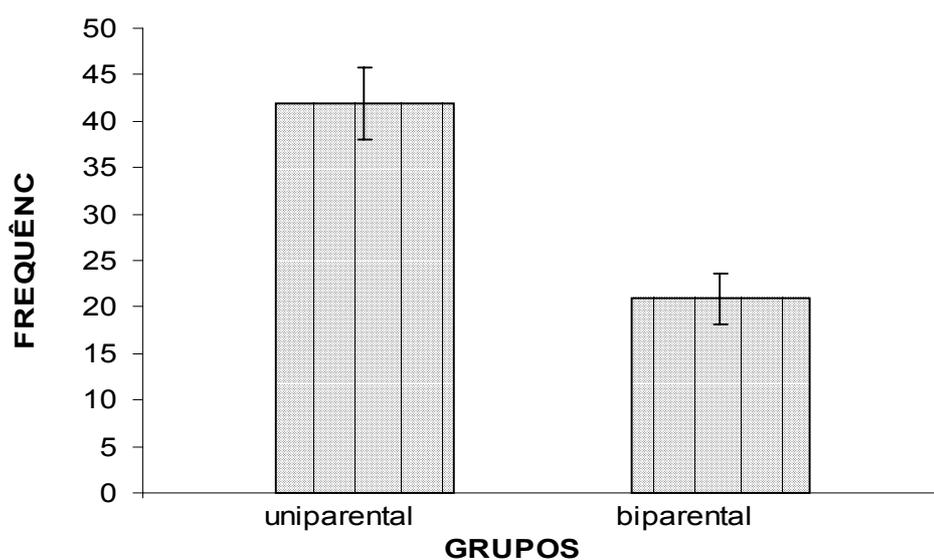


Figura 6. Número médio de episódios (\pm EPM) de auto-limpeza exibido por fêmeas mantidas em sistema uniparental e biparental na presença de macho estranho. A diferença entre as performances das fêmeas dos dois grupos foi estatisticamente significativa ($p < 0,01$; teste t).

4.1.1.5. Cheirar os filhotes. Os resultados indicam que as mães em sistema uniparental de criação dos filhotes exibiram níveis mais elevados de exploração dos filhotes que as mães mantidas em sistema biparental. O maior número de episódios de “cheirar os filhotes” das fêmeas mantidas em sistema uniparental foi estatisticamente significativo na ausência de um macho estranho ($t_{19} = 2,70$; $p < 0,05$; Figura 7). Na presença do macho estranho, as Figuras 8 e 9 mostram que as fêmeas do grupo uniparental exibiram significativamente maior atividade exploratória dos filhotes, tanto no que diz respeito ao número de episódios ($t_{19} = 2,59$; $p < 0,05$) quanto ao tempo despendido nesta categoria ($t_{19} = 2,18$; $p < 0,05$). Como pode ser visto na Tabela 1, esta foi a única categoria comportamental que apresentou diferenças inter-grupal na ausência de macho estranho.

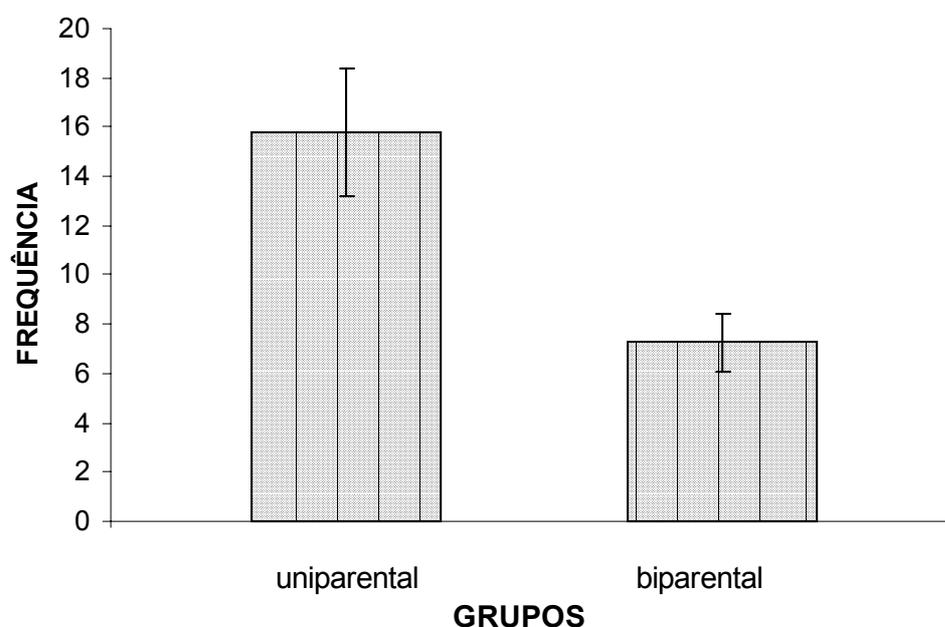


Figura 7. Número médio de episódios (\pm EPM) da categoria cheirar/limpar filhote exibido por fêmeas mantidas em sistema uniparental e biparental, na

ausência de macho estranho. A diferença entre as performances das fêmeas dos dois grupos foi estatisticamente significativa ($p < 0,05$; teste t).

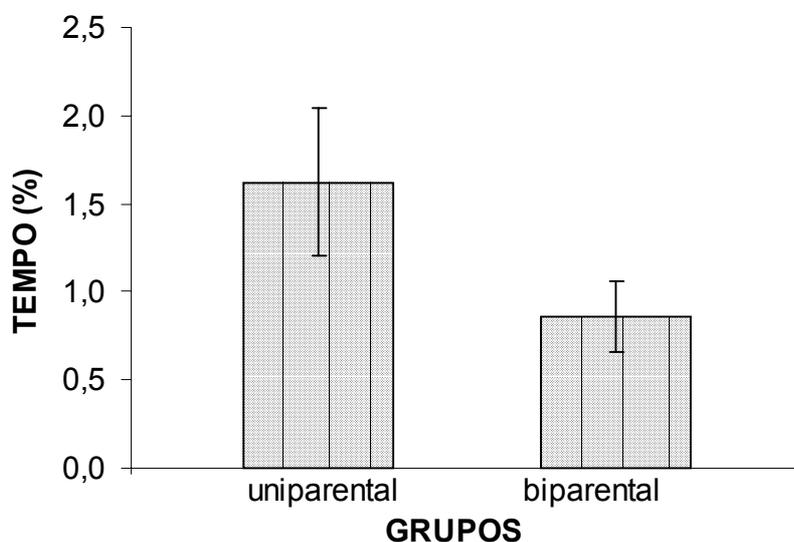


Figura 8. Tempo médio (\pm EPM), em porcentagem, despendido em cheirar/limpar filhote exibido por fêmeas mantidas em sistema uniparental e biparental na presença de macho estranho. A diferença entre as performances das fêmeas dos dois grupos foi estatisticamente significativa ($p < 0,05$; teste t).

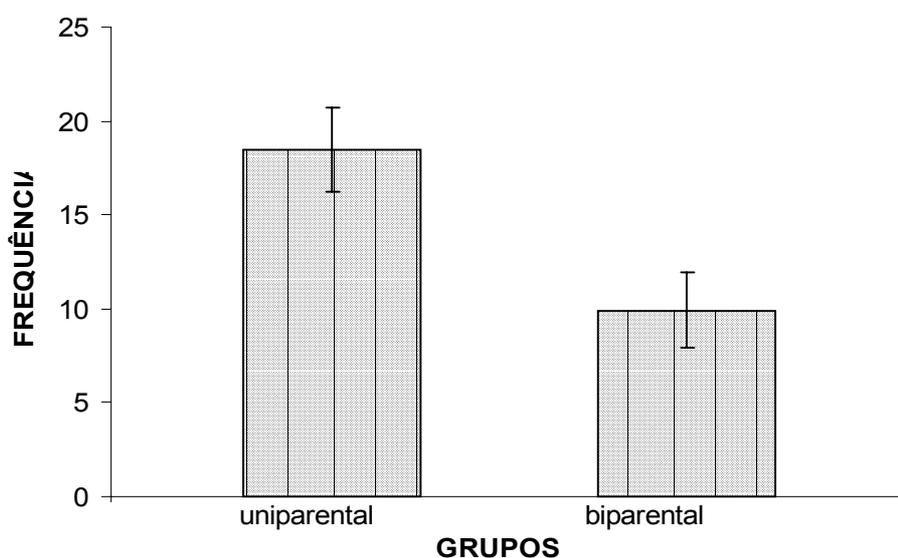


Figura 9. Número médio de episódios (\pm EPM) de cheirar/limpar filhotes exibidos por fêmeas mantidas em sistema uniparental e biparental na presença de

macho estranho. A diferença entre as performances das fêmeas dos dois grupos foi estatisticamente significativa ($p < 0,05$; teste t).

Tabela 1. Diferença entre os resultados (média e EPM) obtidos através das fêmeas nas condições uniparental e biparental, na presença ou não de um macho estranho. Análises intergrupais com o teste t para amostras independentes.

Comparação Comportamental Inter-Grupal				
	Tempo (%)		Número de Episódios	
Contato Filhote	Biparental	Uniparental	Biparental	Uniparental
Ausência ME	63,24 (\pm 5,44)	70,07 (\pm 3,71)	54,27 (\pm 6,42)	55 (\pm 7,29)
Presença ME	56,94 (\pm 4,25)	45,79 (\pm 3,17)	57,45 (\pm 9,29)	**112 (\pm 13,26)
Locomoção				
Ausência ME	3,75 (\pm 0,36)	3,04 (\pm 0,36)	142,5(\pm 16,09)	157 (\pm 20,61)
Presença ME	3,75 (\pm 0,36)	**6,86 (\pm 0,61)	200 (\pm 24,34)	**362(\pm 35,19)
Arrumar Ninho				
Ausência ME	2,29 (\pm 0,33)	3,04 (\pm 0,36)	20,09 (\pm 3,24)	26,1 (\pm 3,97)
Presença ME	2,81 (\pm 0,36)	2,59 (\pm 0,52)	27,91 (\pm 3,26)	32,8 (\pm 6,02)
Escavar Subst,				
Ausência ME	8,94 (\pm 2,36)	7,42 (\pm 1,88)	40,45 (\pm 8,36)	57 (\pm 11,75)
Presença ME	7,35 (\pm 1,66)	4,07 (\pm 1,15)	33,27 (\pm 5,94)	36,7 (\pm 6,76)
Auto-Limpeza				
Ausência ME	1,86 (\pm 0,39)	1,62 (\pm 0,42)	13,82 (\pm 1,72)	12,4 (\pm 1,54)
Presença ME	2,43 (\pm 0,32)	**5,94 (\pm 0,77)	20,91 (\pm 2,75)	**41,9 (\pm 3,83)
Cheirar/Limpar				
Ausência ME	0,86 (\pm 0,20)	1,97 (\pm 0,42)	7,27 (\pm 1,19)	*15,8 (\pm 2,60)
Presença ME	0,89 (\pm 0,16)	*2,53 (\pm 0,83)	9,91 (\pm 1,99)	*18,5 (\pm 2,24)

ME: Macho Estranho * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$

4.1.2. Comparações intra-grupais – (teste *t* para amostras correlacionadas)

4.1.2.1. Contato Físico com filhotes. O grupo das fêmeas em sistema uniparental, assim como os machos em sistema biparental exibiram menores taxas temporais e maiores números médios de episódios em contato com filhotes (para fêmeas do grupo uniparental: $t_9 = 4,82$; $p < 0,01$; $t_9 = 4,68$; $p < 0,01$; respectivamente; para machos em sistema biparental: $t_{10} = 2,212$; $p = 0,05$; $t_{10} = 2,424$; $p < 0,05$; respectivamente; Figuras 10 e 11), na presença que na ausência de macho estranho. O grupo das fêmeas em sistema biparental de criação dos filhotes não apresentou diferenças significantes para esta categoria na ausência e presença de macho estranho (ver Tabela 2).

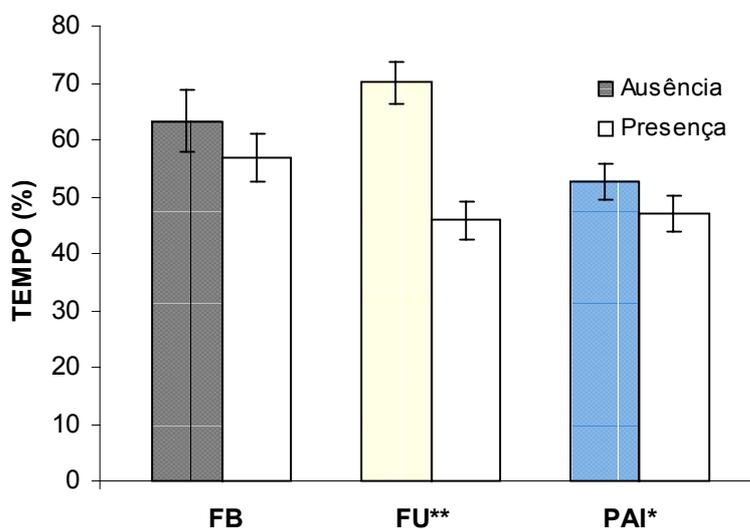


Figura 10. Tempo médio (\pm EPM), em porcentagem, despendido em contato físico com os filhotes exibidos por fêmeas em sistema biparental (FB), fêmeas mantidas em sistema uniparental (FU) e machos (PAI), nas fases I e II (i.e., ausência e presença de um macho estranho, respectivamente). ** $p < 0,01$; * $p < 0,05$.

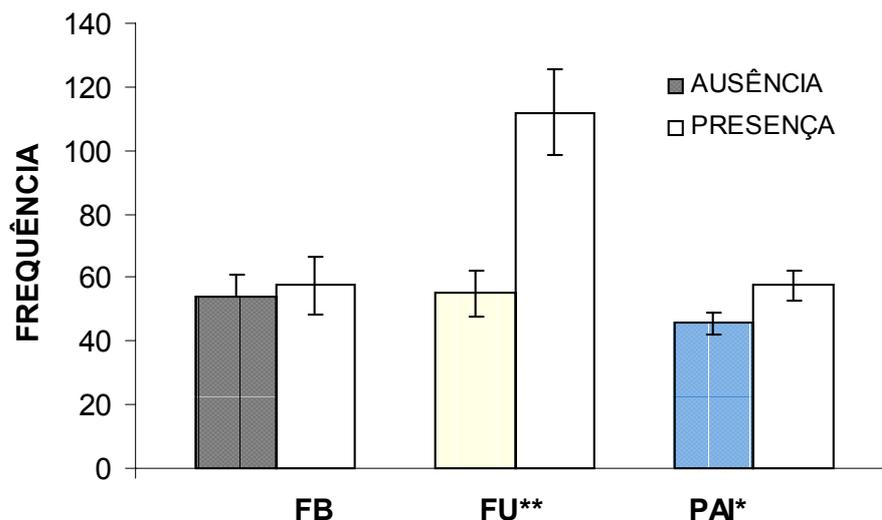


Figura 11. Número médio de episódios (\pm EPM) de contato físico com os filhotes exibido por fêmeas em sistema biparental (FB), fêmeas mantidas em sistema uniparental (FU) e machos (PAI), nas fases I e II (i.e., ausência e presença de um macho estranho, respectivamente). ** $p < 0,01$; * $p < 0,05$.

4.1.2.2. Atividade locomotora. Conforme pode ser visto nas Figuras 12 e 13, tanto as mães mantidas em sistema uniparental de criação dos filhotes, como aquelas mantidas em sistema biparental exibiram maiores taxas temporais e de frequência na presença de um macho estranho em relação a sua ausência. A análise estatística revelou que as diferenças entre a performance das mães do grupo uniparental nas duas condições foram significantes ($t_9 = 6,19$; $p < 0,01$; para tempo e $t_9 = 6,17$; $p < 0,01$, para frequência), assim como para mães do grupo biparental ($t_{10} = 2,27$; $p = 0,05$ e $t_{10} = 2,22$; $p = 0,05$; respectivamente). O pai em sistema biparental de criação dos filhotes apresentou diferenças significantes para esta categoria somente em número de episódios quando comparado suas performances na ausência e presença de macho estranho ($t_{10} = -2,55$; $p < 0,05$; Figura 13, ver Tabela 2).

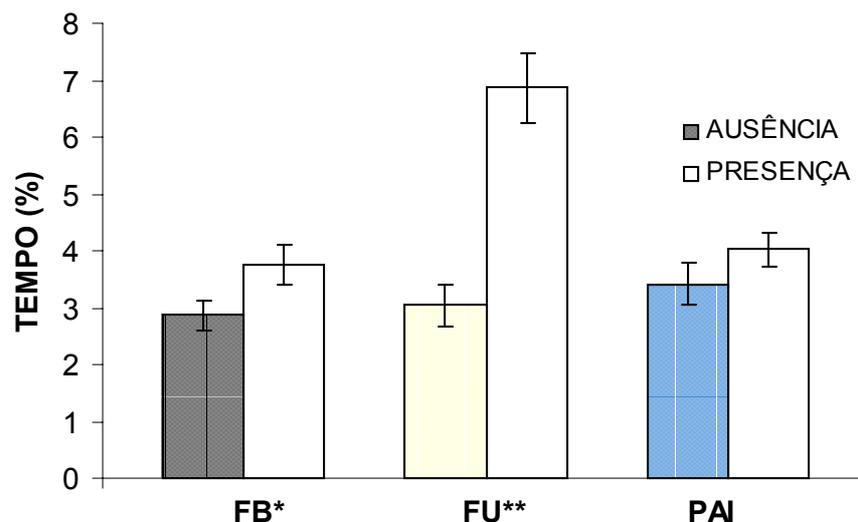


Figura 12. Tempo médio (\pm EPM), em porcentagem, despendido em locomoção exibido por fêmeas em sistema biparental (FB), fêmeas mantidas em sistema uniparental (FU) e machos (PAI), nas fases I e II (i.e., ausência e presença de um macho estranho, respectivamente). ** $p < 0,01$; * $p = 0,05$.

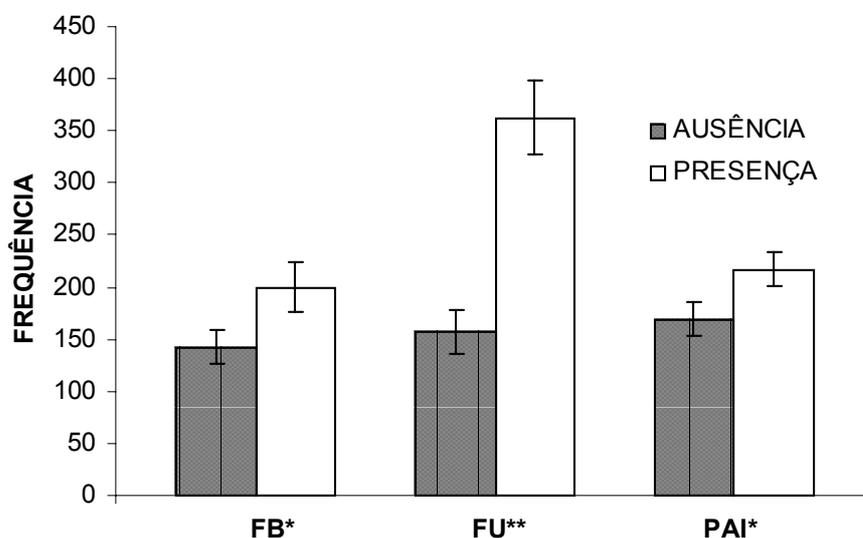


Figura 13. Número médio de episódios (\pm EPM) de locomoção exibido por fêmeas em sistema biparental (FB), por fêmeas mantidas em sistema uniparental (FU) e machos (PAI), nas fases I e II (i.e., ausência e presença de um macho estranho, respectivamente). ** $p < 0,01$; * $p < 0,05$.

4.1.2.3. Arrumar ninho. Houve aumento significativo do número de episódios desta categoria para fêmeas em sistema biparental de criação dos filhotes na presença de macho estranho ($t_{10} = -2,52$; $p < 0,05$). Fêmeas em sistema uniparental de criação dos filhotes e macho (pai) não apresentaram em sua performance diferenças significantes em relação à ausência e presença de macho estranho (ver Figura 14 e Tabela 2).

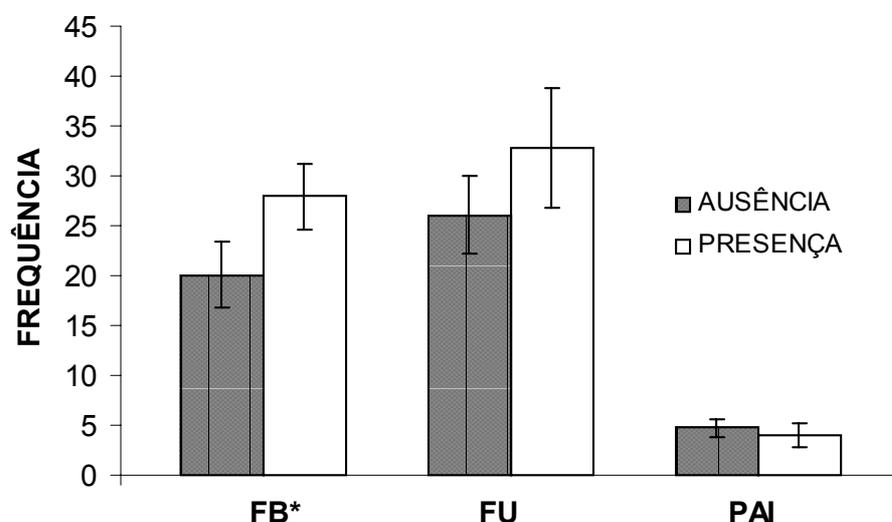


Figura 14. Número médio de episódios (\pm EPM) de arrumação de ninho exibido por fêmeas em sistema biparental (FB), por fêmeas mantidas em sistema uniparental (FU) e machos (PAI), nas fases I e II (i.e., ausência e presença de um macho estranho, respectivamente); * $p = 0,03$.

4.1.2.4. Escavar substrato. Conforme pode ser visto na Tabela 2, esta categoria não apresentou diferença significativa em relação à ausência e presença de macho estranho próximo ao território de ninho, tanto no que diz respeito ao tempo despendido quanto número de episódios ($p > 0,05$), para todos os indivíduos amostrados (FU, FB, PAI).

4.1.2.5. Auto limpeza corporal. Somente fêmeas em sistema uniparental de criação da prole apresentaram diferença significativa em tempo e número de episódios ($t_9 = 6,03$; $p < 0,01$; $t_9 = 6,08$; $p < 0,01$; respectivamente), sendo que houve aumento destas taxas na presença de macho estranho (Figuras 15 e 16; ver médias na Tabela 2).

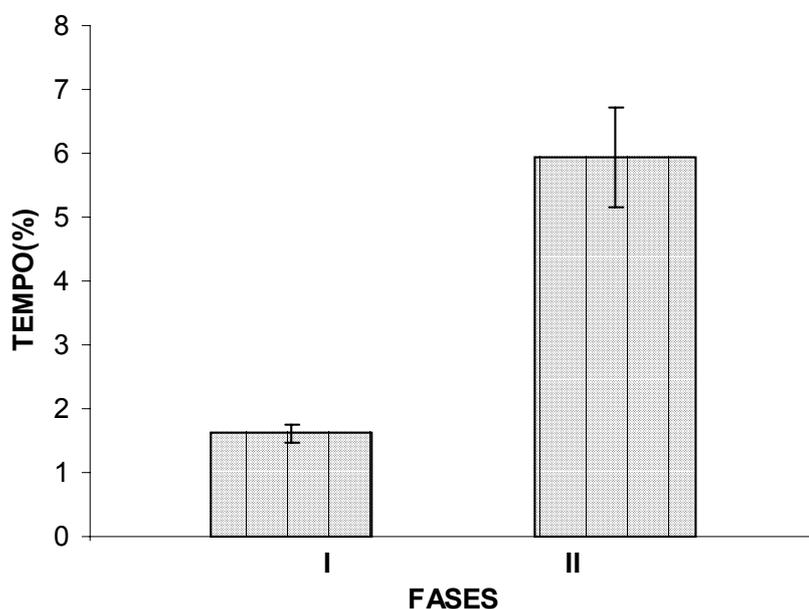


Figura 15. Tempo médio (\pm EPM), em porcentagem, despendido em auto-limpeza exibido por fêmeas mantidas em sistema uniparental, nas fases I e II (i.e., ausência e presença de um macho estranho, respectivamente). A diferença entre as performances nas fases I e II foi estatisticamente significativa ($p < 0,01$, teste t).

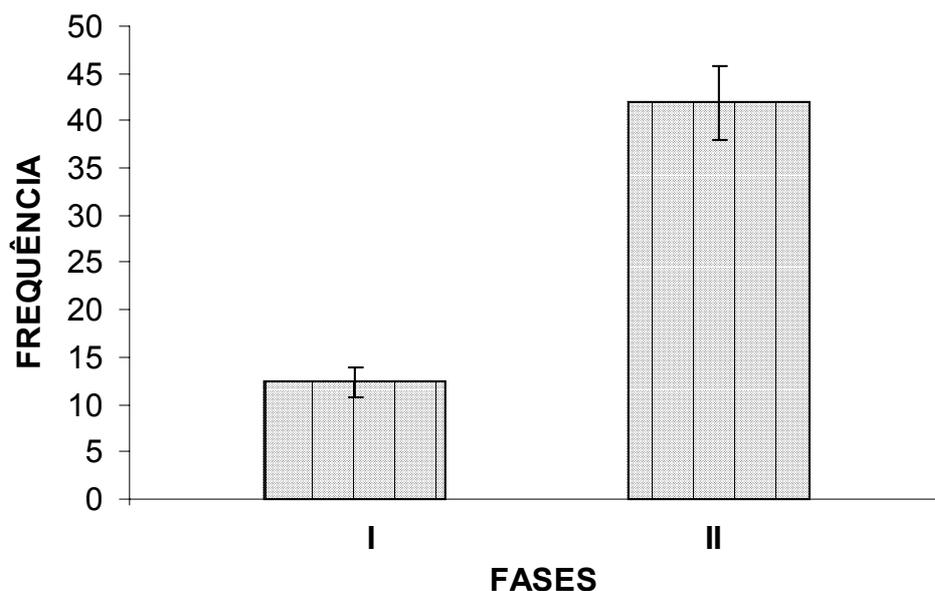


Figura 16. Número médio de episódios (\pm EPM) de auto-limpeza exibido por fêmeas mantidas em sistema uniparental, nas fases I e II (i.e., ausência e presença de um macho estranho, respectivamente). A diferença entre as performances nas fases I e II foi estatisticamente significativa ($p < 0,01$, teste t).

4.1.2.6. Cheirar/limpar filhotes. A performance desempenhada nesta categoria não se alterou significativamente em relação à ausência e presença de macho estranho para todos indivíduos (FB, FU, PAI) como pode ser observado na Tabela 2.

4.1.2.7. Contato pai/mãe. Esta categoria apresentou diferença significativa quando comparado tempo despendido e número de episódios, sendo que o tempo despendido nesta categoria diminui e o número de episódios aumenta na situação de presença de macho estranho (ver Tabela 2 e Figura 17).

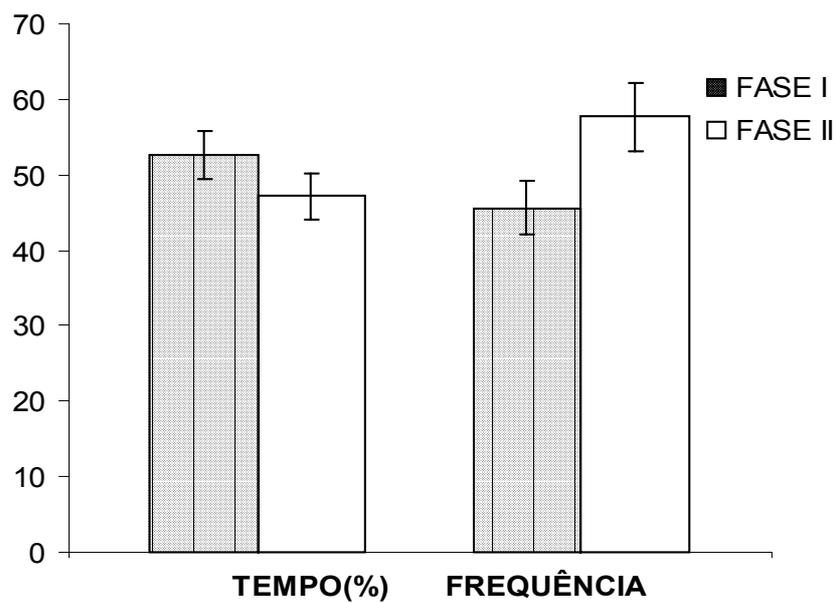


Figura 17. Tempo e número de episódios de contato físico pai-filhote (\pm EPM), exibido pelos machos na ausência (Fase I) e presença (Fase II) de um macho estranho. As diferenças relativas ao tempo ($p = 0,05$) e número de episódios ($p < 0,05$) foram estatisticamente significantes.

TABELA 2: Diferenças entre os resultados (média e EPM) obtidos por machos e fêmeas nas condições uniparental e biparental, na presença ou não de um macho estranho. Análises intra-grupais com o teste t para amostras correlacionadas.

<i>Comparação Comportamental Intra-Grupai</i>				
	Tempo (%)		Número de Episódios	
Contato Filhotes	Ausência ME	Presença ME	Ausência ME	Presença ME
biparental	63,24 (± 5,44)	56,94 (± 4,25)	54,27 (± 6,42)	57,45 (± 9,29)
uniparental	**70,1 (± 3,71)	45,79 (± 3,17)	55 (± 7,29)	**112 (±13,26)
pai	*52,69 (± 3,19)	47,14 (± 3,14)	45,64 (± 3,61)	*57,64 (± 4,64)
Locomoção				
biparental	2,86 (± 0,28)	*3,75 (± 0,36)	142,5 (± 16,1)	**200 (± 24,34)
uniparental	3,04 (± 0,36)	**6,86 (± 0,61)	157,4 (± 20,6)	**362,5 (± 35,1)
pai	3,42 (± 0,36)	4,02 (± 0,30)	169,30(± 15,9)	*217 (± 16,23)
Arrumar Ninho				
biparental	2,29 (± 0,33)	2,81 (± 0,36)	20,09 (± 3,24)	*27,91 (± 3,26)
uniparental	3,04 (± 0,36)	2,59 (± 0,52)	26,1 (± 3,97)	32,8 (± 6,02)
pai	0,34 (± 0,07)	0,28 (± 0,10)	4,72 (± 0,89)	4,00 (± 1,24)
Escavar Subst,				
biparental	8,94 (± 2,36)	7,35 (± 1,66)	40,45 (± 8,36)	33,27 (± 5,94)
uniparental	7,42 (± 1,88)	4,07 (± 1,15)	56,9 (± 11,75)	36,7 (± 6,76)
pai	9,95 (± 3,11)	5,02 (± 1,18)	36,64 (± 8,52)	32,55 (± 5,97)
Auto-Limpeza				
biparental	1,86 (± 0,39)	2,43 (± 0,32)	13,82 (± 1,72)	20,91 (± 2,75)
uniparental	1,62 (± 0,14)	**5,94 (± 0,77)	12,4 (± 1,54)	**41,90 (± 3,83)
pai	5,14 (± 0,52)	4,03 (± 0,43)	35,27 (± 2,77)	29,36 (± 3,03)
Cheirar/Limpar				
biparental	0,86 (± 0,20)	0,89 (± 0,16)	7,72 (± 1,19)	9,91 (± 1,99)
uniparental	1,97 (± 0,42)	2,53 (± 0,83)	15,8 (± 2,88)	18,5 (± 2,48)
pai	1,12 (± 0,23)	1,14 (± 0,21)	7,18 (± 0,93)	8,00 (± 1,25)
Contato				
Pai/Mãe	34,14 (± 5,20)	39,36 (± 2,56)	57,72 (± 4,90)	**96,64 (± 10,8)

ME: Macho Estranho * p < 0,05; **p < 0,01

4.2. Dados físicos

4.2.1. Peso dos pais (machos e fêmeas)

O peso das mães dos dois grupos não diferiu significativamente em todos os dias em que foram pesadas, porém, observa-se uma tendência de que as mães acasaladas apresentem peso maior e de que os machos (pais) sejam mais pesados que as fêmeas (mães) dos dois grupos, como apresentado na Figura 18.

Contudo, observa-se que a partir do 12º dia *postpartum*, as mães em sistema biparental de criação dos filhotes apresentam uma queda na média de peso individual e fêmeas em sistema uniparental apresentam aumento na média de peso individual. Este padrão (crescimento de um e queda de outro) se mantém a ponto de que no 21º dia *postpartum* as mães apresentem somente 0,28g de diferença entre as médias individuais de peso.

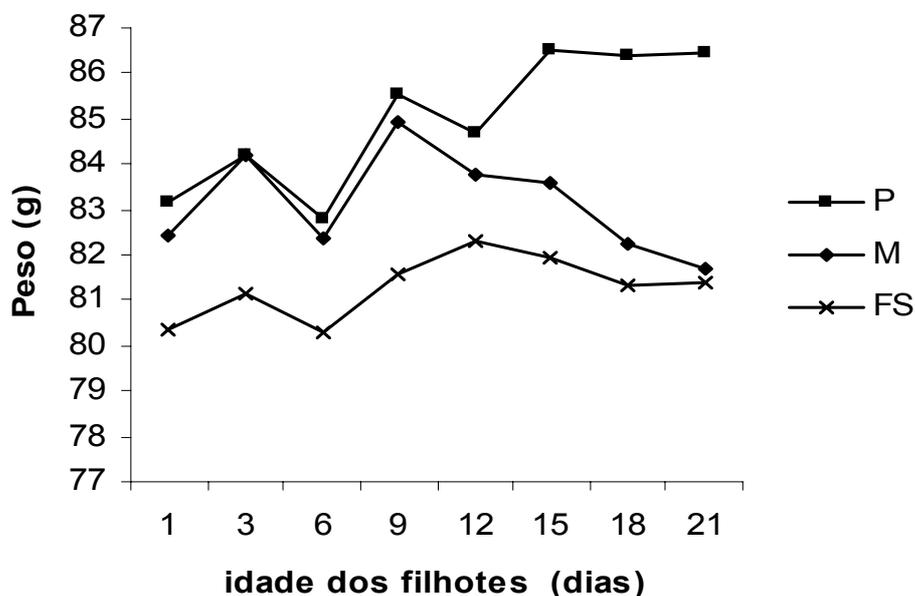


Figura 18. Variações do peso corporal (g) de fêmeas (M = mãe; FS = Fêmea sozinha) e machos adultos (P), do primeiro ao 21º dia *postpartum*.

4.2.2. Peso dos filhotes

A comparação da variação do peso dos filhotes dos dois grupos (uniparental e biparental), tanto entre machos quanto entre fêmeas, assim como entre filhotes de ambos os sexos, também não diferiram ($p > 0,05$) em todos os dias em que foram pesados (ver Figuras 19, 20 e 21).

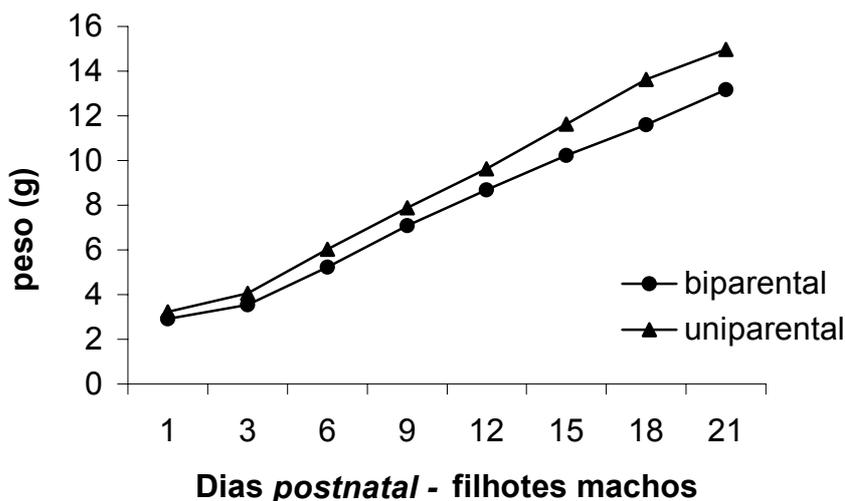


Figura 19. Variações do peso corporal (g) dos filhotes machos criados em sistemas uniparental e biparental (i.e., mãe sozinha e casal, respectivamente), do nascimento ao 21º dia de vida.

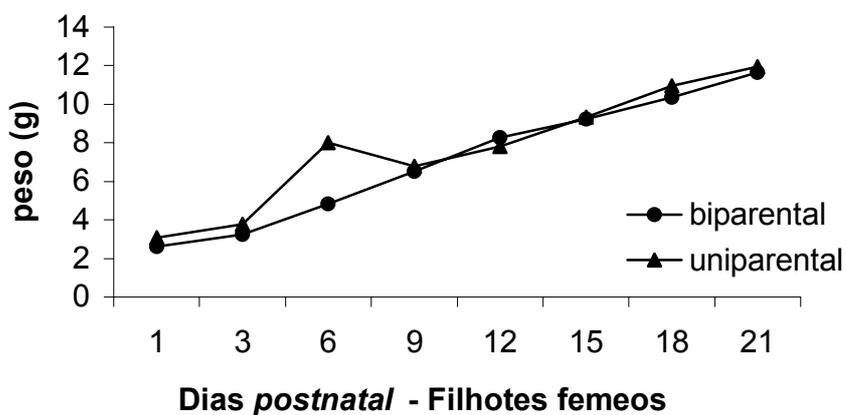


Figura 20. Variações do peso corporal (g) de filhotes fêmeas criados em sistemas uniparental e biparental (i.e., mãe sozinha e casal, respectivamente), do nascimento ao 21º dia de vida.

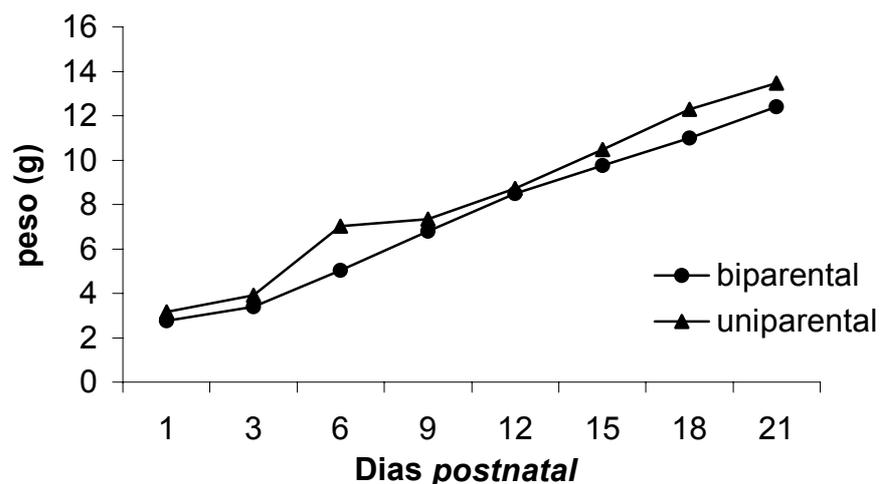


Figura 21. Variações do peso corporal (g) dos filhotes de machos e fêmeas criados em sistemas uniparental e biparental (i.e., mãe sozinha e casal, respectivamente), do nascimento ao 21^o dia de vida.

4.2.3. Natalidade X Mortalidade

A média do número total de filhotes machos nascidos em sistema biparental ($2,31 \pm 0,41$) e uniparental ($2,69 \pm 0,33$) não diferiram estatisticamente ($t_{19} = -0,728$; $p > 0,05$), assim como a média de filhotes fêmeas nascidos em sistema biparental ($2,61 \pm 0,40$) e uniparental ($2,69 \pm 0,26$) também não apresentaram diferença significativa ($t_{19} = -0,160$; $p > 0,05$).

Da mesma forma, a média do número de filhotes machos sobreviventes no último dia de pesagem também não diferiu significativamente ($t_{19} = -1,071$; $p > 0,05$), sendo que no sistema biparental a média foi de $1,69 (\pm 0,43)$ e no uniparental foi de $2,31 (\pm 0,38)$, contudo, observa-se tendência da média de filhotes sobreviventes no sistema uniparental ser maior que no grupo biparental (Figura 22).

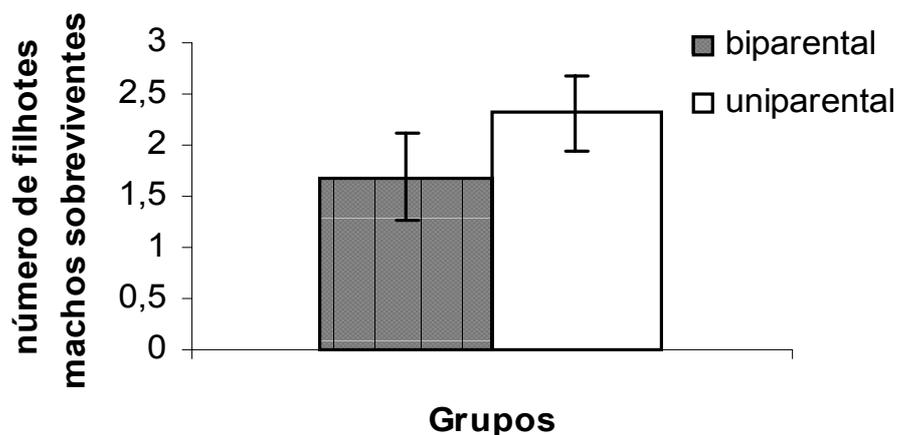


Figura 22. Número médio (\pm EPM) de filhotes machos, criados em sistemas uniparental e biparental, sobreviventes no 21^o dia após o nascimento. As diferenças no número de filhotes não foram significantes ($p > 0,05$).

A média de filhotes fêmeas sobreviventes nos dois grupos também não apresentou diferenças significantes ($t_{19} = -0,132$; $p > 0,05$), sendo que para filhotes do grupo biparental a média foi de 1,85 ($\pm 0,42$) e para o grupo uniparental foi de 1,92 ($\pm 0,4$).

Contudo, quando comparamos filhotes nascidos e sobreviventes dentro do mesmo grupo, observamos que a média de filhotes machos nascidos e sobreviventes do grupo biparental difere significativamente ($t_{10} = 2,31$; $p < 0,05$), como pode ser observado na Figura 23. No caso das fêmeas dos dois grupos e dos machos do grupo uniparental não houve diferenças significantes entre filhotes nascidos e sobreviventes (Tabela 3).

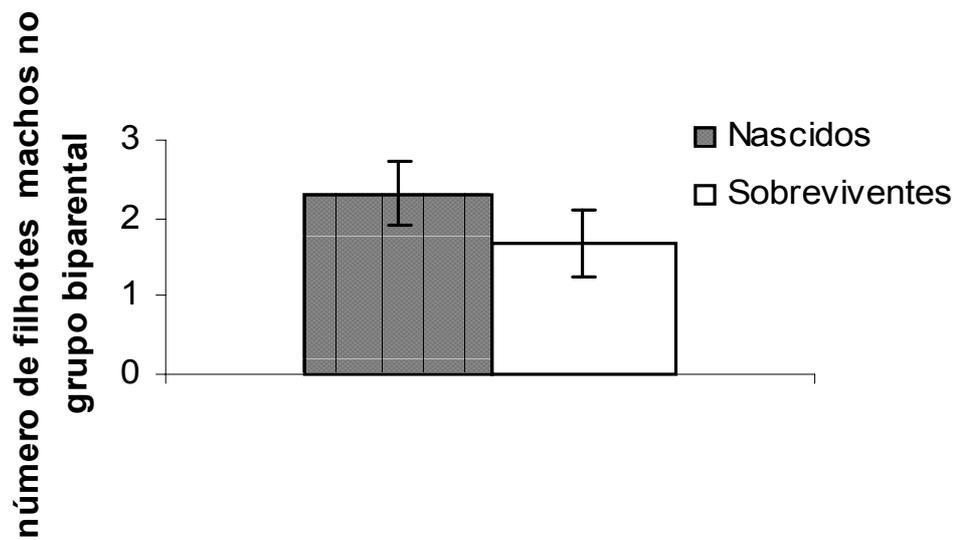


Figura 23. Número médio (\pm EPM) de filhotes machos nascidos e sobreviventes até o 21^o dia *postpartum*, criados em sistemas biparental. As diferenças foram estatisticamente significantes ($p < 0,05$).

Tabela 3. Comparação intragrupal de filhotes nascidos e sobreviventes, separando-os por sexo.

<i>Comparação intragrupal de filhotes nascidos e sobreviventes</i>			
Filhotes Machos	Nascidos	Sobreviventes	Teste t – amostras independentes
Biparental	2,31 (\pm 0,41)	1,69 (\pm 0,43)	$t_{(10)} = 2,31$; $p = 0,04$
Uniparental	2,69 (\pm 0,33)	2,31 (\pm 0,38)	$t_{(9)} = 1,59$; $p = 0,14$
Filhotes Fêmeos			
Biparental	2,61 (\pm 0,40)	1,85 (\pm 0,42)	$t_{(10)} = 1,64$; $p = 0,13$
Uniparental	2,69 (\pm 0,26)	1,92 (\pm 0,40)	$t_{(9)} = 2,03$; $p = 0,65$
Total			
Biparental	4,92 (\pm 0,38)	3,54 (\pm 0,56)	$t_{(10)} = 2,84$; $p = 0,01$
Uniparental	5,38 (\pm 0,58)	4,23 (\pm 0,39)	$t_{(9)} = 2,03$; $p = 0,07$

Por último, verificamos, durante todas as fases de desenvolvimento, evidências de infanticídios através da presença de filhotes mortos (constatado através de ferimentos) ou desaparecidos. Estes resultados podem ser vistos na Tabela 4, logo abaixo.

Tabela 4. Quadro demonstrativo dos dias em que foram observado ausência de filhotes machos e fêmeas ao longo dos dias em que os animais foram pesados.

<i>MORTALIDADE</i>	<i>biparental</i>		<i>uniparental</i>	
	m	f	m	f
Dia 1				
Dia 3	x	x	x	x
Dia 6		x		
Dia 9				
Dia 12		x		x
Dia 15	x	x	x	x
Dia 18		x		
Dia 21		x		

m = filhote macho; **f** = filhote fêmeo;

x = morte ou desaparecimento de filhotes.

5. DISCUSSÃO

5.1. Dados comportamentais

Neste estudo procurou-se verificar se a presença do pai e macho estranho interfere no investimento parental materno e, se isto ocorre, como esta variável no desenvolvimento dos filhotes quando em situação de competição intra-específica.

Segundo Guerra (2000), a interação mãe-filhote é muito dinâmica e vários fatores podem interferir neste processo (e.g.: a idade e o sexo dos filhotes, experiência materna ou disponibilidade de alimento), sendo que em diversas espécies de mamíferos, os cuidados maternos estão diretamente associados à sobrevivência do filhote e o sucesso reprodutivo da própria espécie.

A importância do comportamento das mães é melhor visualizado e compreendido em relação ao comportamento dos machos adultos pareados monogamicamente.

Devido a estes fatores adotamos a categorização do investimento parental do macho (IPM) de Kleiman e Malcom (1981), os quais propuseram dois eixos: *Direto e Indireto*. O IPM Direto consiste em ações do macho dirigidas diretamente ao filhote, tendo um efeito físico imediato sobre seu bem-estar. Alimentar, carregar e dormir com o filhote são exemplos de IPM direto. O IPM indireto envolve aquelas respostas que podem ser exibidas pelo macho mesmo na ausência de filhotes vindo favorecer estes últimos. Preservar um território, exibir reações agressivas dirigidas a conspecíficos e a predadores são exemplos de IPM indireto.

Nosso estudo demonstra que a presença do pai altera o comportamento das fêmeas visto que as mães quando estão sozinhas aumentam significativamente o *número de episódios em contato físico com os filhotes, tempo despendido e o número de episódios de locomoção, auto-limpeza e cheirar e/ou limpar os*

filhotes na presença de macho estranho, sendo esta última categoria também na ausência de macho estranho (ver Tabela 1).

As categorias contato físico e cheirar/limpar filhotes têm um efeito físico imediato sobre o bem estar dos filhotes, visto que o contato físico tem um importante papel no equilíbrio termodinâmico (Leon *et al.* 1985; Adels & Leon, 1986; Jans & Woodside, 1990; Blumberg *et al.*, 1992; Walton & Winne-Edwards, 1998), e a limpeza corporal dos filhotes tem função de limpeza propriamente dita, massageamento e estimulação tátil ativando algumas funções vitais no animal imaturo especialmente a excreção, surgimento e manutenção do vínculo de apego entre o genitor e o filhote (Guerra, 2000), fazendo parte do repertório de investimento direto nos filhotes.

Além disso, a limpeza anogenital dos filhotes promove a ingestão de urina permitindo que as fêmeas possam recuperar água e sais minerais perdidos durante a amamentação. Ao mesmo tempo, a limpeza anogenital dos filhotes permite a remoção de pistas olfativas que atraem predadores; esta categoria comportamental é, portanto, uma estratégia comportamental altamente estruturada e adaptativa para sobrevivência da prole de roedores (Friedman *et al.*, 1981).

Quanto à comparação das performances dos indivíduos adultos em relação à ausência e presença de macho estranho, notamos que tanto as fêmeas em sistema uniparental de criação dos filhotes quanto os machos (pais), apresentaram diminuição do tempo e aumento da frequência de contato físico com filhotes, sendo que fêmeas em sistema biparental não apresentaram alterações significantes quanto ao desempenho desta categoria nas duas condições, demonstrando tendência de que fêmeas em sistema uniparental de criação dos filhotes tendem a se comportar de forma semelhante ao macho na presença de macho estranho.

Segundo Estanislau (2001), as taxas de contato físico de machos e fêmeas com filhotes não se alteram quando cuidam dos filhotes sozinhos ou juntos,

assim como neste experimento quando em situação de ausência de macho estranho.

Contudo, na presença de macho estranho o número de episódios de contato com filhotes foi significativamente maior que para fêmeas em sistema uniparental de criação dos filhotes que fêmea em sistema biparental (ver Tabela 1), mas somando-se ao contato físico com filhotes exibido pelos machos e pelas fêmeas em sistema biparental a média desta categoria em sistema biparental sobe para $(115,09 \pm 6,97)$, valores estatisticamente significantes.

Segundo Elwood e Broom (1978), os filhotes de gerbilos, sem o cuidado do pai, perderão maior quantidade de calor corporal e, portanto, irão emitir mais vocalizações ultrasônicas, o que evoca maior cuidado materno. Foi notado também, que a presença do macho reduz a hipertermia em mães *Phodopus campbelli* mantidas a 23°C, reduzindo a duração dos episódios da ausência materna, promovendo o maior crescimento dos filhotes quando comparados com os de mães solitárias na mesma situação. Reduzindo a hipertermia materna, há uma melhora do contato da mãe com os filhotes e redução da demanda de água para manter a regulação termodinâmica em níveis adequados (Walton & Wynne-Edwards, 1998; Wynne-Edwards, 1998).

Em estudo utilizando outra espécie de roedor (*Microtus ochrogaster*), em que o sistema de cuidar dos filhotes é biparental, a presença do pai permitiu que as mães despendessem menos tempo no ninho e os filhotes desenvolveram-se mais rápido (iniciaram a ingestão de alimento e saíram do ninho mais cedo), em comparação com filhotes sem a presença do pai (Wang & Novak, 1992).

Contudo, os benefícios térmicos promovidos pelo contato ventral do pai podem ser superados pelos custos de reduzirem-se as chances de ser amamentado (Gubernick *et al.* 1993), visto que, a presença do pai pode fazer com que a mãe tenha que dividir a sua atividade com a prole e com o animal que coabita. Neste panorama, o macho pode apresentar como um competidor com a prole.

Nossos resultados estão de acordo com os resultados e postulações de Elwood e Broom (1978) e Estanislau (2001), que afirmam que a presença do pai está relacionada com a redução do número de episódios em que a mãe cheira os filhotes, visto que as fêmeas em sistema uniparental apresentaram número de episódios maiores para a categoria cheirar/limpar filhote na ausência de macho estranho. Quando na situação de presença de macho estranho esta categoria (cheirar/limpar) apresentou taxas maiores de tempo e número de episódios.

A categoria locomoção (pertencente ao repertório indireto pressupondo haver ligação desta com a demarcação de território) apresentou aumento significativo de tempo despendido (para fêmeas do grupo biparental e uniparental) e número de episódios (para as fêmeas de ambos os grupos e pai) na presença de macho estranho, sendo que quando comparamos fêmeas do grupo uniparental com fêmeas do grupo biparental, as do primeiro grupo apresentam maior tempo e frequência nesta categoria, fortalecendo o argumento de que fêmeas tenham que ajustar seu comportamento na ausência do macho (pai), realizando atividades que não beneficiem diretamente aos filhotes. A atividade locomotora indica o envolvimento maior das fêmeas em atividades básicas (arrumação de ninho ou armazenamento de alimento), mas também pode ser um indicador da perturbação provocada pela presença de um intruso.

Em relação à categoria arrumar ninho, somente a fêmea em sistema biparental de criação dos filhotes apresentou aumento de número de episódios na presença de macho estranho, podemos supor que este tipo de investimento seja mais frequentemente executado por elas que por machos, os quais encarregam-se mais da defesa do território (investimento indireto), assim ele permite que a fêmea concentre esforços em benefícios diretos o que não acontece quando as fêmeas encontram-se sozinhas tendo que investir nos filhotes de várias formas (vide maiores taxas de locomoção em relação às fêmeas do grupo biparental na presença de macho estranho - ver Tabela 1, Figuras 2 e 3).

O ninho, em roedores tem basicamente as seguintes funções: 1) um lugar que permite ao animal fugir das luzes e de predadores, 2) ajustamento das

funções térmicas durante o dia ou relacionada às variações climáticas sazonais, 3) ele funciona como reserva biológica para estocagem de alimentos, útil para prevenir roubos por competidores ou para prevenir a escassez de alimento no ambiente, 4) ele é lugar seguro e confortável que pode ser utilizado durante o sono, alimentação, repouso ou em momentos críticos durante a vida do animal, como a parturição e amamentação de filhotes, e 5) o ninho é um referencial no espaço que pode ser utilizado durante o forrageamento (Guerra & Ades, 2002).

De acordo com Lonstein e DeVries (1999), é comum aparecer diferenças nos pais e mães, porque ambos não recebem a mesma estimulação dos filhotes. De acordo com Stern (1996) a maior parte dos estímulos que fazem com que as fêmeas de ratos desempenhem seu papel é a estimulação das tetas.

Sob a condição de indivíduos de sexos opostos coabitarem o mesmo espaço, espera-se que ocorram envolvimento substanciais de ambos, machos e fêmeas, com os filhotes (Waring & Perper, 1979). Clark e Galef (2000) relataram, em um estudo, na qual gerbilos da Mongólia foram filmados 24 horas antes e 24 horas após o nascimento dos filhotes, que machos gerbilos raramente estavam presentes no ninho no dia que os filhotes nasceram, mas nos dias subsequentes despenderam muito tempo no ninho com os jovens.

Estudos onde foram formados um grupo em que o casal cuidava dos filhotes e outro em que a fêmea cuidava sozinha, observou-se que os machos cuidavam dos filhotes tanto quanto as fêmeas, porém, sua ausência não teve efeito sobre o comportamento delas (Shilton & Brooks, 1989; Priestnall & Young, 1978), tampouco foram encontradas diferenças de peso nas ninhadas. Alguns machos podem exibir padrões de comportamento parental muito semelhante àqueles apresentados pelas fêmeas, machos *Peromyscus* coabitam com fêmeas, recuperam filhotes, e desempenham outras atividades de cuidados para com os filhotes (Dudley, 1974).

Assim, os resultados obtidos levam-nos a crer que a presença do pai altera o comportamento materno de modo que as mães tenham mais tempo para investir

diretamente nos filhotes enquanto o macho se encarrega do investimento indireto, sendo que quando a mãe está sozinha ela tenta equilibrar as várias funções da maternidade (defesa de território, aquecimento dos filhotes, por exemplo) assumindo padrão comportamental intermediário entre machos (pais) e fêmeas (mães), aumentando sua atividade motora.

5.2. Dados físicos

5.2.1. Peso dos pais (machos e fêmeas)

Nossos resultados apresentam-se contraditórios em relação aos dados de Estanislau (2001), que afirma que as mães que cuidam sozinhas dos filhotes apresentam pesos médios maiores que as mães que cuidam dos filhotes com a presença do pai, sendo significante do 7º ao 12º dia após o parto. Neste experimento as mães em sistema biparental de criação dos filhotes apresentaram média de peso individual maior que as mães em sistema uniparental (porém a diferença de peso entre os grupos não foi significante em nenhum dos dias em que foram pesadas). Atribuímos esta diferença ao fato do nosso estudo apresentar a variável da competição intra-específica e ao maior desgaste físico da mãe do grupo uniparental que apresentou também maior atividade motora.

Entretanto, a partir do 12º dia *postpartum*, as mães em sistema biparental, que até este dia apresentavam pesos médios mais próximos aos do pai (que eram mais pesados), apresentam queda de peso a cada dia até o 21º dia *postpartum* chegando a uma média de peso semelhante a média das fêmeas em sistema uniparental.

Segundo Guerra e Nunes (2001), do 11º ao 17º dia *postpartum*, os filhotes ficam mais independentes de suas mães, uma vez que eles exibem aumento da atividade motora geral. Aparentemente a energia gasta pelas mães é mais crítica neste período, uma vez que as mães exibem maiores níveis de atividade locomotora e recuperação de filhotes do 13º ao 15º dia *postpartum*. Além disso, o

decréscimo da massa corpórea da mãe é mais visível em torno do 15^o e 17^o dia após o parto.

É sabido que as mães podem abortar ou reabsorver o feto através das paredes uterinas quando as condições ambientais são desfavoráveis (Harper, 1981). Como não foi verificado se as fêmeas da condição casal engravidaram, devemos considerar a possibilidade de que uma parte, ainda que pequena, do grupo tenha engravidado, contudo, isto implicaria em ganho de peso, e foi o que ocorreu até o 12^o dia após o parto, contudo, após este dia apresentaram queda de peso gradual. Uma das probabilidades é de que estas mães possam ter reabsorvido o feto em seu útero.

Desta forma, podemos considerar que a presença contínua do macho (pai) possa estar relacionada com a redução da taxa reprodutiva da fêmea no caso de competição intra-específica. Entretanto, esta variável (gravidez) é muito difícil de ser controlada devido à coabitação do casal.

5.2.2. Peso dos filhotes

Em relação aos filhotes, nossos resultados estão de acordo com os resultados de Estanislau (2001), que demonstram que os filhotes de mães em sistema uniparental de criação da prole apresentam em seu peso pequena superioridade em relação aos dos casais, porém sem terem sido encontradas diferenças significantes ao compararmos os pesos dos filhotes de cada sexo dos dois grupos no 21^o dia (no nosso caso) e no 25^o dia (no caso do experimento de Estanislau, 2001). Também não houve diferenças significantes quando foram comparados os pesos de todos os filhotes (ambos os sexos), distinguindo-os entre os criados em condição biparental e uniparental.

Alguns estudos não têm encontrado diferença no ganho de peso entre os filhotes criados com ou sem o pai, tanto em gerbilos (Elwood & Broom, 1978) como em camundongos (Gubernick *et al.*, 1993; Vieira & Brown, 2001). Nessa

última espécie não foi encontrada diferença significativa no desenvolvimento comportamental de filhotes, quando o pai também participava do cuidado da prole em relação aos filhotes criados apenas pelas mães (Vieira & Brown, 2001).

Desta forma, nossos dados oferecem um tipo de evidência de que os machos não promovem benefício ao ganho de peso dos filhotes ou a redução dos dispêndios energéticos da criação para as mães. Estes dados são semelhantes aos encontrados por Elwood e Broom (1978), e em estudo feitos com *Mus musculus* (Priestnal & Young, 1978) e *Dicrostonyx richardsoni* (Shilton & Brooks, 1989).

Contudo, em Gerbilos, quando as mães cuidavam sozinhas da prole, os filhotes foram mais lentos no desenvolvimento físico e comportamental. Eles abriram os olhos mais tarde e foram menos ativos do que filhotes criados na presença do pai e da mãe (Elwood & Broom, 1978), infelizmente dados a este respeito não foram coletados neste estudo. Estes resultados apontam as dificuldades para o estabelecimento do valor adaptativo dos cuidados paternos. Tudo indica que os benefícios são indiretos, pois a presença de um macho junto às ninhadas inibe a presença de predadores ou invasões de machos conspecíficos infanticidas.

5.2.3. Natalidade X Mortalidade

O sucesso reprodutivo dos animais está diretamente associado com o número de descendentes. Em princípio a regra básica é “quanto mais, melhor”. Entretanto, uma prole muito grande requer maior investimento parental e isto pode estar associado com maior mortalidade infantil, redução do potencial reprodutivo e estresse nutricional (Guerra, 2000).

Estudos, em que foi utilizado o camundongo da Califórnia como sujeito, mostrou que a presença do pai aumentou a sobrevivência dos filhotes em ambientes frios, onde os pais tinham que ‘forragear’ para conseguir alimento (Gubernick, *et al.*, 1993), além de ganharem mais peso (Dudley, 1974). Em outro

estudo com a mesma espécie, constatou-se que em situações de baixa temperatura do ambiente (8 a 10° C) 90% dos filhotes sobreviveram quando o pai estava presente no cuidado à prole e, quando o pai estava ausente, 45% dos filhotes morreram entre o nascimento e o desmame (Gubernick *et al.*, 1993). Wright e Brown (2000) em estudo com camundongos afirma que quando um macho tem que procurar por comida, ele despende mais tempo nesta atividade que a fêmea, e em compensação, come menos do que ela. Estes resultados indicam que os machos facilitam indiretamente o desenvolvimento da ninhada fornecendo comida à mãe.

Visto que as mães têm uma capacidade física limitada para criar seus filhotes, de forma que um critério simples e direto para verificação da capacidade materna é o número de glândulas mamárias. Segundo Gilbert (1986), o tamanho ótimo de uma ninhada seria aproximadamente a metade e o limite máximo seria o número equivalente de glândulas mamárias.

Parece, então, existir um tamanho de ninhada considerado “ótimo” para a espécie: nem tão pequena, composta por apenas um filhote, que não compense a mãe investir muitos cuidados e nem tão grande, composta por nove, por exemplo, que dificultasse os cuidados parentais com a ninhada (Grota & Ader, 1969; Elwood & Broom, 1978; Guerra *et al.*, 1997).

No momento em que o número de filhotes ultrapassa o limite físico das mães, estas podem exibir uma estratégia de ajustamento do tamanho da ninhada à sua capacidade física, por meio de rejeição de filhotes muito fracos e doentes ou através do infanticídio seletivo; como forma de diminuição dos gastos energéticos diante de uma prole inviável (Harper, 1981). Segundo Baião (2000), em gerbilos, a mortalidade infantil é rara, se comparada a outros roedores, atingindo uma média de 0,38 filhotes por ninhada.

Como forma de ajustamento da ninhada às condições ambientais e/ou às condições físicas da mãe, o infanticídio só é adaptativo nos primeiros dias após o parto; com o passar do tempo, ele se torna mais improvável e antieconômico e a

sua ocorrência pode revelar outros tipos de distúrbios (estresse, desnutrição, doenças, etc.) (Guerra, 2000). Além disso, em algumas situações, as mães podem negligenciar ninhadas “não-econômicas”, e conseqüentemente as ninhadas podem ser mortas por predadores ou de inanição (Guerra & Nunes, 2001).

No presente estudo foi verificado que os desaparecimentos de filhotes, aparentemente devido a infanticídio, ocorreram quando os filhotes apresentavam idade variada, diferentemente de outros estudos que mostram que este comportamento ocorre logo no início da amamentação (Labov *et al.*, 1985; Clutton-Brock, 1991; Guerra, 2003).

Houve redução do tamanho da prole tanto no grupo biparental ($p = 0,01$) como no uniparental ($p = 0,07$; não significante), que mantiveram a média de 3,54 ($\pm 0,56$) filhotes para o grupo biparental e 4,23 ($\pm 0,39$) filhotes para o grupo uniparental.

Segundo Clutton-Brock e Harvey (1976) e Vom Saal (1994), o infanticídio favorece principalmente os machos, pois reduz o número de competidores futuros de seus próprios filhotes e, ao mesmo tempo, permite que o macho infanticida tenha seus próprios filhotes com a fêmea. Na condição experimental imposta (de somente uma fêmea reprodutora disponível e dois machos adultos no ambiente, especificamente quando estava sendo submetido o grupo biparental), a redução de filhotes machos diminuiria o número de competidores aumentando a proporção de fêmeas versus machos.

Apesar de haverem indicações de que as condições padrão de laboratório não são o meio adequado de avaliar se os efeitos da presença do macho sobre a mortalidade e o desenvolvimento dos filhotes (Brown, 1993; Cantoni & Brown, 1997; Gubernick *et al.*, 1993; Shilton & Brooks, 1989; Wright & Brown, 2000), nossos resultados, indicam que essas condições têm algum valor quando se busca verificar se o macho responde ou não aos filhotes e como o comportamento de machos e de fêmeas é mutuamente influenciado. Além disso, sugerimos investigação do desempenho do pai no cuidado dos filhotes em outras condições

inerentes ao ambiente natural, como por exemplo, dificuldade na obtenção de alimento como um meio de avaliar o papel do pai na criação dos filhotes.

Sob a condição de indivíduos de sexos opostos coabitarem o mesmo espaço, espera-se que ocorram envolvimento substanciais de ambos com os filhotes (Waring & Perper, 1979). Desta forma, possibilita-se a observação de comportamento parental desempenhado por machos. Alguns machos podem exibir padrões de comportamento parental muito semelhantes àqueles apresentados pelas fêmeas. Machos *Peromyscus* coabitam com fêmeas, recuperam filhotes, e desempenham outras atividades de cuidados para com a prole (Dudley, 1974).

6. CONCLUSÃO

A competição intra-específica está intimamente ligada à mudança evolutiva, visto que causa decréscimos populacionais dependentes da densidade dos níveis de recurso e, assim, afeta a fecundidade e a sobrevivência (Connor & Simberloff, 1986). Podemos definir recurso como qualquer substância ou fator que é consumido pelo organismo e que pode levar à taxas de crescimento populacionais crescentes à medida que sua disponibilidade no ambiente aumenta (Tilman, 1982). Conseqüentemente, a competição intra-específica está implícita na regulação do tamanho da população.

A competição sexual está diretamente relacionada à seleção sexual, e esta tem sido definida como um processo contínuo durante diferentes estágios do ciclo reprodutivo, com componentes transitando tanto na pré como na pós seleção de acasalamento (e.g. Thornhill, 1983, 1984; Møller, 1994, Eberhard, 1996; Trivers & Willard, 1973).

Trivers (1972), baseado na teoria da seleção sexual, afirma haver uma razão para os machos investirem menos nos filhotes do que as fêmeas. O custo dos filhotes seria muito maior para as fêmeas, principalmente após o parto. Nos mamíferos, o investimento na gravidez, e no *postpartum*, com a lactação e o transporte dos filhotes, exige da fêmea um investimento maior na criação da prole devido aos altos gastos energéticos despendidos. Os machos investiriam mais na busca das fêmeas, corte e nos cruzamentos, devido a não haver necessidade de investir no cuidado direto dos filhotes. Assim, há claras diferenças entre o comportamento de machos e fêmeas devido aos custos reprodutivos serem diferentes entre os sexos (Trivers, 1974; Clutton-Brock, 1991). Embora haja exceções à regra, que são mais bem percebidas nas espécies monogâmicas (Kleiman, 1977).

Alguns estudos sugerem que a habilidade para ajustar a razão sexual de descendentes tenha sido favorecida pela seleção natural. Haja vista que, em certas circunstâncias, os animais podem competir em favor de maximizar seu

ajustamento inclusivo; o conflito entre pais e filhos é duplo devido ao fato da demanda dos descendentes ser maior que o investimento parental que os pais estão selecionados para gastar neles (Trivers, 1974).

O equilíbrio da divisão do esforço parental entre acasalados depende dos custos relativos e benefícios do investimento para machos e para fêmeas (Winkler, 1987). Existem três razões para a existência de múltiplos padrões de cuidado parental: a) variações nas estratégias comportamentais assinaladas em cada espécie como um todo, b) prioridades diversas dos pais durante a época de reprodução e c) variação no comportamento parental de acordo com as especificidades biológicas dos pais (Yamamura & Tsuji, 1993; Webb *et al.*, 1999).

Møller e Cuervo (2000), encontraram claras evidências de que o cuidado parental do macho esteja negativamente relacionado à frequência de paternidade extrapar, o que reduz sua contribuição em atividades parentais caras como um meio de reduzir custos de cuidados dirigidos a filhotes não aparentados, uma vez que o cuidado paterno limita as oportunidades para atividades extrapar do macho.

Kempenaers e Sheldon (1997) consideraram três diferentes casos que tornam obscura a relação entre paternidade e cuidados paternos no nível populacional: 1) diferentes níveis ótimos de cuidado para diferentes indivíduos; 2) a interdependência entre cuidado paterno e materno; e 3) diferentes “trade-offs” entre cuidado paterno e oportunidade de acasalamento para indivíduos diferentes. Modelos de otimização do cuidado paterno em resposta à variação de paternidade são baseados nos efeitos de “trade-offs” (relação custo-benefício) entre reforço reprodutivo corrente e futuro sucesso reprodutivo (Westneat & Sargent, 1996).

Waring e Perper (1979) afirmam que, se os machos não terão oportunidade de acasalar com outras fêmeas, seu investimento reprodutivo em fêmeas próximas poderá ser maior que de machos que podem inseminar um grande número de fêmeas com envolvimento social mínimo.

Em contrapartida, análises comparativas de estudos do efeito da remoção dos machos sobre o sucesso reprodutivo da fêmea têm mostrado que a redução do sucesso da fêmea na ausência do macho está relacionada fortemente com o provisionamento do macho (Moller & Thornhill, 1998). Estudos com camundongos da Califórnia (*P. californicus*) sugerem que, em ambientes de baixa temperatura (Gubernick *et al.*, 1993) e sob ambientes adversos simulados, como exposição à roda de atividade para poder receber comida (Cantoni & Brown, 1997), a presença do macho foi decisiva para promover a sobrevivência dos filhotes. Neste último experimento, a presença paterna, em situações ambientais adversas, garantiu pelo menos quatro vezes mais ganhos reprodutivos, traduzidos em capacidade de criar o dobro de filhotes e ganho de peso mais rápido da ninhada.

Os estudos sobre comportamento parental geralmente estão relacionados com comportamento materno, mas gradativamente os pesquisadores estão se detendo em análises sobre a importância dos machos para a sobrevivência e potencial reprodutivo das espécies. Os poucos estudos sobre comportamento paterno se devem ao fato de que a monogamia é rara em mamíferos (ver Kleiman, 1977) e porque os custos reprodutivos (gestação e amamentação) recaem integralmente sobre as fêmeas, tanto em sistema uni quanto biparental. Assim, estudos sobre os machos e seu papel no cuidado de descendentes são de especial interesse, especialmente em relação ao seu efeito na sobrevivência de filhotes e sobre os sucessos reprodutivos do par (Waring & Perper, 1979).

O papel relativo da atratividade do macho e do cuidado paternal depende da escolha da fêmea estar relacionada a benefícios diretos ou indiretos, já que são as fêmeas que escolhem o parceiro (Moller & Thornhill, 1998). A simples presença da fêmea pode ser um modulador do comportamento paterno, visto que estudos realizados com o camundongo da Califórnia (*P. californicus*), sugerem que os machos expostos aos sinais químicos excretados através da urina ou excrementos de fêmeas lactantes, apresentam comportamento paterno (Gubernick, 1990). Brown (1993), sugere que sete fatores são gatilhos e

mantenedores do cuidado paterno: a) sistema de acasalamento da espécie; b) condições ecológicas de vida dos animais, c) experiência social dos machos, d) experiência sexual e estímulo proveniente da fêmea e dos filhotes e g) níveis hormonais neonatais do próprio macho.

O envolvimento paterno com filhotes tem sido documentado em gerbilos desde a década de 70 (ver Elwood, 1975; 1977), o que nos permite investigar e comparar dados acerca do investimento paternal em diversas condições experimentais. Assim, consideramos adequada a escolha do gerbilo da Mongólia (*Meriones unguiculatus*) como modelo experimental de investimento paterno.

Sugerimos que estudos futuros desta natureza tenham mais critério em relação às condições experimentais de forma a possibilitar que os pais desempenhem um repertório mais amplo de categorias comportamentais pertinentes ao investimento paterno. Para tanto, atentar para o fato de que provavelmente o investimento paterno seja feito de forma indireta beneficiando primeiramente às mães e, conseqüentemente, aos filhotes.

Por fim, nossos resultados reforçam que a forma e a intensidade de investimento reprodutivo do macho dependem das condições ambientais, influenciam o comportamento materno e podem não favorecer o desenvolvimento e a sobrevivência dos filhotes em situação de competição sexual entre machos.

7. REFERÊNCIAS

- Adels, L.E. & Leon, M. (1986). Thermal control of mother-young contact in Norway rats: Factors mediating the chronic elevation of maternal temperature. Physiology and Behavior, 36, 183-196.
- Alcock, J. (1998). Animal Behavior: An Evolutionary Approach. (6^aed). Massachusetts: Copyright.
- Altmann, J. (1980). Baboon mothers and infants. Harvard: University Press.
- Baião, V. B. U. & Guerra, R. F (2003). Trade-offs among size, pup mortality, maternal body weight and pup development in large populations of three rodent species (*Meriones unguiculatus*, *Mesocricetus auratus* e *Rattus norvegicus*). Submitted for publication.
- Bannikov, A.G. (1954). The places inhabited and natural history of *Meriones unguiculatus*. Em A.G. Bannikov (Org.), Mammals of the Mongolian Peoples Republic (pp. 410-415). U.S.S.R.: Academy of Sciences.
- Bart, J. & Tornes, A. (1989). Importance of monogamous male birds in determining reproductive success. Behav. Ecol. Sociobiol., 24, 109-116.
- Blumberg, M.S.; Efimova, I.V. & Alberts, J.R. (1992). Ultrasonic vocalizations by rat pups: The primary importance of ambient temperature and the thermal significance of contact comfort. Dev. Psychobiol., 25(4), 229-250.
- Brown, R.E. (1993). Hormonal and experimental factors influencing parental behaviour in male rodents: Na integrative approach. Behavioural Processes, 30, 1-28.
- Cantoni, D. & Brown, R.E. (1997). Paternal investment and reproductive success in the California mouse (*Peromyscus californicus*). Animal Behaviour, 53, 230-236.

- Clark, M. M. & Galef, B. G. Jr. (2000). Why some male Mongolian gerbils may help at the nest: testosterone, asexuality and alloparenting. Animal Behaviour, 59, 801-806.
- Clutton-Brock, T.H. & Harvey, P.H. (1976). Evolutionary rules and primates societies. Em P.P.G. Bateson & R.A. Hinde (eds.), Growing Points in Ethology (pp. 195-237). Cambridge: Cambridge University Press.
- Clutton-Brock, T.H. (1991). The evolution of parental care. Cambridge: Princeton University Press.
- Connor, E.F. & Simberloff, D. (1986). Competition, scientific method, and null models in ecology. American Scientist, 74, 155-162.
- Darwin, C. (1859/1952). The origin of species. Em The great books of the Western World, 49, 1-251. Encyclopaedia Britannica, Inc.: Chicago.
- Davies, N.B., 1991. Mating systems. Em J.R. Krebs & N.B. Davies (eds), Behavioral ecology: an evolutionary approach (263-294). Oxford: Blackwell Scientific.
- De Meer, K. & H.S.A. Heymans (1993). Child mortality and nutritional status of siblings. Lancet, 342, 313-325.
- Dudley, D. (1974). Contributions of parental care to the growth and development of the young in *Peromyscus californicus*. Behav. Biol., 11, 155-166.
- Elwood, R. W. (1975). Paternal and maternal behaviour in the Mongolian gerbil. Animal Behaviour, 23, 766-772.
- Elwood, R.W. & Broom, D.M. (1978). The influence of litter size and parental behaviour on the development of Mongolian gerbil pups. Animal Behaviour, 26, 438-454.
- Elwood, R.W. & Ostermeyer, M. C. (1984). Infanticide by male and female Mongolian gerbils: ontogeny, causation, and function. Em G. Hausfater &

- S.B. Hrdy (Eds.), Infanticide: Comparative and Evolutionary Perspectives (pp. 367–386). New York: Aldine.
- Enlem, S.T. & Oring, L.W. (1977). Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. Science, *197*, 215-223.
- Estanislau, C. R. (2001). Cuidados parentais em gerbilos da Mongólia (*Meriones unguiculatus*): uma análise dos papéis de fêmeas e machos durante o desenvolvimento dos filhotes. Dissertação de Mestrado apresentada ao Programa de Pós Graduação em Neurociências da Universidade Federal de Santa Catarina.
- Friedman, M.I.; Bruno, J.P. & Alberts, J.R. (1981). Physiological and behavioral consequences in rats of water recycling during lactation. Journal of Comparative and Physiological Psychology, *95*, 26-35.
- Gandelman, R. & Simon, N. (1978). Spontaneous pup-killing by mice in response to large litters. Developments in Psychobiology *11*, 235-241.
- Gilbert, A.N. (1986). Mammary number and litter size in Rodentia: The “one-half rule”. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, *83*, 4828-4839.
- Gross M.R. & Sargent, R.C. (1985). The evolution of male and female parental care in fishes. Amer. Zool., *25*, 807-822.
- Grota, J. L. & Ader, R. (1969). Continuous recording of maternal behaviour in *Rattus norvegicus*. Animal Behaviour, *17*, 722-729.
- Gubernick, D. J. (1990). A maternal chemosignal maintains behaviour in the biparental California mouse, *Peromyscus californicus*. Animal Behaviour, *39*, 936-942.
- Gubernick, D. J., Wright, S. L & Brown, R. E. (1993). The significance of the father presence for offspring survival in the monogamous California mouse, *Peromyscus californicus*. Animal Behaviour, *46*, 539-546.
- Gubernick, D.J. & Alberts, J.R. (1985). Maternal licking by virgin and lactating

- rats: Water transfer from pups. Physiology and Behavior, 34, 501-506.
- Gubernick, D.J. & Alberts, J.R. (1987). The biparental care system of the California mouse, *Peromyscus californicus*. J. Comp.Psychol., 101(2), 169-177.
- Guerra, R.F. & Ades, C. (2002). An analysis of travel costs on transport of load and nest building in golden hamster. Behavioural Process, 57, 7-28.
- Guerra, R.F. & Nunes, C.R. de O. (2001). Effects of litter size on maternal care, body weight and infant development in golden hamsters (*Mesocricetus auratus*). Behavioural Processes, 55, 127-142.
- Guerra, R.F. & Vieira, M. L. (1989). Ontogeny of mother-infant interactions in the albino mice (*Mus musculus*). Biotemas, 2(2), 61-80.
- Guerra, R.F. & Vieira, M.L. (1990). Some notes on mother-infant interactions and infant development in golden hamsters (*Mesocricetus auratus*). Ci. Cult., 42(12), 1115-1123.
- Guerra, R.F. (2000). Mães, filhotes e uma análise dos custos do cuidado parental. Em C. Alonso & A. Langguth (Eds.), A primatologia no Brasil (pp.107-149). João Pessoa: Sociedade Brasileira de Primatologia e Editora Universitária.
- Guerra, R.F. (2003). Uma análise evolucionária da parturição e do desenvolvimento infantil em mamíferos. Revista de Ciências Humanas, Florianópolis: EDUFSC, 34, 395-439.
- Hrdy, S.B. (1979). Infanticide among animals: A review, classification, and examination of the implications for the reproductive strategies of females. Ethology and Sociobiology, 1, 13-40.
- Hyck, U.W. (1984). Infanticide and the evolution of pregnancy block in rodents. Em B. Hausfater & S. B. Hrdy (eds.), Infanticide: Comparative and

Evolutionary Perspectives (pp. 349-365). Hawthorne, New York: Aldine de Gruyter.

Insel, T. R., Preston, S. & Winslow, J. T. (1995). Mating in the monogamous male: behavioral consequences. Physiology and Behavior, *57*(4), 615-627.

Jans, J.E. & Woodside, B.C. (1990). Nest temperature: Effects on maternal behavior, pup development, and interactions with handling. Dev. Psychobiol., *23*(6), 519-534.

Kempenaers, B. & Sheldon, B.C. (1997). Studying paternity and paternal care: pitfalls and problems. Animal Behaviour, *53*, 423-427.

Kleiman, D.G. & Malcon, J.R. (1981). The evolution of male parental investment. Em D.J. Gubernick & P.H. Klopfer (eds.), Parental care in mammals (pp. 347-387). New York: Plenum Press.

Kleiman, D.G. (1977). Monogamy in mammals. Quarterly Review of Biology, *52*, 39-69.

Klopfer, P.H. (1981). Origins of parental care. Em D.J. Gubernick & P.H. Klopfer (Orgs.), Parental care in mammals (1-12). New York: Plenum Press.

Labov, J.B; Huck, U.W.; Elwood, R.W. & Brooks, R.J. (1985). Current problems in the study of infanticidal behavior of rodents. Quarterly Review of Biology, *60* (1): 1-20.

Lack, David (1966). Animal Dipersion (Appendix 3). Population studies of Birds. Oxford: Clarendon Press.

Lack, David (1968). Ecological Adaptations for Breeding in Birds. London: Chapman and Hall.

Lamb, M. E., Pleck, J. H., Charnov, E. L. & Levine, J. A. (1985). Paternal Behavior in Humans. Amer. Zool., *25*, 883-894.

- Leon, M.; Adels, L. & Coopersmith, R. (1985). Thermal limitation of mother-young contact in Norway rats. Dev. Psychobiol., 18(2), 85-105.
- Leon, M.; Croskerry, P.G. & Smith, G.K. (1978). Thermal control of mother-young contact in rats. Physiology and Behavior, 21, 793-811.
- Lonstein, J. S. & De Vries, G. J. (1999). Comparison of the parental behavior of pair-bonded female and male prairie voles (*Microtus ochrogaster*). Physiology and Behavior, 66, 33-40.
- MacDonald, D. (1995). The encyclopedia of mammals (Tomo II). New York: Facts on file.
- Manning, A. & Dawkins, M.S. (1992). An introduction to animal behaviour. 4^a edição. Cambridge University Press: London.
- Marlowe, F. (2000). Paternal investment and the human mating system. Behav. Process, 51, 45-61.
- Mock, D.W. & Fujioka, M. (1990). Monogamy and long-term pair bonding in vertebrates. Trends Ecol. Evol., 5, 39-43.
- Møller, A. P. & Thornhill, R. (1998). Male parental care, differential parental investment by females and sexual selection. Animal Behaviour, 55, 1507-1515.
- Møller, A.P. & Cuervo, J.J. (2000). The evolution of paternity and paternal care in birds. Behavioral Ecology, 11, (5), 472-485.
- Nowak, R.M. (1991). Walker's mammals of the world 5^a ed.). Baltimore and London: The Johns Hopkins University Press.
- Pianka, E.R. (1970). On r- and K- selection. American Naturalist, 104, 592-597.
- Porter, R. (1997). The greatest benefit to mankind. New York e Londres: W.W. Norton & Co.

- Priestnall, R. & Young, S. (1978). A observational study of caretaking behavior of male and female mice housed together. Developmental Psychobiology, 11 (1), 23-30.
- Queller, D. C. (1997). Why do females care more than males? Proc. R. Soc. Lond., 264, 1555-1557.
- Rosenblatt, J.S. (1987). Biologic and behavioral factors underlying the onset and maintenance of maternal behavior in the rat. Em J.S. Rosenblatt (Org.) Perinatal development: A psychobiological perspective (pp. 321-341). New York: Academic Press.
- Sellén-Tullberg, B., and Moller A.P. (1993). The relationship between concealed ovulation and mating systems in anthropoid primates: A phylogenetic analysis. American Naturalist, 141, 1-25.
- Shilton, C. M. & Brooks, R.J. (1989). Paternal care in captive collared lemmings (*Dicrostonyx richardsoni*) and its effects on development of offspring. Canadian Journal of Zoology, 67, 2740-2745.
- Stanton, J. & Simpson, A. (2002). Filicide: a review. International Journal of Law and Psychiatry, 25, 1-14.
- Stearns, S.C. (1976). Life-history tactics: a review of the ideas. Quarterly Review of Biology 51, 3-47.
- Stern, J.M.(1996). Somatosensation and maternal care in Norway rats. Em J.S. Rosenblatt, & C.T. Snowdon, Parental care: evolution, mechanisms, and adaptive significance (pp. 243-294). San Diego: Academic Press.
- Storey, A.E.; Walsh, C.J.; Quinton, R.L. & Wynne-Edwards, K.E. (2000). Hormonal correlates of paternal responsiveness in new and expectant fathers. Evolution and Human Behavior, 21, 79-95.

- Teferi, T., Gubernick, B. J. (2000). Adaptive significance of male parental care in a monogamous mammal. Proceeding of the Royal Society Biological Sciences, Series B, 267 (1439), 147-150.
- Temrin, H., and Tullberg, B.S.(1995). A phylogenetic analysis of the evolution of avian mating systems in relation to altricial and precocial young. Behavioral Ecology, 6 296-307.
- Thiessen, D. D. & Yhar, P. (1977). The gerbil in behavioral investigations. Texas: University of Texas Press/Austisn and London,
- Tilman, D. (1982). Resource competition and Community Structure. Princenton: Princenton Univ. Press.
- Trivers, R.L. & Wilard, D. (1973). Natural selection of parental ability to vary sex ratio of offspring. Science, 179, 90-92.
- Trivers, R.L. (1972). Parental investment and sexual selection. Em B. Campbell (Ed.), Sexual selection and the descent of man 1871-1971 (pp. 136-179). Chicago: Aldine Publishing Co.
- Trivers, R.L. (1974). Parent-offspring conflict. American Zoologist, 14, 249-264.
- Vieira, M.L. & Brown, R. (2001). Efeitos de cuidados parentais sobre o crescimento e desenvolvimento comportamental em *Peromyscus californicus*. Anais do XVIII Encontro Anual de etologia (p.102). Florianópolis: Santa Catarina.
- Vieira, M.L. (2003). Comportamento materno e paterno em roedores. University Press: Cambridge. Biotemas, 16, 159-180.
- Vom Saal, F.S. (1994). The role of social, religious and medical practices in the neglect, abuse, abandonment and killing infants. Em S. Parmigiani & F.S. vom Saal (eds.), Infanticide and parental (pp. 43-71). Chu:Care Harwood Academic Publishers

- Walton, J.M. & Wynne-Edwards, K.E. (1998). Paternal care reduces maternal hyperthermia in Djungarian hamsters (*Phodopus campbelli*). Physiology & Behavior, 63, 41-47.
- Wang Z. & Novak, M.A. (1992). Influence of the Social Environment on Parental Behavior and Pup Development of Meadow Voles (*Microtus pennsylvanicus*) and Prairie Voles (*M. ochrogaster*). J. Comp. Psychol., 106,163-171.
- Wang, Z. & Insel, T.R. (1996). Parental behavior in vole. Em J.S. Rosenblatt & C.T. Snowdon (Eds), Parental care: evolution, mechanisms, and adaptive significance (pp. 361-384). San Diego and London: Academic Press.
- Waring, A. & Perper, T. (1979). Parental behaviour in the Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*). I. Retrieval. Animal Behaviour, 27,1091-1097.
- Waring, A. & Perper, T. (1980). Parental behaviour in the Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*).II – Parental interactions. Animal Behaviour, 28,331-340.
- Weinberg, S. & Goldberg, K. (1990). Statistics for the Behavioral sciences. Cambridge: cambridge University Press.
- Westneat, D.F. & Sargent, R.C. (1996). Sex and parenting: the effects of sexual conflict and parentage on parental strategies. Trends Ecol. Evol., 11,87-91.
- Wilson, E.O. (1975). Sociobiology – The new synthesis. The Belknap Press of Harvard
- Wilson, E.O. (1975). Sociobiology. Cambridge: Harvard University Press.
- Winkler, D.W. (1987). A general model for parental care. American Naturalist,130,_526-543.
- Wright, R. (1994). The Moral Animal: Why we are the way we are. The New Science of Evolutionary Psychology. New York: Pantheon.

- Wright, S. L. & Brown, R. E. (2000). Maternal behavior, paternal behavior, and pup survival in CD-1 Albino Mice (*Mus musculus*) in three different housing conditions. Journal of Comparative Psychology, 114 (2), 183-192.
- Wuensch, K.L. (1995). Effects of early paternal presence upon nonhuman offsprings development. American Zoologist, 25, 911-923.
- Wynne-Edwards, K.E. & Reburn, C.J. (2000). Behavioral endocrinology of mammalian fatherhood. Trends. Ecol.Evol., 15 (11), 464 – 468.
- Yamamura, N. & Tsuji, N. (1993). Parental care as a game. Journal of Evolutionary Biology, 1 (6): 103-127.
- Young, L.J.; Wang, Z. & Insel, T.R. (1998) Neuroendocrine bases of monogamy. TINS, 21 (2):71-75.