

CÉLIO ROBERTO ESTANISLAU

CUIDADOS PARENTAIS EM GERBILOS DA MONGÓLIA (*Meriones unguiculatus*): UMA ANÁLISE DOS PAPÉIS DE FÊMEAS E MACHOS DURANTE O DESENVOLVIMENTO DOS FILHOTES

Dissertação apresentada como requisito parcial à obtenção do grau de Mestre em Neurociências, Pós-Graduação em Neurociências, Centro de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Santa Catarina.

Orientador: Prof. Dr. Rogério F. Guerra

FLORIANÓPOLIS
2001

"CUIDADOS BIPARENTAIS EM GERBILOS DA MONGÓLIA (*Meriones unguiculatus*): UMA ANÁLISE DOS PAPÉIS DE FÊMEAS E MACHOS DURANTE O DESENVOLVIMENTO DOS FILHOTES".

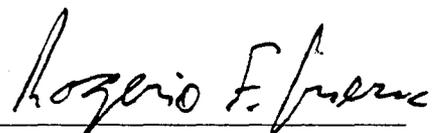
CÉLIO ROBERTO ESTANISLAU

Esta dissertação foi julgada adequada para a obtenção do título de

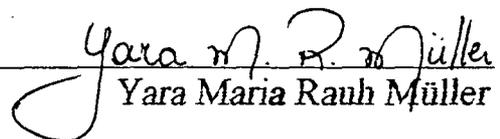
MESTRE EM NEUROCIÊNCIAS

na área de Neurofisiologia e Comportamento Aprovada em sua forma final pelo Programa de Pós-Graduação em Neurociências.

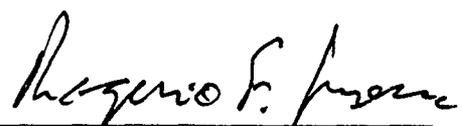
Orientador


Rogério Ferreira Guerra

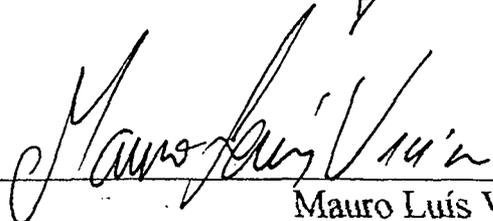
Coordenadora do Curso


Yara Maria Rauh Müller

Banca Examinadora


Rogério Ferreira Guerra (Presidente)


Carlos Alberto B. Thomas


Mauro Luís Vieira

AGRADECIMENTOS

À todos que de alguma maneira contribuíram para a realização deste trabalho; ao orientador, prof. Rogério Guerra; aos colegas de laboratório; Rodrigo e as tardes de Sábado e Domingo compartilhadas no laboratório; Emerson, por ter construído os “aquários”; aos funcionários do laboratório, Mauro, Lamarque e Vanderlei; ao pessoal da Iniciação Científica e monitores; à Pós-Graduação em Neurociências; à CAPES pela bolsa; aos professores da Pós por todo o conhecimento compartilhado; aos colegas da Pós; à Maria Regina pelo acompanhamento durante o período do mestrado; aos Departamentos de Psicologia da UFSC e da UNOESC de Chapecó e de Joaçaba; à minha primeira turma de Psicologia Experimental pelo empenho e reconhecimento; ao prof. Mauro pelas preciosas discussões e pelo exemplo de dedicação; à Richard Brown pela simpatia e boa-vontade; à professora Lecila, que me ajudou em meus primeiros passos na iniciação científica; à Pós-Graduação em Farmacologia, professores Pádua e Takahashi pelas disciplinas e encontros promovidos; ao pessoal do laboratório de Psicobiologia da Ansiedade; à comissão organizadora do XVIII Encontro Anual de Etologia; aos colegas Psicólogos; aos familiares pelo apoio e compreensão com minha ausência; e especialmente, à Malu pela leitura atenta e preciosos comentários, pelo apoio e, principalmente, por toda sua paciência e tolerância com minha ausência nos finais de semana do ano 2000.

Muito Obrigado

Existem duas abordagens principais ao estudo do comportamento: a fisiológica e a psicológica. (...) Estas duas abordagens são essenciais e complementares. (...) é verdade que em última análise deveremos esperar que o comportamento seja explicado em termos das unidades básicas do sistema nervoso. Entretanto, a principal função do sistema nervoso é produzir o comportamento e é preciso estudar este produto final em si mesmo.

Aubrey Manning

SUMÁRIO

RESUMO	v
ABSTRACT	vi
1. INTRODUÇÃO	01
1.1. <i>Objetivos</i>	16
2. MATERIAL E MÉTODO	17
2.1. EXPERIMENTO I.....	17
2.1.1. <i>Sujeitos</i>	17
2.1.2. <i>Equipamento</i>	17
2.1.3. <i>Procedimento</i>	18
2.1.4. <i>Análise estatística</i>	21
2.2. EXPERIMENTO II.....	22
2.2.1. <i>Sujeitos</i>	22
2.2.2. <i>Equipamento</i>	22
2.2.3. <i>Procedimento</i>	23
2.2.4. <i>Análise estatística</i>	25
3. RESULTADOS E DISCUSSÃO	26
3.1. EXPERIMENTO I.....	26
3.1.1. <i>Resultados</i>	26
3.1.2. <i>Discussão</i>	38
3.2. EXPERIMENTO II.....	44
3.2.1. <i>Resultados</i>	44
3.2.2. <i>Discussão</i>	54
3.3. DISCUSSÃO GERAL.....	58
4. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	61

RESUMO

Este estudo teve como propósito a investigação do comportamento parental de uma espécie monogâmica, o gerbilo da Mongólia (*Meriones unguiculatus*). No experimento I, o comportamento de casais (condição biparental) e o de fêmeas sozinhas (condição uniparental), assim como o crescimento corporal dos filhotes, foram mensurados do 1º ao 25º dia após o parto. Os resultados revelam que: 1) os machos despendem mais tempo em contato físico com os filhotes que com as fêmeas; 2) os machos despendem menos tempo nas atividades de construção de ninho e contato ventral com os filhotes (*crouching over*) que as fêmeas das duas condições, porém, quanto a limpeza corporal dos filhotes, machos e fêmeas (submetidas as duas condições) apresentaram taxas similares; 3) as mães e os filhotes da condição uniparental exibiram uma clara tendência a serem relativamente mais pesados que os da condição biparental. No experimento II, machos ou fêmeas foram removidos da caixa-viveiro antes do início das sessões experimentais, então, o comportamento dos animais que permaneceram com os filhotes (condição uniparental) foi comparado com o dos animais de casais que permaneceram com os filhotes (condição biparental). Os resultados deste experimento indicam que: 1) machos e fêmeas, quando sozinhos com os filhotes, despendem em contato físico com eles tempos similares aos de machos e fêmeas que permanecem ambos juntos com os filhotes; 2) machos, quando estão sozinhos com os filhotes, despendem maior tempo em contato ventral, limpeza dos filhotes e arrumação de ninho que os da condição biparental; 3) a atividade locomotora de machos e fêmeas nas duas condições experimentais não se alterou significativamente; 4) os filhotes que estavam na presença unicamente do macho passaram mais tempo sozinhos no ninho que os que estavam com apenas a fêmea, estes, por sua vez, passaram mais tempo sozinhos no ninho que os filhotes dos casais que permaneceram ambos na caixa-viveiro. Nos dois experimentos os animais apresentaram poucos episódios de recuperação dos filhotes. Conclui-se que o macho potencialmente exibe cuidado parental diretamente dirigido aos filhotes, o que pode ser intensificado pela ausência da fêmea. A taxa de mortalidade dos filhotes e as alterações nos seus pesos e nos das mães não foram substancialmente afetados pela presença do macho, o que sugere que o macho exerce um papel secundário no desenvolvimento dos filhotes.

PALAVRAS-CHAVES: Comportamento parental; Monogamia; Investimento parental do macho; Responsividade materna; Desenvolvimento, Peso corporal, gerbilo da Mongólia

ABSTRACT

This study was carried out in order to investigate the parental behavior in monogamous rodent specie, Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*). In experiment 1, the behavior of pairs of female and male (biparental condition) and single lactating females (uniparental condition) and body growth of pups were measured since the 1st day to 25th day after parturition. The results reveals that 1) males spent higher time in bodily contact with pups than with females; 2) males spent less time in nest building activity and crouching over posture than females of both conditions, but they exhibited a similar mean ratio of pup licking; 3) interestingly, mother and pups of uniparental condition exhibited a clear tendency to be heavier than those of biparental condition. In experiment 2, females or males were removed from the home-cage before the beginning of experimental sessions and the behavior of single animals (uniparental condition) was compared with the behavior of animals from pairs that remained together (biparental condition). The results of this experiment indicated that 1) single males or females spent a similar bodily contact time with pups, as compared to the performances of animals that remained together; 2) males of uniparental condition spent higher mean time in crouching over posture, pup licking and nest building activity, as compared with the performances of males of biparental condition; 3) the locomotion activity of males and females, in both experimental conditions, did not differs significantly; 4) pups from male-uniparental condition spent higher mean time alone in the nest than pups from female-uniparental condition, which spent more time alone than those of biparental condition. In both experiments, adult individuals exhibited a few amounts of pup retrievals. It has been concluded that males potentially exhibit direct parental care to pups, which may be enhanced in the absence of females. Pup mortality and body weight changes of pups and mothers were not significantly affected by the presence of male, suggesting that they play a secondary role for pup development.

KEY WORDS: Parental care; Monogamy; Male parental investment; Maternal responsiveness; Pup development; Body Weight; Mongolian gerbil

1. INTRODUÇÃO

A compreensão das estratégias empregadas por machos e fêmeas de uma espécie para maximizar seu sucesso reprodutivo deve levar em consideração a prevalência dos benefícios de uma dentre duas alternativas, abandonar os filhotes com o outro genitor e buscar novo parceiro reprodutivo *versus* colaborar na criação dos filhotes (CLUTTON-BROCK, 1991). Em gerbilos da Mongólia (*Meriones unguiculatus*), nota-se que as fêmeas, como ocorre nos mamíferos em geral, usam da segunda alternativa, uma vez que o abandono resultaria na morte dos filhotes, haja visto que eles são extremamente vulneráveis a predação e necessitam da mãe para a amamentação. Os machos também usam da segunda alternativa, com os benefícios da criação dos filhotes sobrepondo-se aos do seu abandono. Portanto, nessa espécie ocorrem cuidados biparentais (Figura 1). Assim, temos como propósito abordar os vários aspectos relacionados à apresentação desta estratégia pelos machos gerbilo da Mongólia.

Nesta introdução, primeiro faremos alguns comentários abordando em termos gerais o comportamento parental em sua importância, incidência e questões evolutivas. A seguir apresentaremos sucintamente alguns dados sobre o comportamento materno para termos um referencial para os estudos em comportamento paterno. Então trataremos do comportamento paterno abordando a literatura atual na área e, finalmente, apresentaremos os objetivos de nossa pesquisa.

A importância do cuidado parental está relacionada com a sobrevivência da prole, pois os filhotes são extremamente vulneráveis à predação e a falta de alimento. Devemos destacar duas funções principais para o cuidado parental: proteger os filhotes quando ainda

frágeis e promover o desenvolvimento dos mesmos (ROSENBLATT, 1987). Essas duas funções podem apresentar-se de várias maneiras. O animal pode apenas proteger os filhotes contra as ameaças do ambiente enquanto os mesmos alimentam-se por si, pode depositar os filhotes (ou ovos) em local propício ao desenvolvimento e com pouco risco de injúria, ou pode protegê-los, alimentá-los, aquecê-los e promover estimulações que favorecem o seu desenvolvimento. Os cuidados parentais são muito difundidos, apresentando-se amplamente entre vertebrados e, mesmo, entre invertebrados. Assim, a qualidade e a quantidade de cuidados parentais nas espécies são determinadas por fatores como risco de predação, o clima e suas variações, os recursos naturais do ambiente e o sistema social.



Figura 1. Imagem ilustrativa do comportamento da fêmea (esquerda) e macho de gerbilo da Mongólia no momento em que cuidam dos filhotes (aproximadamente com 5 dias de idade). Fotografia: R. F. Guerra.

O próprio uso dos termos “cuidado parental” e “investimento parental” tem suscitado muita controvérsia, devido à imprecisão resultante do uso indiscriminado dos dois termos. Em geral, “cuidado parental” refere-se ao comportamento especificamente, ao passo que, uma completa apreciação de todo o dispêndio de energia na reprodução, considerando-se não apenas o comportamento mas todos os custos para o organismo, está relacionada com o termo “investimento parental”.

Ao tratarmos do cuidado parental e de sua influência sobre o desenvolvimento dos filhotes, muitas das questões pertinentes começam a apresentar-se em formas muito simples de vida. A primeira questão é a da reprodução sexuada. Esta, se mostrou um problema para os teóricos da evolução, uma vez que traz dois custos: o da meiose, os descendentes herdam apenas metade dos genes, e o da recombinação, a possibilidade de se desfazer uma boa combinação de alelos para produzir uma combinação possivelmente letal ou desvantajosa (KLOPFER, 1981). Para que um padrão seja selecionado, é necessário que seus benefícios superem seus custos. Assim, o benefício da variabilidade por meio das trocas de material genético ao longo das gerações apresenta-se como a grande vantagem desta forma de reprodução. De outra maneira, as alterações no material genético ocorreriam apenas por meio da mutação, que é um processo evolutivo muito lento. Outra questão é a do investimento parental na produção de descendentes viáveis. Segundo TREVATHAN (1987), *"how many offspring one individual produces is not so important as the number of that individual's genes represented many generations later"* (p. 1). Deste modo, não existe uma regra simples dizendo que quanto mais um indivíduo se reproduzir, tanto melhor. Muitas vezes, prevalece uma estratégia de investimento na qualidade da prole, é quando tem lugar o cuidado parental. O cuidado parental é uma estratégia bastante comum, sendo observado até mesmo em insetos. Nos mamíferos, onde a mãe lança mão de um grande

dispêndio energético para a produção da prole (nos estágios embrionário e pós-embrionário), os cuidados parentais ocorrem nos primeiros períodos do desenvolvimento pós-natal. Os machos, para quem a reprodução sai bem mais "barata" que para as fêmeas, também podem exibir cuidados parentais dirigidos à ninhada, mas geralmente não exibem qualquer dispêndio de energia nesta atividade. Em algumas espécies, os machos exibem cuidados parentais; quando isso ocorre, é interessante conhecer as vicissitudes dessa estratégia. Antes de nos concentrarmos nesta questão, convém lançarmos nosso olhar sobre alguns aspectos gerais relacionados ao comportamento parental.

Existe uma teoria bastante conhecida para explicar os diferentes níveis de investimento parental exibidos entre as espécies. Segundo este ponto de vista, as estratégias reprodutivas são ditadas pelas seleções K e r (KLOPFER, 1981). Os estrategistas r originam um grande número de filhotes em curto intervalo de tempo. Estes filhotes apresentam desenvolvimento rápido e alta taxa de mortalidade. Sua expectativa de vida é relativamente curta e os investimentos parentais são menores. Os estrategistas K , geram poucos filhotes e os pais depositam um grande investimento neles, que acabam apresentando baixa taxa de mortalidade, desenvolvimento lento e expectativa de vida longa. GUERRA (2000) realizou uma comparação entre estrategistas K e r , onde vê-se que o tempo de gestação, o intervalo entre as gestações e o tempo de amamentação são longos no primeiro e curtos no segundo. Além disso, a porcentagem do peso do neonato em relação ao da mãe é alta no K e baixa no r , enquanto que o tamanho da ninhada é pequeno no primeiro e grande no segundo. Outro fator observado é que nos estrategistas K , o vínculo entre a mãe e o filhote é forte, ao passo que nos r , é fraco ou inexistente. Juntamente com isso, verifica-se frequentemente a presença de ajudantes entre os K , o que praticamente não

ocorre entre os r . Por fim, pode-se notar uma alta plasticidade comportamental dos estrategistas K em comparação com os r . É importante ressaltar ainda, que estes termos têm uma validade relativa, sendo que os animais estão distribuídos ao longo de um *continuum* entre as estratégias K e r .

Uma outra formulação teórica importante para a compreensão do investimento parental e do desenvolvimento corporal dos filhotes é a que trata das diferenças entre as espécies quanto ao nível de maturidade do filhote no nascimento. Os filhotes das diversas espécies de mamíferos (e aves, também) podem nascer em diferentes estágios do desenvolvimento e o cuidado parental ajusta-se a essas diferenças. Podemos classificar os filhotes em três grupos: *altriciais*, *precociais* e *semi-altriciais* ou *semi-precociais* (ROSENBLATT, 1993). A seguir fazemos uma breve descrição de cada um dos grupos.

O filhote altricial é bastante imaturo quando nasce. Os sentidos, que costumam alcançar a maturidade numa sequência padronizada, nele ainda não estão todos funcionando adequadamente, como é possível verificar em ratos e gatos, por exemplo (ALBERTS, 1984). Tampouco eles podem alimentar-se ou exercer a termorregulação (LEON, 1986). Combinado à imaturidade do neonato, o cuidado parental nessas espécies assume um padrão bastante relacionado com o ninho. É escolhido um local para a construção do ninho, os filhotes são amamentados ali e usualmente necessitam de estimulação para urinar e defecar. Em muitas dessas espécies, os filhotes são recuperados para o ninho quando dali saem e ocorre uma reação agressiva de defesa do ninho quando surgem conspecíficos ou predadores potenciais. O filhote precocial é, comparativamente ao altricial, mais maduro ao nascer. A maioria de seus sentidos estão em funcionamento, ele consegue locomover-se e regular a temperatura do próprio corpo. Porém, este filhote ainda precisa da mãe para alimentação e proteção (o filhote começará a alimentar-se por si mesmo algum tempo,

ainda que curto, após o nascimento). Assim, é assumido um padrão onde a mãe guia os filhotes, que a seguem prontamente. Em muitas espécies precociais, durante alguns poucos primeiros dias após o nascimento, os filhotes são deixados num ninho e visitados periodicamente pela mãe. Tendo em vista que algumas espécies não se enquadram nem no primeiro nem no segundo padrão, foi sugerido um terceiro, que é intermediário. Os primatas enquadram-se neste padrão. O filhote semi-altricial, ou semi-precocial, requer assistência na locomoção, ele agarra-se à mãe (ou ao pai), que o carrega por onde vai, além disso este filhote depende da mãe para alimentação e proteção. De acordo com as características principais, os bebês humanos pertenceriam a este padrão intermediário (ROSENBLATT, 1993).

A criação de filhotes tem custo energético muito alto. Em *Mesocricetus auratus*, foi notado que as mães respondem de modo quantitativamente diferente a ninhadas de diferentes tamanhos, intensificando algumas atividades e reduzindo outras (GUERRA & NUNES, 2001). Aqui convém fazermos uma consideração sobre a quantidade de filhotes que compõe cada ninhada. Parece inadequado fazer comparações diretas entre as espécies neste caso, uma vez que o tamanho da ninhada em cada espécie depende de vários fatores ecológicos. Assim, podemos encontrar espécies em que a mãe cuida sozinha de um número acima de dez filhotes e espécies em que a mãe e alguns ajudantes (pai e/ou “tias”) cuidam de um número reduzido de filhotes.

O comportamento materno pode ser eliciado de diversas maneiras. Em ratos, a simples exposição à filhotes pode provocar seu surgimento. Isso tanto é verdadeiro para fêmeas intactas, como para ovariectomizadas, hipofisectomizadas, e mesmo machos castrados ou não (ROSENBLATT, 1967, 1987; INSEL, 1990). A agressividade pós-parto

pode ser reduzida pela retirada dos filhotes do ninho ou pela simples colocação num frasco de vidro (FERREIRA & HANSEN, 1986). Os estímulos provenientes do filhote exercem um papel muito importante para a responsividade materna. Um dos meios pelos quais os filhotes provocam respostas maternas são as vocalizações ultra-sônicas. Estas, são emitidas quando o filhote está fora do ninho (COHEN-SALMON *et al.* 1985) ou quando sua temperatura corporal tenha decaído muito (BLUMBERG *et al.*, 1992; BLAKE, 1992). Quando a mãe está incapacitada de receber estes estímulos, os filhotes sofrem consequências drásticas. Em camundongos albinos, foi demonstrado que as mães ensurdecidas não recuperam seus filhotes, que, por sua vez, desenvolvem-se mais lentamente que os de mães normais (EHRET & BERNECKER, 1986).

Em ratos e outras espécies de roedores, uma das respostas maternas mais características é a agressividade nos primeiros dias após o parto, convenientemente chamada de *agressividade pós-parto*. A estimulação das glândulas mamárias exerce um papel muito importante para sua ocorrência. Fêmeas que tiveram suas glândulas mamárias removidas apresentaram uma redução drástica em seus episódios agressivos (GARLAND & SVARE, 1988). A indução do crescimento de tetas, por meio de aplicação de hormônios, ou a estimulação do comportamento materno por um filhote adotado pode provocar um aumento da agressividade em fêmeas virgens de camundongos (SVARE & GANDELMAN, 1976).

Mães e filhotes executam uma intensa troca de estimulação e substâncias. Por um lado, os filhotes ingerem o leite, por outro, a mãe ingere as fezes e a urina dos filhotes e com isso elimina pistas olfativas e repõe parte dos nutrientes e da água que perdeu com a amamentação (FRIEDMAN *et al.* 1981). Além disso, é notado que filhotes ratos ingerem as

fezes da mãe e que isso contribui de algumas maneiras para o adequado desenvolvimento (KILPATRICK *et al.* 1983).

A permanência da mãe no ninho pode ser compreendida a partir de um enfoque que leve em consideração a produção, conservação e troca de calor entre ela e os filhotes. Como já foi mencionado, quando a temperatura dos filhotes se reduz eles emitem chamados ultrassônicos e a mãe retorna ao ninho (BLUMBERG *et al.*, 1992), por outro lado, quando a temperatura no ninho se torna elevada, a mãe se afasta (JANS & WOODSIDE, 1990).

A privação de contatos maternos tem efeitos a curto e a longo prazo. Quando o animal é privado de cuidados maternos e criado por meios artificiais, o comportamento sexual e materno adulto são severamente prejudicados (HOFER, 1981). Em hamster dourado, após 24 horas de separação, mãe e o filhote passam mais tempo em contato físico e o filhote se locomove menos, provavelmente para compensar os déficits causados pela separação (GUERRA *et al.* 1991).

Além de prover alimento e calor aos filhotes, a mãe representa um parceiro de interações sociais para os mesmos (GUBERNICK, 1981). Entretanto, ela não supre todas as necessidades de interações sociais do filhote e, para a brincadeira, é necessário que ele tenha um parceiro da mesma idade (GUERRA *et al.* 1999). Além disso, filhotes de ninhadas muito pequenas ou compostas por apenas um filhote podem exibir menor taxa de ganho de peso corporal, sugerindo que as ninhadas tenham um tamanho ótimo, nem muito pequena, nem muito grande (GUERRA & NUNES, 2001).

De modo geral, assume-se que a maneira como a mãe responde aos estímulos dos filhotes são amplamente relacionadas com a preparação hormonal que ocorre durante a gravidez e o parto. Posteriormente, a própria estimulação proveniente do filhote na fase

pós-parto passa a ser mais importante para a modulação do comportamento materno (ROSENBLATT, 1987; 1993).

De acordo com a perspectiva da ecologia comportamental, os machos podem exibir ou não algum dispêndio de energia em favor dos filhotes e o investimento seria explicado em função dos benefícios auferidos, *i.e.*, maior sobrevivência dos filhotes e, conseqüentemente, maior sucesso reprodutivo. Segundo CLUTTON-BROCK (1991), “*Males would only be expected to assist their mates in brood care where the number of eggs or young that survive under biparental care exceeds survival under uniparental care multiplied by the mating success of a noncaring male*” (p. 140). Em acréscimo, a perspectiva evolucionária propõe que a ocorrência de cuidados paternos está amplamente relacionada com a certeza de paternidade. Portanto, é possível prever sua ocorrência em maior freqüência entre as espécies monogâmicas (MARLOWE, 2000; QUELLER, 1997; GROSS & SARGENT, 1985). A curiosa questão sobre porquê os machos das espécies monogâmicas de mamíferos não desenvolveram lactação chegou a ser levantada por alguns pesquisadores (MAYNARD-SMITH, 1977). Em resposta, foi sugerido que a limitação no sucesso reprodutivo dos pares monogâmicos não está relacionada com a capacidade de produção de leite das fêmeas, mas antes, com a disponibilidade de alimento no ambiente em alguma estação do ano (DALY, 1979).

Machos e fêmeas têm o mesmo potencial para exibir cuidados parentais, exceto no que diz respeito à gestação e amamentação. Com efeito, muitas vezes o comportamento dos machos é similar ao das fêmeas.

KLEIMAN & MALCOLM (1981) propuseram a categorização do investimento parental do macho (IPM) em dois eixos: *direto* e *indireto*. O IPM direto consiste em ações

do macho dirigidas diretamente ao filhote, tendo um efeito físico imediato sobre o seu bem-estar. Alimentar, carregar e dormir com o filhote são exemplos de IPM direto. Este é, em geral, chamado de *cuidado parental do macho* ou paterno. O IPM indireto envolve aquelas respostas que podem ser exibidas pelo macho mesmo na ausência de filhotes, vindo a favorecer estes últimos. Preservar um território, exibir reações agressivas dirigidas a conspecíficos e a predadores são exemplos de IPM indireto. O comportamento paterno ainda é classificado entre *depreciável* e *não-depreciável* (ALTMANN *et al.* 1977) Em termos gerais podemos chamar de *depreciável* uma ação (ou o efeito dela) que ao ser dirigida a um filhote (ou ninhada, ou, ainda, fêmea grávida), deixa de ser dirigida a outro (por exemplo, alimento). *Não-depreciável* é o recurso que pode ser despendido na mesma medida, seja para um ou para vários filhotes (por exemplo, proteção de território). Embora a distinção entre depreciável e não-depreciável seja razoavelmente clara em casos extremos, a maior parte do investimento paterno têm componentes de ambas as categorias. Uma distinção adequada deve levar em conta a organização social e as características reprodutivas da espécie.

Existem muitos fatores hormonais e experienciais que influenciam o comportamento paterno em roedores. BROWN (1993) realizou uma extensiva apreciação destes fatores, e, a partir desta, abordaremos os principais. Primeiramente, cabe observar as alterações que houveram nos modelos utilizados para a compreensão do comportamento paterno. Os estudos em comportamento parental focalizaram-se por muito tempo nas fêmeas, das quais já se consolidou o conhecimento sobre as bases de seu desempenho frente os filhotes. Em função do foco no comportamento materno, e especificamente da fêmea de *Rattus norvegicus*, o primeiro modelo do comportamento paterno apresentado foi inteiramente baseado no comportamento desta espécie. Seguindo-se este modelo, os

machos eram demasculinizados e feminilizados mediante castração e injeção de hormônios e, assim, exibiam altos níveis de comportamento ‘materno’ (LEON *et al.* 1973; McCULLOUGH *et al.* 1974). Estes estudos alcançaram alguns resultados, porém ignoravam o comportamento paterno que ocorre em situações naturais, segundo BROWN (1993), “*These hormonal experiments demonstrated increased parental behavior in feminized male rats, but ignored the parental behavior of normal intact male rodents*” (p. 2).

Um modelo para o estudo do comportamento paterno em roedores deve considerar sete níveis de fatores que nele interferem (BROWN, 1993). O *primeiro nível* é o sistema de acasalamento. Sabe-se que o comportamento paterno é mais frequente em espécies monogâmicas. A monogamia pode ser facultativa ou obrigatória (KLEIMAN, 1977). Na monogamia obrigatória existe a necessidade do cuidado biparental para a criação bem sucedida dos filhotes, enquanto na monogamia facultativa a fêmea é capaz de criar os filhotes sozinha. O *segundo nível* é o das condições ecológicas. O cuidado paterno se desenvolveu provavelmente porque em alguma estação do ano (ou no ano inteiro) o ambiente mostra-se inóspito. Então a criação de filhotes só se torna possível por meio da associação entre os genitores. O *terceiro nível* é o da experiência social anterior do macho. As experiências desenvolvimentais, o *status* de dominância e a experiência anterior com filhotes figuram entre os fatores deste nível. O *quarto nível* é o da experiência sexual e estímulos provenientes da fêmea. A experiência copulatória e os estímulos promovidos pela fêmea durante a coabitação (odores liberados pela fêmea e sua agressão) inibem o infanticídio e facilitam o surgimento e a manutenção do comportamento paterno. O *quinto nível* é o dos estímulos provenientes dos filhotes; os machos de algumas espécies de roedores são capazes de reconhecer os próprios filhotes ou os de sua fêmea. Fatores

diversos como a idade, o odor, as vocalizações ultra-sônicas e a atividade podem facilitar o comportamento paterno. O *sexto nível* é o das alterações hormonais que ocorrem no macho em resposta aos estímulos da fêmea e dos filhotes. A regulação hormonal do comportamento paterno não é a mesma do comportamento materno (abaixo este tópico será abordado mais detidamente). Por fim, o *sétimo nível* é o dos níveis hormonais neo-natais. As diferenças individuais intra-específicas no comportamento paterno podem decorrer de diferenças na posição intra-uterina ocupada pelo macho durante sua fase embrionária ou a indução de estresse em sua mãe neste mesmo período. Essa enumeração de fatores revela como o comportamento dos animais pode ser afetado e nos leva a considerar os efeitos de algumas variáveis até então negligenciadas.

Existem evidências de que as alterações hormonais que ocorrem com o macho seguem um padrão de mudanças ao longo de todo o ciclo reprodutivo. Existem muitos dados sustentando essa aceção em peixes e aves. Em mamíferos não é tão estabelecido o conhecimento sobre este fenômeno (BROWN, 1985). Entretanto, estudos têm avançado e implicado variações hormonais em várias espécies, inclusive a humana (WINNE-EDWARDS & REBURN, 2000).

Em gerbilos da Mongólia, os níveis de prolactina são maiores em machos que foram acasalados e coabitaram com a fêmea e filhotes até o 20º dia após o nascimento do que em machos não acasalados. Os níveis de testosterona apresentam um aumento gradativo durante a gravidez, para então sofrerem um decréscimo após o nascimento dos filhotes. Além disso, a reposição dos filhotes após 4 horas de separação, em contraste com a resposta das mães que apresentaram um maior nível de prolactina uma hora depois, não causou alteração nos níveis de testosterona no macho. Portanto, os machos exibem mudanças hormonais após longo período de coabitação com a fêmea e os filhotes, mas não

mudanças agudas como as observadas nas fêmeas (BROWN *et al.* 1995). Ao mesmo tempo que são indicadas diferenças nas alterações endócrinas e neuro-endócrinas de machos e fêmeas, têm sido identificadas algumas áreas cerebrais que são importantes tanto no comportamento parental de machos como de fêmeas. Em alguns roedores foi mostrado que quanto menor o dimorfismo sexual na *área pré-óptica medial* do hipotálamo, mais ocorre a colaboração do macho no cuidado com os filhotes (STURGIS & BRIDGES, 1997).

Uma vez que a participação do macho no cuidado com os filhotes é entendida como favorável a sobrevivência dos filhotes, os dados mais sólidos para a verificação desta hipótese devem ser provenientes de estudos onde são comparados grupos em que foi realizada a remoção do macho com grupos onde o casal cuida dos filhotes (CLUTTON-BROCK, 1991; MOCK & FUJIOKA, 1990).

PRIESTNALL e YOUNG (1978) realizaram um estudo com camundongos em que foi formado um grupo em que o casal cuidava dos filhotes e outro em que a fêmea cuidava sozinha. Foram comparados os escores comportamentais da fêmea sozinha, da fêmea acompanhada e do macho, e peso dos filhotes. Os resultados não revelaram diferenças significativas entre o comportamento de machos, fêmeas acompanhadas de machos e fêmeas sozinhas. Tampouco foram encontradas diferenças de peso nas ninhadas. Em *Dicrostonyx richardsoni* observa-se que os machos cuidam dos filhotes tanto quanto as fêmeas. Porém, sua ausência não teve efeito sobre o comportamento delas. Num procedimento onde se estressavam os filhotes com a ausência da mãe durante 8 horas por dia, a presença do pai não teve efeito de redução do estresse. Aos 75 dias estes filhotes foram testados em sua agressividade e os que cresceram em coabitação com os pais não se mostraram mais agressivos que os criados apenas pelas mães (SHILTON & BROOKS, 1989).

Os animais do gênero *Microtus* merecem destaque especial quando tratamos de comportamento paterno. O fato de que as espécies, ao mesmo tempo que são muito próximas taxionomicamente, apresentam profundas diferenças na biologia reprodutiva e na organização social (WANG & INSEL, 1996), faz com que eles sejam um grupo ideal para estudos comparativos sobre comportamento materno, paterno, biparental e aloparental. Em *Microtus ochrogaster* foi verificado que com a presença do pai ou do pai mais a ninhada anterior (nascidos entre 22 e 28 dias antes do nascimento da nova ninhada), a mãe despendeu menos tempo no ninho e em comportamento materno e passou mais tempo se alimentando e bebendo água. Além disso foi notado que os filhotes começaram a comer alimento sólido e a sair do ninho mais cedo. Estes pais passavam quase tanto tempo quanto as fêmeas no ninho (WANG & NOVAK, 1992).

As mães podem exibir um aumento da temperatura corporal à medida que despendem tempo em contato físico com a ninhada. Neste sentido, foi notado que a presença do macho reduziu a hipertermia em mães *Phodopus campbelli* mantidas a 23° C (WALTON & WYNNE-EDWARDS, 1998). Com isso houve a redução da duração dos episódios de ausência materna, promovendo o maior crescimento dos filhotes quando comparados com os de mães solitárias na mesma situação.

O gerbilo da Mongólia é um excelente modelo para se estudar o comportamento paterno por apresentar altos níveis do mesmo e por preencher vários dos critérios para a monogamia. Apesar disso, esta espécie é pouco utilizada em estudos experimentais se comparada com o número de referências a respeito do comportamento de ratos e camundongos albinos.

No estudo do comportamento paterno, as espécies mais frequentemente estudadas são o camundongo da Califórnia (*Peromyscus californicus*) e as do gênero *Microtus*.

Entretanto, um importante estudo nesta área foi realizado com gerbilos da Mongólia mais de duas décadas atrás (ELWOOD & BROOM, 1978). Neste, foi verificado que machos promovem uma redução na arrumação do ninho e nos episódios em que a mãe cheira os filhotes. Foi sugerido que esses efeitos não decorrem propriamente do macho, mas sim, são mediados pela resposta dos filhotes ao seu ambiente físico e social. Além disso, foi verificado que na situação em que os filhotes eram criados pelo pai e pela mãe, comparativamente aos grupos onde havia remoção do macho no dia do nascimento ou no 2º dia após este, os filhotes mostravam-se adiantados comportamentalmente e na abertura de olhos. Foi sugerido que o principal determinante do desenvolvimento dos filhotes nos diferentes grupos era a temperatura do ninho. Então, conclui-se que a fêmea e o macho gerbilos formam uma unidade parental integrada. Isto sugere que o comportamento paterno não é um produto artificial de laboratório, e, que a presença do macho interfere nos estímulos que a mãe recebe dos filhotes e, portanto, no seu comportamento materno.

O gerbilo da Mongólia (*Meriones unguiculatus*) é uma espécie pertencente ao gênero *Meriones*, que costuma viver em áreas desérticas, semi-desérticas e estepes da Ásia central, onde no inverno a temperatura frequentemente cai abaixo de 0° C. para sobreviver em ambientes áridos e frios, os animais das espécies que constituem este gênero costumam viver agrupados em túneis subterrâneos onde estocam o alimento. Em seu hábitat natural, os gerbilos da Mongólia costumam formar grupos sociais estáveis constituídos de entre 5 e 10 animais adultos e vários sub-adultos. Os estudos em laboratório têm fortalecido a concepção de que os casais são fortemente ligados, enquanto os estudos em campo mostram que uma estratégia para aumentar a variabilidade genética e evitar a reprodução com animais aparentados são as eventuais visitas que as fêmeas fazem a grupos vizinhos (ÅGREN, 1995). Em concordância com isso, é sabido que os machos agem parentalmente

sem que sejam capazes de reconhecer se os filhotes são realmente seus, mas antes, reconhecendo que são de suas parceiras (BROWN, 1993).

1.1. *Objetivos*

Com o intuito de investigar o investimento parental de machos e fêmeas, assim como o desenvolvimento dos filhotes de gerbilo da Mongólia, foram realizados dois experimentos. No primeiro, comparamos um grupo em que apenas a mãe cuidava dos filhotes com outro em que eles eram criados pelo casal. Diferentemente do trabalho de ELWOOD e BROOM (1978), além de avaliarmos o comportamento das mães e o desenvolvimento dos filhotes, foram efetuadas algumas medições do comportamento dos machos adultos semelhantes àquelas que foram feitas a respeito do comportamento das mães, uma vez que eles têm o potencial de apresentar o mesmo comportamento. Assim, pretendemos acrescentar algum conhecimento sobre como o pai contribui para a criação dos filhotes nesta espécie.

No segundo experimento realizamos uma manipulação para verificarmos como os animais reagem a duas diferentes situações. Tendo em vista que em espécies biparentais, pai e mãe costumam se alternar no ninho (PATRIS & BAUDOIN, 2000; ELWOOD & BROOM, 1978), em nossas sessões experimentais, o macho ou a fêmea foi retirado do ambiente e foi analisado o comportamento do animal adulto que permanecia com os filhotes. Para fins de controle, num terceiro grupo o casal foi mantido continuamente junto com os filhotes durante todo o experimento. Este estudo tem como propósito detalhar o conhecimento sobre o investimento parental em situação onde o genitor cuida dos filhotes sozinho ou associado ao parceiro.

2. MATERIAL E MÉTODO

2.1. EXPERIMENTO I

2.1.1. *Sujeitos*

Foram utilizados como sujeitos experimentais 36 gerbilos da Mongólia (24 fêmeas e 12 machos com idades variando entre 90 e 120 dias no início do experimento) e as ninhadas produzidas pelas fêmeas. Os animais foram obtidos da criação do Laboratório de Psicologia Experimental da UFSC.

2.1.2. *Equipamento*

Durante todo o experimento, os animais foram mantidos em caixas-viveiro de polipropileno (60 cm de largura x 40 cm de profundidade x 25 cm de altura), com tampa de acrílico transparente. A temperatura do ambiente foi mantida em $21 \pm 2^\circ \text{C}$ e os animais foram submetidos a períodos claro/escuro de 12/12 horas com a luz acesa às 7h. O alimento (Nuvilab – CR-1, ração industrial da Nuvital Nutrientes Ltda.) e a água foram oferecidos *ad libitum*. As caixas foram limpas e a serragem trocada com intervalos de 5 dias.

O comportamento dos animais foi registrado com cronômetros digitais, um microcomputador, um *software* (SmartRat) e folhas de anotações padronizadas. O peso corporal das fêmeas e dos filhotes foi obtido pelo uso de uma balança eletrônica de precisão (Gehaka BG-200).

2.1.3. *Procedimento*

Os animais foram submetidos a duas condições experimentais: ninhadas com cuidados uniparentais (mãe sozinha) (Figura 2) e ninhadas com cuidados biparentais (mãe e pai juntos) (Figura 1). Inicialmente, machos e fêmeas adultos foram unidos para acasalamento. No momento em que foi constatada a gravidez e a proximidade do nascimento (*i.e.*, aumento do peso corporal das fêmeas), os casais da situação biparental foram acomodados cada um em uma das caixas descritas acima, o mesmo ocorreu com as fêmeas da situação uniparental, que foram separadas de seus pares e isoladas nestas caixas. O comportamento dos animais foi observado e registrado por um observador treinado. As sessões experimentais ocorreram diariamente do primeiro ao 25º dia após o nascimento dos filhotes. Suas durações foram de 30 minutos e elas foram realizadas entre as 16h e as 19h. O peso corporal das mães começou a ser monitorado na véspera do nascimento e continuou sendo durante os 25 dias após o parto. Do 1º ao 25º dias também foram feitas pesagens dos filhotes de cada sexo separadamente. As pesagens foram feitas sempre após as sessões experimentais, procurando-se evitar que algum efeito da manipulação alterasse o comportamento dos animais durante as sessões experimentais. O número de filhotes variou entre as diferentes ninhadas, de forma que os dados sobre peso dos filhotes referem-se a um valor médio.

Para que fosse possível identificar o macho e a fêmea adultos individualmente no grupo *biparental*, foram usados animais de cores diferentes ou, quando eram da mesma cor, foi cortado um pequeno tufo de pêlos do dorso do macho antes do início dos trabalhos.

Como resultado de nossas manipulações, trabalhamos com os dados dos seguintes grupos:

- Fêmea-casal (FCas): as mães que fizeram parte da condição biparental.

- Fêmea-Só (FSó): as mães que fizeram parte da condição uniparental.
- Macho-casal (MCas): os pais que fizeram parte da condição biparental.

Filhotes da condição biparental

- M-biparental (machos)
- F-biparental (fêmeas)

Filhotes da condição uniparental

- M-uniparental (machos)
- F-uniparental (fêmeas)

Dentre as atividades que são desempenhadas pelos animais, foram selecionadas as categorias comportamentais pertinentes para nossos estudos. Esta escolha foi feita com base na literatura da área e nos estudos de que participamos dentre os realizados pela equipe do Laboratório de Psicologia Experimental da UFSC (ESTANISLAU *et al.* 1998; OLIVEIRA *et al.* 1998a, 1998b). Dessa forma, as seguintes categorias comportamentais foram selecionadas:

1. *Contato físico*: Ocorre quando os animais ficam encostados por qualquer parte do corpo, exceto caudas e vibrissas. Foi registrado em tempo de duração.
2. *Contato ventral*: O animal posiciona-se de modo a oferecer o ventre ao contato físico com os filhotes (Figura 3). Esta categoria está relacionada com a amamentação e as trocas de calor, corresponde ao *crouching over* de muitos estudos. Porém, os animais podem estar em contato ventral tanto “curvando-se por cima” como deitando-se de lado. Geralmente nesta situação os filhotes viram-se de modo a poderem mamar em suas mães. Muitas vezes, eles apresentam este comportamento mesmo com os pais, apesar de estes não poderem amamentá-los. Foi registrado em tempo de duração.

3. *Limpeza corporal dos filhotes*: Consiste de lambidas que o genitor dá no filhote, concentra-se na parte anogenital, mas ocorre nas outras partes do corpo também. É caracterizada por curtos movimentos de cabeça para frente e para trás. Foi registrado em tempo de duração.
4. *Arrumação de ninho*: Corresponde ao ato de puxar a serragem para baixo do próprio corpo, em direção ao ninho, por meio de movimentos com as patas dianteiras. Pode aparecer também na forma de coleta de material em qualquer parte da caixa-viveiro, armazenamento na boca, e transporte até o ninho. Foi registrado em tempo de duração.
5. *Postura de repouso*: O animal apresenta uma postura relaxada, que se altera pouco frequentemente, mantendo-se com os olhos fechados. Foi registrado em tempo de duração.
6. *Locomoção*: Corresponde ao ato de deslocar-se pelo ambiente por meio de movimentos coordenados das quatro patas. Foi registrado em frequência de episódios.



Figura 2. Imagem ilustrativa da fêmea de gerbilo da Mongólia cuidando sozinha de seus filhotes (com 10 dias de idade aproximadamente). Fotografia: R. F. Guerra.



Figura 3. Fêmea de gerbilo da Mongólia em contato ventral (*crouching over*) com os filhotes. Fotografia: R. F. Guerra.

2.1.4. *Análise estatística*

As diferenças entre os desempenhos dos grupos FCas, FSó e MCas foram analisadas usando-se a análise de variância. As diferenças entre o tempo de contato físico do macho com os filhotes e o com a fêmea e entre os pesos das mães e dos filhotes machos e fêmeos das condições biparental e uniparental foram analisados com o *teste-t* para amostras independentes (WEINBERG & GOLDBERG, 1990).

2.2. EXPERIMENTO II

2.2.1. *Sujeitos*

Foram utilizados 36 casais múltiparos de gerbilos da Mongólia (36 machos e 36 fêmeas com idades entre 90 e 120 dias no início do experimento), com suas respectivas ninhadas. Os animais foram obtidos da própria criação do Laboratório de Psicologia Experimental da UFSC.

2.2.2. *Equipamento*

Os animais eram submetidos às sessões experimentais uma vez a cada 5 dias. Nos dias sem experimento os animais foram mantidos em caixas de polipropileno (41 cm de largura x 34 cm de profundidade x 17 cm de altura). Na véspera dos dias de sessão experimental, os casais e seus filhotes eram colocados em caixas de vidro com armação de madeira (60 cm de largura x 48 cm de profundidade x 32 cm de altura). As paredes de vidro destas caixas eram revestidas externamente com papel por todos os lados exceto o frontal, através do qual foram feitas filmagens (abaixo detalhamos o procedimento de gravação). A troca da serragem das caixas dos dias sem experimento ocorreram duas vezes por semana. Nas caixas experimentais, esta troca era feita cada vez que eram colocados os animais. Foram oferecidos dois tipos de alimento (ração para roedores CR-1 da Nuvital Nutrientes Ltda. e mistura de grãos da Bepler Importação e Exportação, constituída por vários tipos de grãos - sementes de girassol, milho, amendoim, soja e vários outros elementos) e água *ad libitum*. A temperatura ambiente foi de $21^{\circ} \pm 2^{\circ}\text{C}$. O ciclo claro-escuro foi de luz acesa às 7:00 h e apagada às 20:00 h. As sessões foram gravadas com uma câmera filmadora (Panasonic, View Finder) e fitas VHS e depois reproduzidas em um vídeo cassete (Philco-

Hitachi, de 4 cabeças). O material usado para o registro do comportamento dos animais nas sessões experimentais foi o mesmo do Experimento I.

2.2.3. *Procedimento*

Foram formados casais e feito um monitoramento do peso corporal das fêmeas para se detectar gravidez. Deste modo, quando o peso indicava que o parto estaria próximo, o casal era deslocado para gaiolas experimentais maiores. Logo no primeiro dia após o parto, o tamanho da ninhada foi artificialmente reduzido para 4 filhotes; as ninhadas foram compostas por 2 machos e 2 fêmeas. Apenas em dois tipos de situação não foi mantido este padrão: a) quando houve apenas um filhote de determinado sexo na ninhada. Nesta situação foram deixados três de um sexo e um do outro; e, b) quando um dos filhotes morreu durante o período do experimento, neste caso, o experimento prosseguiu com os 3 filhotes restantes. Nas situações em que morreram mais de um filhote ou morreu o único representante de um dos sexos, a unidade familiar foi excluída do experimento. Assim, sempre houve pelo menos um representante de cada sexo e no mínimo três filhotes por ninhada. Os filhotes que eram descartados do estudo no dia do nascimento eram incluídos em outra ninhada de idade semelhante, sendo assim adotados por algum casal que não participasse do experimento.

Com as manipulações que realizamos, foram trabalhados os dados dos seguintes grupos:

- Macho-casal (MCas): os machos dos casais que permaneceram com os filhotes durante as sessões.
- Fêmea-casal (FCas): as fêmeas dos casais que permaneceram com os filhotes durante as sessões.

- Macho-só(MSó): os machos que permaneceram com os filhotes sem as fêmeas durante as sessões.
- Fêmea-só (FSó): as fêmeas que permaneceram com os filhotes sem os machos durante as sessões.

Na condição **Casal**, por ficarem presentes os dois animais adultos na caixa experimental, foram utilizados animais que diferiam nas cores. Este procedimento visou a identificação dos animais nas filmagens.

As sessões experimentais ocorreram no 1º, 5º, 10º, 15º, 20º e 25º dias após o nascimento. As gravações das sessões tiveram 60 minutos de duração e foram feitas dentro do período entre 15:00h e 20:00h. Nos grupos **MSó** e **FSó**, onde um dos membros do casal foi retirado da caixa para se fazer a sessão, tal retirada foi feita aproximadamente 10 minutos antes do início da gravação. Ao término desta, o animal era devolvido a caixa e quando se encerravam todas as filmagens do dia todos os animais eram retirados das caixas experimentais e devolvidos as suas caixas.

A câmera filmadora foi posicionada frontalmente e em altura ligeiramente superior ao substrato da caixa (10 cm acima, aproximadamente), a uma distância de aproximadamente 80 cm. Assim, as gravações abrangiam toda a extensão do interior da caixa.

As categorias comportamentais avaliadas foram: *contato físico com os filhotes*, *contato ventral com os filhotes*, *limpeza dos filhotes*, *arrumação de ninho* e *locomoção* (ver descrições no experimento I). Além dessas categorias foi analisado o tempo em que permaneciam os *filhotes sozinhos no ninho*, que foi mensurado apenas até o 15º dia, pois após este período, os filhotes já movimentavam-se intensamente, o que inviabilizava um registro mais preciso.

2.2.4. *Análise estatística*

As diferenças entre os desempenhos das fêmeas nas condições Casal (FCas) e Só (FSó) e os dos machos nas condições Casal (MCas) e Só (MSó) foram obtidas usando-se o *teste-t* para amostras independentes (WEINBERG & GOLDBERG, 1990). A diferença entre os tempos que os filhotes passaram sozinhos no ninho nas condições de cuidados biparentais e uniparentais (fêmeas ou machos sozinhos com os filhotes) foram obtidas por meio da Análise de Variância.

3. RESULTADOS E DISCUSSÃO

3.1. EXPERIMENTO I

3.1.1. *Resultados*

Com o intuito de permitir uma análise comparativa, o tempo despendido pelos animais nas diversas categorias comportamentais foi convertido em segundos, levando em conta a duração de 30 minutos (1800 segundos) das sessões experimentais. A atividade locomotora dos animais foi registrada em frequência de episódios. Notou-se que as fêmeas exibiram raros episódios de recuperação de filhotes e os machos nunca exibiram este comportamento, razão pela qual esta categoria não foi analisada neste estudo.

A Figura 4 mostra que as fêmeas mantidas sozinhas ou com os machos em sistema biparental despenderam taxas muito próximas de contato físico com os filhotes ($1459,1 \pm 31,63$ e $1434,9 \pm 26,76$ segundos, respectivamente). O tempo médio diário dos machos foi menor ($1206,3 \pm 37,91s$) e a análise estatística mostrou que as diferenças entre os três grupos foi estatisticamente significante ($F_{2,35} = 18,52; p < 0,05$).

Em relação ao tempo despendido em contato físico com os filhotes, notou-se que os machos despenderam menos tempo em contato físico com as fêmeas ($1063,3 \pm 50,16s$, tal como pode ser visto na Figura 4). Além disso, a Figura 5 mostra que, até aproximadamente o 15º dia após o parto, essas duas medidas mantiveram-se equilibradas; a partir desse período o contato físico dos machos com os filhotes tornou superior ao tempo despendido com as fêmeas. Uma análise comparativa entre o tempo média diário (Figura 4) mostrou que as diferenças foram estatisticamente significantes ($t_{22} = 2,27; p < 0,05$). Todavia, esta

diferença pode não representar uma preferência, pois em alguns casos os machos mantinham contato simultâneo com os filhotes e as fêmeas.

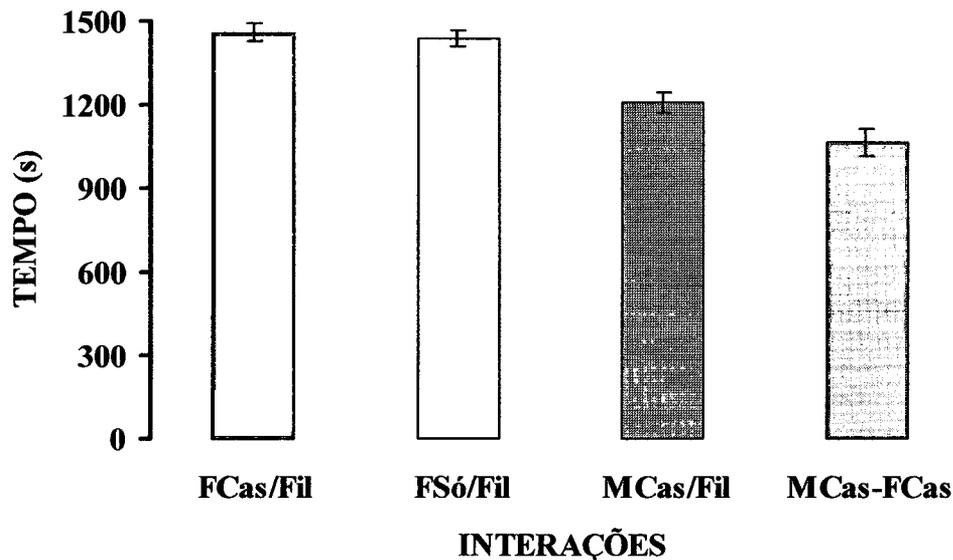


Figura 4. Duração média (\pm EPM) do contato físico corporal fêmea/filhote, macho/filhote e macho/fêmea nas sessões experimentais de 30 minutos de duração (FCas/Fil = fêmea do casal e filhote, FSó/Fil = Fêmea sozinha e filhote, MCas/Fil = Macho do casal com o filhote, MCas/FCas = contato físico entre o macho e a fêmea adultos, nesta figura e nas seguintes).

As fêmeas mantidas sozinhas ou em sistema biparental exibiram maior tempo em contato ventral (*crouching over posture*) que os machos ($1313,5 \pm 43,74$, $1242,3 \pm 34,79$, e $403,9 \pm 39,75$ segundos, respectivamente), tal como pode ser visto na Figura 6. O tempo despendido pelas fêmeas dos dois grupos foram muito próximos, mas a análise estatística

mostrou que as diferenças entre os três grupos foram estatisticamente significantes ($F_{2, 35} = 163,2; p < 0,05$).

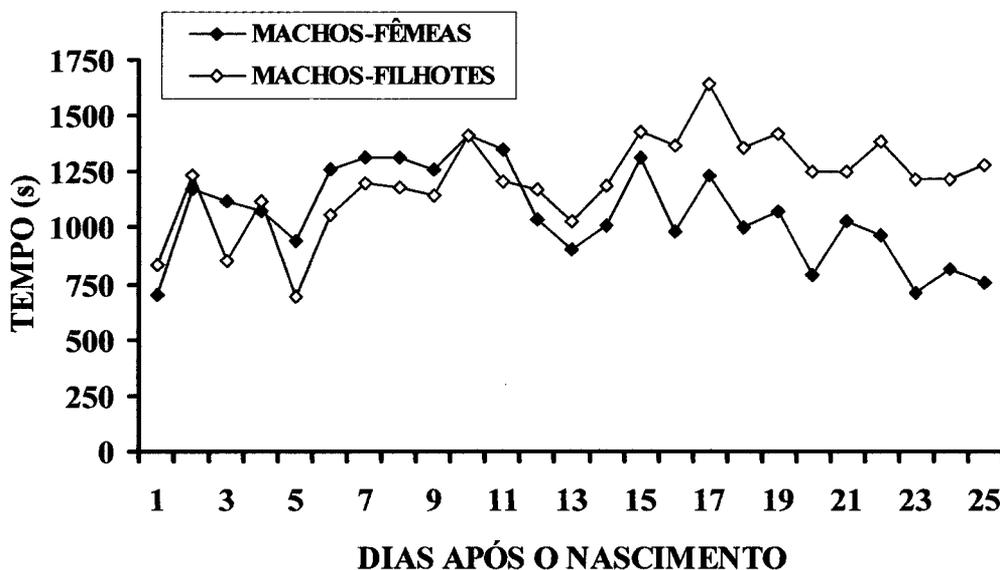


Figura 5. Tempo médio diário despendido por machos em contato físico corporal com as fêmeas e os filhotes ao longo dos dias após o parto.

A Figura 7 mostra o tempo médio diário que as fêmeas e os machos despenderam limpando o corpo dos filhotes. Nota-se que tanto fêmeas sozinhas quanto mantidas em sistema biparental exibiram maior taxa de limpeza dos filhotes que os machos ($59,15 \pm 5,4$, $48,56 \pm 4,55$ e $44,96 \pm 5,6$ segundos, respectivamente). Todavia, a análise estatística mostrou que as diferenças entre as taxas dos três grupos não foram significantes ($F_{2, 35} = 2,01; p > 0,05$).

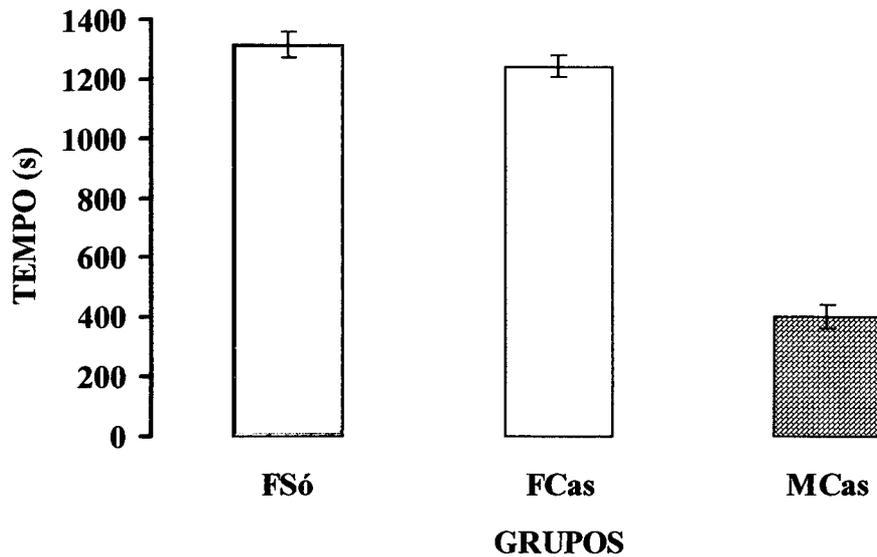


Figura 6. Tempo médio diário (\pm EPM) que as fêmeas, mantidas sozinhas ou em sistema biparental, e machos despenderam em contato ventral com os filhotes (*crouching over posture*) durante as sessões experimentais de 30 minutos de duração. A diferença entre os três grupos foi estatisticamente significativa ($p < 0,05$, ANOVA).

No que diz respeito ao comportamento de arrumação do ninho, a Figura 8 mostra que as fêmeas mantidas sozinhas ou em sistema biparental exibiram maiores taxas em relação aos machos ($42,66 \pm 9,1$, $29,04 \pm 5,82$ e $6,77 \pm 1,66$ segundos, respectivamente). As diferenças entre o comportamento das fêmeas e os machos foi muito grande e, com efeito, foram significantes entre os três grupos ($F_{2,35} = 8,24$; $p < 0,05$).

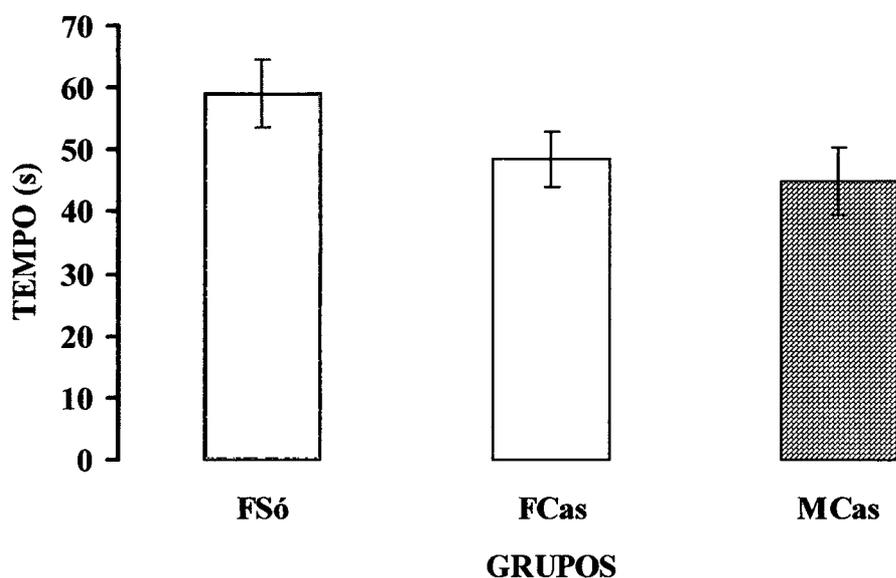


Figura 7. Tempo médio diário (\pm EPM) que as fêmeas, mantidas sozinhas ou em sistema biparental, e machos despendiam limpando a superfície corporal dos filhotes.

Uma análise comparativa entre a atividade locomotora das fêmeas mantidas sozinhas ou em sistema biparental mostrou que a performance dos animais foi muito semelhante ($9,6 \pm 1,04$ e $10,6 \pm 1,29$ episódios, respectivamente), tal como pode ser visto na Figura 9. As diferenças entre os dois grupos não foram estatisticamente significantes ($F_{1,23} = 0,37$; $p > 0,05$).

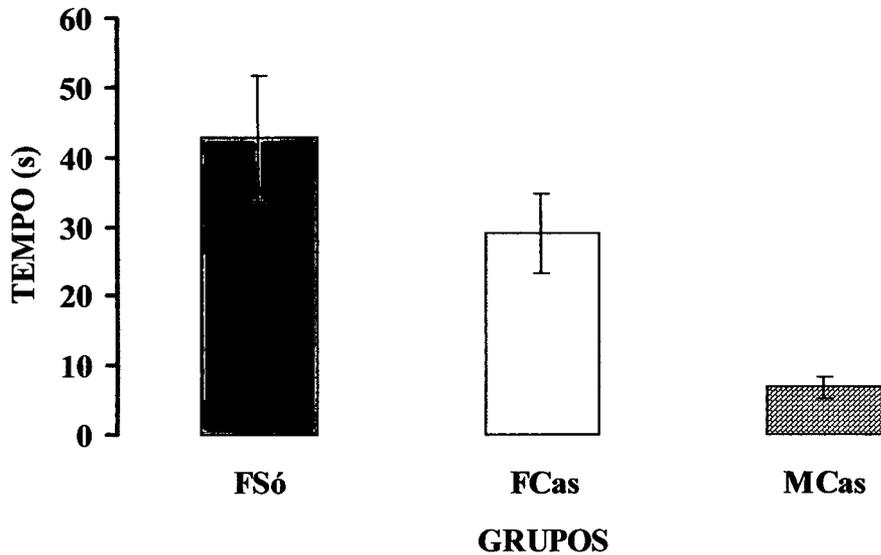


Figura 8. Tempo médio diário (\pm EPM) que as fêmeas, mantidas sozinhas ou em sistema biparental, e machos despendiam em arrumação do ninho durante o período de amamentação. As diferenças entre os três grupos foram estatisticamente significantes ($p < 0,05$, ANOVA).

Notou-se que os animais despendiam muito tempo (parte da sessão experimental ou ela inteira) em postura de repouso (imóveis e de olhos fechados), tal como pode ser visto na Figura 10. Com efeito, o tempo despendido por fêmeas sozinhas ou mantidas em sistema biparental e machos foram muito semelhantes ($630,37 \pm 51,54$, $548,24 \pm 57,06$ e $615,51 \pm 53,03$ segundos, respectivamente). As diferenças não foram estatisticamente significantes ($F_{2,35} = 0,66$; $p > 0,05$).

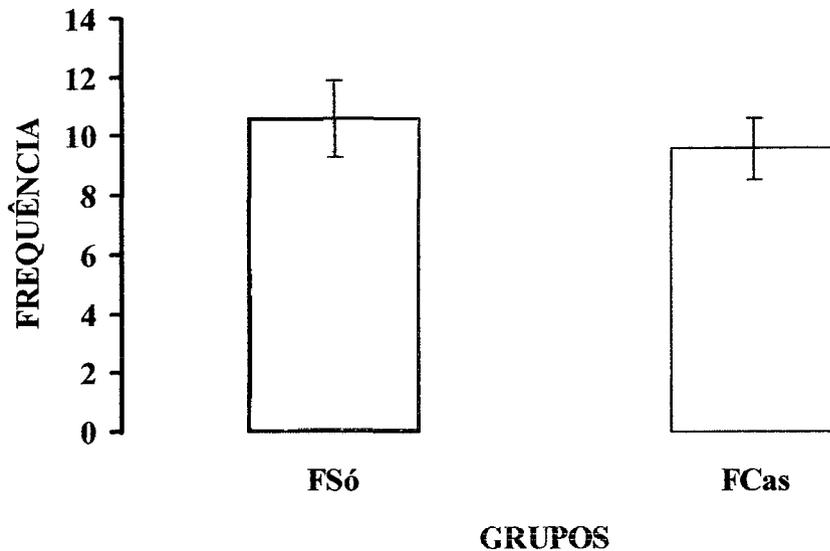


Figura 9. Número médio diário (\pm EPM) de episódios de locomoção apresentado pelas fêmeas, sozinhas ou mantidas em sistema biparental, em sessões experimentais de 30 minutos de duração.

A Figura 11 mostra as variações no peso corporal apresentado pelas fêmeas sozinhas ou mantidas em sistema biparental. Para facilitar uma análise comparativa, o ganho de peso foi convertido em porcentagem, sendo considerado como 100% a massa corporal dos animais no primeiro dia *postpartum*. As diferenças entre os dois grupos foram analisadas em todos os dias de registro (i.e., do 1º ao 25º dia *postpartum*). Neste sentido, os resultados mostram que as fêmeas mantidas sozinhas exibiram uma clara tendência a ganhar mais peso corporal ao longo do período de amamentação. Todavia, as diferenças entre a massa corporal dos animais só foram estatisticamente significantes no 7º ($t_{22} = -2,1$; $p < 0,05$), 8º ($t_{22} = -2,12$; $p < 0,05$), 9º ($t_{22} = -2,65$; $p < 0,05$) e 10º dias após o parto ($t_{22} = 2,18$; $p < 0,05$).

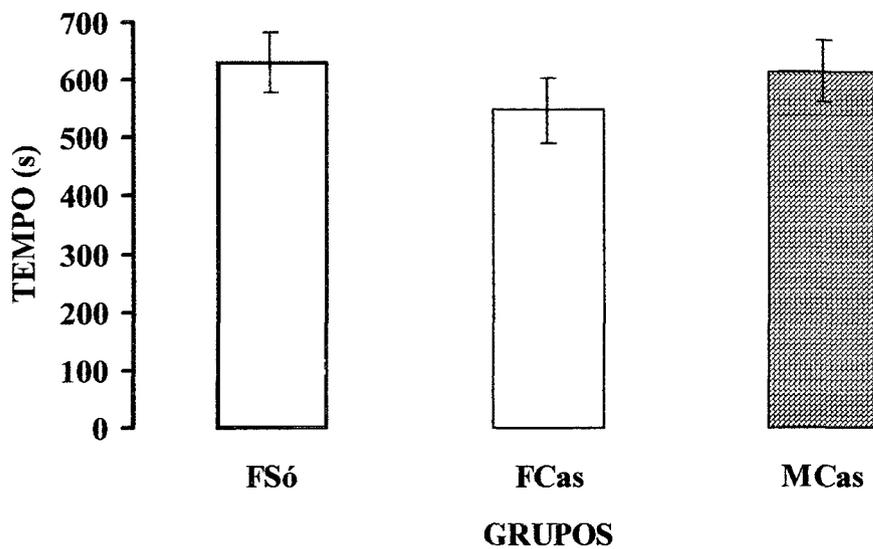


Figura 10. Tempo médio diário (\pm EPM) que as fêmeas, mantidas sozinha ou em sistema biparental, e machos despendiam em postura de repouso em sessões experimentais de 30 minutos de duração.

A Figura 12 mostra o ganho de peso corporal dos filhotes machos e fêmeos, de ninhadas mantidas em sistema biparental (fêmea e macho juntos) e uniparental (só a fêmea), ao longo dos dias. Como pode ser visto na figura, o peso dos filhotes foi bastante parecido, mas os criados somente com as mães apresentaram uma tendência a ganhar mais massa corporal ao longo do crescimento. No 25^o dia após o nascimento, os filhotes machos criados em sistema biparental e uniparental exibiam um peso corporal de $19,35 \pm 1,28\text{g}$ e $21,17 \pm 1,81\text{g}$, respectivamente. Os filhotes fêmeos mantidos em sistema biparental e uniparental exibiam cerca de $18,9 \pm 1,18\text{g}$ e $20,03 \pm 1,44\text{g}$, respectivamente. A análise comparativa revelou que as diferenças não foram significantes entre o peso corporal dos

filhotes machos ($t_{18} = -0,82$; $p > 0,05$) e fêmeas ($t_{19} = -0,61$; $p > 0,05$) no 25º dia após o nascimento.

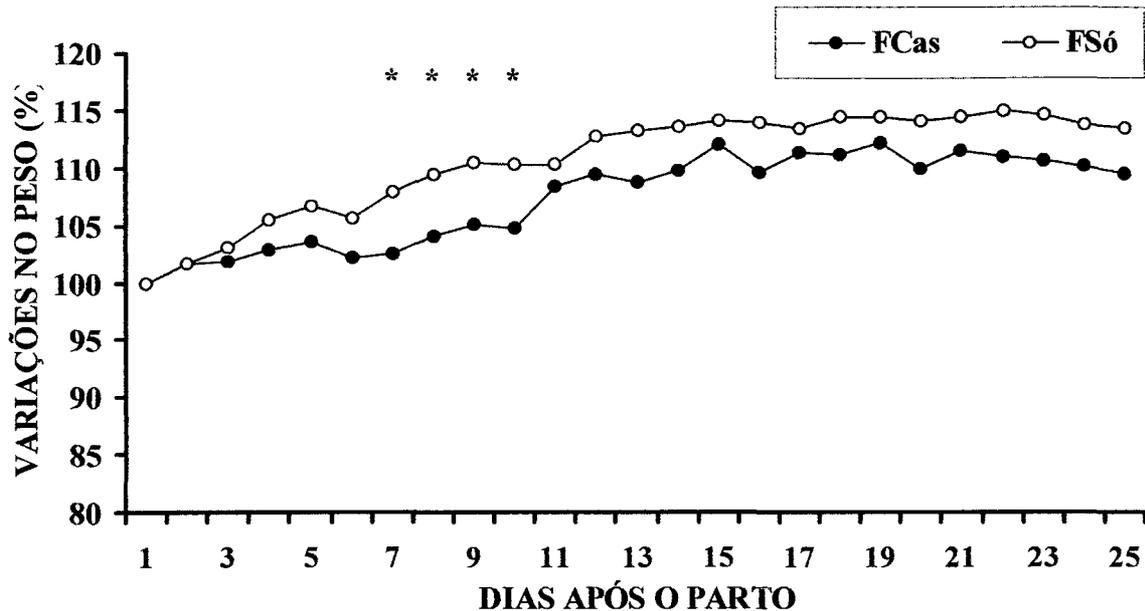


Figura 11. Variações no peso corporal, em porcentagem, apresentado pelas fêmeas, mantidas sozinhas ou em sistema biparental, ao longo do período de amamentação. As diferenças entre os dois grupos foram estatisticamente significantes no 7º, 8º, 9º e 10º dias *postpartum* ($p < 0,05$).

A Figura 13 ilustra o ganho de massa corporal considerado em porcentagem a partir do dia do nascimento, o qual corresponde ao valor 100%. Quando comparamos o peso médio do filhote de cada sexo, sem distinção entre os criados pela mãe sozinha e os criados em sistema biparental (Figura 13a), observamos que houve um ganho de peso semelhante entre machos ($606,49 \pm 30,15\%$) e fêmeas ($611,19 \pm 23,35\%$) ($t_{39} = -0,12$; $p > 0,05$). Tal como pode ser visto na Figura 13b, as diferenças foram maiores quando foram comparados

os ganhos médios de peso dos filhotes criados nas condições biparental ($599,82 \pm 21,15\%$) e uniparental ($618,42 \pm 31,76\%$), desta feita, sem distinção entre machos e fêmeos; as diferenças não foram significantes ($t_{39} = -0,49$; $p > 0,05$).

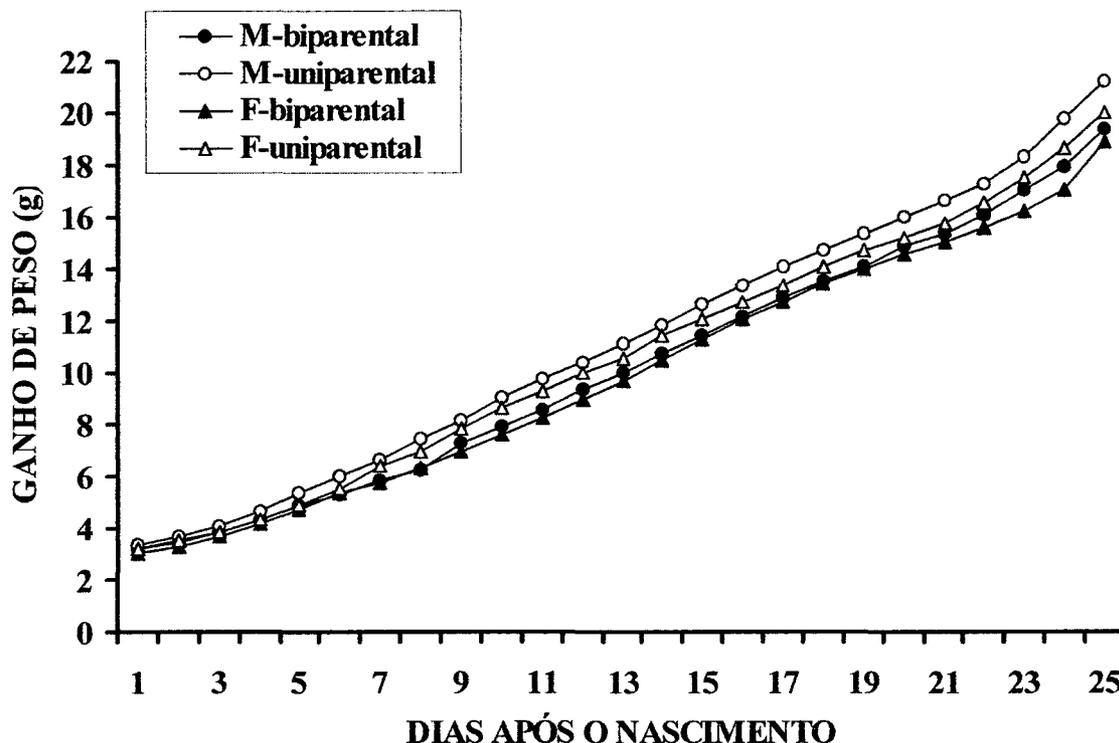


Figura 12. Ganho de peso corporal dos filhotes machos e fêmeos, mantidos nas condições de cuidados biparentais e uniparentais, ao longo do período de amamentação (M-biparental = filhotes machos em sistema biparental, F-biparental = filhotes fêmeos em sistema biparental, M-uniparental = filhotes machos em sistema uniparental e F-uniparental = filhotes fêmeos em sistema uniparental).

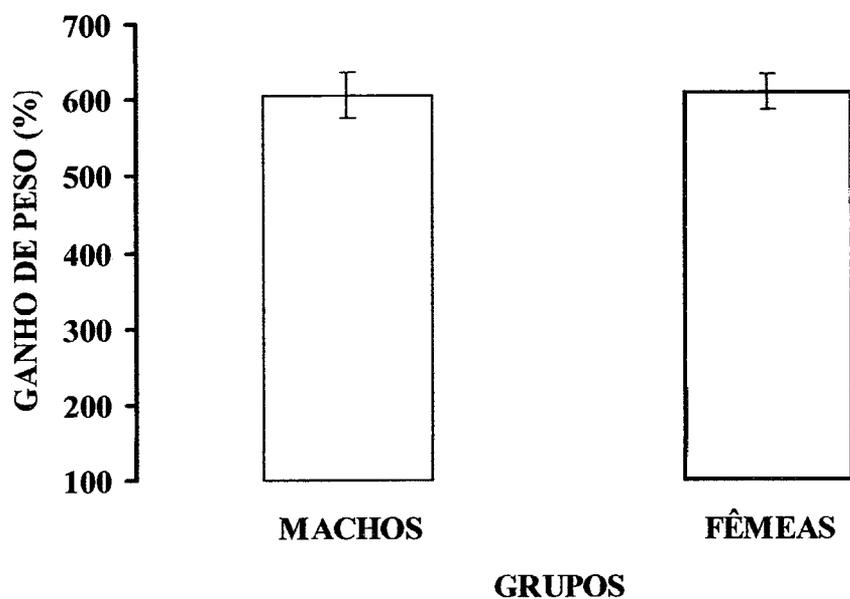
Algumas ninhadas chegaram ao 25º dia sem nenhum membro de um dos sexos. Assim sendo, neste último dia de registro apresentou-se um número de 10 ninhadas que

continham filhotes machos em cada uma das condições, biparental e uniparental. O número de ninhadas que continham filhotes fêmeos foram de 11 e 10, para as condições biparental e uniparental, respectivamente. Durante todo o experimento, poucos filhotes morreram. A Tabela 1 logo abaixo mostra a taxa de mortalidade entre os grupos:

Tabela 1. Taxa de mortalidade de filhotes machos e fêmeos, mantidos em sistema biparental e uniparental, ao longo dos 25 dias após o nascimento (ver legendas na Figura 12).

<i>Ninhadas</i>	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	<i>X</i>
M-biparental	4	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0,58
F-biparental	1	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0,5
M-uniparental	0	0	0	0	0	0	4	1	0	0	1	0	0,5
F-uniparental	0	0	0	0	0	0	1	2	1	0	0	2	0,5

a)



b)

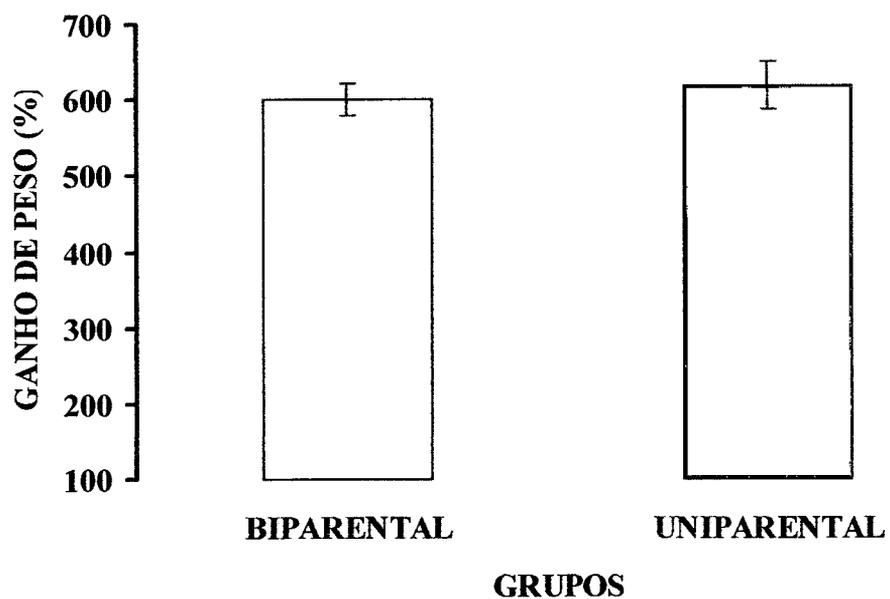


Figura 13. Média (\pm EPM) de ganho de peso corporal dos filhotes, em porcentagem (foi considerado 100% o peso dos animais no 1º dia após o nascimento). Os filhotes foram agrupados a partir de dois parâmetros: sexo (a) e condição de criação (b).

3.1.2. *Discussão*

Neste experimento verificamos que: As mães raramente recuperaram os filhotes e os machos não apresentaram nenhum episódio de recuperação no experimento. Os machos passam mais tempo em contato físico com os filhotes do que em contato com as fêmeas. As fêmeas passam, em média, muito mais tempo em contato ventral com os filhotes do que os machos. Tanto fêmeas quanto machos que cuidaram dos filhotes em casal, assim como as fêmeas que cuidaram sozinhas, apresentaram taxas similares de limpeza corporal dos filhotes. As médias de arrumação do ninho dos machos foram menores que as das fêmeas dos casais e que as das que cuidaram sozinhas dos filhotes. As taxas de atividade locomotora das fêmeas dos casais e das fêmeas que cuidaram sozinhas dos filhotes foram semelhantes. Os machos e as fêmeas dos casais e as fêmeas que cuidaram sozinhas dos filhotes despenderam tempos médios diários equivalentes em posturas de repouso. Ao longo do período pós-parto, as mães dos casais e as que cuidaram sozinhas exibiram mudanças de peso, havendo uma pequena superioridade das médias destas últimas em todos os dias e diferenças significativas entre os dois grupos do dia 7 ao dia 10 pós-parto. A mesma tendência se repetiu com os filhotes. Os das mães que cuidaram sozinhas apresentando em seu peso pequena superioridade em relação aos dos casais. Porém, sem ter sido encontradas diferenças significativas ao compararmos os pesos dos filhotes de cada sexo dos dois grupos no 25º dia. Também não houveram diferenças significativas quando foram comparados os pesos dos filhotes machos com o dos fêmeos, sem distinção entre os criados em condição biparental e uniparental. As taxas de mortalidade foram praticamente as mesmas em ambos os sexos entre os filhotes submetidos as condições de cuidado uniparental e biparental.

O fato de terem ocorrido pouquíssimos episódios de recuperação de filhotes não é surpreendente. O mesmo fenômeno foi descrito por ELWOOD e BROOM (1978). Os filhotes de gerbilos parecem não requerer as altas taxas de recuperação apresentadas, por exemplo, por hamsters e ratos (OLIVEIRA *et al.* 2000). Além disso, o fato de os gerbilos serem monogâmicos implica num sistema social onde o processo reprodutivo é regulado socialmente, o que requer hierarquia, e existe um tipo de ligação entre os casais (BROWN *et al.* 1995), que podemos chamar de apego (*attachment*). Nas espécies monogâmicas ocorrem extensas unidades sociais e filhotes com bastante mobilidade, e, tendem a ocorrer ligações de apego bidirecional entre o filhote e quem os assiste (GUBERNICK, 1981). Assim, é possível que os jovens apresentem respostas de medo na ausência dos pais, como ocorre por exemplo em ratos (STANTON & LEVINE, 1990) e porquinhos da Índia (HENNESSY & RITCHEY, 1987). Isso faria com que eles não se distanciem muito dos pais e, portanto, não requeiram a vigilância e a pronta recuperação apresentada pelas mães de outras espécies.

A manipulação promovida neste experimento abre a possibilidade de que as mães que estiveram acompanhadas dos machos tenham engravidado. Esta variável é muito difícil de ser manipulada porque os animais coabitam normalmente. Entretanto, a presença contínua dos machos no sistema monogâmico pode estar associado a maximização da taxa reprodutiva e a divisão do dispêndio de energia durante a criação dos filhotes. 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 e isso tenha aumentado as médias de peso deste grupo e interferido na comparação, minimizando as diferenças entre as médias de pesos dos dois grupos (abaixo comentamos as diferenças

nos pesos). Entretanto, a gravidez, se ocorreu, não deve ter interferido no comportamento materno (ELWOOD & BROOM, 1978).

Os machos passaram menos tempo em contato ventral com os filhotes que as fêmeas. É sabido que as mães passam uma quantidade de tempo bastante grande em contato físico e amamentando os filhotes nos primeiros dias após o parto (ELWOOD & BROOM, 1978; GUERRA & VIEIRA, 1990). Os filhotes, por seu turno, tem na sucção algo intrinsecamente reforçador e apresentam uma flexibilidade em relação aos estímulos que a iniciam (MORAN, 1986). Ocorre então a possibilidade de que os filhotes da condição biparental de nosso estudo tenham rapidamente discriminado entre a mãe e o pai, preferindo, assim, ficar ligados à mãe. Esta preferência seria vantajosa para os filhotes, pois as mães constituem a única fonte de alimento para eles. A medida em que ganham maturidade física, a tendência é que os filhotes passem mais tempo com os machos.

Os machos “limparam” os filhotes tanto quanto as fêmeas. É bastante conhecida a importância da limpeza anogenital dos filhotes nos primeiros dias após o nascimento em ratos. Por um lado, os filhotes não são capazes de excretar sem essa estimulação. Por outro lado, as mães executam este comportamento para eliminar pistas olfativas e, também, para repor parte da água e eletrólitos perdidos com a amamentação (FRIEDMAN *et al.* 1981; GUERRA, 2000). As fêmeas de camundongos costumam ter uma demanda muito grande de alimento e água neste período por causa da amamentação (PRIESTNALL & YOUNG, 1978). Neste contexto, se a motivação das fêmeas para a limpeza tem, inclusive, um componente de necessidade orgânica, é surpreendente que os machos limpem os filhotes tanto quanto as fêmeas. Isto representa uma resposta parental do macho que é dada em altos níveis.

Neste estudo, em contraste com o de ELWOOD e BROOM (1978), as fêmeas que careciam da participação do macho nos cuidados apresentaram apenas uma ‘tendência’ a arrumar o ninho mais que as acompanhadas do macho, sem a ocorrência de diferenças significantes. Por outro lado, pudemos constatar que o ninho construído pelas fêmeas que cuidam sozinhas é mais alto e compacto, de acordo com o que foi observado pelos autores citados acima. O fato de os machos terem arrumado pouco o ninho pode estar relacionado com a mesma causa para a pouca arrumação de ninho de suas fêmeas. Ou seja, os dois adultos mais a ninhada podem formar um sistema termodinâmico menos susceptível as flutuações ambientais, o que minimizaria a necessidade da proteção de um ninho.

As equivalências nas atividades locomotoras das fêmeas dos dois grupos e nas taxas de tempo em posturas de repouso podem ser vistos como indicativos de semelhança no nível de alerta dos animais. Em *Microtus pennsylvanicus*, as taxas de locomoção foram positivamente correlacionadas com o número de animais no ambiente. Quando o pai e os filhotes desmamados estão presentes, a mãe, que costuma cuidar sozinha dos filhotes e afugentar conspecíficos, fica mais alerta, o que pode ser verificado pelas suas altas taxas de locomoção e pequenas períodos de inatividade distante dos filhotes (WANG & NOVAK, 1992).

A pequena superioridade apresentada pelas mães e pelos filhotes em seus pesos na ausência do pai, apesar de quase em todo o experimento não ter sido significativa, é consistente com alguns dados da literatura. Nossos dados oferecem um tipo de evidência de que os machos não promovem benefício ao ganho de peso dos filhotes ou à redução dos dispêndios energéticos da criação para as mães. Estes dados são semelhantes aos encontrados por ELWOOD & BROOM (1978), e em estudos feitos com *Mus musculus* (PRIESTNALL & YOUNG, 1978) e com *Dicrostonyx richardsoni* (SHILTON &

BROOKS, 1989). Muita da “inutilidade” dos pais evidenciada nestes trabalhos é decorrente da insensibilidade do *design* experimental usado neste tipo de estudo, para detecção do sucesso reprodutivo paterno; como observam SHILTON e BROOKS (1989): “*Although this study did not demonstrate any concrete advantages of paternal care to the offspring, paternal care may have evolved in collared lemmings to enhance some aspects of male reproductive success, which was not measured in this study*”. (p. 2744).

Tomando outro estudo como base, é notável como nossa Figura 12, relativa ao ganho de peso dos filhotes, é muito semelhante a obtida quando *Peromyscus californicus* foram submetidos a mesma condição experimental (GUBERNICK *et al.* 1993). Porém, no estudo desses autores, outros dois grupos foram submetidos ou a ambiente frio ou a forragear pelo alimento (correr numa roda de atividades para obtê-lo). Nessas condições, os machos aumentaram as taxas de sobrevivência dos filhotes. Nas condições padrão de laboratório (temperatura ambiente mantida entre $22^{\circ} \pm 2^{\circ}$ C, alimento e água disponíveis *ad libitum*), os autores notaram uma tendência de maior mortalidade e menor peso nos filhotes nos estudos mencionados, sugerindo que existe um custo para o cuidado paterno sob condições ótimas: os benefícios térmicos promovidos pelo contato ventral do pai são superados pelos custos de reduzirem-se as chances de ser amamentado.

O comportamento paterno estabeleceu-se em algumas espécies por que aumenta o sucesso reprodutivo dos animais. Em camundongos albinos CD-1, frente a necessidade de correr numa roda de atividade para obter o alimento, a presença do macho aumentou as taxas de sobrevivência dos filhotes, sem ter afetado o crescimento corporal dos mesmos (WRIGHT & BROWN, 2000). Em camundongos da Califórnia, fêmeas sozinhas que precisavam forragear pelo alimento, não conseguiram manter ninhadas de 4 filhotes, ao

passo que os casais conseguiram. Além disso, os casais tiveram um intervalo inter-nascimentos reduzido em relação ao das fêmeas sós (CANTONI & BROWN, 1997).

Nosso experimento mostrou que a presença de filhotes afeta o comportamento de machos de gerbilo da Mongólia, em alguns momentos, tanto quanto o das fêmeas. De modo geral, os machos exibem as mesmas qualidades de respostas que as fêmeas (exceto amamentação). Fica claro também, a partir deste experimento, que as condições padrão de laboratório não são propícias ao estudo da influência da presença do pai sobre o sucesso reprodutivo do casal , tendo em vista que os estudos que mostraram efeitos positivos da presença do pai ofereceram condições adversas a unidade familiar para que isso ocorresse. Estas condições tendem a ser similares as principais enfrentadas pela espécie em seu ambiente natural.

3.2. EXPERIMENTO II

3.2.1. *Resultados*

Neste experimento os animais foram submetidos a três condições experimentais. Na primeira condição, os filhotes permaneciam junto com a fêmea e o macho adultos. Na segunda condição, eles permaneciam somente com a fêmea. Na terceira, permaneciam somente com o macho adulto durante toda a sessão experimental. Após o término das sessões, os animais retirados eram repostos às suas respectivas caixas-viveiros.

Ao final do experimento, a maioria das ninhadas ainda mantinham a sua composição de 2 filhotes machos e 2 fêmeos. Os números de mortes de um dos filhotes ou prevalência de um dos sexos sobre o outro nas ninhadas foram pequenos e razoavelmente equilibrados entre os grupos, tal como pode ser visto na Tabela 2.

Foi notado que cerca de 66,67% das fêmeas da condição biparental (FCas) tiveram uma segunda ninhada em até 15 dias após o fim do experimento. Das fêmeas mantidas na condição uniparental (FSó), cerca de 83,33% engravidaram e tiveram novos filhotes em até 12 dias após o término do experimento. Por último, notou-se que das fêmeas que eram removidas das caixas-viveiros (MSó), deixando apenas os machos com seus filhotes, cerca de 58,33% tiveram novas ninhadas em até 13 dias após o final do experimento. O restante das fêmeas não tiveram filhotes dentro dos 20 dias que sucederam o fim do experimento. Estes resultados não foram analisados detalhadamente, mas indicam que a maior parte das fêmeas de cada grupo estava grávida durante pelo menos parte do experimento; gerbilos da Mongólia são animais mongâmicos e a gravidez durante a coabitação seria inevitável.

Tal como no experimento 1, o tempo médio despendido pelos animais nas diferentes atividades foi transformado em segundos, levando em conta que as sessões experimentais tinham 1 hora de duração (3600s).

A Figura 14 mostra que as fêmeas despenderam mais tempo em contato físico com os filhotes, em relação ao tempo despendido pelos machos nas duas condições experimentais. As diferenças entre o tempo médio diário apresentado por fêmeas mantidas em sistema biparental e sozinhas ($2329,24 \pm 127,7$ e $2057,28 \pm 120,11$ segundos, respectivamente) não foram estatisticamente significantes ($t_{22} = 1,55$; $p > 0,05$). Por outro lado, uma análise comparativa entre as performances dos machos mantidos em sistema biparental e sozinhos revelou que o tempo foi bastante parecido ($1683,83 \pm 107,45$ e $1686,89 \pm 151,79$ segundos, respectivamente) e as diferenças também não foram significantes ($t_{22} = -0,02$; $p > 0,05$).

Tabela 2. Número de ninhadas que apresentaram perda de um dos filhotes ou prevalência de um dos sexos em cada um dos grupos. M = macho, F = fêmea

<i>Grupo</i>	Número de mortes de filhotes	Nº de ninhadas que tiveram prevalência de um dos sexos			
		2M+1F	2F+1M	3M+1F	3F+1M
CASAL	1 – F (5º dia)	1	-	1	1
FÊMEA-SÓ	2 – F (15º e 20º dia)	2	-	1	1
MACHO-SÓ	1 – M (5º dia)	-	1	-	2

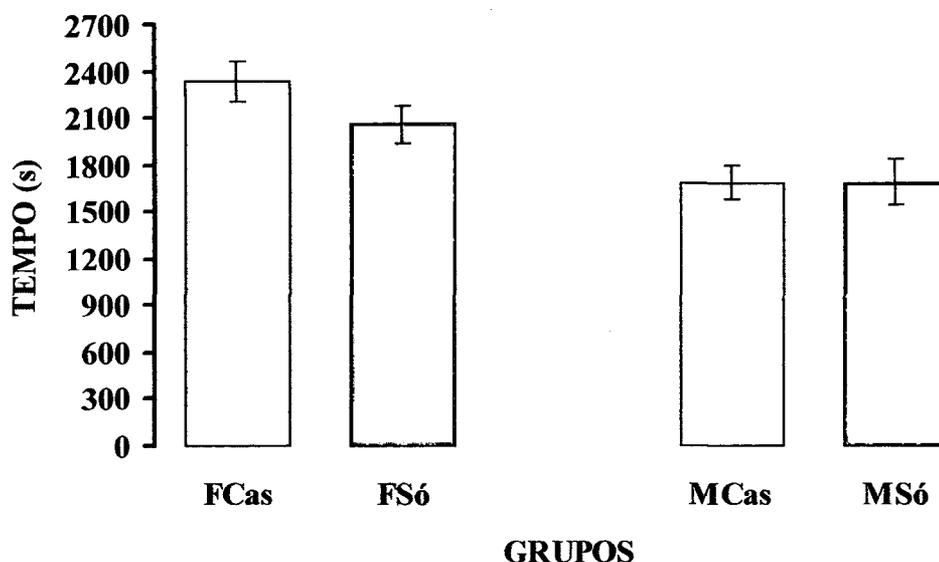


Figura 14. Tempo médio (\pm EPM) despendido pelas fêmeas e machos nas condições experimentais biparental (macho e fêmea juntos) e uniparental (machos e fêmeas sozinhos), em contato físico corporal com os filhotes.

A Figura 15 mostra o tempo médio diário que os animais despendiam em contato ventral (*crouching over posture*) com os filhotes. Notou-se que as fêmeas despenderam mais tempo que os machos, em qualquer condição experimental; as fêmeas mantidas em sistema biparental e sozinhas apresentaram um desempenho bastante semelhante ($1882,26 \pm 142,54$ e $1645,57 \pm 114,25$ segundos, respectivamente) e a análise comparativa entre os dois grupos revelou que as diferenças não foram estatisticamente significantes ($t_{22} = 1,3$; $p > 0,05$). Por outro lado, na Figura 15 nota-se que os machos mantidos sozinhos despenderam mais tempo nesta categoria comportamental, em relação aos machos que eram mantidos juntos com as fêmeas ($1231,54 \pm 152,77$ e $365,08 \pm 53,98$ segundos,

respectivamente); as diferenças agora foram estatisticamente significantes ($t_{22} = -5,35; p < 0,0001$).

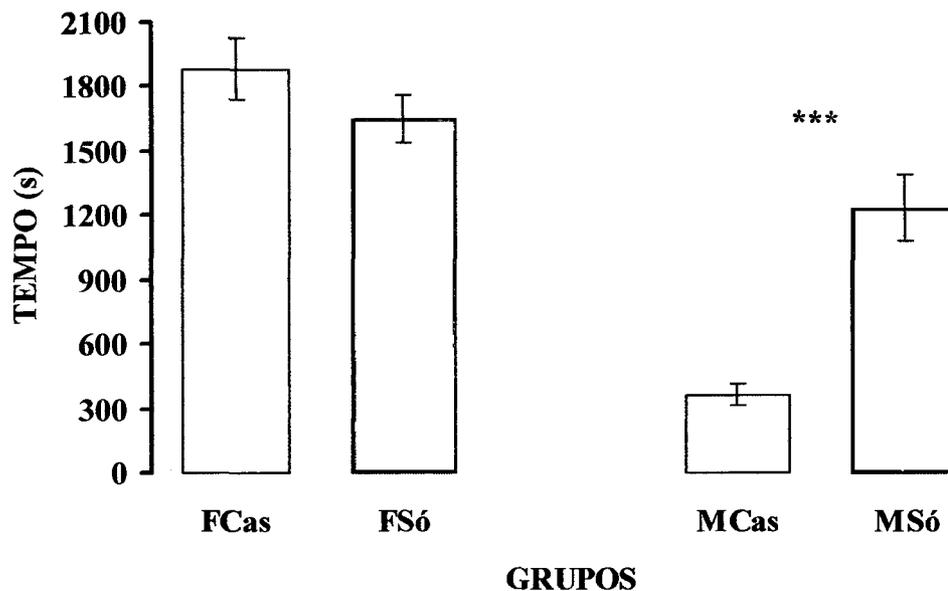


Figura 15. Tempo médio diário (\pm EPM) que as fêmeas e machos, nas condições biparental e uniparental, despenderam em contato ventral (*crouching over posture*) com os filhotes ao longo do período de amamentação. As diferenças entre o tempo despendido por machos nas condições biparental e uniparental, foram significantes (***) $p < 0,0001$, teste *t*).

A Figura 16 mostra o tempo médio diário despendido pelos animais em limpeza corporal dos filhotes. Foi notado que os animais mantidos em sistema uniparental despenderam mais tempo nesta atividade, em relação aos mantidos em sistema biparental. As diferenças entre os desempenhos das fêmeas mantidas em sistema biparental e uniparental foram pequenas ($55,26 \pm 6,91$ e $67,19 \pm 7,62$ segundos, respectivamente) e não

foram estatisticamente significantes ($t_{22} = -1,16$; $p > 0,05$). Por outro lado, a Figura 16 também mostra que os machos mantidos em sistema uniparental visivelmente despenderam mais tempo limpando os filhotes que os machos mantidos juntos com as fêmeas ($89,32 \pm 8,18$ e $37,39 \pm 9,44$ segundos, respectivamente) e as diferenças entre as médias dos dois grupos foram estatisticamente significantes ($t_{22} = -4,16$; $p < 0,001$).

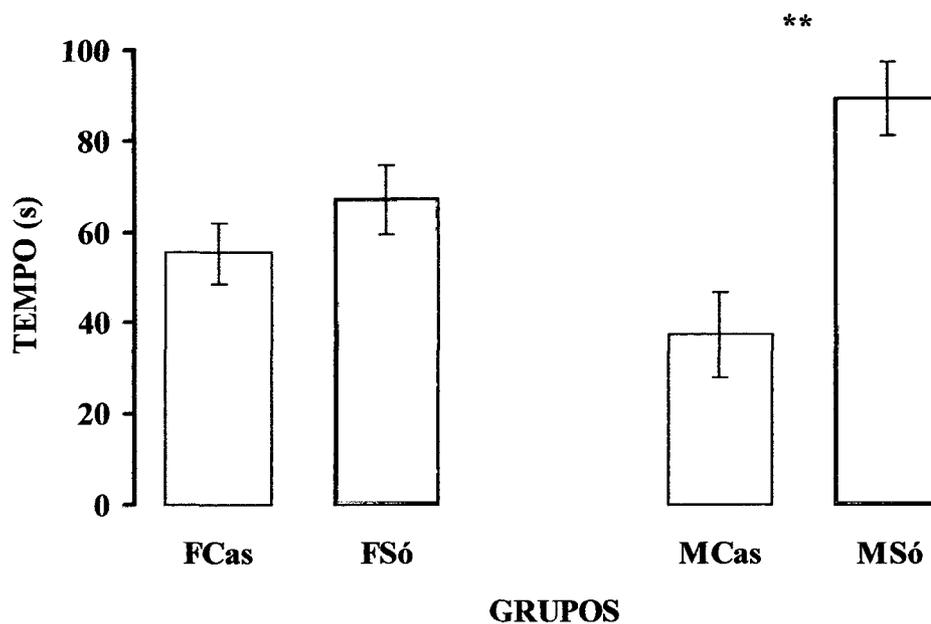


Figura 16. Tempo médio diário (\pm EPM) despendido em limpeza corporal dos filhotes apresentados por fêmeas e machos, nas condições experimentais biparental e uniparental, ao longo do período de amamentação. As diferenças entre os desempenhos dos machos foram estatisticamente significantes (** $p < 0,001$, teste t).

Em relação aos machos, foi notado que as fêmeas passaram mais tempo arrumando o ninho em todas as condições experimentais, tal como pode ser visto na Figura 17. Além

disso, as fêmeas mantidas em sistema uniparental despenderam mais tempo nesta atividade que as fêmeas mantidas em sistema biparental ($107,19 \pm 10,43$ e $78,28 \pm 15,97$ segundos, respectivamente), mas as diferenças não foram estatisticamente significantes ($t_{22} = -1,52$; $p > 0,05$). O fato de não ter sido encontrada diferença significativa entre estes dois grupos possivelmente é decorrente do comportamento de uma das fêmeas do grupo biparental que exibiu um surto de arrumação de ninho excepcionalmente exagerado (990 segundos) durante uma única sessão experimental. Os machos despenderam menos tempo em arrumação do ninho e, além disso, a performance dos machos mantidos em sistema uniparental foi mais extensa que a dos machos mantidos em sistema biparental ($23,99 \pm 3,58$ e $4,76 \pm 1,55$ segundos, respectivamente), as diferenças entre estes grupos foram estatisticamente significantes ($t_{22} = -4,92$; $p < 0,0001$).

A Figura 18 mostra que as fêmeas mantidas em sistema biparental ou uniparental apresentaram um número de episódios de locomoção bastante parecido ($53,19 \pm 6,27$, $60,71 \pm 3,56$ episódios, respectivamente), sendo a diferenças entre as médias dos dois grupos não significantes ($t_{22} = -1,04$; $p > 0,05$). É possível observar também que os machos sozinhos apresentaram uma tendência a se locomoverem mais que os machos mantidos juntos às fêmeas ($58,19 \pm 5,58$ e $45,04 \pm 5,15$ segundos, respectivamente), mas as diferenças entre as performances novamente não foram significantes ($t_{22} = -1,73$; $p = 0,1$).

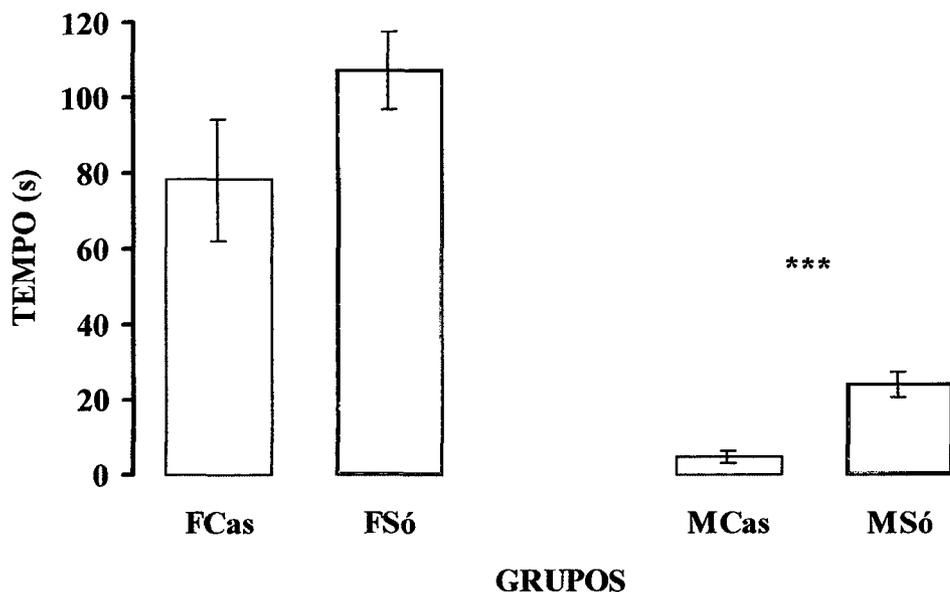


Figura 17. Tempo médio diário (\pm EPM) despendido pelas fêmeas e machos, nas condições biparental e uniparental, em atividade de arrumação do ninho. As diferenças entre os desempenhos de machos mantidos em sistema uniparental e biparental foram significantes (***) $p < 0,0001$, teste t).

No primeiro dia após o nascimento dos filhotes, foi notado que os machos e fêmeas dos grupos mantidos em sistema biparental apresentaram altas taxas de locomoção, possivelmente devido às cópulas que ocorreram no estro *postpartum*; a atividade locomotora se estabilizou, mas a Figura 19 claramente mostra que os animais mantidos juntos exibiram menores taxas.

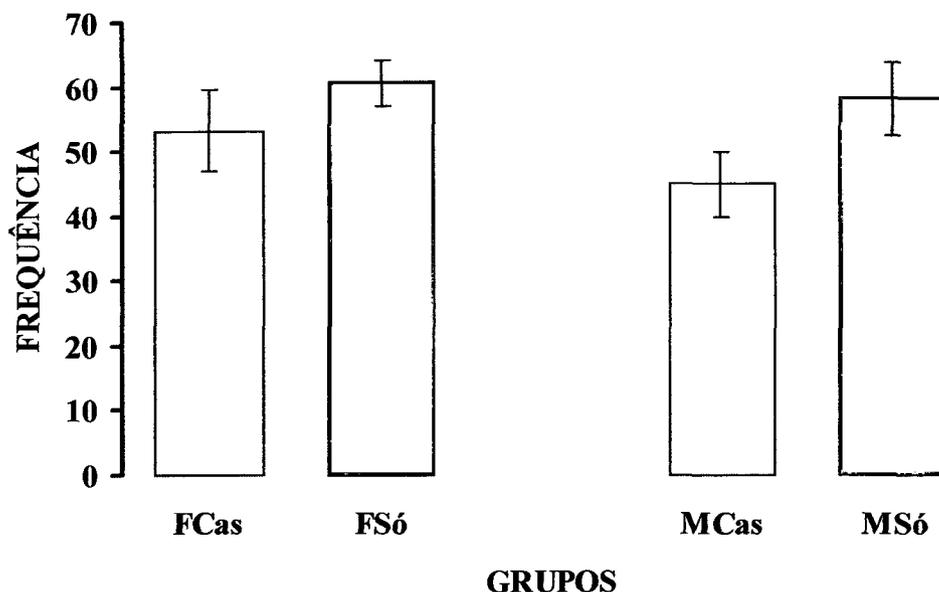


Figura 18. Número médio diário (\pm EPM) de episódios de locomoção exibidos por fêmeas e machos, quando mantidos sozinhos ou em casal (ver siglas na figura 4).

A Figura 20 mostra o tempo médio diário que os filhotes permaneciam no ninho sozinhos ao longo do período de amamentação. Foi notado que os filhotes passavam menos tempo sós quando estavam com o pai e a mãe presentes. Além disso, notou-se que as fêmeas mantidas em sistema uniparental despendiam mais tempo em contato físico com os filhotes em comparação com os machos que eram mantidos nas mesmas condições experimentais. As diferenças entre o tempo médio diário que os filhotes permaneciam sós no ninho, quando macho e fêmea estavam presentes e quando estava somente a fêmea ou somente o macho ($869,83 \pm 106,87$, $1437,77 \pm 134,93$ e $1956,67 \pm 196,74$ segundos, respectivamente), foram estatisticamente significantes ($F_{2,35} = 12,97$; $p < 0,0001$).

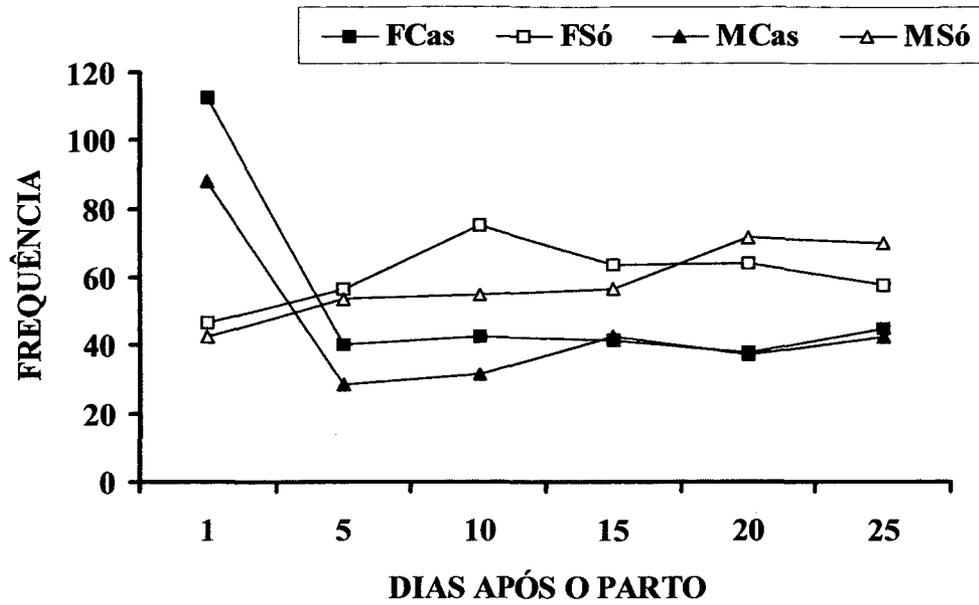


Figura 19. Número médio de episódios de locomoção exibido por fêmeas e machos, quando sozinhos ou mantidos em casal (ver siglas na figura 4), desde o primeiro dia até 25º dia após o parto.

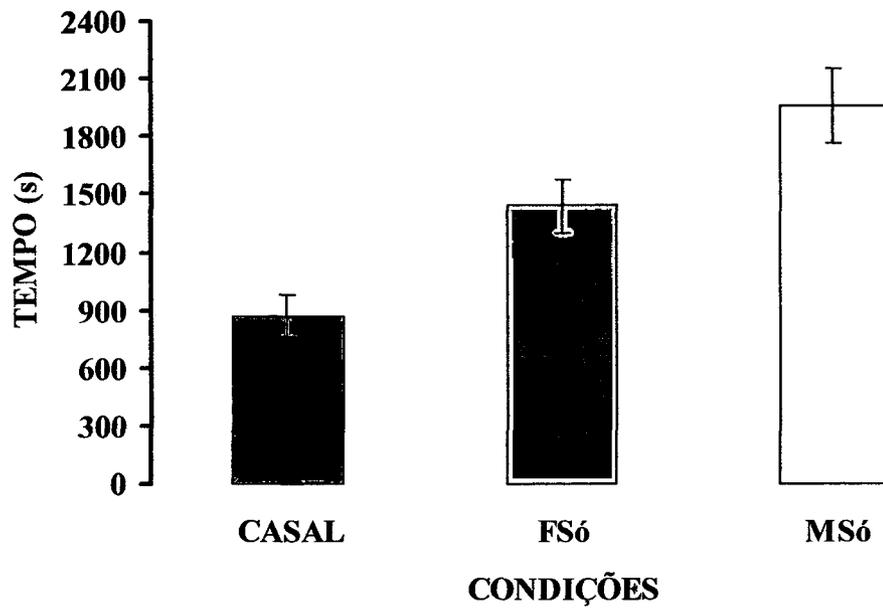


Figura 20. Tempo médio diário (\pm EPM) que os filhotes permaneceram sozinhos no ninho, com o macho e a fêmea presentes, somente com a fêmea ou somente com o macho, ao longo do período de amamentação. As diferenças entre as três condições experimentais foram estatisticamente significantes ($p < 0,0001$, ANOVA).

3.2.2. Discussão

Neste experimento foi verificado que: As taxas de contato físico de machos e fêmeas com os filhotes não se alteram quando cuidam dos filhotes sozinhos ou juntos. Os machos, quando estão sozinhos com os filhotes, os limpam mais, despendem mais tempo em contato ventral com eles e arrumam mais o ninho que quando estão acompanhados pelas fêmeas; estas, não alteram seus níveis em nenhuma dessas atividades. Não houveram diferenças entre os machos sós ou acompanhados nem entre as fêmeas quanto a atividade locomotora. As taxas de tempo em que haviam apenas filhotes no ninho foram diferentes quando o casal permanecia no ambiente de quando havia apenas o macho ou a fêmea com os filhotes, sendo máximas quando os filhotes estavam apenas com os machos e mínimas quando o casal estava no ambiente com os filhotes.

De modo geral, podemos abordar o comportamento dos animais adultos submetidos as situações experimentais neste estudo como respostas aos estímulos provenientes dos filhotes e, como reações à ausência do parceiro.

É sabido que os filhotes de roedores emitem ou suprimem vocalizações ultra-sônicas em diferentes situações (GUBERNICK, 1981). A emissão dessas vocalizações age provocando respostas parentais (BLUMBERG *et al.* 1992; BLAKE, 1992; COHEN-SALMON *et al.* 1985). Referindo-se a filhotes de gerbilos sendo cuidados apenas pelas fêmeas, ELWOOD e BROOM (1978) mencionam que “*Pups without the male will lose more body-heat and will therefore produce more ultrasounds*” (p. 449). Se isso é verdadeiro para a ausência do macho, também o é para a ausência da fêmea. Assim, as situações experimentais criadas neste estudo (macho ou fêmea ausente) devem ter tornado as vocalizações ultra-sônicas produzidas pelos filhotes mais intensas que na situação controle (macho e fêmea presentes).

Nossos dados indicam uma resposta paterna exacerbada quando a fêmea está ausente. Esta resposta ocorre na forma de contato ventral, limpeza dos filhotes e arrumação do ninho em níveis elevados. STERN (1996) classifica as respostas parentais de ratas entre comportamento envolvendo alta ou baixa atividade motora. O contato ventral com os filhotes registrado por nós pode ser classificado como resposta envolvendo baixa atividade motora, pois os filhotes ativamente procuram as tetas maternas e as mães adotam uma postura “passiva” de amamentação neste momento. Por outro lado, a limpeza corporal e a arrumação do ninho podem ser classificadas como respostas de grande atividade motora.

O contato ventral com os filhotes, na fêmea tem a função fundamental de nutrição, além disso cumpre funções de aquecimento e estimulação tátil dos filhotes. Nos machos esse comportamento tem as mesmas funções, exceto nutrição. A resposta de arrumação do ninho também está envolvida com a manutenção da temperatura ou com a redução das perdas de calor dos filhotes. A limpeza corporal dos filhotes, segundo GUERRA (2000), tem três funções, 1) limpeza propriamente dita; 2) massageamento e estimulação tátil, ativando algumas funções vitais no animal imaturo (especialmente a excreção); 3) surgimento e manutenção do vínculo de apego entre o genitor e o filhote. Portanto, na ausência da fêmea, o macho intensifica respostas que propiciam as condições necessárias para que o filhote em desenvolvimento mantenha-se em boas condições até o retorno da mãe, além disso, fortalece o vínculo de apego com os filhotes. Esta conclusão implica num papel bastante importante para o macho que cuida dos filhotes enquanto a mãe está afastada.

Apesar da resposta intensificada do macho quando a fêmea está ausente, foi nessa situação que os filhotes passaram mais tempo sozinhos no ninho. Além disso, os machos também mostraram uma tendência a se locomoverem mais na ausência das fêmeas. É

possível que essas mudanças tenham sido perturbações causadas pela ausência da fêmea. Se isso estiver correto, o fato de os machos apresentarem uma alta responsividade aos filhotes nessa situação é ainda mais representativo. Ademais, quando as fêmeas estão presentes, seja com ou sem o macho, provavelmente são mais responsivas aos filhotes que o macho, visto que elas desempenha um papel de maior representatividade para a sobrevivência da prole.

As atividades de cuidar dos filhotes durante a ausência da mãe têm raríssimas referências na literatura. KLEIMAN e MALCOLM (1981), ao mesmo tempo que mencionam que o “*babysitting*” é uma forma de investimento parental direto do macho que ocorre frequentemente entre o desmame e a independência, não referem-se a nenhuma espécie que o apresenta ou estudo sobre o assunto. A literatura científica é relativamente pobre no que diz respeito a dados sobre o comportamento dos machos. Os autores supracitados classificam os efeitos da presença dos machos entre diretos (tal como pode ser visto na postura de amamentação, ocasião em que os machos protegem e transferem calor para os filhotes) e indiretos (a simples presença de um macho adulto pode inibir a ação de predadores). Além disso, os efeitos da presença do macho podem ocorrer em curto prazo ou podem ser verificados apenas ao longo do tempo.

Poucos trabalhos têm oferecido condições para se comparar as diferenças sexuais nos cuidados parentais (LONSTEIN & DE VRIES, 2000). Quando esse assunto é abordado, toma-se como questões de trabalho aspectos amplos como, por exemplo, se o animal ignora os filhotes, é infanticida ou age parentalmente (DE VRIES & BOYLE, 1998). Raramente machos e fêmeas são submetidos as mesmas situações e comparados em suas performances ou alterações em seu comportamento em resposta a uma mesma mudança. Nesse sentido, um fator que dificulta ainda mais as comparações é que machos e

fêmeas não recebem a mesma estimulação dos filhotes (LONSTEIN & DE VRIES, 1999). Em fêmeas de rato, a estimulação promovida pelos filhotes pela sucção é crucial para a liberação da maioria das respostas (STERN, 1996). Como não possuem tetas onde os filhotes possam mamar, os machos não podem receber este tipo de estimulação (LONSTEIN & DE VRIES, 1999).

A reposição da fêmea após um certo período de separação dos filhotes tem efeitos de intensificação das respostas parentais (STERN, 1996). O conhecimento deste fato vem sendo usado em situações onde se busca testar as respostas parentais, criando-se um tipo de situação onde é mais provável a ocorrência de toda uma variedade de respostas em um curto intervalo de tempo (por exemplo: LONSTEIN & DE VRIES, 1999). Nosso estudo mostrou o aumento das respostas parentais dos machos sem que ele tenha sido separado dos filhotes por período algum.

O aumento das respostas paternas na ausência da fêmea deve decorrer, por um lado, do aumento do desconforto dos filhotes, o que faz com que eles emitam mais chamados ultra-sônicos, e, por outro lado, do aumento das oportunidades de atender aos chamados, uma vez que as fêmeas não estão ali para atendê-los.

3.3. DISCUSSÃO GERAL

Os dados aqui apresentados oferecem a chance de apreciarmos vários aspectos relacionados com o comportamento paterno. Por um lado, foram avaliadas as respostas parentais do macho por toda a extensão do período de amamentação e como os processos de criação dos filhotes e de desenvolvimento dos mesmos se realizam na sua ausência. Por outro lado, foram avaliadas as reações de machos e fêmeas aos filhotes durante a ausência do parceiro por um curto intervalo de tempo. Os resultados obtidos levam-nos a conclusão de que os machos realmente respondem aos estímulos que são provenientes dos filhotes. Portanto, eles podem ter um papel bastante importante na manutenção da prole. Quanto a questão sobre como o macho favoreceria a sobrevivência da prole, por meio de cuidado parental direto ou apenas por uma influência indireta no seu desenvolvimento, por exemplo, porque sua presença permite que as fêmeas despendam mais tempo assistindo-a (BROWN, 1993); sugerimos que os cuidados que o macho dirige aos filhotes possam ter impacto sobre sua sobrevivência. Nas condições por nós usadas não foi possível evidenciar este impacto, contudo, ele pode existir. O comportamento paterno apresenta uma enorme diversidade entre as espécies, em algumas, sua única expressão é o fato de o macho ignorar o filhote ao invés matá-lo (KLEIMAN & MALCOLM, 1981). Se em muitas espécies o macho, além de não ser infanticida, executa muitas ações dirigidas aos filhotes, é plausível considerar que isso aumente seu sucesso reprodutivo. Novas pesquisas são necessárias, porém, para verificar essa questão. Essas pesquisas precisam oferecer condições de teste diferente das condições padrão de laboratório aqui usadas e algo diferentes das condições que levantaram a questão mencionada acima.

O papel dos machos não se resume a cuidar dos filhotes. Muitas das contribuições do macho para a criação do filhote são de difícil avaliação. Ao defender o território, além de favorecer a fêmea e o filhote que estão nele, o macho está resguardando uma fonte de recursos para si próprio. Em função das dificuldades metodológicas, até onde conheço, não existem dados sobre como o macho gerbilo da Mongólia pode favorecer os filhotes ensinando-os sobre a dieta ou qualquer outra habilidade necessária para a sobrevivência. Por outro lado, não obstante todo o comportamento paterno correlacionado com a monogamia, esta pode ser consequência da reserva de parceiro sexual por um ou ambos os sexos (MARLOWE, 2000).

Os estudos sobre comportamento sempre envolvem algumas dificuldades decorrentes das diferenças individuais. Uma das principais dificuldades neste sentido nos estudos com comportamento paterno está na influência hormonal no período pré-natal (BROWN, 1993). Existem evidências de que machos de gerbilos da Mongólia que tiveram posição intra-uterina entre duas fêmeas são mais parentais e menos interessados nas fêmeas em estro, o que os leva a ter baixo sucesso reprodutivo (CLARK & GALEF, 2000). Assim, nos estudos em que não se atenta para essa questão deve-se esperar que os grupos sejam heterogêneos quanto ao ambiente intra-uterino em que os animais se desenvolveram e, conseqüentemente, heterogêneos na responsividade dos machos quanto ao estro da fêmea e quanto aos estímulos provenientes dos filhotes. Deste modo, torna-se mais difícil encontrar regularidades do comportamento desses animais.

Segundo KLEIMAN e MALCOLM (1981), grande parte dos dados sobre o investimento parental do macho indicam sua ocorrência mas omitem os padrões específicos de comportamento paterno observados ou, os mencionam mas não os apresentam quantitativamente para sabermos quão frequentes eles são. Neste sentido, os dois

experimentos aqui apresentado mostram dados bastante detalhados sobre como ocorre o comportamento paterno em gerbilos da Mongólia. Nossos experimentos oferecem dados quantitativos sobre o comportamento paterno, em várias de suas categorias, bem como, sobre os possíveis efeitos desse fenômeno.

Nossos resultados fortalecem 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). Porém 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 fêmeas é mutuamente influenciado. Além disso, é indicada investigação do desempenho do pai no cuidado dos filhotes quando a mãe está ausente como um meio de avaliar o papel do pai na criação dos filhotes.

4. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ÅGREN, G. Gerbils. Em: Macdonald, D. W. *The encyclopedia of mammals*. New York: Andromeda Oxford Limited, 1995. 674-677.
- ALBERTS, J. R.. Sensory-perceptual development in the Norway rat: A view toward comparative studies. Em: KAIL, R. & SPEAR, N. E. (Eds.) *Comparative perspective on the development of memory*. New Jersey: Lawrence Erlbaum Associates Inc., 1984. 65-101.
- ALTMANN, S. A.; WAGNER, S. S. & LENINGTON, S. Two models for the evolution of polygyny. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 2: 397-410, 1977.
- BLAKE, B. H. Ultrasonic vocalization and body temperature maintenance in infant voles of three species (Rodentia: Arvicolidae). *Dev. Psychobiol.*, 25(8): 581-596, 1992.
- BLUMBERG, M. S.; EFIMOVA, I. V. & ALBERTS, J. R. Ultrasonic vocalizations by rat pups: the primary importance of ambient temperature and the thermal significance of contact comfort. *Dev. Psychobiol.*, 25(4): 229-250, 1992.
- BROWN, R. E. Hormones and paternal behavior in vertebrates. *Amer. Zool.*, 25: 895-910, 1985.
- BROWN, R. E. Hormonal and experiential factors influencing parental behaviour in male rodents: An integrative approach. *Behav. Process.*, 30: 1-28, 1993.
- BROWN, R. E.; MURDOCH, T.; MURPHY, P. R. & MOGER, W. H. Hormonal responses of male gerbils to stimuli from their mate and pups. *Horm. Behav.*, 29: 474-491, 1995.
- CANTONI, D. & BROWN, R. E. Parental investment and reproductive success in the California mouse, *Peromyscus californicus*. *Anim. Behav.*, 54: 377-386, 1997.

- CLARK, M. M. & GALEF, B. G., Jr. Why some male Mongolian gerbils may help at the nest: testosterone, asexuality and alloparenting. *Anim. Behav.*, 59: 801-806, 2000.
- CLUTTON-BROCK, T. H. *The evolution of parental care*. Princeton: Princeton University Press, 1991.
- COHEN-SALMON, C.; CARLIER, M.; ROUBERTOUX, P.; JOUHANEAU, J.; SEMAL, C. & PAILLETTE, M. Differences in patterns of pup care in mice V – Pup ultrasonic emissions and pup care behavior. *Physiol. Behav.* 35: 167-174, 1985.
- DALY, M. Why don't male mammals lactate? *J. Theor. Biol.*, 78: 325-345, 1979.
- DE VRIES, G. J. & BOYLE, P. A. Double duty for sex differences in the brain. *Behav. Brain Res.*, 92: 205-213, 1998.
- EHRET, G. & BERNECKER, C. Low-frequency sound communication by mouse pups (*Mus musculus*): wriggling calls release maternal behavior. *Anim. Behav.*, 34: 821-830, 1986.
- ELWOOD, R. W. & BROOM, D. M. The influence of litter size and parental behaviour on the development of Mongolian gerbil pups. *Anim. Behav.*, 26: 438-454, 1978.
- ESTANISLAU, C. R. GUERRA, R. F. & OLIVEIRA. Análise do comportamento materno de ratos albinos (*Rattus norvegicus*). Em: *Anais do VIII Seminário de Iniciação Científica da UFSC*. Florianópolis, 1998, p. 384.
- FERREIRA, A. & HANSEN, S. Sensory control of maternal aggression in *Rattus norvegicus*. *J. Comp. Psychol.*, 100 (2): 173-177, 1986.
- FRIEDMAN, M. I.; BRUNO, J. P. & ALBERTS, J. R. Physiological and behavioral consequences in rats of water recycling during lactation. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 95: 26-35, 1981.

- GARLAND, M. & SVARE, B. Suckling stimulation modulates the maintenance of postpartum aggression in mice. *Physiol. Behav.*, 44: 301-305, 1988.
- GROSS, M. R. & SARGENT, R. C. The evolution of male and female parental care in fishes. *Amer. Zool.*, 25: 807-822, 1985.
- GUBERNICK, D. J. Parent and infant attachment in mammals. Em: GUBERNICK, D. J. & KLOPFER, P. H. (eds.). *Parental care in mammals*. New York: Plenum Press, 1981. 243-305.
- GUBERNICK, D. J.; WRIGHT, S. L. & BROWN, R. E. The significance of father's presence for offspring survival in the monogamous California mouse, *Peromyscus californicus*. *Anim. Behav.*, 46: 539-546, 1993.
- GUERRA, R. F. Mães, filhotes e custo energético do investimento parental. Submetido à publicação, 2000.
- GUERRA, R.F. & NUNES, C.R. DE O. Effects of litter size on maternal responsiveness and pup development in golden hamsters (*Mesocricetus auratus*). *Behav. Process.*, 2001. In press.
- GUERRA, R. F. & VIEIRA, M. L. Some notes on mother-infant interactions and infant development in golden hamsters (*Mesocricetus auratus*). *Ci. Cult.*, 42 (12): 1115-1123, 1990.
- GUERRA, R. F.; TAKASE, E. & NUNES, C. R. de O. Play fighting of juvenile golden hamsters (*Mesocricetus auratus*): effects of two types of social deprivation and days of testing. *Behav. Process.*, 47: 139-151, 1999.
- GUERRA, R. F.; VIEIRA, M. L. & GASPARETTO, S. Effects of mother-infant separation on infant development and maternal responsiveness in golden hamster (*Mesocricetus auratus*). *Ci. Cult.*, 43 (5): 369-373, 1991.

- HENNESSY, M. B. & RITCHEY, R. L. Hormonal and behavioral attachment responses in infant guinea pigs. *Dev. Psychobiol.*, 20 (6): 613-625, 1987.
- HOFER, M. A. Parental contributions to the development of their offspring. Em: GUBERNICK, D. J. & KLOPFER, P. H. (eds.). *Parental care in mammals*. New York: Plenum Press, 1981. 77-115.
- INSEL, T. R. Regional changes in brain oxytocin receptors post-partum: time-course and relationship to maternal behavior. *J. Neuroendocrinol.*, 2 (4): 539-545, 1990.
- JANS, J. E. & WOODSIDE, B. C. Nest temperature: effects on maternal behavior, pup development, and interactions with handling. *Dev. Psychobiol.*, 23 (6): 519-534, 1990.
- KILPATRICK, S. J.; LEE, T. M. & MOLTZ, H. The maternal pheromone of the rat: testing some assumptions underlying a hypothesis. *Physiol. Behav.*, 30: 539-543, 1983.
- KLEIMAN, D. G. Monogamy in mammals. *Quart. Rev. Biol.*, 52: 39-69, 1977.
- KLEIMAN, D. G. & MALCOLM, J. R. The evolution of male parental investment. Em: GUBERNICK, D. J. & KLOPFER, P. H. (eds.). *Parental care in mammals*. New York: Plenum Press, 1981. 347-387.
- KLOPFER, P. H. Origins of parental care. Em: GUBERNICK, D. J. & KLOPFER, P. H. *Parental care in mammals*. New York: Plenum Press, 1981. 1-12.
- LEON, M. Development of Thermoregulation. Em: BLASS, E. M. (ed.). *Handbook of Behavioral Neurobiology: Developmental Psychobiology and Developmental Neurobiology*. New York: Plenum Press, 1986. Vol. 8, 297-323.
- LEON, M; NUMAN, M. & MOLTZ, H. Maternal behavior in the rat: facilitation through gonadectomy. *Science*, 179: 1018-1019, 1973.

- LONSTEIN, J. S. & DE VRIES, G. J. Comparison of the parental behavior of pair-bonded female and male prairie voles (*Microtus ochrogaster*). *Physiol. Behav.*, 66: 33-40, 1999.
- LONSTEIN, J. S. & DE VRIES, G. J. Sex differences in the parental behavior of rodents. *Neurosci. Biobehav. Rev.*, 24: 669-686, 2000.
- McCULLOUGH, J.; QUADAGNO, D. M. & GOLDMAN, B. D. Neonatal gonadal hormones: effect on maternal and sexual behavior in the male rat. *Physiol. Behav.*, 12: 183-188, 1974.
- MARLOWE, F. Paternal investment and the human mating system. *Behav. Process.*, 51: 45-61, 2000.
- MAYNARD-SMITH, J. Parental investment: A prospective analysis. *Anim. Behav.*, 25: 1-9, 1977.
- MOCK, D. W. & FUJIOKA, M. Monogamy and long-term pair bonding in vertebrates. *Trends Ecol. Evol.*, 5: 39-43, 1990.
- MORAN, T. H. Environmental and neural determinants of behavior in development. BLASS, E. M. (ed.). Em: *Handbook of behavioral neurobiology: developmental psychobiology and developmental neurobiology*. New York: Plenum Press, 1986. Vol. 8, 99-127.
- OLIVEIRA, L. D. B.; ESTANISLAU, C.R. & GUERRA, R.F. Diferenças na responsividade materna de fêmeas primíparas e múltíparas de ratos albinos (*Rattus norvegicus*). *Anais do XVI Encontro Anual de Etologia*. SBEt. 1998a.
- OLIVEIRA, L. D. B.; ESTANISLAU, C.R. & GUERRA, R.F. Experiência materna e diferenças nos cuidados parentais em fêmeas de ratos albinos. *Anais da VI Semana da Pesquisa da UFSC*. 1998b.

- OLIVEIRA, L. D. B.; BAIÃO, V. B. de U. & GUERRA, R. F. A comparative analysis of the maternal behavior and infant development of golden hamsters (*Mesocricetus auratus*) and albino rats (*Rattus norvegicus*). *Ci. Cult.*, 52 (1): 31-40, 2000.
- PATRIS, B. & BAUDOIN, C. A comparative study of parental care between two rodent species: implications for the mating system of the mound-building mouse *Mus spicilegus*. *Behav. Process.*, 51: 35-43, 2000.
- PRIESTNALL, R. & YOUNG, S. A observational study of caretaking behavior of male and female mice housed together. *Dev. Psychobiol.*, 11 (1): 23-30, 1978.
- QUELLER, D. C. Why do females care more than males?. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 264: 1555-1557, 1997.
- ROSENBLATT, J. S. Nonhormonal basis of maternal behavior of the rat. *Science*, 156: 1512-1514, 1967.
- ROSENBLATT, J. S. Biologic and behavioral factors underlying the onset and maintenance of maternal behavior in the rat. Em: *Perinatal development: a psychobiological perspective*. New York: Academic Press, 1987. 321-341.
- ROSENBLATT, J. S. Hormone-behavior relations in the regulation of parental behavior. In: BECKER, J. B. *et al.* (eds.). *Behavioral Endocrinology*. Cambridge: Bradford Books & MIT Press, 1993. 219-259.
- SHILTON, C. M. & BROOKS, R. J. Paternal care in captive collared lemmings (*Dicrostonyx richardsoni*) and its effects on development of offspring. *Can. J. Zool.* 67: 2740-2745, 1989.
- STANTON, M. E. & LEVINE, S. Inhibition of infant glucocorticoid stress response: specific role of maternal cues. *Dev. Psychobiol.*, 23 (5): 411-426, 1990.

- STERN, J. M. Somatosensation and maternal care in Norway rats. Em: Rosenblatt, J. S. & Snowdon, C. T. (Eds.). *Parental care: evolution, mechanisms, and adaptive significance*. San Diego: Academic Press, 1996. 243-294.
- STURGIS, J. D. & BRIDGES, R. S. N-methyl-DL-aspartic acid lesion of the medial preoptic area disrupt ongoing parental behavior in male rats. *Physiol. Behav.*, 62 (2): 305-310, 1997.
- SVARE, B. & GANDELMAN, R. Suckling stimulation induces aggression in virgin female mice. *Nature*, 260: 606-608, 1976.
- TREVATHAN, W. R. *Human birth: an evolutionary perspective*. New York: Aldine de Gruyter, 1987.
- WALTON, J. M. & WYNNE-EDWARDS, K. E. Paternal care reduces maternal hyperthermia in djungarian hamsters (*Phodopus campbelli*). *Physiol. Behav.* 63: 41-47, 1998.
- WANG, Z. & INSEL, T. R. Parental behavior in voles. Em: Rosenblatt, J. S. & Snowdon, C. T. (Eds.). *Parental care: evolution, mechanisms, and adaptive significance*. San Diego: Academic Press, 1996. 361-384.
- WANG, Z. & NOVAK, M. A. Influence of the social environment on parental behavior and pup development of meadow voles (*Microtus pennsylvanicus*) e prairie voles (*M. ochrogaster*). *J. Comp. Psychol.* 106: 163-171, 1992.
- WEINBERG, S. & GOLDBERG, K. *Statistics for behavioral sciences*. Cambridge: Cambridge University Press, 1990.
- WRIGHT, S. L. & BROWN, R. E. Maternal behavior, paternal behavior, and pup survival in CD-1 albino mice (*Mus musculus*) in three different housing conditions. *J. Comp. Psychol.*, 114: 183-192, 2000.

WYNNE-EDWARDS, K. E. & REBURN, C. J. Behavioral endocrinology of mammalian fatherhood. *Trends Ecol. Evol.*, 15 (11): 464-468, 2000.