

UNIVERSIDADE FEDERAL DO MATO GROSSO DO SUL – UFMS

CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS – CCBS

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO

ESTUDO DO COMPORTAMENTO SOCIAL E  
TERRITORIAL DA ARIRANHA (*PTERONURA*  
*BRASILIENSIS*) NO PANTANAL SUL - MATO  
GROSSENE

CAROLINE LEUCHTENBERGER

Dissertação apresentada ao  
Programa de Pós-Graduação em  
**Ecologia e Conservação** da  
Universidade Federal de Mato  
Grosso do Sul, como parte dos  
requisitos para obtenção do título  
de **Mestre** em Ecologia.

**Abril, 2008**

UNIVERSIDADE FEDERAL DO MATO GROSSO DO SUL – UFMS

CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS – CCBS

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO

ESTUDO DO COMPORTAMENTO SOCIAL E  
TERRITORIAL DA ARIRANHA (*PTERONURA*  
*BRASILIENSIS*) NO PANTANAL SUL - MATO  
GROSSENE

CAROLINE LEUCHTENBERGER

**ORIENTADOR:** GUILHERME MOURÃO

**BANCA EXAMINADORA:**

ARNAULD DESBIEZ

Emygdio Leite de Araujo Monteiro Filho

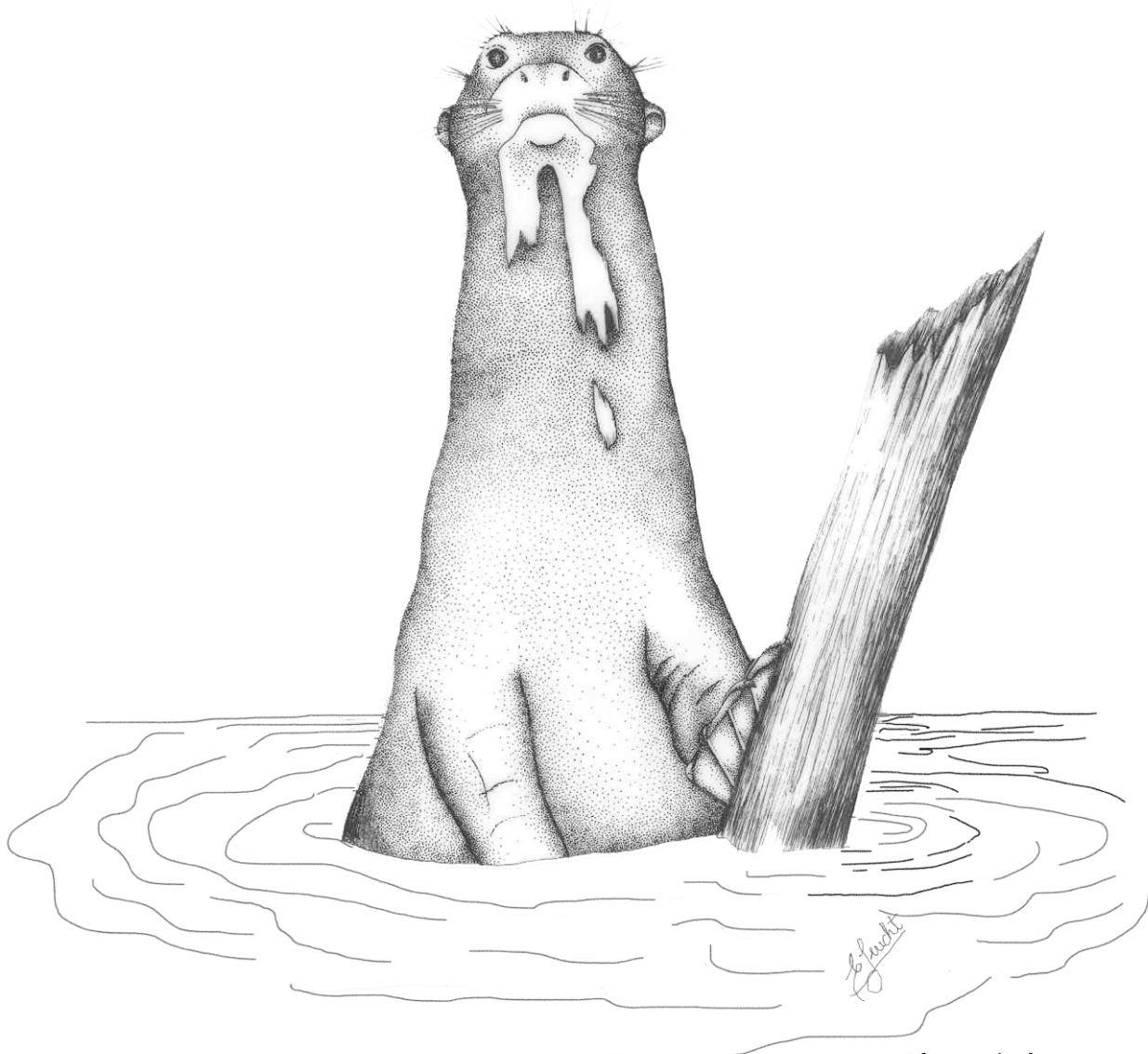
Jerry Penha

Juliana Quadros

Willian Magnusson

**Campo Grande, MS**

**2008**



## Dedicatória especial

Aos meus pais que sempre me apoiaram  
em todos os momentos, com muito  
carinho e nunca medindo esforços para  
que conseguisse realizar meus sonhos.

Ao meu namorado, pelo carinho e  
companhia durante todos os momentos.

Amo vocês...

## **AGRADECIMENTOS**

Ao orientador Guilherme Mourão pela oportunidade de desenvolver um projeto sob sua orientação, pelas idéias e conhecimentos que aprendi com ele nestes dois anos de convivência e, acima de tudo, pela amizade que foi muito importante para seguir até o fim.

À CAPES pela concessão de uma bolsa de mestrado.

Ao CNPq/Peld (nº 520056/06-1) pelo suporte financeiro.

À coordenação e secretaria do curso de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Universidade Federal do Mato Grosso do Sul, pelo apoio e atendimento a todas as solicitações.

À Embrapa-Pantanal pelo apoio logístico, fundamental para a realização da pesquisa.

À Propp-UFMS e, em especial, à diretoria (Antônio e Júlio) e aos funcionários (Cícero, Seu Geraldo e Cozinheiras) da Base de Estudos do Pantanal pela hospedagem estratégica, que facilitou nosso trabalho de campo.

Waldomiro de Lima e Silva pela ajuda em todos os campos realizados durante o estudo e a todo o conhecimento que adquire com ele neste período.

Ana Lacerda pelas discussões e trocas de informações para o desenvolvimento desta dissertação.

Aos amigos Zucco, Dustin, Bianca e Boris por me acompanharem em alguns campos.

Aos amigos Fran, Leopoldo, Bianca, Cereja, Pâmela, Gustavo, Zucco, Bia, Dani, Constança, Gui, Silvana, Limão, Boris, Peter, Micheline e Ana pela companhia e os ótimos momentos compartilhados durante o mestrado.

Aos amigos Nice, César, Jú e Jéssica pelo carinho e ajuda durante todos os momentos.

Aos meus cunhados Neuber e Mariana e meu sobrinho Cássio, pelas visitas em Campo Grande.

Em especial...

...ao meu namorado Carlos pela ajuda em alguns campos durante o estudo, pelo apoio e companhia fundamental em todos os momentos, pelo amor e carinho que nos mantém juntos até hoje. Te amo.

...e aos meus pais Dario e Anecy por sempre apoiarem meus sonhos, mesmo que envolvessem distância e saudade, por todo carinho e amor. Muito obrigada.

## SUMÁRIO

AGRADECIMENTOS.....	IV
SUMÁRIO.....	VI
INTRODUÇÃO GERAL.....	9
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	12
CAPÍTULO I.....	16
“MARCAÇÃO DE TERRITÓRIO POR ARIRANHAS NO PANTANAL SUL MATO-GROSSENSE, BRASIL”.....	16
RESUMO.....	17
ABSTRACT.....	18
INTRODUÇÃO.....	19
MÉTODOS.....	21
RESULTADOS.....	22
DISCUSSÃO.....	23
AGRADECIMENTOS.....	27
LITERATURA CITADA.....	27
TABELAS E FIGURAS.....	30
“SCENT-MARKING OF GIANT OTTER IN THE SOUTHERN PANTANAL, BRAZIL”.....	33
ABSTRACT.....	34

INTRODUCTION.....	35
METHODS.....	36
RESULTS.....	37
DISCUSSION.....	39
ACKNOWLEDGEMENTS.....	42
LITERATURE CITED.....	42
TABLES AND FIGURES.....	45
NORMAS PARA PUBLICAÇÃO.....	48
CAPÍTULO II.....	52
<i>“ORGANIZAÇÃO SOCIAL E TERRITORIALIDADE DE ARIRANHAS NO PANTANAL, BRASIL”.....</i>	52
RESUMO.....	53
ABSTRACT.....	54
INTRODUÇÃO.....	55
MATERIAIS E MÉTODOS.....	55
RESULTADOS.....	57
DISCUSSÃO.....	60
AGRADECIMENTOS.....	63
REFERÊNCIAS.....	64

FIGURA 1.....	67
APÊNDICE 1.....	68
TABELA 1.....	69
<i>“SOCIAL ORGANIZATION AND TERRITORIALITY OF GIANT OTTERS IN A SEASONAL FLOODED SAVANNA”.....</i>	71
ABSTRACT.....	72
INTRODUCTION.....	73
MATERIALS AND METHODS.....	73
RESULTS.....	75
DISCUSSION.....	77
ACKNOWLEDGEMENTS .....	81
REFERENCES.....	81
FIGURE 1.....	84
APPENDIX 1.....	85
TABLE 1.....	86
NORMAS PARA PUBLICAÇÃO.....	88

## **Introdução Geral**

Muitas espécies de mamíferos estão organizadas em sistemas sociais (Wilson, 2000). A organização social e espacial de grupos pode variar em relação a restrições ecológicas (recursos), demográficas e comportamentais (filopatria, dispersão) (Macdonald, 1983). Na maioria dos casos, indivíduos vivem em grupos sociais buscando maximizar sua aptidão (Cahan et al., 2002). No entanto, em sistemas organizados sob cooperação reprodutiva apenas alguns indivíduos reproduzem e os demais permanecem junto ao grupo fornecendo cuidado à prole dos indivíduos dominantes (Stacey & Ligon, 1991). Dessa forma, nestes sistemas ajudantes aparentados adquirem ganhos indiretos de aptidão, já indivíduos não aparentados adquirem aptidão se tomarem a posição reprodutiva dentro do grupo (Rood, 1990; Creel & Waser, 1991).

A decisão de dispersar ou permanecer no grupo de origem envolve condições ambientais e temporais favoráveis, interações sociais e comportamentais, como também estratégias individuais (Stacey & Ligon, 1991; Krebs & Davies, 1996; Cahan et al., 2002). Segundo Bekoff (1984) dispersão e filopatria são diretamente influenciados pela organização social e por padrões reprodutivos das espécies e podem variar conforme o sexo, idade e status social dos indivíduos. Koenig et al. (1992) sugerem ainda que o tamanho do grupo e a presença de ajudantes podem favorecer a dispersão de um indivíduo de seu grupo natal. Já em ambientes que apresentam saturação de habitat, a dificuldade de encontrar territórios vagos pode limitar a dispersão dos indivíduos de seus grupos, como reportado para aves e mamíferos (Stacey & Ligon, 1991; Kokko & Lundberg, 2001).

Os níveis de associação entre os indivíduos de um mesmo grupo podem contribuir para a coesão dos grupos sociais e sua estabilidade (Moody & White, 2003).

A maneira com a qual os indivíduos interagem com co-específicos é influenciada por fatores intrínsecos, como afinidades e comportamentos, e extrínsecos, como a disponibilidade de recursos e a complexidade da paisagem (Lusseau, 2006). A estrutura social de uma população é um componente fundamental de sua biologia, influenciando a variabilidade genética, a expansão de doenças e a maneira com a qual a população explora seu ambiente (Krutzen et al., 2003; Lusseau, 2006). Dessa forma, quantificar as associações entre os indivíduos pode facilitar a compreensão da estrutura social de uma população, as condições do ambiente em que ela vive e, consequentemente, as ameaças para sua preservação.

Uma das formas de organização espacial de grupos sociais é a defesa de um território (Maher & Lott, 2000). O tamanho do território está fortemente relacionado com a qualidade e a distribuição de recursos (Macdonald, 1983) e a capacidade de defesa do grupo residente (McNair, 1987). Muitas espécies de mamíferos defendem seu território através da eliminação de secreções glandulares, ou o depósito de fezes e urinas em latrinas, que servem como marcações de cheiro e desempenham uma importante função na comunicação e nas interações de espécies sociais (Erlinge, 1968; Duplaix, 1980; Erlinge, 1995; Revilla & Palomares, 2002; Rostain et al., 2004; Jordan et al., 2007).

As principais funções relacionadas com marcações de cheiro envolvem defesa de território (Luque-Larena et al., 2001) e comunicação do status sexual e/ou social (Herrera & Macdonald, 1994; Stewart et al., 2002; Rostain et al., 2004). Alguns estudos com mamíferos sociais relatam diferenças nas freqüências de marcação entre indivíduos e, na maioria destas espécies, os machos dominantes marcam o território com maior freqüência do que os indivíduos de outras categorias sexuais e etárias (Herrera & Macdonald, 1994; Gould & Overdorff, 2002; Revilla & Palomares, 2002; Stewart et al.,

2002). Sobreposição de marcações é comum entre algumas espécies de carnívoros como coiotes (Gese & Ruff 1997) e hienas (Woodmansee et al. 1991). Estudos recentes suportam a hipótese de que o comportamento de sobreposição de marcações é uma tática competitiva, uma vez que indivíduos que sobrepõem marcações ganham vantagens mascarando as informações químicas deixadas por outros indivíduos (Ferkin & Pierce 2007). Além disso, em alguns mamíferos, diferentes classes hierárquicas utilizam diferentes posturas durante o comportamento de marcação de território (Gese & Ruff 1997, Sillero-Zubiri & Macdonald 1998), o que pode estar relacionado às informações que os indivíduos procuram transmitir através destas posturas. Por exemplo, Wells & Bekoff (1981) reportaram que posturas utilizadas por fêmeas de canídeos, durante a marcação, transmitem informações sobre disponibilidade de alimento e fertilidade, enquanto que posturas de machos estão relacionadas com status reprodutivo e habilidade de lutar.

Ariranhas (*Pteronura brasiliensis*) formam grupos familiares organizados sob cooperação reprodutiva, constituídos por um casal dominante e ninhadas de diferentes idades (Duplaix, 1980). Segundo alguns autores, indivíduos jovens permanecem junto ao seu grupo até atingirem maturidade reprodutiva, próximo aos dois anos de idade (Duplaix, 1980; Carter & Rosas, 1997). Os grupos de ariranhas defendem ativamente seu território, através de latrinas comunais e marcações de cheiro, e alguns encontros agonísticos já foram reportados no Pantanal (Schweizer, 1992; Ribas & Mourão, 2004; este estudo). O presente estudo teve como objetivos determinar as freqüências de marcação e sobreposição de marcação, e as posturas utilizadas durante o comportamento de marcação de acordo com o status social do indivíduo no grupo; e também investigar a organização social de uma população de ariranhas no Pantanal Sul-Matogrossense, avaliar a associação entre os indivíduos, o tamanho dos territórios dos

grupos e a distribuição destes territórios, e avaliar a fidelidade dos grupos aos seus territórios e dos componentes dos grupos, entre duas estações de vazantes consecutivas.

Dessa forma, a dissertação está organizada em: Capítulo I- “Marcação de território por ariranhas no Pantanal Sul Mato-Grossense, Brasil” e Capítulo II- “Organização social e territorialidade de ariranhas (*Pteronura brasiliensis*) no Pantanal, Brasil”. Cada capítulo apresenta, além da versão em português, uma versão em inglês, que será submetida para publicação, de acordo com as normas das revistas escolhidas.

### **Referências bibliográficas**

- Bekoff, M.; Daniels, T. J. & Gittleman, J. L. 1984. Life History Patterns and the Comparative Social Ecology of Carnivores. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 15, 191-232.
- Cahan, S. H; Blumstein, D. T.; Sundström, L.; Liebig, J. & Griffin, A. 2002. Social trajectories and the evolution of social behavior. *Oikos*, 96, 206–216.
- Carter, S. K. & Rosas, F. C. W. 1997. Biology and conservation of the giant otter *Pteronura brasiliensis*. *Mammal Review*, 27(1), 1-26.
- Creel, S. R & Waser, P. M. 1991. Failures of reproductive suppression in dwarf mongooses (*Helogale parvula*): accident or adaptation? *Behavioral Ecology*, 2: 7–15.
- Duplaix, N. 1980. Observations on the ecology and behaviour of the giant river otter (*Pteronura brasiliensis*) in Suriname. *Revue d'Ecologie (Terre Vie)*, 34, 496-620.
- Erlinge, S. 1968. Territoriality of the otter, *Lutra lutra* L., in Southern Sweden. *Oikos*, 19, 81-98.

Erlinge, S. 1995. Social organization in European small Mustelids. *Hystrix*, 7 (1-2), 5-15.

Ferkin, M. H. & Pierce, A. A. 2007. Perspectives on over-marking: is it good to be on top? *Journal of Ethology*, 25, 107-116.

Gese, E. M. & Ruff, R. L. 1997. Scent-marking by coyotes, *Canis latrans*: the influence of social and ecological factors. *Animal Behaviour*, 54, 1155-1166.

Gould & Overdorff, 2002. Adult male scent-marking in *Lemur catta* and *Eulemur fulvus rufus*. *International Journal of Primatology*, 23(3), 575-586.

Herrera, E. A. & Macdonald, D. W. 1994. Social significance of scent marking in capybaras. *Journal of Mammalogy*, 75(2), 410-415.

Jordan, N. R.; Cherry, M. I. & Manser, M. 2007. Latrine distribution and patterns of use by wild meerkats: implications for territory and mate defense. *Animal Behaviour*, 73, 613-622.

Koenig, W. D.; Pitelka, F. A.; Carmen, W. J.; Mumme, R. L. & Stanback, M. T. 1992. The evolution of delayed dispersal in cooperative breeders. *The Quarterly Review of Biology*, 67 (2), 111–150.

Kokko, H. & Lundberg, P. 2001. Dispersal, migration, and offspring retention in saturated habitats. *The American Naturalist*, 157 (2), 188–202.

Krebs, J. R. & Davies, N. B. 1996. *Introdução à ecologia comportamental*. Editora: Atheneu, São Paulo.

Krutzer, M.; Sherwin, W.B.; Connor, R.C.; Barre, L.M.; Van de Castele, T.; Mann, J. & Brooks, R. 2003. Contrasting relatedness patterns in bottlenose dolphins

(*Tursiops* sp.) with different alliance strategies. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 270, 497– 502.

Luque-Larena, J. J.; López, P. & Gosálbez, J. 2001. Scent matching modulates space use and agonistic behaviour between male snow voles, *Chionomys nivalis*. *Animal Behaviour*, 42, 1089-1095.

Lusseau, D.; Wilson, B.; Hammond, P. S.; Grellier, K.; Durban, J. W.; Parsons, K. M.; Barton, T. R. & Thompson, P. M. 2006. Quantifying the influence of sociality on population structure in bottlenose dolphins. *Journal of Animal Ecology*, 75, 14–24.

MacDonald, D. W. 1983. The ecology of carnivore social behaviour. *Nature*, 301, 379–384.

Maher, C. R. & Lott, D. F. 2000. A review of ecological determinants of territoriality within vertebrate species. *American Midland Naturalist*, 143, 1–29.

McNair, J. N. 1987. The effects of variability on the optimal size of a feeding territory. *American Zoologist*, 27, 249–258.

Moody, J. & White, D. R. 2000. Social Cohesion and Embeddedness: A hierarchical conception of social groups. *American Sociological Review*, 68(1), 103-127.

Revilla, E. & Palomares, F. 2002. Changes in the behaviour of a male Eurasian badger: evidence in favour of the anti-kleptogamy hypothesis? *Acta Theriologica*, 44(4), 471-476.

Ribas, C. & Mourão, G. 2004. Intraspecific agonism between giant otter groups. *IUCN Otter Specialist Group Bulletin*, 21(2), 89-93.

Rood, J. P. 1990. Group size, survival, reproduction, and routes to breeding in dwarf mongooses. *Animal Behaviour*, 39 (3), 566–572.

Rostain, R. R.; Ben-David, M.; Groves, P. & Randall, J. A. 2004. Why do river otters scent-mark? An experimental test of several hypotheses. *Animal Behaviour*, 68, 703-711.

Schweizer, J. 1992. *Ariranhas no Pantanal: Ecologia e comportamento da Pteronura brasiliensis*. Edibran-Editora Brasil Natureza Ltda, Curitiba, Brazil.

Sillero-Zubiri, C. & Macdonald, D. W. 1998. Scent-marking and territorial behaviour of Ethiopian wolves, *Canis simensis*. *Journal of Zoology*, 245, 351-361.

Stacey, P. B. & Ligon, J. D. 1991. The benefits-of-philopatry hypothesis for the evolution of cooperative breeding: variation in territory quality and group size effects. *The American Naturalist*, 137 (6), 831–846.

Stewart, P. D.; Macdonald, D. W.; Newman, C. & Tattersall, F. H. 2002. Behavioural mechanisms of information transmission and reception by badgers, *Meles meles*, at latrines. *Animal Behaviour*, 63, 999-1007.

Wells, M. C. & Bekoff, M. 1981. An observational study of scent-marking in coyotes, *Canis latrans*. *Animal Behaviour*, 29, 332-50.

Wilson, E. O. 2000. *Sociobiology: the new synthesis – 25<sup>th</sup> anniversary ed.* Cambridge, Massachusetts: Belknap Press.

Woodmansee, K. B.; Zabel, C. J.; Glickman, S. E.; Frank, L. G. & Keppel, G. 1991. Scent marking (Pasting) in a colony of immature spotted hyenas (*Crocuta crocuta*): a developmental study. *Journal of Comparative Psychology*, 105(1), 10-14.

## **Marcação de território por ariranhas no Pantanal Sul Mato-Grossense, Brasil**

Caroline Leuchtenberger<sup>1</sup> & Guilherme Mourão<sup>1, 2</sup>

<sup>1</sup> Universidade do Mato Grosso do Sul

PPG – Ecologia e Conservação

Centro de Ciências Biológicas e da Saúde

79070-900 Campo Grande, MS, Brasil

[caroleucht@gmail.com](mailto:caroleucht@gmail.com)

<sup>2</sup> [gui@cpap.embrapa.br](mailto:gui@cpap.embrapa.br)

Número de Palavras: 3318

## **Resumo**

Ariranhas vivem em grupos sociais, formados por um casal dominante e uma ou duas ninhadas. Os grupos são territoriais e marcam seu território geralmente com sinais de cheiro. Os objetivos deste estudo foram avaliar as freqüências de marcação e sobreposição de marcação de acordo com o status social dos indivíduos e definir as diferentes posturas utilizadas durante a marcação. Observamos 4 grupos, totalizando 25 indivíduos (5 machos alfas, 4 fêmeas alfas, 7 fêmeas adultas, 1 macho adulto e 8 filhotes), como o tamanho dos grupos variando entre 4 a 13 indivíduos. O estudo ocorreu entre julho de 2006 e julho de 2007 no Rio Vermelho e em um trecho do Rio Miranda, no Pantanal do Mato Grosso do Sul.

Observamos os grupos durante 2006 minutos e registramos 95 eventos de marcação durante 84,9 minutos. O tempo gasto durante a marcação foi diferente entre os grupos e variou entre 4,3 e 44,7 minutos. Os machos alfas marcaram com maior freqüência e tempo (62% de eventos de marcação, 55 minutos) do que as fêmeas alfas (17% de eventos de marcação, 13,6 minutos). Dentre 59 eventos de marcação dos machos alfas, 32 sobrepunderam marcações dos outros indivíduos do grupo. Dos 16 eventos de marcação das fêmeas alfas, cinco sobrepunderam marcações de fêmeas subordinadas do mesmo grupo. Durante a marcação, machos alfas utilizaram com maior freqüência as posturas de marcação de pisoteio (61%), seguido da esfregaçāo das patas dianteiras (26%), (3) uso de latrina (7%) e esfregaçāo do corpo (6%). Fêmeas alfas usaram as posturas de pisoteio mais freqüentemente (65%), uso de latrina (19%) e esfregaçāo das patas dianteiras (12%), com apenas um evento de esfregaçāo do corpo durante a marcação. Fêmeas subordinadas utilizaram as posturas de pisoteio (76%) e o uso de latrina (24%) durante os eventos de marcação. Marcações de cheiro podem desempenhar muitas funções e para ariranhas, provavelmente as principais funções estão relacionadas à comunicação do status social e sexual, e a defesa do território.

Palavras-chaves: *Pteronura brasiliensis*, sinais de cheiro, dominância, posturas de marcação, defesa de território.

## **Abstract**

Giant otters live in social groups, consisting of a mating pair and one or two litters. Groups are territorial and mark their territories often with scent-marks. Our objectives were to evaluate the frequencies of marking and over-marking according to the social status of the individuals and to define the different postures used during marking. We observed 4 groups, totaling 25 individuals (5 alpha males, 4 alpha females, 7 adult females, 1 adult male and 8 juveniles), with group size ranging between 4 to 13 individuals. The study was conducted between July 2006 and July 2007 in the Vermelho River and in a stretch of the Miranda River, in the Southern Pantanal. We observed the groups for a total of 2,006 minutes and recorded 95 events of marking occupying a total of 84.9 minutes. Time spent marking varied between groups and ranged from 4.3 to 44.7 minutes. The alpha males marked more frequently (62% of marking events, 55 minutes) than the alpha females (17% of marking events, 13.6 minutes). Of the 59 events of scent-marking by the alpha males, 32 over-marked the marks of other individuals from the group. Of the 16 events of scent-marking of the alpha females, five over-marked that of subordinate females from the same group. When scent-marking, alpha males used the “stepping” posture most frequently (61%), then “fore paws rubbing” (26%), “latrine use” (7%), and “body rubbing” (6%). Alpha females used the “stepping” posture most frequently (65%), then “latrine use” (19%) and “fore paws rubbing” (12%), with only one event of “body rubbing” observed during marking. Subordinate females used the “stepping” posture (76%) and “latrine use” (24%) during marking. Scent-marking can play many roles in mammals and for giant otters, the main roles appear to be communication of social and sexual status, and territorial defense.

Key-words: *Pteronura brasiliensis*, scent-mark, dominance, marking postures, territory defense.

## **Introdução**

Marcação com sinais de cheiro é considerado o comportamento pelo qual secreções químicas que fornecem informações são depositadas por um animal no ambiente (Johnson 1973, Dunbar 1978, Hutchings & White 2000). A origem destas substâncias químicas pode incluir várias glândulas, como também excrementos. A composição das secreções depositadas durante a marcação podem transmitir diferentes tipos de informação, mesmo na ausência física do animal, promovendo um meio sofisticado de comunicação entre indivíduos. Alguns mustelídeos e outros carnívoros depositam o conteúdo de suas glândulas anais como também urina e fezes em latrinas, que servem como marcações de cheiro e desempenham uma importante função na comunicação e nas interações sociais destas espécies (Erlinge 1968, Duplaix 1980, Erlinge 1995, Revilla & Palomares 2002, Rostain et al. 2004, Jordan et al. 2007). As principais funções relacionadas com marcações de cheiro envolvem defesa de território (Luque-Larena et al. 2001) e comunicação do status sexual e/ou social (Herrera & Macdonald 1994, Gould & Overdorff 2002, Stewart et al. 2002, Rostain et al. 2004).

Alguns estudos com mamíferos sociais relatam diferenças nas freqüências de marcação entre indivíduos. Na maioria destas espécies os machos dominantes marcam o território com maior freqüência do que os indivíduos de outras categorias sexuais e etárias (Herrera & Macdonald 1994, Gould & Overdorff 2002, Revilla & Palomares 2002, Stewart et al. 2002). Além disso, em algumas espécies de mamíferos, machos dominantes utilizam diferentes posturas para marcação do que fêmeas ou outros membros do grupo social (Gese & Ruff 1997, Sillero-Zubiri & Macdonald 1998). Alguns autores sugerem que diferentes posturas de marcação comunicam diferentes mensagens. Por exemplo, posturas usadas por fêmeas de canídeos transmitem informações sobre disponibilidade de alimento e fertilidade, enquanto que

posturas de machos estão relacionadas com status reprodutivo e habilidade de lutar (Wells & Bekoff 1981). Segundo Johnson (1973), o desenvolvimento e o uso das glândulas de cheiro por mamíferos estão associados à maturidade sexual e a hormônios gonadais, dessa forma algumas diferenças nas posturas ou freqüência de marcação entre indivíduos pode estar relacionada ao status sexual e hierarquia de dominância.

Sobreposição de macacões pode ter diferentes funções entre as espécies, refletindo diferentes táticas que machos e fêmeas utilizam para atrair indivíduos do sexo oposto e para competir com indivíduos do mesmo sexo (Ferkin 1999). Sobreposição de marcações é comum entre algumas espécies de carnívoros como coiotes (Gese & Ruff 1997) e hienas (Woodmansee et al. 1991) e está associada com o status social e reprodutivo do indivíduo (Ferkin 1999).

Estudos recentes suportam a hipótese de que sobreposição de marcações e marcações adjacentes são táticas competitivas, uma vez que indivíduos que sobrepõem marcações ganham vantagens mascarando as informações químicas deixadas por outros indivíduos (Ferkin & Pierce 2007).

As ariranhas (*Pteronura brasiliensis*) vivem em grupos sociais, formados por um casal dominante, podendo apresentar proles de jovens e adultos e uma ou duas ninhadas (Duplaix 1980). Os grupos mantêm diversos sítios no seu território, ao longo de barrancos de rios ou baías, onde limpam a vegetação e deixam rastros, marcas olfativas e algumas vezes criam latrinas comunais (Duplaix 1980, Carter & Rosas 1997). O objetivo deste estudo foi determinar a freqüência de marcação, freqüência do comportamento de sobreposição de marcação, e as posturas utilizadas durante o comportamento de marcação de acordo com o status social do indivíduo no grupo. Acredito que machos dominantes tendem a marcar o território com maior freqüência do que os demais indivíduos do grupo, seguido pelas fêmeas dominantes, e que os casais dominantes tendem a sobrepor as marcações dos demais indivíduos do grupo. Também suponho que machos dominantes utilizam uma variedade

maior de posturas durante o comportamento de marcação do que os demais indivíduos do grupo.

## Métodos

O estudo foi realizado entre julho de 2006 e junho de 2007 em um trecho do Rio Miranda e no Rio Vermelho no Pantanal do Mato Grosso do Sul ( $19^{\circ}36'S$ ,  $56^{\circ}44'O$ ), totalizando 75,8 km de extensão.

Utilizei um barco de alumínio de 5 m, com motor popa (15hp). Identifiquei os indivíduos através de sua mancha esbranquiçada na região do pescoço e, quando possível, registrei o sexo e o status social dentro do grupo. Observei os grupos durante o período do dia, através de observações oportunísticas, considerando que as ariranhas apresentam atividade diurna (Duplaix 1980, Carter & Rosas 1997). O comportamento dos indivíduos foi filmado (filmadora Sony 8 modelo DCR-TRV340) e a análise foi feita em laboratório através do programa DVgate Plus 2.0 (Copyright 2003, 2004 Sony Corporation and Vitor Company of Japan, Limited), medindo o tempo e o número de eventos de marcação de cada indivíduo, e as posturas utilizadas, de acordo com sua hierarquia no grupo.

Identifiquei os indivíduos através da mancha individual na região do pescoço. Quando possível, identifiquei o sexo dos indivíduos e o status social dentro do grupo, de acordo com seu comportamento e outras características. Considerei macho alfa, o macho adulto que defende o grupo, geralmente se posicionando na linha de frente na defesa. Fêmea alfa foi considerada a fêmea adulta que também costuma defender o grupo e durante o período reprodutivo está lactante e manifesta maior afinidade com os filhotes.

Classifiquei as diferentes posturas utilizadas durante a marcação como: (1) pisoteio (quando o animal esfrega as patas dianteiras e traseiras no chão), (2) esfregação das patas dianteiras (quando esfrega as patas anteriores na vegetação ou em troncos e arbustos), (3) esfregação do corpo (quando o animal esfrega seu corpo no chão ou em objetos do ambiente) e (4) uso de

latrina (eliminação de fezes e/ou urina). Medi o tempo de marcação gasto por cada indivíduo e o número de eventos de cada postura utilizada pelos indivíduos.

## **Resultados**

Monitorei o comportamento de quatro grupos de ariranhas, com um total de 25 indivíduos (5 machos alfas, 4 fêmeas alfas, 7 fêmeas, 1 macho, 8 filhotes) e um tamanho de grupo de 4 a 13 indivíduos. Observei os grupos durante 2006 minutos e registrei o comportamento de marcação durante 84,9 minutos. O tempo de marcação por grupos variou de 4,3 a 44,7 minutos.

### *Marcação*

Durante o período de estudo, registrei 95 eventos de marcação. Os machos alfas marcaram com maior freqüência (62%, 55 minutos, Tabela 1), seguidos pelas fêmeas alfas (17%, 13,6 minutos) e fêmeas subordinadas (20%, 16,2 minutos). Em apenas uma situação especial (após um encontro agonístico) observei um macho jovem marcando.

Machos alfas sobrepuçaram marcações de outros indivíduos. Dos 59 eventos de marcação dos machos alfas, 32 foram depositados sobre as marcas de cheiro ou uso de latrina dos outros indivíduos do seu grupo. Dos 16 eventos de marcação das fêmeas alfas, cinco sobrepuçaram marcações de fêmeas subordinadas do mesmo grupo. Enquanto que, dos 19 eventos de marcação das fêmeas subordinadas, somente dois sobrepuçaram a marcação de fêmeas alfas.

Em abril de 2007 observei um encontro agonístico entre dois grupos vizinhos. O grupo 1, que compreendia 1 macho alfa, 1 fêmea alfa e 2 fêmeas adultas, invadiu os limites do território do grupo 3, com 1 macho alfa, 1 fêmea alfa, 2 fêmeas adultas, 1 macho jovem e 6 filhotes, localizado a 3,5 km da foz do Rio Vermelho. Após um curto confronto, o grupo 1 foi expulso, e o grupo residente (3) marcou o local onde o conflito iniciou. Durante este episódio, todos os indivíduos do grupo, com exceção dos filhotes, marcaram durante 3,3 minutos. O macho alfa

permaneceu marcando por mais 3,6 minutos, e então todo o grupo nadou rio acima em direção à porção central de seu território.

Em uma ocasião, observei um grupo marcando através da esfregaçāo do corpo na areia e de suas patas dianteiras na vegetação. Após o grupo nadar rio acima, deixei o barco e caminhei ao longo da margem do rio, no local marcado. Coletei as plantas que o grupo havia usado durante a marcação para examinar, mas não encontrei sinais de secreção, mesmo sob luz ultravioleta. Algumas horas depois, quando o grupo retornou ao local, os indivíduos pareceram perceber meus rastros na areia e produziram um som que lembra a vocalização “hum-growl” descrita por Duplaix (1980), mas com um tom diferente e apresentando pulsos, separados por 1-2 segundos (Figura 1). Em seguida, o grupo todo deixou a área.

#### *Posturas de marcação*

Observei 97 vezes a postura de pisoteio, 28 vezes esfregaçāo das patas dianteiras, 18 vezes o uso de latrina (deposição de fezes e/ou urina) e sete ocorrências com esfregaçāo do corpo (Tabela 2, Figura 2).

Machos alfas utilizaram todas as posturas de marcação, sendo o pisoteio (61%) a mais freqüente, seguida por esfregaçāo das patas dianteiras (26%), uso de latrina (7%) e esfregaçāo do corpo (6%). As fêmeas alfas usaram as posturas de pisoteio (65%) com maior freqüência, seguida do uso de latrina (19%) e esfregaçāo das patas dianteiras (12%), com apenas um evento de esfregaçāo do corpo durante o comportamento de marcação. Fêmeas subordinadas utilizaram apenas as posturas de pisoteio (76%) e o uso de latrina (24%), durante os eventos de marcação.

#### **Discussão**

Machos alfas marcaram com maior freqüência que os demais indivíduos do grupo, revelando uma aparente relação entre marcação e o status de dominância. Alto status em grupos sociais aumenta o acesso a recursos reprodutivos e alimentares limitados (Johnson 1973). Indivíduos

necessitam defender e reforçar seu status para manter o acesso a estes recursos, e consequentemente marcar com maior freqüência (Gosling 1982). Machos dominantes de muitas espécies de mamíferos e fêmeas dominantes em sociedades matriarcais (*Crocuta crocuta*, Boydston et al. 2001) tendem a marcar seus territórios e recursos com maior freqüência que outros indivíduos (Johnson 1973, Gosling 1982). Estudos com outros mamíferos sociais também relatam uma maior freqüência de marcação de indivíduos dominantes e sugerem que animais alfa marcam seu território para informar a dominância (Herrera & Macdonald 1994, Rostain et al. 2004) ou o status reprodutivo (Gould & Overdorff 2002, Stewart et al. 2002), ou para defender recursos (Revilla & Palomares 2002).

Muitos animais têm a capacidade de distinguir entre as marcações de cheiro do topo e marcações abaixo e geralmente respondem seletivamente ao dono da marca do topo (Johnston et al. 1994). Apesar de, em muitas espécie sociais, machos dominantes defenderem o território, em sistemas organizados em “clan” como das hienas (*Crocuta crocuta*), fêmeas dominantes marcam com maior freqüência e sobrepõem a marcação dos outros membros do grupos, o que pode estar relacionado com a defesa da prole e de recursos como alimento e potenciais parceiros (Boydston et al. 2001). No presente estudo, machos alfas geralmente sobrepunderam a marcação dos outros membros do grupo. O comportamento de sobreposição de marcação dos machos alfas pode estar relacionado com a necessidade de provar sua dominância reprodutiva sobre outros membros do grupo e informar a potenciais intrusos a sua presença e a estabilidade do grupo. Fêmeas alfas sobrepunderam a marcação de fêmeas subordinadas do mesmo grupo. Herrera e Macdonald (1994) observaram que fêmeas de capivaras costumam marcar sobre a marcação dos machos dominantes, sugerindo que as fêmeas, possivelmente, indiquem sua associação com os machos, se assegurando de que serão reconhecidas como membros do grupo.

Fêmeas receptivas podem atrair machos através de sinais químicos (Gosling 1982). Estudos indicam que fêmeas de algumas espécies de mamíferos advertem sua condição reprodutiva através de sinais de cheiro e que fêmeas reprodutivamente ativas depositam mais marcações de cheiro que outras fêmeas (Wallace et al. 1973, Johnston 1983, Gonzalez-Mariscal et al. 1990, Coquelin 1992 *apud* Ferkin 1999). Segundo Ferkin (1999), fêmeas de *Microtus pennsylvanicus* podem sobrepor marcações de outras fêmeas para fornecer informação sobre seu status reprodutivo e sobre a disposição para o acasalamento. Dessa forma, considerando que ariranhas são monogâmicas e que os casais dominantes compartilham um mesmo território, o comportamento de sobreposição de marcação pode representar uma forma de proteção de acasalamento e proteção da integridade do grupo e de seu território. Fêmeas alfas de ariranhas podem inibir reprodutivamente as outras fêmeas do seu grupo através da sobreposição de marcações, assegurando sua exclusividade reprodutiva.

Marcações intimidam intrusos no território e reduzem o risco de encontros agonísticos (Johnson 1973, Gosling 1982). Segundo Gosling (1982), animais marcam seu território com a finalidade de maximizar a chance dos sinais químicos serem detectados por algum intruso. Dessa forma, a marcação tende a ser mais intensa em locais onde intrusos são mais freqüentes ou quando associações custosas com intrusos são altas. Em ariranhas, grupos adjacentes e indivíduos solitários podem ameaçar o grupo residente através do infanticídio e canibalismo (Mourão & Carvalho 2001), perda de território (Ribas & Mourão 2004, este estudo) ou a morte do macho dominante (Schweizer 1992). Ribas e Mourão (2004) sugeriram que agressividade intra-específica e sociabilidade podem possivelmente estar associados na família Lutrinae. Após o encontro agonístico reportado neste estudo, a marcação aconteceu por um tempo maior que em outras situações observadas, sugerindo que marcações de cheiro são cruciais no estabelecimento e defesa dos territórios de ariranhas. Em adição, marcações de

cheiro podem também ser importantes na comunicação interespecífica, já que ariranhas responderam a distúrbios produzidos por outras espécies (i.e. homem, este estudo).

Diferentes posturas de marcação foram utilizadas durante a marcação. A postura de pisoteio foi utilizada com maior freqüência por todos os indivíduos, enquanto que as demais foram utilizadas em diferentes freqüências por machos e fêmeas. Segundo Duplaix (1980) ariranhas eliminam secreções das glândulas anais, juntamente com fezes e urina, e com as patas dianteiras pisoteiam e espalham o conteúdo da latrina em substratos verticais. Avistei este comportamento freqüentemente, mas algumas vezes observei os indivíduos esfregando suas patas dianteiras no substrato logo após saírem da água, sem aparentemente terem eliminado nenhuma secreção, sugerindo que esta postura pode ser um sinal visual (e não apenas uma advertência individual de status sexual ou de dominância) que reforça a presença do grupo ou a posse do local. Glândulas interdigitais para a espécie foram mencionadas por apenas um autor (Kruuk 2006) e é um tanto estranho que esta característica não tenha sido descrita por outros autores anteriormente (eg. Duplaix 1980, Carter & Rosas 1997). Por isso, é mais provável que a postura de esfregação das patas dianteiras forneça apenas um sinal visual através da compressão da vegetação do que um sinal de cheiro.

De acordo com Munn & Munn (1988), na Amazônia do Peru, ariranhas vivem em grupos para evitar a predação por grandes predadores, especialmente o jacaré-açu (*Melanosuchus niger*). No Pantanal, uma ariranha sozinha consegue facilmente enfrentar jacarés adultos (*Caiman crocodilus yacare*), como já foi testemunhado por Mourão (com. pess.), especialmente porque estes jacarés são muito menores que o jacaré-açu. No Pantanal, as principais ameaças para um grupo de ariranhas parecem ser grupos adjacentes e indivíduos solitários coespecíficos, uma vez que alguns estudos têm reportado agressões intra-específicas (Schweizer 1992, Mourão & Carvalho 2001, Ribas & Mourão 2004, este estudo), algumas vezes resultando na morte de adultos e filhotes. Dessa forma, marcações de cheiro, tão bem

quanto a comunicação vocal, pouco conhecida na espécie, podem desempenhar uma importante função para reduzir conflitos.

### **Agradecimentos**

Agradeço à Universidade do Mato Grosso do Sul e à Embrapa/Pantanal pelo suporte logístico e ao CNPQ/Peld (nº 520056/06-1) pelo suporte financeiro. CAPES por fornecer uma bolsa de estudos. Waldomiro de Lima e Silva por auxiliar no campo. Carlos André Zucco por fornecer algumas fotos utilizadas neste trabalho. Peter Crawshaw, Danielle Brown, Arnauld Desbiez, Emygdio Monteiro-Filho, Jerry Penha, Juliana Quadros e Willian Magnusson pelas proveitosas sugestões durante a elaboração do manuscrito.

### **Literatura Citada**

- Altmann, J. 1974: Observational study of behavior: Sampling methods. *Behaviour*, **49**, 227–267.
- Boydston, E. E.; Morelli, T. L. & Holekamp, K. E. 2001: Sex differences in territorial behavior exhibited by the spotted hyena (Hyaenidae, *Crocuta crocuta*). *Ethology*, **107**, 369-385.
- Carter, S. K. & Rosas, F. C. W. 1997: Biology and conservation of the giant otter *Pteronura brasiliensis*. *Mammal Review*, **27**(1), 1-26.
- Dunbar, I. 1978: Olfactory preferences in dogs: the responses of male and female beagles to conspecific urine. *Biology and Behaviour*, **3**, 273-286.
- Duplaix, N. 1980: Observations on the ecology and behaviour of the giant river otter (*Pteronura brasiliensis*) in Suriname. *Revue d'Ecologie (Terre Vie)*, **34**, 496-620.
- Erlinge, S. 1968: Territoriality of the otter, *Lutra lutra* L., in Southern Sweden. *Oikos*, **19**, 81-98.
- Erlinge, S. 1995: Social organization in European small Mustelids. *Hystrix*, **7** (1-2), 5-15.

- Ferkin, M. H. 1999: Meadow voles (*Microtus pennsylvanicus*, Arvicolidae) over-mark and adjacent-mark the scent marks of same-sex conspecifics. *Ethology*, **105**, 825-837.
- Ferkin, M. H. & Pierce, A. A. 2007: Perspectives on over-marking: is it good to be on top? *Journal of Ethology*, **25**, 107-116.
- Gese, E. M. & Ruff, R. L. 1997: Scent-marking by coyotes, *Canis latrans*: the influence of social and ecological factors. *Animal Behaviour*, **54**, 1155-1166.
- Gosling, L. M. 1982: A reassessment of the function of scent marking in territories. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **60**, 89-118.
- Gould, L. & Overdorff, D. J. 2002: Adult male scent-marking in *Lemur catta* and *Eulemur fulvus rufus*. *International Journal of Primatology*, **23**(3), 575-586.
- Herrera, E. A. & Macdonald, D. W. 1994: Social significance of scent marking in capybaras. *Journal of Mammalogy*, **75**(2), 410-415.
- Hutchings, M. R. & White, P. C. L. 2000: Mustelid scent-marking in managed ecosystems: implications for population management. *Mammal Review*, **30**, 157-169.
- Johnson, R. P. 1973: Scent marking in mammals. *Animal Behavior*, **21**, 521-535.
- Johnston, R. E.; Chiang, G. & Tung, C. 1994: The information in scent over-marks of golden hamsters. *Animal Behaviour*, **48**, 323-330.
- Jordan, N. R.; Cherry, M. I. & Manser, M. 2007: Latrine distribution and patterns of use by wild meerkats: implications for territory and mate defense. *Animal Behaviour*, **73**, 613-622.
- Kruuk, H. 2006: Otters: ecology, behaviour and conservation. Oxford University Press Inc., New York, pp. 265.
- Luque-Larena, J. J.; López, P. & Gosálbez, J. 2001: Scent matching modulates space use and agonistic behaviour between male snow voles, *Chionomys nivalis*. *Animal Behaviour*, **42**, 1089-1095.

- Mourão, G. & Carvalho, L. 2001: Cannibalism among giant otters (*Pteronura brasiliensis*). *Mammalian*, **65** (2), 225-227.
- Munn, M. B. & Munn, C. A. 1988: The amazon's gregarious giant otters. *Animal Kingdom*, **91**(5), 34-41.
- Revilla, E. & Palomares, F. 2002: Changes in the behaviour of a male Eurasian badger: evidence in favour of the anti-kleptogamy hypothesis? *Acta Theriologica*, **44**(4), 471-476.
- Ribas, C. & Mourão, G. 2004: Intraspecific agonism between giant otter groups. *IUCN Otter Specialist Group Bulletin*, **21**(2), 89-93.
- Rostain, R. R.; Ben-David, M.; Groves, P. & Randall, J. A. 2004: Why do river otters scent-mark? An experimental test of several hypotheses. *Animal Behaviour*, **68**, 703-711.
- Schweizer, J. 1992: Ariranhas no Pantanal: Ecologia e comportamento da *Pteronura brasiliensis*. Edibran-Editora Brasil Natureza Ltda, Curitiba, Brazil.
- Sillero-Zubiri, C. & Macdonald, D. W. 1998: Scent-marking and territorial behaviour of Ethiopian wolves, *Canis simensis*. *Journal of Zoology*, **245**, 351-361.
- Stewart, P. D.; Macdonald, D. W.; Newman, C. & Tattersall, F. H. 2002: Behavioural mechanisms of information transmission and reception by badgers, *Meles meles*, at latrines. *Animal Behaviour*, **63**, 999-1007.
- Wells, M. C. & Bekoff, M. 1981. An observational study of scent-marking in coyotes, *Canis latrans*. *Animal Behaviour*, **29**, 332-50.
- Woodmansee, K. B.; Zabel, C. J.; Glickman, S. E.; Frank, L. G. & Keppel, G. 1991: Scent marking (Pasting) in a colony of immature spotted hyenas (*Crocuta crocuta*): a developmental study. *Journal of Comparative Psychology*, **105**(1), 10-14.

Tabela 1 – Tempo e freqüência de marcação de acordo com o status social e o sexo das ariranhas no rio Vermelho, Pantanal do Brasil, de julho/2006 a julho/2007.

Status Social	Número de Indivíduos	Tempo (minutos)	Número de Eventos	Freqüência (%)
Machos Alfas	5	55	59	62
Fêmeas Alfas	4	13.6	16	17
Fêmeas Subordinadas	7	16.2	19	20
Machos	1	0.1	1	1
Total	17	84.9	95	100

Tabela 2 – Número de eventos de posturas de marcação (ST – pisoteio, BR – esfregação do corpo, FP – esfregação das patas dianteiras, LU – uso de latrina (eliminação de fezes e/ou urina) de acordo com o status social. AM – machos alfas (n=5), AF – fêmeas alfas (n=4), F – fêmeas subordinadas (n=7) e M – macho jovem (n=1), no rio Vermelho, Pantanal, Brasil, de julho/2006 a julho/2007.

POSTURA	STATUS SOCIAL				Total
	AM	AF	F	M	
ST	60	17	19	1	97
BR	6	1	0	0	7
FP	23	3	0	0	26
LU	7	5	6	0	18

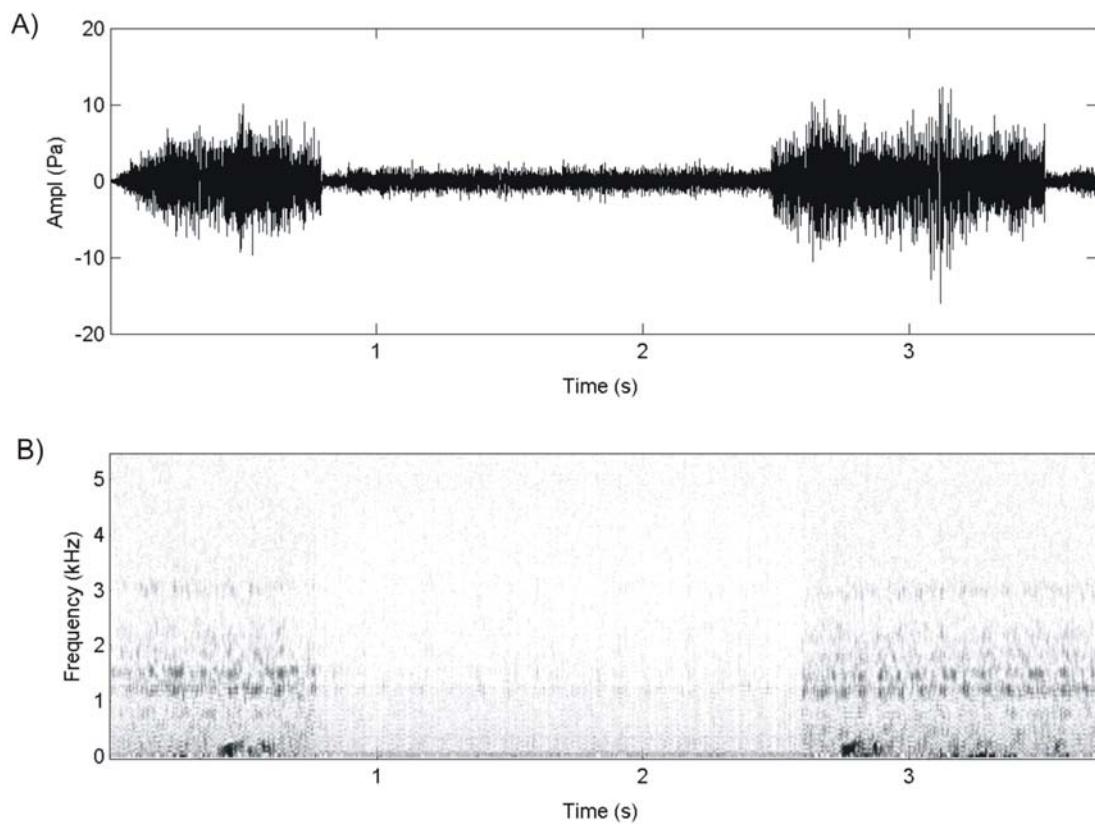


Figura 1 – A – Oscilograma e B – Sonograma de uma vocalização de ariranhas. Este som foi produzido quando os animais perceberam um distúrbio (rastros humanos) em um local recém marcado no Rio Vermelho, Pantanal, Brasil, 2006.



A



B



C



D

Figura 2 – Posturas utilizadas por ariranhas (*Pteronura brasiliensis*) durante o comportamento de marcação no rio Vermelho, Pantanal, Brasil, 2007. A – pisoteio; B – esfregaçao das patas dianteiras; C – esfregaçao do corpo em locais com marcações de cheiro; D- uso de latrina (eliminação de fezes e/ou urina em latrinas comunais).

**Scent-marking of giant otter in the Southern Pantanal, Brazil**

Caroline Leuchtenberger<sup>1</sup> & Guilherme Mourão<sup>1,2</sup> (corresponding author)

<sup>1</sup> Universidade do Mato Grosso do Sul

PPG – Ecologia e Conservação

Centro de Ciências Biológicas e da Saúde

79070-900 Campo Grande, MS, Brazil

[caroleucht@gmail.com](mailto:caroleucht@gmail.com)

<sup>2</sup> [gui@cpap.embrapa.br](mailto:gui@cpap.embrapa.br)

Total words = 3139

## **Abstract**

Giant otters live in social groups, consisting of a mating pair and one or two litters. Groups are territorial and mark their territories often with scent-marks. Our objectives were to evaluate the frequencies of marking and over-marking according to the social status of the individuals and to define the different postures used during marking. We observed 4 groups, totaling 25 individuals (5 alpha males, 4 alpha females, 7 adult females, 1 adult male and 8 juveniles), with group size ranging between 4 to 13 individuals. The study was conducted between July 2006 and July 2007 in the Vermelho River and in a stretch of the Miranda River, in the Southern Pantanal. We observed the groups for a total of 2,006 minutes and recorded 95 events of marking occupying a total of 84.9 minutes. Time spent marking varied between groups and ranged from 4.3 to 44.7 minutes. The alpha males marked more frequently (62% of marking events, 55 minutes) than the alpha females (17% of marking events, 13.6 minutes). Of the 59 events of scent-marking by the alpha males, 32 over-marked the marks of other individuals from the group. Of the 16 events of scent-marking of the alpha females, five over-marked that of subordinate females from the same group. When scent-marking, alpha males used the “stepping” posture most frequently (61%), then “fore-paw rubbing” (26%), “latrine use” (7%), and “body rubbing” (6%). Alpha females used the “stepping” posture most frequently (65%), then “latrine use” (19%) and “fore-paw rubbing” (12%), with only one event of “body rubbing” observed during marking. Subordinate females used the “stepping” posture (76%) and “latrine use” (24%) during marking. Scent-marking can play many roles in mammals and for giant otters, the main roles appear to be communication of social and sexual status, and territorial defense.

**Key-words:** *Pteronura brasiliensis*, scent-mark, dominance, marking postures, territory defense.

## **Introduction**

Scent-marking is the behavior by which chemical secretions that provide information are deposited in the environment by an animal (Johnson 1973, Dunbar 1978, Hutchings & White 2000). The sources of these chemicals can include various glands as well as excrement. The variable composition of the secretions deposited during scent marking can transmit different kinds of information even in the physical absence of the animal, providing a sophisticated means of communication between individuals. Some Mustelids and other carnivores deposit the contents of their anal glands as well as urine and feces in latrines, which serve as scent-marks and play an important role in communication and social interactions of these species (Erlinge 1968, Duplaix 1980, Erlinge 1995, Revilla & Palomares 2002, Rostain et al. 2004, Jordan et al. 2007). The main roles of scent marking involve territory defense (Luque-Larena et al. 2001) and communication of sexual and/or social status (Herrera & Macdonald 1994, Gould & Overdorff 2002, Stewart et al. 2002, Rostain et al. 2004).

Some studies of social mammals report differences in marking frequency between individuals. In the majority of these species dominant males mark more often than individuals from other sex and age categories (Herrera & Macdonald 1994, Revilla & Palomares 2002, Gould & Overdorff 2002, Stewart et al. 2002). Furthermore, in some species of mammals, dominant males use different postures for scent-marking than do females or other members of the social group (Sillero-Zubiri & Macdonald 1998, Gese & Ruff 1997). Some authors suggest that different marking postures communicate different messages, for example, that postures used by female canids convey information about food availability and fertility, while the postures of males relate to reproductive status and fighting ability (Wells & Bekoff 1981). According to Johnson (1973), the development and use of the scent glands by mammals are associated with sexual maturity and the production of gonadal hormones, so some of the

differences in postures or frequency of marking between individuals may be related to sexual status and dominance hierarchy.

Over-marks can play different roles between species. This may reflect different tactics that males and females use to attract individuals of the opposite sex or to compete with individuals of the same sex (Ferkin 1999). Scent over-marking is common in some species of carnivores such as coyotes (Gese & Ruff 1997) and hyenas (Woodmansee et al. 1991), and is associated with the social and reproductive status of the individual (Ferkin 1999). Recent studies support the hypothesis that over-marks and adjacent marks are competitive tactics, since the individuals that over-mark gain advantages by masking the chemical information left by other individuals (Ferkin & Pierce 2007).

Giant otters (*Pteronura brasiliensis*) live in social groups, consisting of a mating pair and adult and juvenile offspring of one or two litters (Duplaix 1980). The groups maintain various sites within their territory, along the rivers or lake banks, where they clear the vegetation and leave tracks, scent marks and sometimes create communal latrines (Duplaix 1980, Carter & Rosas 1997). The aim of this study was to determine if the frequency of scent-marking, the frequency of over-marking behavior, and the postures used during marking behavior are related to an individual's status within the social hierarchy of the group. We predicted that dominant males would tend to mark more often than other individuals of the group, followed by the dominant females, and that the dominant pair would tend to over-mark the scent-marks of other individuals. We also predicted that dominant males would use more varied postures during the marking behavior than the other individuals of the group.

## Methods

We conducted the study between July 2006 and July 2007, on the Vermelho river and on one section of the Miranda River (19°36'S, 56° 44'O), a total of 75.8 km.

We used a 5 m aluminum boat, with a 15hp outboard motor. We observed the groups during daytime hours, through opportunistic observations, as the species is diurnally active (Duplaix 1980, Carter & Rosas 1997). We recorded the behavior of the individuals with a Sony 8 DCR-TRV340 camcorder, by focal-animal sampling (Altmann 1974).

We identified individuals by the characteristic spots on the throat and chest. When possible, we also identified the individual's sex and hierarchy status within the social group, according to their behavior and other cues. We considered the alpha male as the adult which was typically prominent in the defense of the group, remaining often at the front of defense line. The alpha female was considered the adult female that also was outstanding in the defense of the group, which was lactating during the reproductive season and that manifested more affinity to the cubs.

We classified the different postures used during marking as: (1) "stepping" (when the animal rubs its paws on the ground), (2) "fore-paws rubbing" (when the animal rubs its fore paws vertically on the vegetation, tree trunks or shrubs), (3) "body rubbing" (when the animal rubs its body on the ground or on other objects in the environment), and (4) "latrine use" (feces and/or urine elimination). We measured the time spent during marking by each individual and the number of events of each posture used by the individual.

## **Results**

We monitored the behaviors of four giant otter groups, with a total of 25 individuals (5 alpha males, 4 alpha females, 7 adult females, 1 adult non-dominant male and 8 juveniles) and group sizes of 4 to 13 individuals. We observed the groups for a total of 2,006 minutes and recorded marking behavior during 84.9 minutes. Time spent marking varied between groups and ranged from 4.3 to 44.7 minutes.

### *Scent-marking*

During the study period, we recorded 95 episodes of marking behavior. The alpha males scent-marked more often, followed by the alpha females and non-alpha females (Table 1). We observed a young male marking on only one circumstance (after an agonistic encounter). Alpha males over-marked the markings of other individuals. Of 59 marking events of alpha males, 32 were deposited over the scent-marks of other individuals or after latrine use by other individuals of their group. Of 16 marking events by alpha females, five over-marked previous scent-marks of other females of the same group. In contrast, of 19 marking events by non-alpha females, only two over-marked previous scent-marks of alpha females.

In April 2007, we observed an agonistic encounter between two neighboring groups. Group 1, comprising of 1 alpha male, 1 alpha female and 2 adult females, trespassed the boundary of the territory of group 3, with 1 alpha male, 1 alpha female, 2 adult females, 1 young male and 6 cubs, located 3.5 km upriver from the mouth of the Vermelho river. After a short confrontation, group 1 was expelled, and the resident group (3) scent-marked the place where the conflict had begun. During this episode, all individuals of the group, with exception of the juveniles, spent 3.3 minutes scent-marking. The alpha male continued marking for an additional 3.6 minutes, and then the entire group swam upriver to the central area of their territory.

On one occasion, we observed a group scent-marking by rubbing their bodies on the sand and their forepaws on the vegetation. After the group swam upriver, we collected leaves of the plants that had been used in rubbing to examine them, but we did not find any sign of secretions, even under ultraviolet light. A few hours later, when the group returned to the site, they seemed to realize the disturbance to their marking site. Two animals appeared to follow the smell of our tracks on the sand and produced a sound that resembled the “hum-growl” vocalization described by Duplaix (1980), but differed in tone and by being in pulses, separated by 1-2 seconds (Figure 1). Soon after, the entire group left the area.

### *Marking Postures*

We observed the stepping posture 97 times, fore-paw rubbing 28 times, latrine use 18 times and there were seven instances of body-rubbing (Table 2, Figure 2).

Alpha males used all of the marking postures, with stepping (61%) being most frequent, followed by fore-paw rubbing (26%), latrine use (7%) and body rubbing (6%). Alpha females used the stepping posture most often (65%), followed by latrine use (19%) and fore-paw rubbing (12%), with only one event of body rubbing observed during their marking behavior. Subordinate females used only the stepping posture (76%) and latrine use (24%) during the marking events.

### **Discussion**

Alpha males marked more often than other individuals of the group. Higher status in social groups increases access to limited reproductive and food resources (Johnson 1973). Individuals must defend and reinforce their status in order to maintain access to these resources, and consequently mark more frequently (Gosling 1982). Dominant males of many species of mammals and dominant females in matriarchal clans (spotted hyena, Boydston et al. 2001) tend to mark their territories and resources more frequently than other individuals (Johnson 1973, Gosling 1982). Studies with other social mammals also report a higher frequency of marking by the dominant individuals and suggest that the alpha animals mark their territory to inform their dominant (Herrera & Macdonald 1994, Rostain et al. 2004), reproductive status (Stewart et al. 2002, Gould & Overdorff 2002), or to defend resources (Revilla & Palomares 2002).

Many animals have the capacity to distinguish between the top and the bottom scent-marks and, usually, respond selectively to the mark of the top-scent donor (Johnston et al. 1994).

Although dominant males defend the territory in many social species, in clan systems such as in spotted hyenas, dominant females tend to mark more often and over-mark the scent-marks

of other members of the group, which may be related to offspring defense and defense of resources such as food or potential mates (Boydston et al. 2001). In our study, alpha males usually over-marked the scent-mark of the other members of the group. The over-marking behavior of alpha males can be related with the necessity to prove their reproductive dominance over the other members of the group and to inform potential intruders of their presence and the stability of the group. Alpha females in some episodes over-marked the scents of subordinate females of the same group. Herrera and Macdonald (1994) observed that female capybaras over-marked the scent-marks of the dominant males, suggesting that females possibly indicate their association with those males and ensure that they are recognized as group members.

Receptive females can attract males through chemical signs (Gosling 1982). Female gerbils, house mice, golden hamsters and rabbits advertise their reproductive condition through scent marks, and that reproductively active females deposit more scent marks than other females (Wallace et al. 1973, Johnston 1983, Gonzalez-Mariscal et al. 1990, Coquelin 1992 *apud* Ferkin 1999). According to Ferkin (1999), female *Microtus pennsylvanicus* over mark scent marks of other females to provide information about their reproductive status and their willingness to mate. Therefore, as giant otters appear to be monogamous and the dominant couple shares the same territory, the over-mark behavior may represent a form of mate guarding and protection of the integrity of the group and their territory. Alpha females can inhibit reproduction in other females of the same group through over marking, ensuring their reproductive exclusivity.

Marking behavior intimidates intruders in the territory and reduces the risk of agonistic encounters (Johnson 1973, Gosling 1982). According to Gosling (1982), animals mark their territory so as to maximize the chance that an intruder will detect the chemical signals. Thus, marking should be more intensive where intruders are more likely or when costs associated

with intrusion are high. In giant otters, adjacent groups and solitary individuals can threaten the resident group with infanticide and cannibalism (Mourão & Carvalho 2001), loss of territory (Ribas & Mourão 2004, this study) or even the death of the dominant male (Schweizer 1992). Ribas and Mourão (2004) suggested that intra-specific aggressiveness and sociability may be associated in the Lutrinae. Following the agonistic encounter observed in this study, marking lasted longer than other marking events we observed, strongly suggesting that scent-marks are critical in the establishment and defense of giant otter territories. In addition, scent-marks may also function in inter-specific communication, since the giant otters responded to disturbances produced by humans in this study.

Different marking postures were used in scent-marking. The stepping posture was used more frequently by all individuals, while the other postures were used in different frequencies by males and females. According to Duplaix (1980), giant otters eliminate secretions from anal glands along with feces and urine, and use the fore paws to rub and scatter the latrine content on vertical substrates. We observed this behavior frequently, but sometimes we observed individuals rubbing their fore paws on substrate soon after they came out the water, without apparent eliminations, suggesting that this posture maybe a general territorial signal, that reinforces group presence or ownership of the site and not just an advertisement of individual dominance/sexual status. Interdigital glands in this species have only been described by one author (Kruuk 2006) and it is odd that they have not been mentioned by others authors (eg. Duplaix 1980, Carter & Rosas 1997). It is likely that fore-paw rubbing provides a visual signal through the crushing of the vegetation rather than a scent signal.

According to Munn & Munn (1988) giant otters in the Peruvian Amazon live in groups to avoid predation by larger predators, especially black caimans (*Melanosuchus niger*). In the Pantanal, a single giant otter can easily defend themselves against adult yacare caiman (*Caiman crocodilus yacare*), which are much smaller than black caimans. In the Pantanal, the

main threat to a group of giant otters appears to be adjacent groups and/or solitary conspecifics, as a number of studies have reported intraspecific aggression (Schweizer 1992, Mourão & Carvalho 2001, Ribas & Mourão 2004, this study), sometimes resulting in the death of adults or cubs. Therefore scent-marking, as well as the still poorly documented vocal communication, can play an important role in reducing conflicts.

### **Acknowledgements**

We thank University of Mato Grosso do Sul and Embrapa/Pantanal for logistic support and CNPq/Peld (nº 520056/06-1) for financial support. CAPES provide a scholarship to one C. L. Waldomiro de Lima e Silva assisted us in the field. Carlos André Zucco provided some photographs. Peter Crawshaw Jr., Danielle Brown, Arnauld Desbiez and Willian Magnusson made many useful suggestions and improved the English of a draft manuscript.

### **Literature Cited**

- Altmann, J. 1974: Observational study of behavior: Sampling methods. *Behaviour*, **49**, 227–267.
- Boydston, E. E.; Morelli, T. L. & Holekamp, K. E. 2001: Sex differences in territorial behavior exhibited by the spotted hyena (Hyaenidae, *Crocuta crocuta*). *Ethology*, **107**, 369-385.
- Carter, S. K. & Rosas, F. C. W. 1997: Biology and conservation of the giant otter *Pteronura brasiliensis*. *Mammal Review*, **27**(1), 1-26.
- Dunbar, I. 1978: Olfactory preferences in dogs: the responses of male and female beagles to conspecific urine. *Biology and Behaviour*, **3**, 273-286.
- Duplaix, N. 1980: Observations on the ecology and behaviour of the giant river otter (*Pteronura brasiliensis*) in Suriname. *Revue d'Ecologie (Terre Vie)*, **34**, 496-620.
- Erlinge, S. 1968: Territoriality of the otter, *Lutra lutra* L., in Southern Sweden. *Oikos*, **19**, 81-98.

- Erlinge, S. 1995: Social organization in European small Mustelids. *Hystrix*, **7** (1-2), 5-15.
- Ferkin, M. H. 1999: Meadow voles (*Microtus pennsylvanicus*, Arvicolidae) over-mark and adjacent-mark the scent marks of same-sex conspecifics. *Ethology*, **105**, 825-837.
- Ferkin, M. H. & Pierce, A. A. 2007: Perspectives on over-marking: is it good to be on top? *Journal of Ethology*, **25**, 107-116.
- Gese, E. M. & Ruff, R. L. 1997: Scent-marking by coyotes, *Canis latrans*: the influence of social and ecological factors. *Animal Behaviour*, **54**, 1155-1166.
- Gosling, L. M. 1982: A reassessment of the function of scent marking in territories. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **60**, 89-118.
- Gould, L. & Overdorff, D. J. 2002: Adult male scent-marking in *Lemur catta* and *Eulemur fulvus rufus*. *International Journal of Primatology*, **23**(3), 575-586.
- Herrera, E. A. & Macdonald, D. W. 1994: Social significance of scent marking in capybaras. *Journal of Mammalogy*, **75**(2), 410-415.
- Hutchings, M. R. & White, P. C. L. 2000: Mustelid scent-marking in managed ecosystems: implications for population management. *Mammal Review*, **30**, 157-169.
- Johnson, R. P. 1973: Scent marking in mammals. *Animal Behavior*, **21**, 521-535.
- Johnston, R. E.; Chiang, G. & Tung, C. 1994: The information in scent over-marks of golden hamsters. *Animal Behaviour*, **48**, 323-330.
- Jordan, N. R.; Cherry, M. I. & Manser, M. 2007: Latrine distribution and patterns of use by wild meerkats: implications for territory and mate defense. *Animal Behaviour*, **73**, 613-622.
- Kruuk, H. 2006: Otters: ecology, behaviour and conservation. Oxford Universtiy Press Inc., New York, pp. 265.

- Luque-Larena, J. J.; López, P. & Gosálbez, J. 2001: Scent matching modulates space use and agonistic behaviour between male snow voles, *Chionomys nivalis*. Animal Behaviour, **42**, 1089-1095.
- Mourão, G. & Carvalho, L. 2001: Cannibalism among giant otters (*Pteronura brasiliensis*). Mammalian, **65** (2), 225-227.
- Munn, M. B. & Munn, C. A. 1988: The amazon's gregarious giant otters. Animal Kingdom, **91**(5), 34-41.
- Revilla, E. & Palomares, F. 2002: Changes in the behaviour of a male Eurasian badger: evidence in favour of the anti-kleptogamy hypothesis? Acta Theriologica, **44**(4), 471-476.
- Ribas, C. & Mourão, G. 2004: Intraspecific agonism between giant otter groups. IUCN Otter Specialist Group Bulletin, **21**(2), 89-93.
- Rostain, R. R.; Ben-David, M.; Groves, P. & Randall, J. A. 2004: Why do river otters scent-mark? An experimental test of several hypotheses. Animal Behaviour, **68**, 703-711.
- Schweizer, J. 1992: Ariranhas no Pantanal: Ecologia e comportamento da *Pteronura brasiliensis*. Edibran-Editora Brasil Natureza Ltda, Curitiba, Brazil.
- Sillero-Zubiri, C. & Macdonald, D. W. 1998: Scent-marking and territorial behaviour of Ethiopian wolves, *Canis simensis*. Journal of Zoology, **245**, 351-361.
- Stewart, P. D.; Macdonald, D. W.; Newman, C. & Tattersall, F. H. 2002: Behavioural mechanisms of information transmission and reception by badgers, *Meles meles*, at latrines. Animal Behaviour, **63**, 999-1007.
- Wells, M. C. & Bekoff, M. 1981. An observational study of scent-marking in coyotes, *Canis latrans*. Animal Behaviour, **29**, 332-50.
- Woodmansee, K. B.; Zabel, C. J.; Glickman, S. E.; Frank, L. G. & Keppel, G. 1991: Scent marking (Pasting) in a colony of immature spotted hyenas (*Crocuta crocuta*): a developmental study. Journal of Comparative Psychology, **105**(1), 10-14.

Table 1 – Time and frequency of marking behavior according to the social status and sex of giant otters in the Vermelho River, Pantanal of Brazil, from July/2006 to July/2007.

Hierarchy status	Number of individuals	Time (minutes)	Number of events	Frequency (%)
Alpha Male	5	55	59	62
Alpha Female	4	13.6	16	17
Females	7	16.2	19	20
Males	1	0.1	1	1
Total	17	84.9	95	100

Table 2 – Number of marking posture events (ST - stepping, BR – body rubbing, FP – fore-paw rubbing, LU – latrine use (feces and/or urine elimination) according to social position. AM – alpha male (n=5), AF – alpha female (n=4), F – subordinate female (n=7) e M – young male (n=1), in Vermelho River, Pantanal, Brazil, from July/2006 to July/2007.

POSTURE	HIERARCHY STATUS				Total
	AM	AF	F	M	
ST	60	17	19	1	97
BR	6	1	0	0	7
FP	23	3	0	0	26
LU	7	5	6	0	18

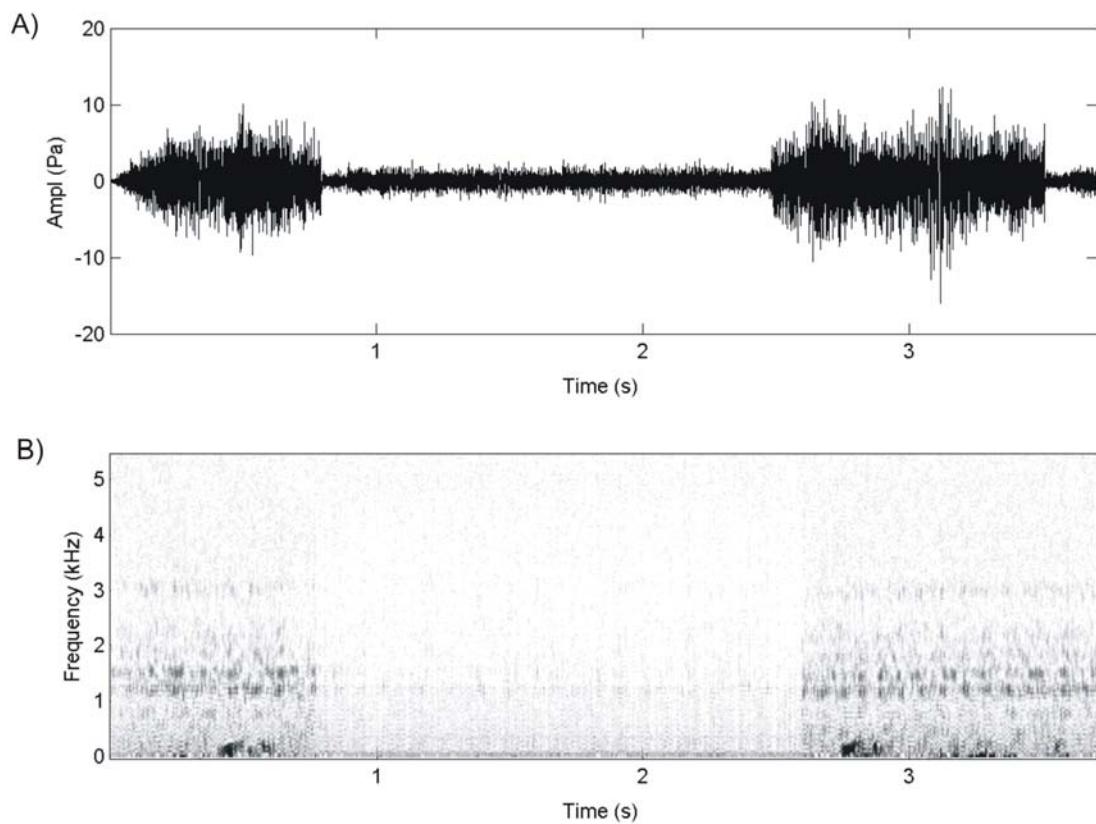


Figure 1 – Sonogram of a giant otter sound. This sound was produced when the animals noticed disturbance (human tracks) in a newly marked site, Vermelho River, Pantanal, Brazil, 2006.



A



B



C



D

Figure 2 – Postures used by giant otters (*Pteronura brasiliensis*) during marking behavior (A – stepping; B – fore paws rubbing; C – body rubbing at scent-marking sites; D - latrine use (feces and/or urine elimination in communal latrines) in the Vermelho River, 2007.

# **Normas para Publicação**

**Revista:** Ethology

## **1. General**

*Ethology* contains articles by scientists from all over the world. It welcomes original contributions from all branches of behavioural research on all species of animals, both in the field and in the laboratory, as well as theoretical investigations. Authors are requested to explain the theoretical framework of their contribution and the general importance of their findings. Perspectives and reviews on current issues, and short essays on controversial topics are especially encouraged. Reviews of notable books are included in each issue. The language of publication is English.

### **Pre-submission English-language editing**

Authors for whom English is a second language may choose to have their manuscript professionally edited before submission to improve the English. A list of independent suppliers of editing services can be found at

[www.blackwellpublishing.com/bauthor/english\\_language.asp](http://www.blackwellpublishing.com/bauthor/english_language.asp). All services are paid for and arranged by the author, and use of one of these services does not guarantee acceptance or preference for publication.

## **2. Submission and Acceptance of Manuscripts**

*Ethology* manuscripts should be submitted electronically via the online submission site [Manuscript Central](#). The use of an online submission and peer review site speeds up the decision-making process, enables immediate distribution and allows authors to track the status of their own manuscripts. To access this system for submission and review, please go directly to [Manuscript Central](#). Instructions for submitting your manuscript are provided on this site. If you encounter technical problems when submitting your manuscript, please contact *Ethology* Manuscript Central Support: [Support@ScholarOne.com](mailto:Support@ScholarOne.com)

phone: (434) 817-2040 ext.167 USA

When you submit your manuscript to *Ethology*, you will need to confirm the following statements:

- I/We adhere to the 'Guidelines for the use of animals in research' as published in *Animal Behaviour* (1991, 41, 183-186) and the laws of the country where the research was conducted.
- The manuscript contains only material that is either original and has not been published or submitted elsewhere, or stems from publications identified by a reference.
- All authors have seen the final manuscript and take responsibility for its contents.

With your submission, you will have to complete, sign and send the [Exclusive Licence Form](#). Authors may suggest names and addresses of potential reviewers that have not been involved in the research project or in the preparation of the manuscript. A cover letter with additional information may accompany the manuscript, but this is not mandatory.

The acceptance or rejection of manuscripts for publication in *Ethology* is decided by the editors, usually in cooperation with two referees. Any manuscript returned by an editor to the corresponding author for revision will be considered as withdrawn if not resubmitted within a period of three months.

Dates of first receipt, initial and final acceptance will be printed in the published paper.

### **3. Requirements for Manuscripts**

#### **3.1 Content**

The Abstract should introduce the topic, the main objective, the main result(s) and the principle conclusion(s). The Introduction should explain the main questions addressed in the paper. Continuity with earlier work on the subject should be established by reference to recent papers or reviews, which need not themselves be summarized. Experimental methods must be clearly described and include information essential for replication, but trivial details should be omitted. In the Discussion, the major findings should be summarized as a reminder only, not repeated.

To avoid unnecessary delays in the evaluation process of your manuscript, please consult the [checklist of methods description](#)

#### **3.2 Format**

##### ***Initial submission***

As a rule the manuscript should be arranged as follows: Title page, Abstract (max. 300 words), Introduction, Methods, Results, Discussion, Conclusions (optional), Acknowledgements, Literature Cited. If necessary, these sections may be structured using further subtitles. When different methods apply to different subsections (e.g. describing stand-alone experiments) the Methods and Results for that specific section can be combined.

Manuscript layout must have double-line spacing, a left-hand margin of at least 2.5 cm and line numbers throughout the text (use continuous line numbers, if possible). Pages should be numbered from the title page to the figure legends inclusive. Each figure and table should be placed on a separate page.

Both English and American spelling is permissible, but spelling should be used consistently throughout the manuscript.

The first page of the manuscript must contain the following information: title; first name and further initials and surname(s) of the author(s); name and full institutional address of each author (including an E-mail address if available) - if there are multiple authors add '(corresponding author)' after the appropriate name; running title (should not exceed 72 characters, including spaces); the total number of words in the text including the title, references and figure legends.

##### ***Final submission***

After final acceptance the original manuscript text and tables, and files of all figures should be uploaded to the [Manuscript Central](#) Author centre. We ask that you convey the essential information of each figure and table within the first 60 characters of the captions to accommodate the online edition. Each figure, table, and bibliographic entry must have a reference in the text.

Please do not import the figures into the text file. Tables should be supplied as text and not as graphics files. The text should be prepared using standard word processors (Microsoft Word) or saved in rich-text (rtf) format, but please note that we are unable to accept files created in PDF or WordPerfect format. Do not use automated or manual hyphenation.

For further information please consult

<http://www.blackwellpublishing.com/authors/journal.asp>

### **3.3 Length**

Papers, including figures, tables, literature cited, etc. should normally not exceed 12 printed pages which corresponds to approximately 5000 words.

### **3.4 Units, Abbreviations and Nomenclature**

All units of measurement must conform to the SI-System. Days = d, hours = h, minutes = min, seconds = s, grams = g, litres = l, metres = m, sample size = n, median =('x tilde') or median, arithmetic mean =('x bar'), degrees of freedom = df, standard error of the mean = SE, standard deviation = SD, probability = p, not significant = ns, year(s) = yr, month(s) = mo, figure = Fig., table = Table, versus = vs, species = sp.

Names of genera and species must be in italics or be underlined with a single line in the manuscript. In the published paper they will appear as italics. All biological names should conform to current international nomenclature. For undefined species use 'sp.' Chemical formulae should be written as fully as possible using the nomenclature of the Chemical Society (J. Chem. Soc. 1067, 1936).

### **3.5 Illustrations and Tables**

At final submission, figures should be saved in a neutral data format such as TIFF or EPS. Powerpoint and Word graphics are unsuitable for reproduction. Please do not use any pixel-oriented programmes. Scanned figures (only in TIFF format) should have a resolution of 300 dpi (halftone) or 600-1200 dpi (line drawings) in relation to the reproduction size. Line drawings should only be contour drawings without halftones (shades of grey). Please do not use patterns; rough hatching is acceptable.

Please submit the data for figures in black and white. However, colour photos can be reproduced in black and white (with a possible loss of contrast). Figures printed in colour are subject to an additional charge. A single figure in colour costs £150 plus VAT. Second, third and fourth figures cost £50 each plus VAT. For additional prices please contact the publisher. Colour print charges are explained on the [Colour Work Agreement form](#). Colour graphics should be created using the CMYK colour palette (print colours), not RGB (monitor colours). There is a charge for alterations to figures when carried out by the publisher.

Please note that figures will generally be reduced to fit within the column-width or the print area. This means that numbering and lettering must still be readable when reduced (e.g. maps) and that a scale provided in the legend might not correspond with the original (microscopic pictures). If a figure is to be cropped, please mark the lines on a photocopy or tracing paper. Graphs with x and y axes should not be enclosed in frames. Do not forget the labels and units. Captions for the figures should give a precise description of the content and should not be repeated within the figure.

Tables should be created using the table function of your word processor. The use of both tables and figures to illustrate the same results is not acceptable.

### **3.6 References**

#### **References in Articles**

We recommend the use of a tool such as [EndNote](#) or [Reference Manager](#) for reference management and formatting.

EndNote reference styles can be searched for here:

<http://www.endnote.com/support/enstyles.asp>

Reference Manager reference styles can be searched for here:

<http://www.refman.com/support/rmstyles.asp>

The list of references must include all references cited in the text and no additional references. References are to be arranged alphabetically and in chronological order. The name of the cited journal should be abbreviated according to the abbreviation used by the journal concerned.

Otherwise use the abbreviations contained in the 'Bibliographic Guide for Editors and Authors' from Chemical Abstracts, or the 'World List of Scientific Periodicals', 4th ed., London 1963-65. Anonymous contributions should be placed at the beginning of the list of references.

References should be formatted as in the following examples:

- Greenfield, M. D. & Rand, A. S. 2000: Frogs have rules: selective attention algorithms regulate chorusing in *Physalaemus pustulosus* (Leptodactylidae). *Ethology* **106**, 331-347.  
Zar, J. H. 1996: Biostatistical Analysis, 3rd edn. Prentice Hall, Engelwood Cliffs, New Jersey.  
Johnstone, R. A. 1997: The Evolution of Animal Signals. In: Behavioural Ecology, 4th edn (Krebs, J.R. & Davies, N. B., eds). Blackwell Science, Oxford, pp. 155-178.  
Schütz, D. 1998: Sexual size dimorphism in a shell-brooding cichlid *Lamprologus callipterus*. Ph.D. Thesis, Ludwig-Maximilian-Universität, Munich, Germany.

Articles not yet published may only be cited if their place of publication is certain. They must be denoted by the expression 'in press'. Otherwise, unpublished manuscripts should be referred to in the text as 'author name(s), pers. comm.'; or 'own data'.

Reference to the quoted literature in the text should be given as follows: Smith (1998) or (Smith 1998). Only the first author should be cited followed by 'et al.' when there are more than two authors (Smith et al. 1999). Multiple references to the same author and year should be labelled a, b, etc. according to the order in which they are first cited in the text. Series of references should be in chronological order (Smith 1997a, b; Miller & Smith 2001). Literal quotations should be between quotes "..." and must contain the page number(s) of the original reference.

**Organização social e territorialidade de ariranhas no Pantanal, Brasil**

Caroline Leuchtenberger

Universidade do Mato Grosso do Sul

PPG – Ecologia e Conservação

Centro de Ciências Biológicas e da Saúde

79070-900 Campo Grande, MS, Brasil

[caroleucht@gmail.com](mailto:caroleucht@gmail.com)

## **Resumo**

Ariranhas vivem em grupos familiares com cooperação reprodutiva, formados por um casal dominante e proles de diferentes idades. Os objetivos deste estudo foram investigar a associação entre os indivíduos, a fidelidade dos grupos aos seus territórios e se houve mudança no número de indivíduos e grupos, e no tamanho e na distribuição dos territórios entre duas estações de vazante consecutivas em uma área do Pantanal do Brasil. No período de julho/2006 a novembro/2007, monitorei mensalmente grupos de ariranhas presentes em um trecho do Rio Miranda e no Rio Vermelho, no Pantanal do Mato Grosso do Sul, totalizando 75,8 km de extensão. Identifiquei 43 indivíduos distribuídos em sete grupos. A maioria das associações entre os indivíduos de um mesmo grupo variou de 1,0 a 0,5. As associações entre os indivíduos nas duas vazantes não foram aleatórias i.e. os grupos mantiveram-se, em geral, estáveis durante as estações. Nas vazantes foi possível observar uma maior dispersão de indivíduos e formação de novos grupos, diminuindo a força de ligação entre os indivíduos. Os territórios dos grupos apresentaram uma extensão média de 11,4 km de rio. Os grupos mantiveram o centro de seus territórios a uma distância média de 10,8 km. Não houve correlação entre tamanho do grupo e tamanho do território ( $r=0,35$ ;  $n=12$ ). No entanto, observei uma relação significativa do número de latrinas ( $F_{(1,11)} = 13,846$ ;  $P=0,003$ ;  $r^2=0,56$ ) e sinais ( $F_{(1,11)} = 13,236$ ;  $P=0,004$ ;  $r^2=0,55$ ), aumentando linearmente com o tamanho do território. Durante a vazante de 2007, os grupos, em geral, mantiveram os mesmos territórios utilizados durante a vazante de 2006, apesar de que dois grupos, aparentemente, trocaram seus territórios. O número de grupos foi estável na área de estudo desde 2003 até hoje, sugerindo que a população de ariranhas alcançou sua capacidade de suporte na área i.e. recuperando-se da depleção causada pela caça excessiva nos anos 80 no Pantanal.

**Palavras-chaves:** *Pteronura brasiliensis*, associação, tamanho de território, sobreposição de território, fidelidade de território.

## **Abstract**

Giant otters live in familiarly groups with reproductive cooperation, formed by an alpha couple and offspring of different ages. The objectives of this research was to investigate the social organization of a Giant otter's population, evaluate the association between the individuals, the size of group's territories and the distribution of the territories, and the fidelity of the groups to their territories and of the components of the groups, between two consecutive low water seasons. We monitored the Giant otter's groups monthly, between July/2006 and November/2007, on the Vermelho River and on one section of the Miranda River, a total of 75.8 km. We identified 43 individuals in seven groups. Most associations index between individuals of the same group varied from 1.0 to 0.5. The association's levels between the individuals in the two low water seasons were not random i.e. groups persisted across seasons. We observed more dispersion of individuals and establishing of new groups during the low water seasons, and that factors contributed to the decrease of the power of linkage between individuals. The average linear size of territories was 11.4 km of river extension. Groups maintained an average of 10.8 km distance between the centers of their territories. There were no correlation between group size and territory size ( $r=0.35$ ,  $n=12$ ). However, the number of latrines ( $F_{(1,11)} = 13.846$ ,  $P=0.003$ ;  $r^2=0.56$ ) and the number of scent-marks ( $F_{(1,11)} = 13.236$ ,  $P=0.004$ ;  $r^2=0.55$ ) increased linearly with the territory size. During the low water season of 2007, the groups generally maintained the same territories used during the low water season of 2006, whilst apparently, two of them exchanged their territories. The number of groups was stable in the study area from 2003 to date, suggesting that the Giant otter population reached the carrying capacity in the area i.e. had recovered from its depletion caused by the over-poaching from the 80's in the Pantanal.

**Key-words:** *Pteronura brasiliensis*, association, territory size, territory overlap, territory fidelity.

## **Introdução**

A ariranha (*Pteronura brasiliensis*) é uma espécie reconhecidamente social (Duplaix, 1980; Schweizer, 1992), vivendo em grupos familiares com cooperação reprodutiva. Segundo Duplaix (1980), os grupos são formados por um casal dominante e a retenção da prole de diferentes idades, que vivem em territórios defendidos ativamente. Os indivíduos do mesmo grupo social costumam realizar a maioria das atividades diárias em conjunto, apresentando forte coesão (Duplaix, 1980; Carter & Rosas, 1997).

Endêmica da América do Sul, a espécie teve sua distribuição original (da Venezuela à Argentina) reduzida, e na década de 90 esteve restrita no Brasil às regiões do Pantanal e da Bacia Amazônica (Carter & Rosas, 1997). Além disso, encontra-se atualmente listada pelo The World Conservation Union (IUCN) como ameaçada de extinção (IUCN, 2006). Durante a década de 60 até o início da década de 80 a espécie foi caçada intensivamente no Pantanal. Schweizer (1992) relata a diminuição das populações da espécie nos Rios Paraguai, Vermelho e Miranda.

Os objetivos deste estudo foram investigar a associação entre os indivíduos, a fidelidade dos grupos aos seus territórios e se houve mudança no número de indivíduos e grupos, e no tamanho e na distribuição dos territórios entre duas estações de vazante consecutivas em uma área do Pantanal do Brasil.

## **Material e Métodos**

De julho/2006 a novembro/2007 monitorei os grupos de ariranhas presentes em um trecho do Rio Miranda e no Rio Vermelho, no Pantanal do Mato Grosso do Sul ( $19^{\circ}36'S$ ,  $56^{\circ}44'W$ ), totalizando 75,8 km de extensão. Esta região do Pantanal do Brasil compreende uma planície com pouca declividade, sujeita a inundações sazonais, com períodos chuvosos (outubro a março) e secos (abril a setembro) bem definidos (Cadavid, 1984; Soriano, 1997). Segundo Cadavid (1984) 82,4% da chuva média anual (1.262 mm) concentram-se no período chuvoso.

A maior precipitação média geralmente ocorre em janeiro, com 216,7 mm e a menor, em julho, com 11,6 mm (Soriano, 1997). Entretanto, devido a pouca declividade do terreno, há um retardo entre o início das chuvas e a onda de cheia, de modo que as inundações no local de estudo ocorrem de dezembro a março e o período de vazante de abril a novembro.

Realizei aproximadamente 600 horas de monitoramento, com saídas mensais de cerca de 30 horas. Como as ariranhas são reconhecidamente diurnas (Duplaix, 1980), monitorei os grupos apenas durante o período do dia, e registrei um total de 46 horas de observação direta de ariranhas.

Percorri a região de estudo com um barco a motor popa (15hp). Considerei um grupo social quando dois ou mais indivíduos foram avistados juntos. Classifiquei indivíduos como solitários, quando eram avistados sem a companhia de outro indivíduo no território de algum grupo conhecido. Durante o monitoramento, filmei (Camcorder Sony 8 DCR-TRV340) o comportamento dos indivíduos. Os comportamentos foram analisados em laboratório, através do programa DVgate Plus 2.0 (Copyright 2003, 2004 Sony Corporation and Vitor Company of Japan, Limited). Identifiquei os indivíduos avistados em cada encontro, através de uma marca natural individual, que as ariranhas apresentam na região do pescoço. Quando possível, identifiquei também o sexo de cada indivíduo e inferi sua hierarquia no grupo social, baseada em seu comportamento e outras pistas. Considerei como macho alfa, o macho adulto de grande porte, que tipicamente sobressaiu na defesa do grupo, estando freqüentemente na primeira linha de defesa. Fêmea alfa foi considerada a fêmea adulta que também se destacou na defesa do grupo e que durante o período reprodutivo esteve lactante e demonstrou maior proximidade com os filhotes. Os indivíduos identificados foram comparados com um banco de imagens registradas no período de agosto/2002 a outubro/2003 por Ribas (2004) na mesma área de estudo. A partir destas imagens foi possível confirmar a presença de grupos que já residiam na área desde 2002/2003 e também estimar a idade dos indivíduos ainda presentes.

Registrei a posição dos indivíduos, locas, latrinas (locais com presença de fezes e/ou urina) e sinais de cheiro (locais com forte odor, porém sem presença de fezes, utilizados como marcação de território), através de um receptor GPS Etrex (Garmin, Inc., Olathe, KS). Classifiquei locas e latrinas como “ativas” ou “inativas”, de acordo com a umidade do solo, presença de fezes e urina frescas, folhas caídas e galhos secos, ou a presença dos indivíduos. Para análise de associação, utilizei o índice de Half-weight, que quantifica associações em uma escala de 0 (dois indivíduos nunca são avistados juntos) a 1 (dois indivíduos sempre são avistados juntos). Este índice é geralmente recomendado, a fim de minimizar influências de erros de amostragem (Cairns & Schwager, 1987). A análise de cluster (ligação de médias ou Average) foi realizada através do programa SOCPROG (Whitehead, 1999, disponível em <http://www.dal.ca/~hwhitehe/social.html>) para a representação das associações entre os indivíduos. Para verificar a fidelidade dos indivíduos aos seus grupos, calculei a porcentagem de indivíduos que permaneceram no seu grupo familiar na segunda vazante, para cada grupo. Utilizei o programa GPS TrackMaker versão 13.1 (disponível em <http://www.gpstm.com>, acessado em 12 de dezembro de 2007) para medir o tamanho e a sobreposição dos territórios, e a distância entre os seus centros. O território de cada grupo representou a extensão linear do curso d’água, considerando os limites das localizações de sinais, locas e latrinas ativas.

## **Resultados**

Identifiquei 43 indivíduos distribuídos em sete grupos durante o período de julho de 2006 a novembro de 2007. A média de indivíduos por grupo foi seis (2 a 13 indivíduos). Considerando apenas os indivíduos que viviam em grupos, encontrei uma razão sexual de 19 fêmeas/10 machos. Porém, não identifiquei o sexo de filhotes (n=10) e de dois indivíduos adultos que compuseram grupos. Em um caso, observei duas substituições consecutivas dos machos dominantes que acompanhavam uma fêmea dominante. Nesta situação, considerei apenas um dos machos para o cálculo da razão sexual. Além disso, registrei quatro indivíduos

solitários, todos machos. Posteriormente, registrei dois destes compondo os grupos. Não foi possível identificar a mancha dos dois machos restantes e estes não foram incluídos entre as 43 ariranhas que compuseram grupos.

### *Associação*

Registrei 234 encontros com grupos de ariranhas para analisar o índice de associação entre os indivíduos. Observei associações extremamente fortes entre os indivíduos do mesmo grupo social. No entanto, estes valores diferiram entre as estações de vazante de 2006 e 2007. A maioria das associações entre os indivíduos de um mesmo grupo variou de 1,0 a 0,5 (Apêndice 1). Valores de associação inferiores a 0,5 indicam uma associação fraca, que ocorreu em situações em que o indivíduo saiu do grupo, ou quando o grupo se formou durante a amostragem ou ainda no caso de filhotes que nasceram após o início do estudo (Apêndice 1, Tab. 1). A associação média dos indivíduos de grupos recém formados foi inferior a dos indivíduos de grupos estáveis. Os valores de associação variaram de acordo com as mudanças na composição dos grupos. A maioria dos grupos mudou pouco ao longo das estações e retiveram 62 a 100% de seus indivíduos. Em um caso, um grupo formado apenas por um casal mudou um indivíduo e em outra ocasião um grupo sofreu mudanças, permanecendo apenas dois dos seis indivíduos originais.

Durante a estação cheia avistei apenas três grupos, no entanto em cada grupo os indivíduos mantiveram-se fortemente associados (Apêndice 1B). Nos dois períodos de vazante foi possível observar uma maior dispersão de indivíduos (80% dos indivíduos que dispersaram durante o estudo, n=12) e a formação ou tentativa de formar novos grupos, o que resultou em uma diminuição geral da ligação entre os indivíduos dos grupos durante ambas as vazantes (Apêndice 1A e C).

### *Território*

A extensão média dos territórios foi de 11,4 km (que variou entre 5,2 a 19,7 km). A distância média entre os centros dos territórios dos grupos vizinhos foi de 10,8 km (2,2 a 17,2 km, Fig. 1). A correlação entre tamanho do grupo e tamanho do território foi baixa ( $r=0,35$ ;  $n=12$ ). No entanto, o número de latrinas e também o número de sinais foi linearmente relacionado com o tamanho do território (tamanho de território = número de latrinas \*  $0.775 - 1.944$ ,  $F_{(1,11)} = 13.846$ ,  $P=0.003$ ,  $r^2=0.56$  e tamanho de território = número de sinais \*  $1.140 - 4.746$ ,  $F_{(1,11)} = 13.236$ ,  $P=0.004$ ,  $r^2=0.55$ , respectivamente).

Alguns grupos sobrepueram seus territórios durante ambas vazantes (Fig. 1). A área onde ocorreu a maioria das sobreposições localiza-se a 4 km da foz do Rio Vermelho (UTM – 21K 504995, 7830660). Na vazante de 2006 o grupo 2, formado por um casal, sobrepuôs cerca de 3 km (19%) do território do grupo 1 e 1,1 km (8%) do grupo 3. Porém, este grupo permaneceu na área apenas dois meses (setembro e outubro/2006). Na vazante de 2007 o grupo 2 retornou a mesma área sobrepondo o território do grupo 1 em 2,8 km (14%) e o território do grupo 3 em 4 km (22%). O grupo 2 permaneceu na área por três meses (junho, julho e agosto/2007) e não o reencontrei após este período. Durante a vazante de 2007 o grupo 4 sobrepuôs 1,3 km (23%) do território do grupo 6 (Fig. 1).

Na estação vazante de 2007, reencontrei todos os grupos monitorados durante a vazante de 2006. A densidade de indivíduos na área durante as duas estações de vazante foi, respectivamente, 36 e 34. A estrutura do grupo 5 mudou marcadamente, uma vez que um novo macho começou a liderar o grupo que incluía o antigo macho dominante e duas fêmeas subordinadas, uma das quais se tornou dominante. A antiga fêmea dominante não foi mais avistada, e uma fêmea jovem do grupo 3 juntou-se ao grupo. O grupo 5 também mudou a posição do seu território com o grupo 4 (veja Fig. 1 A e B). Os demais grupos mantiveram, de forma geral, as mesmas áreas da vazante anterior. No entanto, o grupo 3 deslocou seu território a montante no mês de agosto de 2007, dando lugar a consolidação de um novo

grupo (G7), com um território de até 6,2 km, à jusante do grupo 3. O grupo 1, residente do rio Miranda, deslocou o seu território para o rio Vermelho durante os meses de novembro e dezembro de 2006, retornando posteriormente ao seu território original.

## **Discussão**

A formação básica dos grupos de ariranhas é de um casal dominante (Duplaix, 1980; Carter & Rosas, 1997). Duplaix (1980), trabalhando com 19 grupos, registrou uma razão sexual de 30 machos: 31 fêmeas, mas não forneceu o sexo de 38 sub-adultos, além de 15 filhotes. Ribas (2004) encontrou uma razão sexual de 8 machos: 9 fêmeas, na mesma área do presente estudo, mas não identificou o sexo de 13 indivíduos. Razões sexuais próximas de um para um sugerem uma probabilidade de dispersão igual para machos e fêmeas, independente da idade. No entanto, a razão sexual desviada para fêmeas (19:10) encontrada no presente estudo sugere uma maior filopatia das filhas do que dos machos jovens. Em muitos mamíferos sociais, como leões (*Phantera leo*), hienas (*Crocuta crocuta*) e quatis (*Nasua narica*), os machos apresentam uma grande taxa de dispersão, enquanto as fêmeas tendem a permanecer em seu território de origem (Schaller, 1972; Gompper *et al.*, 1998; Boydston, Morelli & Holekamp, 2001). Em muitos mamíferos sociais, fêmeas dispersam para não competir por recursos com as fêmeas dominantes, e machos dispersam em busca de acasalamento (Eisenberg, 1981). Dessa forma, pode ser vantajoso para as fêmeas permanecerem em sua área natal, enquanto houver recursos disponíveis. Para os machos, a melhor escolha em sistemas monogâmicos, como parece ser o caso das ariranhas, é dispersar e evitar a competição com machos dominantes, enquanto tentam encontrar fêmeas e habitats disponíveis para estabelecer seu próprio grupo e território.

## *Associação*

Grupos sociais de ariranhas são conhecidos por realizarem a maioria das atividades diárias em conjunto (Duplaix, 1980; Schweizer, 1992; Carter & Rosas, 1997). Os valores de associação

observados entre os indivíduos nos grupos de ariranhas foram semelhantes aos reportados para outras espécies reconhecidamente sociais (*Orcinus orca*, Baird & Whitehead, 2000; *Canis latrans*, Atwood & Weeks, 2003), revelando a forte coesão dos grupos sociais desta espécie. Indivíduos de grupos recém formados apresentaram médias de associação mais baixas do que de grupos residentes, provavelmente porque grupos novos são mais instáveis. Em geral, a composição dos grupos mudou pouco ao longo das estações, com exceção de dois casos. Por exemplo, o recém formado grupo 2 (representado por apenas um casal na vazante de 2006) apresentou trocas freqüentes de machos dominantes, e o grupo 5 recebeu e perdeu vários indivíduos em um espaço relativamente curto de tempo (~1 mês). A substituição do macho dominante pode ocorrer em grupos de ariranhas, em casos de machos senescentes ou disfuncionais em relação à defesa do grupo e marcação do território (Evangelista, 2004). Isto parece ter acontecido também com o grupo 1 do presente estudo, que teve um macho de idade avançada ( $\geq 6$  anos) substituído por um macho mais jovem ( $\geq 3$ ).

Durante o estudo, indivíduos de alguns grupos foram reencontrados em outros grupos ou pares recém formados. Segundo Krebs & Davies (1996) o sucesso reprodutivo de um grupo tem correlação positiva com o número de ajudantes presentes, dessa forma grupos novos e pequenos poderiam aumentar sua capacidade competitiva aceitando a entrada de indivíduos dispostos a cooperar. No entanto, não é claro como estes indivíduos estariam aumentando sua aptidão ao ajudar o grupo, apesar de que alguns autores (p. ex. Rood, 1990; Creel & Waser, 1991) sugerem que o comportamento de ajuda de indivíduos não parentados poderia aumentar suas oportunidades reprodutivas dentro do grupo, ou apenas fornecer um tempo para que o indivíduo adquira experiência e força suficientes para dispersar e tentar estabelecer seu próprio território.

Até o momento acredita-se que ariranhas dispersam de seu grupo familiar ao adquirirem idade reprodutiva, com aproximadamente dois anos (Duplaix, 1980; Carter & Rosas, 1997). Neste

estudo, foi relativamente comum a presença de subordinados com três ou mais anos de idade nos grupos, mas os indivíduos muito mais velhos que isto (i.e.  $\geq 6$  anos) foram sempre alfas (Tab. 1). Por outro lado, observei uma fêmea de cerca de 10 meses na companhia de indivíduos não pertencentes ao seu grupo parental, compondo outro grupo. Ao mesmo tempo o seu grupo de origem era formado por 13 indivíduos, e talvez a alta densidade e a presença de ajudantes no grupo tenham favorecido sua decisão de dispersar (veja Koenig *et al.* 1992).

### *Território*

Os territórios lineares dos grupos apresentaram uma média de 11,4 km, semelhante às médias de 9,3 km reportadas por Ribas (2004), para a mesma área de estudo, e de 10,8 km proposta por Tomás *et al.* (2000) para os rios Aquidauana e Miranda no Pantanal Sul Mato-Grossense. Duplaix (1980) reportou territórios com extensão de 2 a 3 km para populações de ariranhas no Suriname. No entanto, a autora descreveu que a área era constituída por bons locais de pesca e um mosaico de habitats, alguns deles aparentemente inacessíveis. Por isso, os territórios lineares de 2-3 km mencionados poderiam representar apenas uma sessão linear de um território bidimensional de superfície desconhecida. Considerando que grupos de ariranhas defendemativamente seus territórios (Schweizer, 1992; Ribas & Mourão, 2004), a distância média de 9-11 km entre os centros dos territórios dos grupos adjacentes, poderia representar a distância linear ótima a fim de minimizar encontros entre grupos.

Não houve correlação entre o tamanho dos territórios e o tamanho dos grupos, mas territórios maiores apresentaram um maior número de latrinas e sinais de cheiro, e obviamente é mais custoso defender áreas maiores. Encontros agonísticos entre grupos de ariranhas e intrusos co-específicos, bem como infanticídio, foram reportados em ariranhas no Pantanal (Schweizer, 1992; Mourão & Carvalho, 2001; Ribas & Mourão, 2004) e observados neste estudo (capítulo 1). Dessa forma, o tamanho dos territórios de grupos de ariranhas provavelmente está

relacionado à capacidade de defesa e a pressão exercida por grupos adjacentes, pelo menos no Pantanal.

Observei sobreposições de territórios durante as vazantes, principalmente em uma área próxima à foz do Rio Vermelho. Este local parece ser muito disputado pelos grupos, e dois encontros agonísticos já foram reportados na área (Ribas & Mourão, 2004; capítulo 1). Nos dois períodos de vazante, um casal tentou, sem sucesso, estabelecer seu território nesta área.

Durante a estação cheia, reencontrei apenas três grupos na área de estudo e, em muitas situações, avistei ou ouvi indivíduos sob a vegetação inundada adjacente ao leito do rio.

Utreras *et al.* (2005) reportaram que os grupos de ariranhas utilizaram lagoas e florestas alagadas, durante a estação cheia na Amazônia do Equador, e alguns aumentaram sua área de vida até 13 vezes neste período. Aparentemente, durante a estação cheia, alguns grupos mantêm os mesmos territórios utilizados durante o período de vazante, porém ampliando-os para áreas inundadas adjacentes, enquanto outros se dispersam muito mais.

Durante a vazante de 2007 os grupos, em geral, mantiveram os mesmos territórios utilizados durante a vazante de 2006, embora dois deles tenham invertido a posição de seus territórios.

A densidade de indivíduos e de grupos, e a distribuição destes grupos na área de estudo foram semelhantes àquelas reportadas para a estação vazante de 2003 (Ribas, 2004), apesar de que na vazante de 2007 observei um grupo a mais. No entanto, este grupo provavelmente não conseguiu estabelecer com sucesso seu território, já que não foi mais avistado nas últimas excursões. Dessa forma, é possível que a população de ariranhas tenha se recuperado da redução causada pela caça excessiva nos anos 80 no Pantanal, reportada por Schweizer (1992), e alcançado sua capacidade de suporte no Rio Vermelho.

## **Agradecimentos**

Agradeço a Universidade Federal do Mato Grosso do Sul a Embrapa/Pantanal pelo suporte logístico e ao CNPq/Peld (processo nº 520056/06-1) pelo suporte financeiro. CAPES por

fornecer uma bolsa de estudo. Waldomiro de Lima e Silva por ajudar em todos os campos deste estudo. Arnauld Desbiez, Emygdio Monteiro-Filho, Jerry Penha, Juliana Quadros e Willian Magnusson pelas proveitosas sugestões durante a elaboração do manuscrito.

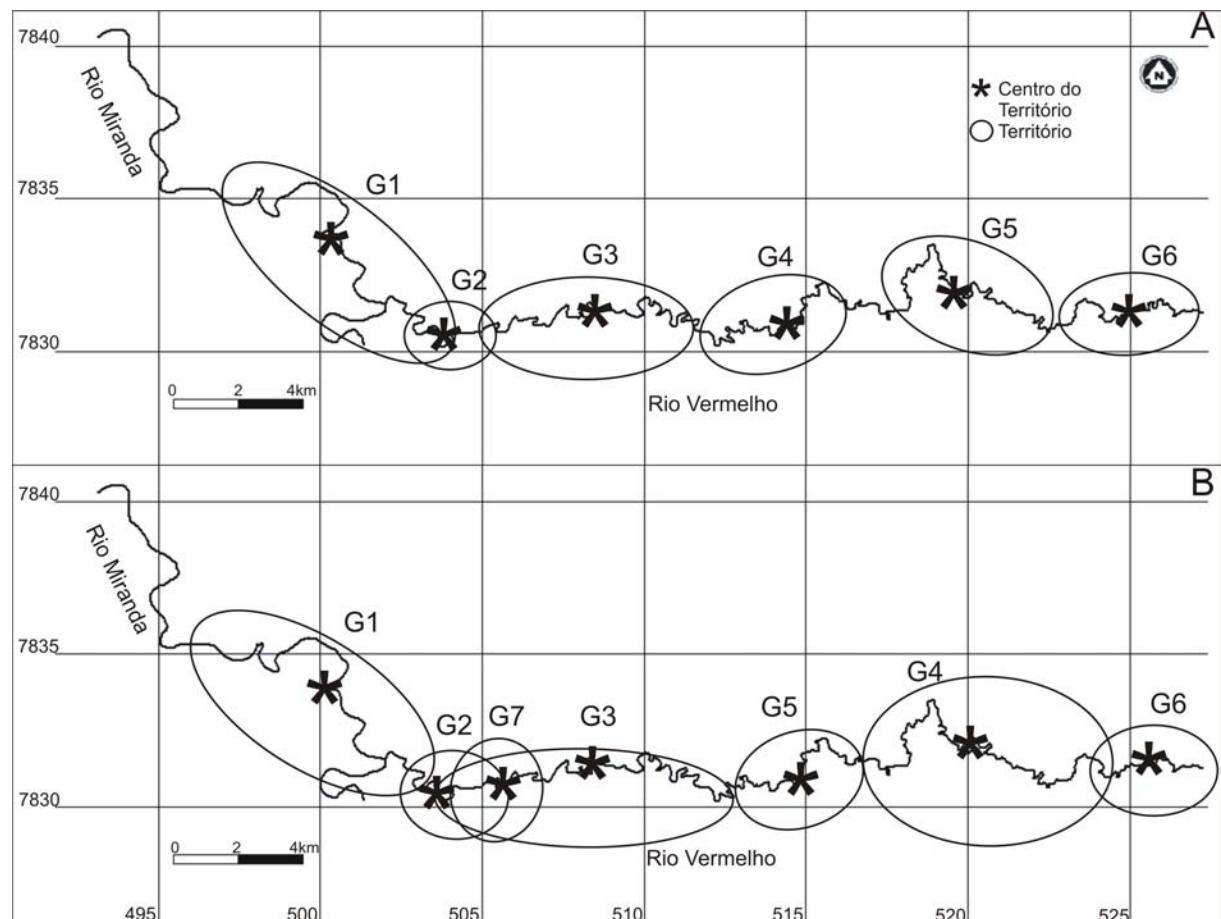
## Referências

- Atwood, T. C. & Weeks, H. P. (2003). Spatial home-range overlap and temporal interaction in eastern coyotes: the influence of pair types and fragmentation. *Canadian Journal of Zoology*, 81(9): 1589–1597.
- Baird, R. W. & Whitehead, H. (2000). Social organization of mammal-eating killer whales: group stability and dispersal patterns. *Canadian Journal of Zoology*, 78: 2096–2105.
- Boydston, E. E.; Morelli, T. L. & Holekamp, K. E. (2001). Sex differences in territorial behavior exhibited by the spotted hyena (Hyaenidae, *Crocuta crocuta*). *Ethology*, 107: 369–385.
- Cadavid, G. E. A. (1984). *O clima no Pantanal Mato-Grossense*. Corumbá: EMBRAPA/UEPAE de Corumbá.
- Cairns, S. J. & Schwager, S. J. (1987). A comparison of association indices. *Animal Behaviour*, 35: 1454–1469.
- Carter, S. K. & Rosas, F. C. W. (1997). Biology and conservation of the giant otter *Pteronura brasiliensis*. *Mammal Review*, 27(1): 1–26.
- Creel, S. R & Waser, P. M. (1991). Failures of reproductive suppression in dwarf mongooses (*Helogale parvula*): accident or adaptation? *Behavioral Ecology*, 2: 7–15.
- Duplaix, N. (1980). Observations on the ecology and behaviour of the giant river otter (*Pteronura brasiliensis*) in Suriname. *Revue d'Ecologie (Terre Vie)*, 34: 496–620.
- Eisenberg, J. F. (1981). *The mammalia radiation*. University of Chicago Press, Chicago. Illinois, USA.

- Evangelista, E. (2004). Change of partners in a giant otter alpha couple. *IUCN Otter Specialist Group Bulletin*, 21(1): 47–51.
- Gompper, M. E.; Gittleman, J. L. & Wayne, R. K. (1998). Dispersal, philopatry, and genetic relatedness in a social carnivore: comparing males and females. *Molecular Ecology*, 7: 157–163.
- Koenig, W. D.; Pitelka, F. A.; Carmen, W. J.; Mumme, R. L. & Stanback, M. T. (1992). The evolution of delayed dispersal in cooperative breeders. *The Quarterly Review of Biology*, 67 (2): 111–150.
- Krebs, J. R. & Davies, N. B. (1996). *Introdução à ecologia comportamental*. Editora: Atheneu, São Paulo.
- Mourão, G. & Carvalho, L. (2001). Cannibalism among giant otters (*Pteronura brasiliensis*). *Mammalian*, 65 (2): 225–227.
- Ribas, C. P. (2004). *Desenvolvimento de um programa de monitoramento em longo prazo das ariranhas (Pteronura brasiliensis) no Pantanal brasileiro*. Dissertação de Mestrado. Programa de Pós Graduação Ecologia e Conservação – UFMS.
- Ribas, C. & Mourão, G. (2004). Intraspecific agonism between giant otter groups. *IUCN Otter Specialist Group Bulletin*, 21(2): 89–93.
- Rood, J. P. (1990). Group size, survival, reproduction, and routes to breeding in dwarf mongooses. *Animal Behaviour*, 39 (3): 566–572.
- Schaller, G. B. (1972). *The Serengeti lion*. Chicago, Univ. Chicago Press.
- Schweizer, G. (1992). *Ariranhas no Pantanal: ecologia e comportamento da Pteronura brasiliensis*. Curitiba: Edibran.
- Soriano, B. M. A. (1997). *Boletim agro-meteorológico 1986-1996 (Fazenda Nhumirim)*. Corumbá: EMBRAPA.

- Tomás, W.; Borges, P. A. L.; Rocha, H. J. F.; Sá Filho, R.; Kutchenski Júnior, F. & Udry, T. V. (2000). *Potencial dos rios Aquidauana e Miranda, no Pantanal de Mato Grosso do Sul, para a conservação da ariranha (Pteronura brasiliensis)*. III Simpósio sobre Recursos Naturais e Sócio-econômicos do Pantanal. Corumbá-MS.
- Utreras, V.B; Suárez, E.R.; Zapata-Ríos, G; Lasso, G. & Pinos, L. (2005). Dry and rainy season estimations of giant otter, *Pteronura brasiliensis*, home range in the Yasuní National Park, Ecuador. *The Latin American Journal of Aquatic Mammals* 4 (2): 1–4.
- Whitehead, H. (1999). Testing association patterns of social animals. *Animal Behaviour*, 57: 26–29.

Figura 1 – Territórios dos grupos de ariranhas monitorados nas estações de vazante de 2006 (A) e de 2007 (B) nos rios Miranda e Vermelho, Pantanal, Brasil. Cada elipse representa os limites dos territórios lineares dos grupos (G1 a G7) e as coordenadas estão no formato UTM (21k).



Apêndice 1 – Dendogramas gerados a partir da análise de cluster da matriz de associação (índice Half-weight) para todos os indivíduos monitorados nas estações de vazante de 2006 (A), cheia (B) e vazante de 2007 (C), entre julho/2006 e novembro/2007 nos rios Miranda e Vermelho, Pantanal, Brasil. Indivíduos dominantes são apresentados em negrito, fêmeas são sublinhadas e filhotes estão apresentados em itálico, \* representa sexo desconhecido. Os colchetes à esquerda indicam os grupos familiares.

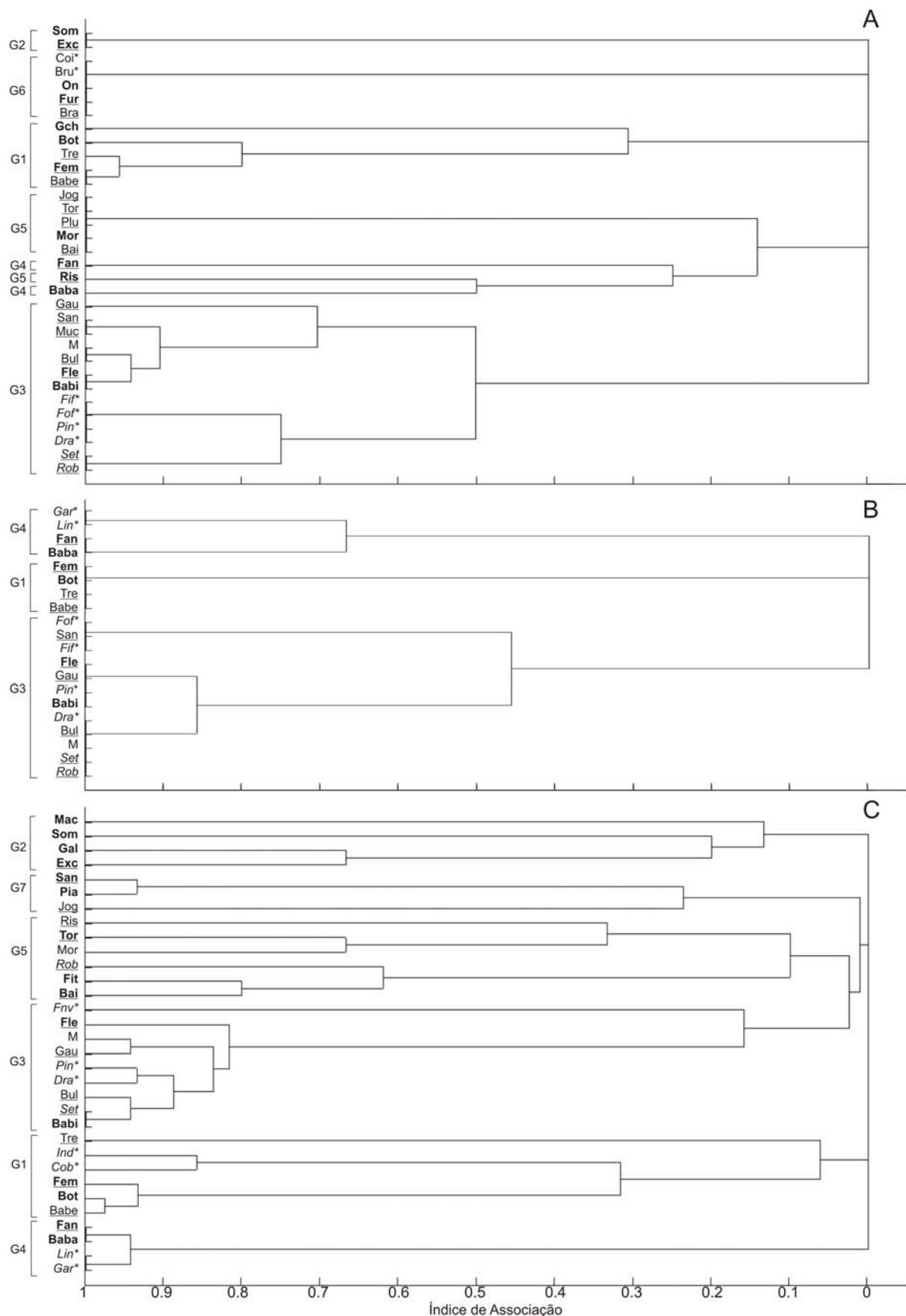


Tabela 1 – Composição dos grupos monitorados durante o estudo. Indivíduos dominantes estão apresentados em negrito, fêmeas são sublinhadas e filhotes estão apresentados em itálico, \* representa sexo desconhecido; ano de nascimento ou, entre parênteses, idade aproximada estimada em anos; período no grupo (tempo em que o indivíduo foi avistado junto ao grupo); origem (grupo antigo ou origem solitária conhecida).

Código do Grupo	ID	Ano de Nascimento (Idade estimada)	Período no Grupo	Origem
G1	<b>Fem</b>	(≥ 6)	Jul/2006 > Nov/2007	Solitário
	<b>Gch</b>	(≥ 6)	Jul/2006 – Ago/2006	
	<b>Babe</b>	(≥ 3)	Jul/2006 > Nov/2007	
	<b>Tre</b>	(≥ 2)	Jul/2006 – Mar/2007	
	<b>Bot</b>	(≥ 3)	Set/2006 > Nov/2007	
	<i>Ind*</i>	2007	Ago/2007 > Nov/2007	
	<i>Cob*</i>	2007	Ago/2007 > Nov/2007	
G2	<b>Exc</b>	(≥ 3)	Ago/2006 > Set/2007	
	<b>Som</b>	(≥ 3)	Ago/2006 – Jun/2007	
	<b>Gal</b>	(≥ 3)	Jul/2007 – Ago/2007	
	<b>Mac</b>	(≥ 3)	Ago/2007 > Set/2007	
G3	<b>Fle</b>	(≥ 6)	Jul/2006 > Set/2007	
	<b>Babi</b>	(≥ 6)	Jul/2006 > Set/2007	
	<b>Gau</b>	(≥ 3)	Jul/2006 > Set/2007	
	<b>Muc</b>	(≥ 3)	Jul/2006 – Nov/2006	
	<b>San</b>	(≥ 2)	Jul/2006 – Dez/2006	
	<b>Bul</b>	(≥ 3)	Jul/2006 > Set/2007	
	M	(≥ 2)	Jul/2006 > Set/2007	
	<i>Rob</i>	2006	Ago/2006 – Mai/2007	
	<i>Set</i>	2006	Ago/2006 > Set/2007	
	<i>Pin*</i>	2006	Ago/2006 – Set/2007	
	<i>Dra*</i>	2006	Ago/2006 > Set/2007	
	<i>Fof*</i>	2006	Ago/2006 – Dez/2006	
	<i>Fif*</i>	2006	Ago/2006 – Dez/2006	
	<i>Fnv*</i>	2007	Ago/2007 > Set/2007	
G4	<b>Fan</b>	(≥ 3)	Ago/2006 > Set/2007	G5
	<b>Baba</b>	(≥ 3)	Ago/2006 > Set/2007	
	<i>Gar*</i>	2006	Nov/2006 > Set/2007	
	<i>Lin*</i>	2006	Nov/2006 > Set/2007	
G5	<b>Ris</b>	(≥ 3)	Jul/2006 – Mai/2007	G3
	<b>Mor</b>	(≥ 3)	Jul/2006 > Set/2007	
	<b>Plu</b>	(≥ 3)	Jul/2006 – Ago/2006	
	<b>Jog</b>	(≥ 3)	Jul/2006 – Ago/2006	
	<b>Tor</b>	(≥ 3)	Jul/2006 > Set/2007	
	<b>Bai</b>	(≥ 3)	Jul/2006 – Jul/2007	
	<b>Fit</b>	(≥ 3)	Jun/2007 > Set/2007	
	<b>Rob</b>	(≥ 1)	Jun/2007 – Jul/2007	
G6	<b>Fur</b>	(≥ 3)	Jul/2006 > Mai/2007	
	<b>Onc</b>	(≥ 3)	Jul/2006 > Mai/2007	
	<b>Bra</b>	(≥ 3)	Jul/2006 > Mai/2007	
	<i>Bru*</i>	(≥ 2)	Jul/2006 > Mai/2007	

	Coi*	( $\geq 1$ )	Jul/2006 > Mai/2007	
G7	<u>San</u>	( $\geq 3$ )	Jul/2007 < Nov/2007	G3
	<u>Pia</u>	( $\geq 3$ )	Jul/2007 < Nov/2007	Solitário
	Pin*	2006	Set/2007 < Nov/2007	G3
	<u>Jog</u>	( $\geq 3$ )	Set/2007 < Nov/2007	G5

**Social organization and territoriality of giant otters in a seasonally flooded savanna**

Caroline Leuchtenberger<sup>1</sup> & Guilherme Mourão<sup>1,2</sup> (corresponding author)

<sup>1</sup> Universidade do Mato Grosso do Sul

PPG – Ecologia e Conservação

Centro de Ciências Biológicas e da Saúde

79070-900 Campo Grande, MS, Brasil

[caroleucht@gmail.com](mailto:caroleucht@gmail.com)

<sup>2</sup> [gui@cpap.embrapa.br](mailto:gui@cpap.embrapa.br)

Short title: *Social organization and territoriality of giant otters*

## **Abstract**

Giant otters live in family groups, formed by an alpha couple and their offspring of different ages. The objectives of this research were to investigate the association between individuals, the fidelity of groups to their territories and to investigate if there were changes in the numbers of individuals and groups, and the size and distribution of their territories between two consecutive low-water seasons, in an area of the Pantanal of Brazil. We monitored giant otter groups monthly, between July/2006 and November/2007, on the Vermelho River and on one section of the Miranda River, in a total of 75.8 km. We identified 43 individuals in seven groups. Most association index between individuals of the same group varied from 1.0 to 0.5. The association levels between the individuals in the two low-water seasons were not random; i.e. groups persisted across seasons. We observed more dispersion of individuals and establishment of new groups during the low-water seasons, and this contributed to the decrease in association of individuals. The average linear size of territories was an 11.4 km stretch of river. There was an average of 10.8 km between the centers of group territories. There were no significant correlation between group size and territory size ( $r=0.35$ ,  $n=12$ ). However, the number of latrines ( $F_{(1,11)} = 13.846$ ,  $P=0.003$ ;  $r^2=0.56$ ) and the number of scent-marks ( $F_{(1,11)} = 13.236$ ,  $P=0.004$ ;  $r^2=0.55$ ) increased linearly with the territory size. During the low-water season of 2007, the groups generally maintained the same territories used during the low-water season of 2006, but two of them apparently exchanged their territories. The number of groups was stable in the study area since 2003, suggesting that the giant otter population is near carrying capacity in the area and has recovered from depletion caused by the poaching from the 1980's in the Pantanal.

**Key-words:** *Pteronura brasiliensis*, association, territory size, territory overlap, territory fidelity.

## **Introduction**

The giant otter (*Pteronura brasiliensis*) is a social species (Duplaix, 1980; Schweizer, 1992) that lives in family groups with reproductive cooperation. According Duplaix (1980), the groups are composed by an alpha couple and offspring of different ages, which live in actively defended territories. Individuals from the same social group do most of their daily activities together, displaying strong cohesion (Duplaix, 1980; Carter & Rosas, 1997). Endemic to South America, the Giant otter had its original distribution (from Venezuela to Argentina) reduced, and in Brazil it was restricted to the Pantanal and the Amazon basin since the 90's (Carter & Rosas, 1997). The species is classified as threatened in the World Conservation Union (IUCN, 2006). During the 60-80's the species was intensely hunted in the Pantanal and the decrease of its populations was reported on several rivers of the Pantanal, like the Paraguay River, Miranda and Vermelho (Schweizer 1992).

The objectives of this research were to investigate the association between individuals, the fidelity of groups to their territories and to investigate if there were changes in the numbers of individuals and groups, and the size and distribution of their territories between two consecutive low-water seasons, in an area of the Pantanal of Brazil.

## **Material and Methods**

From July 2006 to November 2007, we monitored groups of giant otters in the Vermelho River and in a section of the Miranda River, in the Southern Pantanal ( $19^{\circ}36'S$ ,  $56^{\circ}44'W$ ). The study area is on a plain with low declivity, and the weather is characterized by dry (April to September) and rainy (October to March) seasons (Cadavid, 1984; Soriano, 1997). Between October and March 82,4% of the average annual precipitation of 1.262 mm falls in the rainy season (Cadavid, 1984). Highest mean precipitation occurs in January, with 216.7 mm and the lowest occurs in July, with 11.6 mm (Soriano, 1997). However, due to the shallow slope, there is

a delay between the start of the rains and the floods, so that the high-water season occurs from December to March and the low-water season between April and November in that area.

We used a 5-m aluminum boat with 15hp outboard engine to monitor the 75.8 km of river channels in the study area, in monthly excursions of approximately 30 hours, totaling about 600 hours of observations. As giant otters are diurnal (Duplaix 1980), we monitored the groups during daytime, recording a total of 46 hours of direct observation of the species. Individuals that were always seen alone in the territory of a known group were classified as solitary. During observations, we recorded in digital video (Camcorder Sony 8 DCR-TRV340) the behavior of individuals, which was analyzed using the program DVgate Plus 2.0 (Copyright 2003, 2004 Sony Corporation and Vitor Company of Japan, Limited).

Individuals were identified by the characteristic spots on the throat and chest. When possible, we also identified the individual's sex and hierarchy status within the social group, according to their behavior and other cues. We considered the alpha male as the adult which was typically prominent in the defense of the group, remaining often at the front of line defense. The alpha female was considered the adult female that also was outstanding in the defense of the group, which was lactating during the reproductive season and that manifested more affinity to the cubs. The individuals identified were compared with pictures registered between August/2002 and October/2003 by Ribas (2004) in the same study area. These were used to confirm the presence of the groups in the area since 2002-2003, and also to roughly estimate the age of the individuals that remained there until this study.

We registered the position of the individuals, dens, latrines (places with feces and/or urine) and scent-marks (places with strong giant otter scent, but without feces), with a GPS Etrex receptor (Garmin, Inc., Olathe, KS). We classified den and latrines as "active" or "inactive", based on presence of damp earth, fresh feces and urine, fallen leaves and dry limbs, or the presence of the individuals.

For the association analysis, we used the half-weight index, which quantifies associations on a scale of 0 (two individuals never seen together) to 1 (two individuals always seen together). This index is generally recommended, as it is known to minimize bias due to sampling techniques (Cairns & Schwager, 1987). We used the program SOCOPROG (Whitehead, 1999) (available at <http://www.dal.ca/~hwhitehe/social.html>) to do the cluster analysis (Average linkage). To verify the fidelity of the individuals to their groups, we calculated the percentage of individuals that remained in the family group in the second low-water season, for each group.

We used the GPS TrackMaker 13.1 program (available at <http://www.gpstm.com>, accessed on 12 - Dec - 2007) to measure territory' sizes and overlap, and the distance between the centers. Group territories were measured along the extension of the river channel, and limited by first scent-marks, dens and active latrine.

## **Results**

We identified 43 individuals in seven groups during July/2006 and November/2007. The average number of individuals per group was six (2 to 13 individuals). Considering only the individuals that we encountered, the sex ratio was 19 females: 10 males. However, we could not identify the sex of cubs (n=10) and two adults in groups. In one case, we observed two consecutive substitutions of the alpha male that accompanied an alpha female. In this situation, we considered only one of them to calculate the sex ratio. We also registered four solitary males. Two of them were subsequently seen in groups. It was not possible to identify the other two solitary males from throat splotches, and we did not include them in the 43 giant otters that composed groups.

### *Association*

We used 234 encounters with giant otter groups to calculate the association index between individuals. We observed strong associations between individuals of the same group.

However, these values differed between the 2006 and 2007 low-water seasons. Most of associations between individuals of the same group varied from 1.0 to 0.5 (appendix 1). Association values smaller than 0.5 (appendix 1) indicate a low level of association, which occurred when the individual left the group, when the group was formed during the sampling period, or when the cubs were born after the initiation of the research (Table 1). The average association between individuals of newly formed groups was lower than between individuals from stable groups (appendix 1, Table 1). The values of association varied as the group composition underwent minor changes. Most of groups changed little across seasons and retained from 62 to 100% of their individuals. In one case, a group formed by just one pair changed one individual and in another case a group suffered major changes, retained just two of the original six individuals.

During the high-water season we found only three groups. However, in each group the individuals remained strongly associated with members of the same group in the previous season (appendix 1B). Twelve of the 15 individuals that left their groups did it during the low water seasons, when we also witnessed the formation or attempts of formation of new groups. All these resulted in a general decrease in linkage between individuals in groups (appendix 1A and C).

### *Territory*

Mean territory extension (Fig.1) was 11.4 km (ranging from 5.2 to 19.7 km). The average distance between the centers of the territories of neighboring groups was 10.8 km (2.2 to 17.2 km). There was no correlation statistically significant between group size and territory size ( $r=0.35$ ,  $n=12$ ). However, the number of latrines and the number of scent-marks were linearly related to the territory size (territory size = number of latrines \*  $0.775 - 1.944$ ,  $F_{(1,11)}=13.846$ ,  $P=0.003$ ,  $r^2=0.56$  and territory size = number of scent-marks \*  $1.140 - 4.746$ ,  $F_{(1,11)}=13.236$ ,  $P=0.004$ ,  $r^2=0.55$ , respectively).

Some groups overlapped their territories during both low-water seasons (Fig. 1). Most overlaps occurred in an area located within 4 km of the mouth from the Vermelho River. In the 2006 low-water season, the group 2, formed by a pair, overlapped about 3 km (19%) of the territory of group 1 and 1.1 km (8%) of group 3. This group remained in the area for only two months (September and October/2006). In the 2007 low-water season, group 2 returned to the same area, overlapping the territory of the group 1 by 2.8 km (14%) and the territory of the group 3 by 2.4 km (40%). Group 2 remained in the area for three months (June, July and August/2007) and we did not re-sighted it thereafter. During the 2007 low-water season, the group 4 overlapped 1.3 km (23%) with the territory of the group 6 (Fig. 1).

In the low-water season of 2007, we re-sighted all groups monitored during the low water season of 2006. The density of individuals in the study area during the both low-water seasons was 36 and 34, respectively. The structure of the group 5 changed markedly, since a new male started to lead the group that included the former alpha male and two subordinate females, one of which then became dominant. The former alpha female was not sighted again, and a young female previously belonging to group 3 joined the group. Also, group 5 exchanged the position of its territory with group 4 (see Fig. 1 A and B). The other groups maintained their territory positions, with minor change. Group 3 moved up river on August 2007, giving place down river to a new group (G7), with a territory length of 6.2 km. Group 1, resident on the Miranda River, moved to the Vermelho River during November and December 2006, and then returned to its original territory.

## **Discussion**

The principal element of a giant otter group is an alpha pair (Duplaix, 1980; Carter & Rosas, 1997). Duplaix (1980), surveyed 19 groups and registered a sex ratio of 30 males: 31 females, but she did not provide the sex of 37 subadults and 15 cubs. Ribas (2004), reported a sex ratio of 8 males: 9 females in the same area as the present study, but she did not record the sex of

13 individuals. Sex ratios near 1:1 suggest an equal dispersal probability for males and females, independent of the age. Therefore, the female-biased sex ratio (10:19) found in the present study suggests that daughters are generally more philopatric than the young males. In many social mammals, such as lions (*Panthera leo*), hyenas (*Crocuta crocuta*) and white-nosed coatis (*Nasua narica*), males have a high dispersal rate, but females tend to remain in their natal territory (Schaller, 1972; Gompper *et al.*, 1998; Boydston, Morelli & Holekamp, 2001). The most accepted hypothesis to explain female philopatry is that females compete for resources, and males compete for access to females (Eisenberg, 1981). Therefore, it is advantageous for females to remain in their natal area, as long as there are resources available and to gain experience in cub rearing. For males, the best choice in a monogamic systems, such as described for giant otters (Duplaix, 1980), would be to disperse, avoiding competition with alpha males.

#### *Association*

Giant otter social groups spend most of the day together (Duplaix, 1980; Schweizer, 1992; Carter & Rosas, 1997). The association values we calculated between the individuals of the giant otter groups were similar to those reported for other social species (*Orcinus orca*, Baird & Whitehead, 2000; *Canis latrans*, Atwood & Weeks, 2003), displaying a powerful cohesion in the groups of this species. Individuals of newly formed had lower association averages than resident groups, probably because new groups are less stable. In general the groups changed little across seasons, except in two cases. The recently formed group 2 (composed only by a pair in the 2006 low-water season) suffered frequent changes of the alpha male, and group 5 received and lost various individuals in less than 1 month. The replacement of alpha males occurs in giant otter groups when the males are senescent or inactive in relation to group defense and territory marking (Evangelista, 2004). In the present study, this appeared to

happened with group 1, in which an old male ( $\geq 6$  years) was replaced by a young male ( $\geq 3$  years).

During this study, individuals of some groups were sighted within other groups or in newly formed pairs. According to Krebs & Davies (1996), the reproductive success of a group has a positive correlation with the number of helpers. Therefore, newly formed small groups can increase their competitiveness by accepting non-kin helpers. It is unclear how unrelated helpers increase their fitness by helping the group, although some authors (e.g. Rood, 1990; Creel & Waser, 1991) suggested that they could increase their reproductive chances within the group, or just earn time to obtain experience and physical condition to disperse and then try to establish their own territories.

Giant otters are thought to disperse from their family group when they reach the maturity, at approximately two years of age (Duplaix, 1980; Carter & Rosas, 1997). In this study, we commonly saw subordinates three or more years old within groups, but the older individuals (i.e.  $\geq 6$  years) were always alpha (Table 1). We observed a 10 months old female that left her parental group and joined on other group. At that time, her parental group had 13 individuals, and the high number of helpers in the group may have favored her decision to disperse (see Koenig *et al.*, 1992).

### *Territory*

The linear territories of groups were 11.4 km on average, similar to the values of 9.3 km reported by Ribas (2004), in the same study area, and 10.8 km reported by Tomás *et al.* (2000) for the rivers Aquidauna and Miranda, in the Southern Pantanal. Duplaix (1980) found territories of 2 to 3 km of extension in a river stretch for a giant otter population in Suriname. However, Duplaix described the area as good fishing water bodies with a mosaic of habitats, some of them apparently unsuitable. Therefore, the 2-3 km linear territory mentioned could represent just a linear section of a two dimensional territory of unknown surface. Considering

that giant otters groups actively defend their territories (Schweizer, 1992; Ribas & Mourão, 2004), the 10.8 km average distance between the territory centers of adjacent groups, could be the optimal size of linear territories to minimize encounters between groups.

There was no relationship between group size and territory size, but larger territories had more latrines and scent-marks, and obviously it was more expensive to defend larger areas. Agonistic encounters between giant otter groups and conspecific intruders, as well as infanticide, were reported for giant otters in the Pantanal (Schweizer, 1992; Mourão & Carvalho, 2001; Ribas & Mourão, 2004) and observed during this study. Therefore, the territory size of giant otters in the Pantanal is probably related with defense ability and the pressure exercised by the neighboring groups.

We observed territory overlap during low water seasons, mainly near the mouth of the Vermelho River. This area seems to be hotly disputed by the groups, and two agonistic encounters have been reported there (Ribas & Mourão, 2004; this study). In both low-water seasons, a pair attempted unsuccessfully to establish its territory in this area.

During the high-water season, we re-sighted only three groups in the study area and, on many occasions, we saw or heard individuals in the flooded forest alongside the river banks. Utreras *et al.* (2005) reported that Giant otters' groups used lagoons and flooded forest during the rainy season on Equatorial Amazonia, and some of them increased their home ranges about 13 times in this period. Apparently, during the high water season, some groups can expand their usual territories to adjacent flooded areas, while other groups may disperse far.

During the low-water season of 2007, the groups generally maintained the same territories used during the low-water season of 2006, but two of them apparently exchanged their territories. The numbers of individuals and groups, and the distribution of these groups were almost the same of those reported to the low-water season of 2003, in the same area (Ribas, 2004). In fact, in the low-water season of 2007, we observed only one more group than Ribas

(2004). Even this group probably did not establish a successful territory, since it was not seen in the last surveys. The stability in the number of groups indicates that it is likely that the giant otter population has recovered from depletion caused by poaching down the 1980's in the Pantanal, reported by Schweizer (1992), and is now near carrying capacity in the Vermelho River.

### **Acknowledgement**

We thank University of Mato Grosso do Sul and Embrapa Pantanal for logistic support and CNPq/Peld (process nº 520056/06-1) for financial support. CAPES provide a scholarship to C. L. Waldomiro de Lima e Silva assisted us in the field. Arnaud Desbiez and Willian Magnusson made many useful suggestions and improved the English of a draft manuscript.

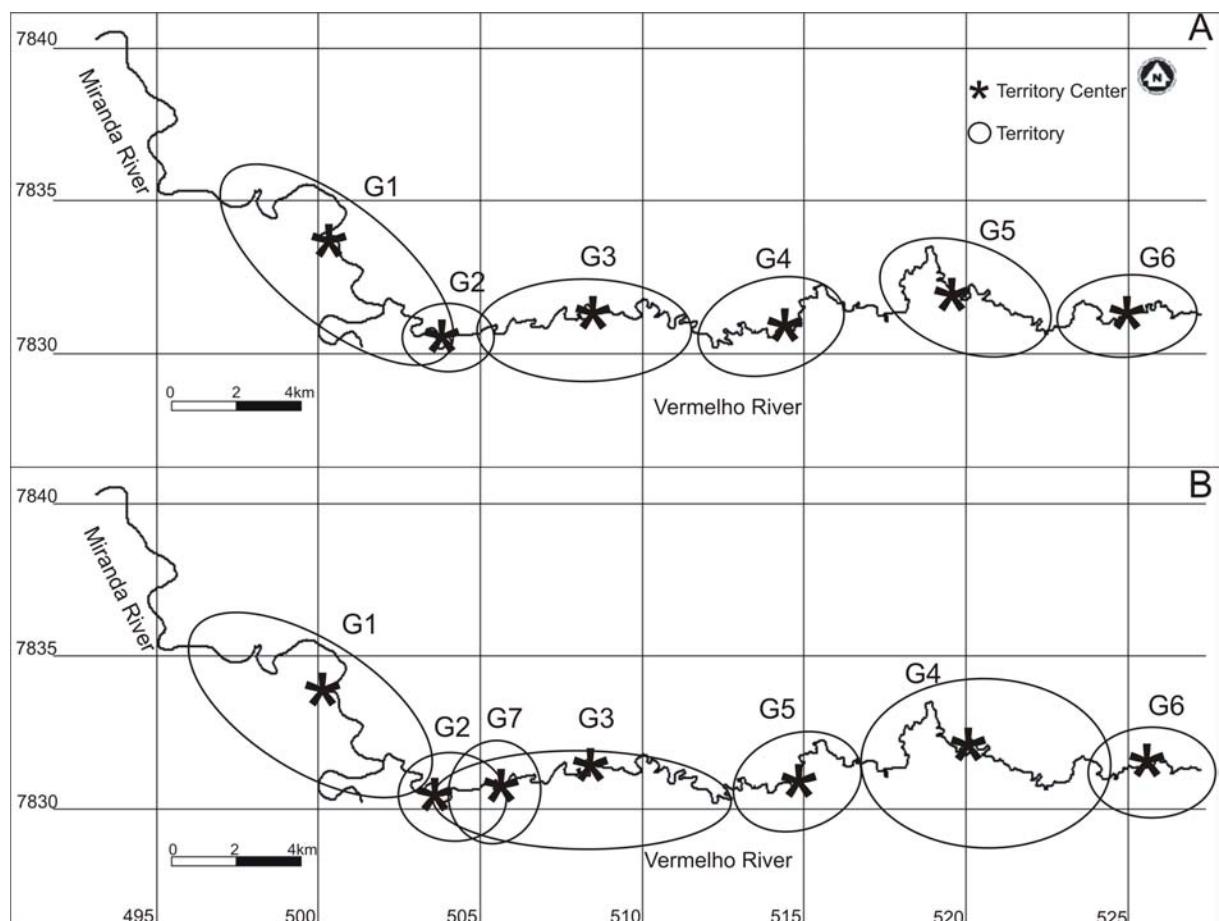
### **References**

- Atwood, T. C. & Weeks, H. P. (2003). Spatial home-range overlap and temporal interaction in eastern coyotes: the influence of pair types and fragmentation. *Canadian Journal of Zoology*, 81(9): 1589–1597.
- Baird, R. W. & Whitehead, H. (2000). Social organization of mammal-eating killer whales: group stability and dispersal patterns. *Canadian Journal of Zoology*, 78: 2096–2105.
- Boydston, E. E.; Morelli, T. L. & Holekamp, K. E. (2001). Sex differences in territorial behavior exhibited by the spotted hyena (Hyaenidae, *Crocuta crocuta*). *Ethology*, 107: 369–385.
- Cadavid, G. E. A. (1984). *O clima no Pantanal Mato-Grossense*. Corumbá: EMBRAPA/UEPAE de Corumbá.
- Cairns, S. J. & Schwager, S. J. (1987). A comparison of association indices. *Animal Behaviour*, 35: 1454–1469.
- Carter, S. K. & Rosas, F. C. W. (1997). Biology and conservation of the giant otter *Pteronura brasiliensis*. *Mammal Review*, 27(1): 1–26.

- Creel, S. R & Waser, P. M. (1991). Failures of reproductive suppression in dwarf mongooses (*Helogale parvula*): accident or adaptation? *Behavioral Ecology*, 2: 7–15.
- Duplaix, N. (1980). Observations on the ecology and behaviour of the giant river otter (*Pteronura brasiliensis*) in Suriname. *Revue d'Ecologie (Terre Vie)*, 34: 496–620.
- Eisenberg, J. F. (1981). *The mammalia radiation*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.
- Evangelista, E. (2004). Change of partners in a giant otter alpha couple. *IUCN Otter Specialist Group Bulletin*, 21(1): 47–51.
- Gompper, M. E.; Gittleman, J. L. & Wayne, R. K. (1998). Dispersal, philopatry, and genetic relatedness in a social carnivore: comparing males and females. *Molecular Ecology*, 7: 157–163.
- Koenig, W. D.; Pitelka, F. A.; Carmen, W. J.; Mumme, R. L. & Stanback, M. T. (1992). The evolution of delayed dispersal in cooperative breeders. *The Quarterly Review of Biology*, 67 (2): 111–150.
- Krebs, J. R. & Davies, N. B. (1996). *Introdução à ecologia comportamental*. Editora: Atheneu, São Paulo.
- Mourão, G. & Carvalho, L. (2001). Cannibalism among giant otters (*Pteronura brasiliensis*). *Mammalian*, 65 (2): 225–227.
- Ribas, C. P. (2004). *Desenvolvimento de um programa de monitoramento em longo prazo das ariranhas (Pteronura brasiliensis) no Pantanal brasileiro*. Dissertação de Mestrado. Programa de Pós Graduação Ecologia e Conservação – UFMS.
- Ribas, C. & Mourão, G. (2004). Intraspecific agonism between giant otter groups. *IUCN Otter Specialist Group Bulletin*, 21(2): 89–93.
- Rood, J. P. (1990). Group size, survival, reproduction, and routes to breeding in dwarf mongooses. *Animal Behaviour*, 39 (3): 566–572.

- Schaller, G. B. (1972). *The Serengeti lion*. Chicago, Univ. Chicago Press.
- Schweizer, G. (1992). *Ariranhas no Pantanal: ecologia e comportamento da Pteronura brasiliensis*. Curitiba: Edibran.
- Soriano, B. M. A. (1997). *Boletim agro-meteorológico 1986-1996 (Fazenda Nhumirim)*. Corumbá: EMBRAPA.
- Tomás, W.; Borges, P. A. L.; Rocha, H. J. F.: Sá Filho, R.; Kutchenski Júnior, F. & Udry, T. V. (2000). *Potencial dos rios Aquidauana e Miranda, no Pantanal de Mato Grosso do Sul, para a conservação da ariranha (Pteronura brasiliensis)*. III Simpósio sobre Recursos Naturais e Sócio-econômicos do Pantanal. Corumbá-MS.
- Utreras, V.B; Suárez, E.R.; Zapata-Ríos, G; Lasso, G. & Pinos, L. (2005). Dry and rainy season estimations of giant otter, *Pteronura brasiliensis*, home range in the Yasuní National Park, Ecuador. *The Latin American Journal of Aquatic Mammals* 4 (2): 1–4.
- Whitehead, H. (1999). Testing association patterns of social animals. *Animal Behaviour*, 57: 26–29.

Figure 1 – Territories of giant otters groups monitored on the 2006 (A) and 2007 (B) low-water season. Each ellipse represents the territory size of a group (G1 to G7) between July/2006 and November/2007, on the Miranda and Vermelho Rivers, in the Pantanal of Brazil.



Appendix 1 – Dendrogram from cluster analysis of association matrix (Half-weight index) for all individuals from the monitored groups through the 2006 low water season (A), high water season (B) and the 2007 low water season (C), between July/2006 and November/2007 on the Rivers Miranda and Vermelho, Pantanal, Brazil. Alpha individuals are shown in boldface type, females are underlined and cubs are shown in italic type, and \* represents unknown sex. The brackets on left indicate group affiliation.

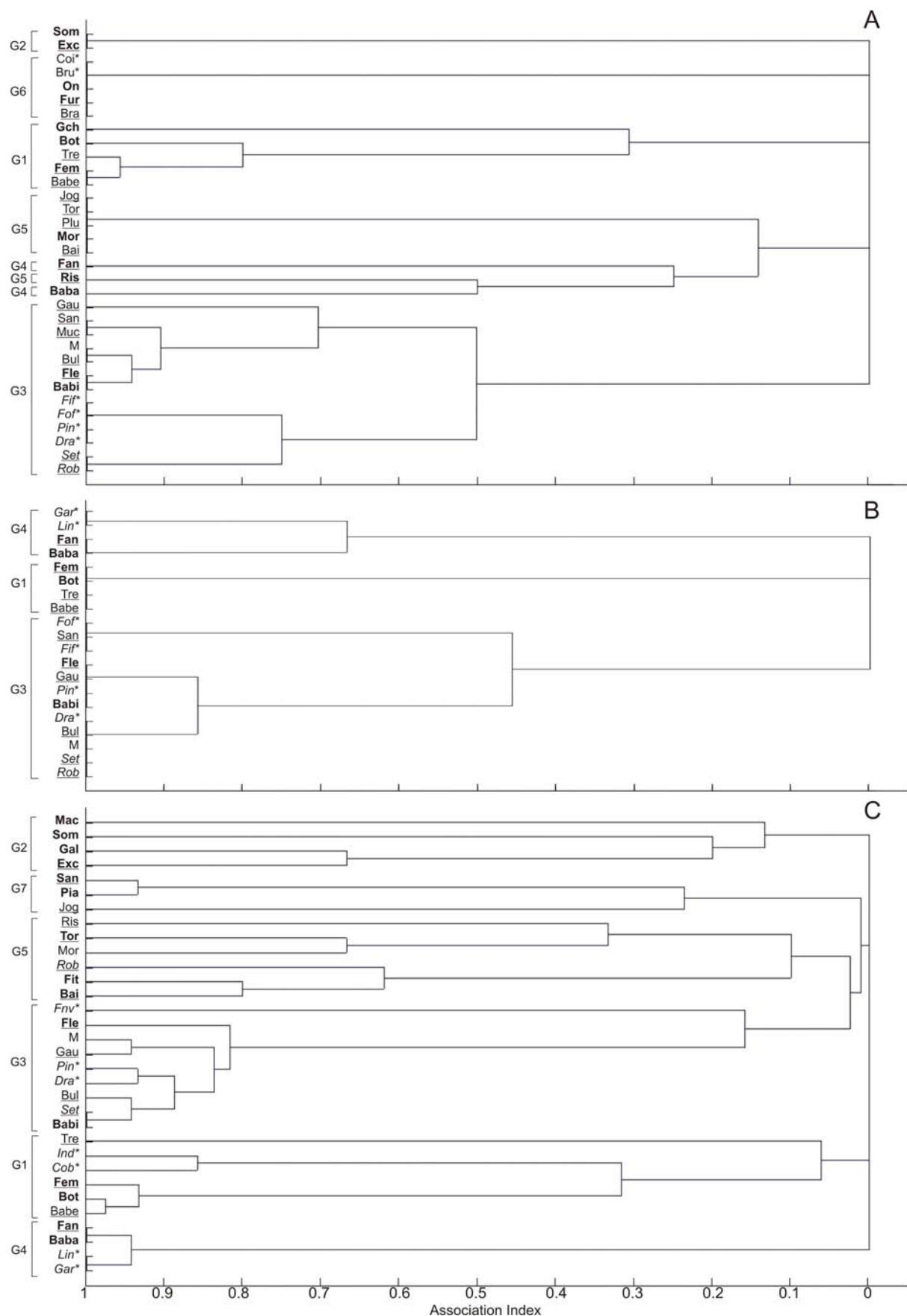


Table 1 – Group composition observed during the study. Alpha individuals are shown in boldface type, females are underlined and cubs are shown in italic type, \* represents unknown sex; birth year or, between parenthesis, a rough estimate of age in years; time within the group (period during which the individual was sighted within the group); origin (former group or known solitary origin).

Group Code	ID	Birth year (Estimate age)	Known Time within group	Origin
G1	<b>Fem</b> <u>Gch</u> <u>Babe</u> <u>Tre</u> <b>Bot</b> <i>Ind*</i> <i>Cob*</i>	(≥ 6) (≥ 6) (≥ 3) (≥ 2) (≥ 3) 2007 2007	Jul/2006 > Nov/2007 Jul/2006 – Aug/2006 Jul/2006 > Nov/2007 Jul/2006 – Mar/2007 Sep/2006 > Nov/2007 Aug/2007 > Nov/2007 Aug/2007 > Nov/2007	Solitary
G2	<b>Exc</b> <u>Som</u> <u>Gal</u> <u>Mac</u>	(≥ 3) (≥ 3) (≥ 3) (≥ 3)	Aug/2006 > Sep/2007 Aug/2006 – Jun/2007 Jul/2007 – Aug/2007 Aug/2007 > Sep/2007	
G3	<b>Fle</b> <b>Babi</b> <u>Gau</u> <u>Muc</u> <u>San</u> <u>Bul</u> <u>M</u> <u>Rob</u> <u>Set</u> <i>Pin*</i> <i>Dra*</i> <i>Fof*</i> <i>Fif*</i> <i>Fnv*</i>	(≥ 6) (≥ 6) (≥ 3) (≥ 3) (≥ 2) (≥ 3) (≥ 2) 2006 2006 2006 2006 2006 2006 2006 2007	Jul/2006 > Sep/2007 Jul/2006 > Sep/2007 Jul/2006 > Sep/2007 Jul/2006 – Nov/2006 Jul/2006 – Dec/2006 Jul/2006 > Sep/2007 Jul/2006 > Sep/2007 Aug/2006 – May/2007 Aug/2006 > Sep/2007 Aug/2006 – Sep/2007 Aug/2006 > Sep/2007 Aug/2006 – Dec/2006 Aug/2006 – Dec/2006 Aug/2007 > Sep/2007	
G4	<b>Fan</b> <b>Baba</b> <i>Gar*</i> <i>Lin*</i>	(≥ 3) (≥ 3) 2006 2006	Aug/2006 > Sep/2007 Aug/2006 > Sep/2007 Nov/2006 > Sep/2007 Nov/2006 > Sep/2007	G5
G5	<b>Ris</b> <b>Mor</b> <u>Plu</u> <u>Jog</u> <u>Tor</u> <u>Bai</u> <b>Fit</b> <b>Rob</b>	(≥ 3) (≥ 3) (≥ 3) (≥ 3) (≥ 3) (≥ 3) (≥ 3) (≥ 1)	Jul/2006 – May/2007 Jul/2006 > Sep/2007 Jul/2006 – Aug/2006 Jul/2006 – Aug/2006 Jul/2006 > Sep/2007 Jul/2006 – Jul/2007 Jun/2007 > Sep/2007 Jun/2007 – Jul/2007	
G6	<b>Fur</b> <b>Onc</b> <u>Bra</u> <i>Bru*</i> <i>Coi*</i>	(≥ 3) (≥ 3) (≥ 3) (≥ 2) (≥ 1)	Jul/2006 > May/2007 Jul/2006 > May/2007 Jul/2006 > May/2007 Jul/2006 > May/2007 Jul/2006 > May/2007	
G7	<b>San</b> <b>Pia</b> <i>Pin*</i>	(≥ 3) (≥ 3) 2006	Jul/2007 < Nov/2007 Jul/2007 < Nov/2007 Sep/2007 < Nov/2007	G3 Solitary G3

	<u>Jog</u>	( $\geq 3$ )	Sep/2007 < Nov/2007	G5
--	------------	--------------	---------------------	----

## **Normas para Publicação**

**Revista:** Journal of Zoology

### **Instructions for Contributors**

Papers should be submitted online at <http://mc.manuscriptcentral.com/jzo>. Full upload instructions and support are available online from the submission site via the 'Get Help Now' button. Please submit your covering letter or comments to the editor when prompted online.

### **Aims and scope**

The *Journal of Zoology* is published monthly and includes original research papers and reviews within the whole field of zoology. Articles should be written in a style that can be understood by the general reader. Papers should have a broad interest and proposals for reviews and forum papers intended to promote discussion are particularly welcomed by the Editors. Reports on the systematics of a restricted number of taxa or on topics of specialist interest will not normally be accepted. Please note that Appendices are no longer published in the printed version of the *Journal of Zoology*. Supplementary material may be published in electronic form. Please click [here](#) for our supplementary material guidelines.

Papers that report experimental work must comply with the standards and procedures laid down by British national or equivalent legislation. Attention is drawn to the 'Guidelines for the Use of Animals in Research' published in each January issue of the journal *Animal Behaviour*. Papers will not be accepted if they are based on work involving cruelty to animals or if the work may have put at risk endangered populations, species or habitats. Where radio collars are used, authors must provide details on the removal of the collar at the end of the research. The Editors may seek advice from the Ethical Committee of the Zoological Society of London on ethical matters.

### *Conflict of interest*

Authors must declare details of any potential conflict of interest. A conflict of interest exists when professional judgement concerning a primary interest (such as animal welfare or the validity of research) may be influenced by secondary interests (personal matters such as financial gain, personal relationships or professional rivalry).

### **Submission**

Submission of a manuscript will be taken to imply that the material is original and that no similar paper is being, or will be, submitted elsewhere, either in whole or substantial part. Serialized studies should not be submitted and titles should not contain part numbers. The Editors reserve the right to accelerate the publication of high-profile papers, commissioned reviews or topical papers. Authors may suggest up to four referees for their paper, however the Editor reserves the right to choose referees other than those suggested.

### **OnlineOpen**

Authors of articles in the *Journal of Zoology* can now choose to make their articles open access and available free online for all readers through the payment of an author fee. Please click [here](#) for further details.

### **Exclusive Licence Form**

Authors will be required to sign an Exclusive Licence Form (ELF) for all papers accepted for

publication. Signature of the ELF is a condition of publication and papers will not be passed to the publisher for production unless a signed form has been received. Please note that signature of the ELF does not affect ownership of copyright in the material. (Government employees need to complete the Author Warranty sections, although a licence does not need to be assigned in such cases). After submission authors will retain the right to publish their paper in various medium/circumstances (please see the form for further details). To assist authors an appropriate form will be supplied by the editorial office. Alternatively, authors may like to download a copy of the form [here](#).

### Presentation

**Papers should not exceed 5000 words.** Typescripts must be typed in double spacing, and pages should be numbered consecutively, including those containing acknowledgements, references, tables and figures. Lines must be numbered, preferably within pages.

Manuscripts for review must consist of no more than two files and should, ideally be a single file with figures embedded in the text (please note that separate high resolution figure files will be required upon acceptance - please see below). Typescripts must be in English (both English and American English are acceptable). The Editors reserve the right to modify accepted manuscripts that do not conform to scientific, technical, stylistic or grammatical standards, and these minor alterations may not be seen by the authors until the proof stage.

### Conventions

The Metric system must be used and SI units where appropriate. For further details see Baron, D.N. (1988). *Units, symbols and abbreviations*. 5th edition. London: Royal Society of Medicine Series.

Whole numbers one to nine should be spelled out and number 10 onwards given in numerals. If a new taxon is described, the institution in which the type material is deposited must be given, together with details of the registration assigned to it. Full binomial names should be given on the first occasion an organism is mentioned (and abbreviated thereafter), except at the beginning of a sentence. Avoid footnotes except to add information below the body of a table. Do not use initial capitals for the common names of animals unless derived from a proper noun.

### Typescript

The typescript should follow the conventional form and must include:

(1) **Title page** giving a concise title (do not include scientific names in the title), followed by a list of authors' names and the institutions where the work was carried out. The name, address and email address of the corresponding author should also be given. A short title for page headings must be provided (maximum eight words).

(2) **Abstract** of not more than 300 words which should list the main results and conclusions. The abstract should also explain the importance of the paper in a way that is accessible to non-specialists. Authors may submit non-English abstracts for online publication to allow the international research community greater access to published articles. Translated abstracts should be submitted in pdf format as supplementary material. The Editors have no input into the content of supplementary material, therefore accuracy is the sole responsibility of the authors.

(3) **Keywords.** A maximum of eight keywords may be suggested.

(4) **Introduction**, which should not provide a review of the area of work but should introduce the reader to the aims and context for the work described.

(5) **Materials and Methods** should be sufficient to allow the work to be replicated, but should

not repeat information described fully elsewhere.

(6) **Results** should be restricted to a factual account of the findings obtained and the text must not duplicate information given in Tables and Figures.

(7) **Discussion.** This should point out the significance of the results in relation to the reasons for undertaking the research.

**Please note that appendices are no longer published in the printed version of the journal. Supplementary material may be published in electronic form. Please click [here](#) for our supplementary material guidelines.**

## References

Accuracy of references is the responsibility of the author(s). References must be checked against the text to ensure (a) that the spelling of authors' names and the dates given are consistent and (b) that all authors quoted in the text (in date order if more than one) are given in the reference list and vice versa. The full title of the paper must be given together with the first and last pages.

Journal titles should be abbreviated in accordance with the Zoological Record Serial Sources, published annually by BIOSIS.

Book titles should be followed by the place of publication and the publisher. Please give the name of the editor(s) if different from the author cited.

**In the text, references must be arranged chronologically with the surname(s) of the author(s) followed by the date.** Use *a*, *b*, etc. after the year to distinguish papers published by the same author(s) in the same year. Reference should not be made to unpublished data.

(i) *Two authors:* use both names and the year. Do not use *et al.*

(ii) *Three authors:* on first citation use all authors' names and the year.

Thereafter it is usually sufficient to give the name of the first author followed by *et al.* and the date.

(iii) *More than three authors:* on first citation and thereafter give the name of the first author followed by *et al.* and the date.

**In the list, references must be arranged first alphabetically under author(s) name(s) and then in chronological order if several papers by the same author(s) are cited.**

## Examples

Lemelin, P. (1996a). Relationships between hand morphology and feeding strategies in small-bodied prosimians. *Am. J. phys. Anthropol.* (Suppl.) **22**, 148.

Lemelin, P. (1996b). *The evolution of manual prehensility in primates: a comparative study of prosimians and didelphid marsupials.* PhD thesis, State University of New York at Stony Brook.

Pianka, E. R. (1978). *Evolutionary ecology.* 2nd edn. New York: Harper & Row.

Whitear, M. (1992). Solitary chemosensory cells. In *Fish chemoreception:* 103-125. Hara, T. J. (Ed.). London: Chapman & Hall.

## References in Articles

We recommend the use of a tool such as EndNote or Reference Manager for reference management and formatting.

EndNote reference styles can be searched for  
here:<http://www.endnote.com/support/enstyles.asp>

Reference Manager reference styles can be searched for  
here:<http://www.refman.com/support/rmstyles.asp>

## **Figures**

Illustrations may be line drawings or photographs and should be numbered consecutively in the text as Fig. 1, Fig. 2 etc. Component parts of figures should be labelled (a), (b), (c) etc. Captions for figures, which should be self-explanatory, must be typed, double spaced, on a separate page and must not contain details of results.

Our preferred electronic file type is vector-format encapsulated post script (EPS) because these images are scaleable and therefore do not lose quality in the online PDF. All line drawings or photographs with added labelling should be supplied in EPS format. Half tones without any labelling should be supplied in TIFF format at 300 dots per inch minimum. If line drawings cannot be supplied as EPS files then they must be in TIFF format with a minimum resolution of 800 dpi. These resolutions also apply to any images embedded into an EPS file. Please [click here](#) for our artwork guidelines. Please also see the illustration submission section in the 'author resources' section of the [author services site](#). This page has some useful documents that explain why we use vector format images and TIFF files rather than JPEG or other formats.

**Line drawings** should not be larger than **twice** the final size and in no circumstances should exceed 168 x 220 mm. The axes of graphs should be carefully chosen so as to occupy the space available to the best advantage. When reduced, the drawing should fit into either one (80 mm) or two (168 mm) columns, preferably the former. Lines should be bold enough to stand reduction to about 0.25-0.35 mm. Line drawings should be as simple as possible and many computer-generated figures, such as 3-dimensional graphs, fine lines, gradations of stippling and unusual symbols, cannot be reproduced satisfactorily when reduced.

Unsatisfactory line drawings will have to be redrawn at the author's expense. Preferred symbols are open and filled circles, boxes and triangles, and these should be used consistently. Lettering should be kept to a minimum and should be self-explanatory and unambiguous and of sufficiently high quality and size to be clearly visible after reduction to final size. Lettering of all figures within the manuscript should be of uniform style in a sans serif typeface (Helvetica) and capitals should be used for the initial letter of the first word only. Bold lettering should not be used.

**Photographs** should be the same size as they will appear in the journal and should be selected to fit neatly into one column (80 mm) or two columns (168 mm). Photographs should be labelled and numbered as for line drawings. For microscopical preparations, scale bars with appropriate units must be provided; statements of magnification are not acceptable.

**Colour figures** may be accepted provided that they are of a very high quality. The cost of reproduction must be met by the author(s) and a binding agreement to meet the costs will be required before the manuscript can be accepted for publication. For colour figures, the instructions for the preparation of photographs should be followed. Original illustrations should not be sent until the paper has been accepted and will only be returned on request. Any article received by Blackwell Publishing with colour work will not be published until the [colour work agreement form](#) has been returned.

## **Tables**

These must fit the page size (220 x 168 mm) without undue reduction. Oversize tables will not be accepted. Tables are referred to as Table 1, Table 2, etc., and any sub-sections as (a), (b), etc. Footnotes in tables should be indicated by superscript a, b, etc.

## **Decisions and invitations to revise**

All submissions are subject to peer review and authors can expect a decision, or an explanation for the delay, within 3 months of receipt. If a revision is requested, the corresponding author should submit the revised manuscript within 2 months unless there are special reasons for a delay, agreed in advance with the Editor. Papers not received within 2 months may be treated as new submissions and sent for further evaluation by new referees.

## **Pre-submission English-language editing**

Authors for whom English is a second language may choose to have their manuscript professionally edited before submission to improve the English. A list of independent suppliers of editing services can be found at [www.blackwellpublishing.com/bauthor/english\\_language.asp](http://www.blackwellpublishing.com/bauthor/english_language.asp). All services are paid for and arranged by the author, and use of one of these services does not guarantee acceptance or preference for publication.

## **Accepted manuscripts**

Following acceptance of a manuscript, authors will be asked to send their final version as a Word file. Figures should be saved in an EPS format and photographs saved as TIFF files. Authors will be asked to complete an Exclusive Licence Form.

## **NEW: Online production tracking via Blackwell's Author Services**

Author Services enables authors to track their article - once it has been accepted - through the production process to publication online and in print. Authors can check the status of their articles online and choose to receive automated e-mails at key stages of production. The author will receive an e-mail with a unique link that enables them to register and have their article automatically added to the system. Please ensure that a complete e-mail address is provided when submitting the manuscript. Visit [www.blackwellpublishing.com/bauthor](http://www.blackwellpublishing.com/bauthor) for more details on online production tracking and for a wealth of resources including FAQs and tips on article preparation, submission and more.

## **Proofs**

The corresponding author will receive an email alert containing a link to a web site from where a PDF file of the proof can be downloaded. The corresponding author must provide a reliable email address and inform the Production Editor of any extended period when the email address is not effective. Instructions for returning the proofs will be sent with the proof. Excessive alterations to the text, other than printer's errors, may be charged to the author. The Editors reserve the right to correct the proof themselves, using the accepted version of the typescript, if the author's corrections are overdue and the journal would otherwise be delayed. The *Journal of Zoology* has had a change in journal style, Latin species names are no longer given in the article title but are instead inserted in the abstract, please keep this in mind when choosing the titles for submitted articles.

## **OnlineEarly publication**

The *Journal of Zoology* is covered by Blackwell Publishing's OnlineEarly service. OnlineEarly articles are complete full-text papers published online in advance of the

print issue. To register to receive an email alert when your OnlineEarly articles is published please [click here](#). Articles published online are complete and in their final form: the author's final corrections have been incorporated and changes cannot be made after online publication. OnlineEarly articles do not have volume, issue or page numbers, and therefore cannot be cited in the traditional way. They are therefore given a Digital Object Identifier (DOI), which allows the article to be cited and tracked before it is assigned to an issue. After print publication the DOI remains valid and can continue to be used to cite and access the article.

#### **Author material archive policy**

Please note that unless specifically requested, Blackwell Publishing will dispose of all hardcopy or electronic material submitted 2 months after publication. If you require the return of material submitted please inform the Production Editor when your paper is accepted for publication.

#### **Offprints**

On publication, an electronic offprint (a PDF file) is sent to the first author at the e-mail address given on the title page of the paper unless advised otherwise; therefore please ensure that the name, address and e-mail of the receiving author are clearly indicated on the manuscript title page if he or she is not the first author of the paper. A copy of the Publisher's Terms and Conditions for the use of the PDF file will accompany the electronic offprint and the file can only be distributed in accordance with these requirements. Additional paper offprints may be ordered when proofs are sent out, provided that the order is placed promptly (i.e. at the time of proof correction).