

PONTIFÍCIA UNIVERSIDADE CATÓLICA DO RIO GRANDE DO SUL

FACULDADE DE BIOCÊNCIAS

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA

ECOLOGIA COGNITIVA E FORRAGEIO SOCIAL EM
HÍBRIDOS DE *Callithrix penicillata* x *Callithrix jacchus*
(PRIMATES: CEBIDAE: CALLITRICHINAE)
INTRODUZIDOS NA ILHA DE SANTA CATARINA

Aline Moser Nunes

Orientador: Dr. Júlio César Bicca-Marques

DISSERTAÇÃO DE MESTRADO

PORTO ALEGRE – RS – BRASIL

2006

**Aos meus pais,
pela vida linda que me deram.**

SUMÁRIO

Agradecimentos	iv
Resumo	v
Abstract	vi
INTRODUÇÃO	1
<i>Callithrix jacchus</i> e <i>Callithrix penicillata</i>	5
MATERIAL E MÉTODOS	8
Área e grupo de estudo	8
Aparato experimental	9
Análise dos dados	20
RESULTADOS	22
Desempenho geral do grupo	23
Informações Visuais, Olfativas e Espaciais juntas	23
Informação Espacial	24
Informação de Quantidade de Alimento.....	24
Controle	26
Informação Visual	26
Informação Olfativa	27
Análise das duas primeiras plataformas inspecionadas	28
Hierarquia Social	30
Estratégias Individuais de Forrageio	31
DISCUSSÃO	36
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	43

AGRADECIMENTOS

Aos Deuses, por me mostrarem o caminho da delicadeza e me acompanharem de forma tão constante e nítida, a toda hora.

À minha mãe, Áurea, pela amizade verdadeira, companheirismo incansável, força inabalável, dedicação cotidiana, alegria radiante, intensidade natural, amor eterno.

Ao meu pai, Jonas, pelo bom humor genético, inteligência iluminada, incentivo diário, histórias infundáveis, sonhos mágicos, exemplo intocável, amor incondicional.

Ao meu irmão, Bruno, pelo riso de cada dia, inspiração na vida, coragem evidente, brilho que contagia.

Ao meu irmão, Tiago, pela esperança renovada, apoio nas dificuldades, energia envolvente, luz que nunca apaga.

Ao professor Júlio César Bicca-Marques, pela acolhida, amizade, incentivo, além da melhor orientação que eu poderia ter recebido.

À professora Cristina Santos pela amizade e auxílio na captura dos animais.

Ao senhor Honório Manoel Nunes e toda a sua família, em especial, dona Maria e Leninha, por terem me acolhido de forma tão receptiva e afetuosa, fazendo com que eu me sentisse parte da família.

Aos meus tios Tuti e Zilma e meus primos Ana Luíza e João Guilherme, por todas as conversas inspiradoras, comidinhas apetitosas e risadas intermináveis.

Às minhas amigas Valeska e Helissandra, pelo apoio, companheirismo, e amizade verdadeira em todas as horas.

Aos meus amigos Jefferson, Neto, Roberto, Glycon e Christian, por todo o incentivo e pela grande ajuda durante mais esta etapa de minha vida.

Aos meus colegas de laboratório e amigos, Daniela, Renata, Carina, Flávia, Adri, Felipe e Thiago, pela ajuda recebida, sempre que necessário e pelo bom humor de cada dia.

Às minhas amigas Raquelli, Amélia, Nana, Michelle, Mônica, Lílian, por compreenderem minhas ausências e, mesmo assim, estarem tão presentes em minha vida.

Às minhas estrelinhas, Helô, Bel, Gê, Carol, Paulinha, Júlia, Ketty e Larissinha, por me fazerem enxergar, a cada dia, “que a vida é linda de viver”.

RESUMO

As decisões individuais de forrageio nos grupos sociais de primatas podem depender de como os animais avaliam a posição hierárquica de seus potenciais competidores, além do modo como utilizam as informações ecológicas disponíveis. Este trabalho teve como objetivo avaliar de que forma a disponibilidade de informações visuais (diferenças entre bananas falsas e verdadeiras), olfativas (cheiro do alimento), espaciais (localização do alimento) e de quantidade de alimento (número de bananas disponíveis) influenciam o comportamento de forrageio de sagüis (híbridos introduzidos de *Callithrix jacchus* e *Callithrix penicillata*) na natureza. Foram identificadas, também, as estratégias utilizadas por cada indivíduo do grupo durante o forrageio. Os dados foram coletados durante um estudo experimental de campo realizado em Florianópolis, Santa Catarina, Brasil, entre abril e agosto de 2005, com um grupo social composto por 4-5 indivíduos. O desenho experimental envolveu a construção de uma Estação de Alimentação contendo oito plataformas de alimentação localizadas em um arranjo circular. Em cada experimento, duas plataformas continham uma recompensa alimentar (banana), enquanto as demais continham bananas falsas ou bananas inacessíveis. O grupo mostrou evidências da utilização de informações espaciais e visuais nas decisões de forrageio. Os animais, no entanto, não apresentaram um desempenho significativo quando o experimento requeria o uso de informações de quantidade de alimento ou informações olfativas. A estratégia de forrageio adotada variou entre os indivíduos. Dois indivíduos do grupo agiram como batedores, chegando primeiro às plataformas de alimentação, enquanto outros dois agiram como usurpadores e monitoravam o seu comportamento para se apropriar de parte do alimento encontrado. Um indivíduo agiu como oportunista, apresentando uma frequência de procura bastante próxima ao esperado pelo tamanho do grupo. Em suma, tanto os aspectos ecológicos quanto os aspectos sociais mostraram-se indispensáveis para a tomada de decisão de forrageio pelos membros do grupo.

ABSTRACT

COGNITIVE ECOLOGY AND SOCIAL FORAGING IN *Callithrix penicillata* X *Callithrix jacchus* HYBRIDS (PRIMATES: CEBIDAE: CALLITRICHINAE) INTRODUCED IN SANTA CATARINA ISLAND

Individual foraging decision-making in primate social groups is influenced by an evaluation of the social rank of potential competitors and by the way ecological cues are used. This study evaluates whether and how the availability of visual (differences between real and fake bananas), olfactory (food smell), spatial (predictable location of food rewards), and quantitative (amount of available food rewards) cues affect the foraging behavior of a wild group of marmosets (introduced hybrids of *Callithrix jacchus* and *Callithrix penicillata*) composed of 4-5 individuals. Individual foraging strategies were also identified. Data were collected during an experimental field study conducted from April to August 2005 in Florianópolis, State of Santa Catarina, Brazil. The experimental design involved the establishment of a Feeding Station composed of eight feeding platforms distributed in a circular arrangement. Two platforms in each experiment contained a food reward (banana), whereas the remaining platforms contained either a fake or an inaccessible banana. The study group showed evidence of using spatial and visual cues in its foraging decision-making. The marmosets, however, did not perform significantly above chance when the foraging task involved the use of quantitative or olfactory cues. The foraging strategy applied varied across individuals. Two group members behaved as searchers and consistently arrived ahead of others at feeding platforms, whereas two others acted as joiners and monitored group mates' behavior to expropriate part of the food they found. Another individual behaved as opportunist by looking for food at a frequency similar to that expected based on group size. In sum, both the ecological and the social environment affected individual foraging decision-making.

INTRODUÇÃO

As fontes naturais de alimentação animal podem variar consideravelmente em produtividade e taxas de renovação. A fim de localizar e reencontrar estas áreas, os animais devem usar informações espaciais e temporais (GALLISTEL, 1989). Em espécies que utilizam grandes áreas de vida, por exemplo, a habilidade de lembrar a posição espacial relativa de várias áreas de alimentação pode aumentar a eficiência de seu forrageio através da diminuição de tempo e energia gastos em uma busca aleatória (MILTON, 1981).

Dentro dos grupos sociais de primatas, as decisões de forrageio de um indivíduo podem depender de como este animal avalia a posição hierárquica de seus potenciais competidores. Além disso, faz-se necessário que o indivíduo utilize informações ecológicas para um forrageio eficiente (GALLISTEL, 1989). A eficiência da estratégia de procura depende da distribuição e abundância dos recursos alimentares disponíveis, de como as informações de tempo e espaço são utilizadas pelos forrageadores, bem como dos impedimentos impostos por outras atividades (BAUM & GRANT, 2001). Alguns padrões de forrageio podem melhorar as taxas de consumo. Por exemplo, o tamanho do local de alimentação, a duração das sessões de forrageio e as escalas de tempo e energia utilizadas podem influenciar a eficiência da estratégia utilizada em um determinado ambiente (PYKE, 1978).

Nove regras ou estratégias diferentes utilizadas por macacos-rhesus (*Macaca mulatta*) foram descritas por LEVINE (1959, 1965) em seu estudo sobre a formação do aprendizado discriminativo em cativeiro. Os animais eram expostos a um par de diferentes objetos (estímulos) e recompensados por identificar e selecionar o objeto que estava associado consistentemente a uma recompensa alimentar. Durante cada sessão, os macacos poderiam escolher somente um estímulo. As estratégias utilizadas foram: (1) preferência pela posição – o macaco sempre seleciona o estímulo localizado em uma determinada posição (esquerda ou direita), (2) alternância de posições – o indivíduo alterna a escolha de objetos posicionados à direita ou à esquerda, de sessão a sessão, (3) preferência pelo estímulo – o mesmo objeto é selecionado durante todas as sessões, (4) alternância de estímulo – o objeto escolhido é alternado de sessão a sessão, (5) “win-stay/lose-shift” (posição) – o animal escolhe a mesma posição se ali recebeu recompensa na sessão anterior ou outra posição se

não recebeu recompensa na sessão anterior, (6) “win-shift/lose-stay” (posição) – o animal escolhe outra posição se foi recompensado na sessão anterior ou a mesma posição se não foi recompensado na sessão anterior, (7) “win-stay/lose-shift” (objeto) – o indivíduo escolhe o mesmo objeto se foi recompensado na sessão anterior ou o outro objeto se não foi recompensado na sessão anterior, (8) aprendizado na terceira tentativa – o animal escolhe o objeto correto na terceira tentativa após ter falhado na segunda tentativa e (9) ao acaso.

Ao contrário do par de itens utilizados simultaneamente no experimento com animais em cativeiro, os primatas selvagens geralmente enfrentam uma disposição mais diversa das informações ambientais e sociais na tomada de decisões. Conseqüentemente, enquanto algumas hipóteses de Levine podem ser muito simplistas para explicar a solução de problemas de forrageio por primatas selvagens (alternância de posição e de estímulo), outras parecem altamente relevantes (“win-stay/lose-shift” e “win-shift/lose-stay”). O uso de uma estratégia “win-stay” (também chamada de “win-return”), por exemplo, pode ser muito importante para animais que explorem recursos abundantes e que não são esgotados facilmente. Por outro lado, “win-shift” pode ser utilizada por espécies que exploram recursos altamente esgotáveis (BICCA-MARQUES, 2005). Assim, a eficiência dessas estratégias varia de acordo com a fenologia e as taxas de renovação de recursos das espécies-alvo, bem como em relação ao número de indivíduos e grupos explorando simultaneamente um local de alimentação (BICCA-MARQUES, 2000).

MACDONALD *et al.* (1994) estudaram a utilização de regras de forrageio por *Callithrix jacchus* em cativeiro e verificaram, através de três experimentos, que estes animais utilizam a memória espacial em testes de forrageio simulados. No Experimento 1 todos os oito locais de alimentação utilizados no estudo continham comida e a acuracidade dos animais era medida pelo número de escolhas corretas realizadas nas oito primeiras visitas. Os animais claramente evitavam voltar aos locais de alimentação onde já haviam comido (“win-shift”). No Experimento 2, apenas quatro dos oito locais de alimentação existentes continham comida e os animais deveriam lembrar-se quais eram estes locais com recompensa na sessão seguinte. Os indivíduos obtiveram sucesso neste experimento utilizando “win-return”, ou seja, voltavam ao local de alimentação que continha alimento na sessão anterior. No Experimento 3, os quatro locais de alimentação que continham comida eram trocados na sessão subsequente a uma sessão de aprendizado, sendo que os indivíduos

testados deveriam evitar voltar a locais onde se alimentaram na sessão anterior. Os animais foram capazes de utilizar a estratégia de “win-shift” para um forrageio mais eficiente, porém cometeram muitos erros. Deste modo, os autores concluíram que *C. jacchus* pode ter um bom desempenho tanto em testes que requeiram a adoção de uma regra “win-shift” como “win-return”, mas os testes que requerem “win-return” tendem a ser mais facilmente resolvidos.

Em estudo comparativo de aspectos da ecologia cognitiva de *Leontopithecus rosalia* e *Callithrix kuhlii* em laboratório, PLATT *et al.* (1996) verificaram que, em testes utilizando memória de curto prazo (intervalos de 5 minutos), *C. kuhlii* obteve um melhor desempenho, enquanto que em testes utilizando memória de longo prazo (intervalos de 24 ou 48 horas), *L. rosalia* demonstrou um melhor aprendizado. A partir daí propuseram que estes animais apresentam diferenças em sua memória visual-espacial que podem representar adaptações necessárias para a localização de itens alimentares mais comuns em sua dieta. *Callithrix kuhlii* geralmente utiliza uma área de vida relativamente pequena (aproximadamente 10 ha) contendo algumas árvores gomíferas, às quais pode voltar para se alimentar mais de três vezes ao dia (RYLANDS, 1989). *Leontopithecus rosalia*, por sua vez, monitora frutos e insetos, que são mais amplamente distribuídos na área de vida (até 48 ha) e se renovam em intervalos de tempo maiores (DIETZ & BAKER, 1993). Ambos possuem adaptações morfológicas e especializações comportamentais para explorar seus principais itens de alimentação e estes pesquisadores propõem que sistemas especializados de memória são componentes integrais destas adaptações para o forrageio (PLATT *et al.*, 1996).

Além das informações ecológicas, informações sociais podem fornecer pistas importantes na busca de locais de alimentação. Apesar dos diferentes animais de um grupo poderem fornecer informações quanto à localização espacial de itens alimentares, as decisões individuais de forrageio devem incluir uma avaliação das possibilidades, vantagens e desvantagens de se obter um recurso alimentar encontrado por outro animal (BARTA & GIRALDEAU, 1998). BICCA-MARQUES (2000, 2003) e BICCA-MARQUES & GARBER (2005) observaram que a posição hierárquica de um indivíduo pode ter um forte efeito no comportamento de forrageio de sagüis (*Saguinus* spp.). Indivíduos de um grupo podem adotar uma estratégia de batedor (“finder”) ou usurpador (“joiner”), dependendo de como utilizam as informações ecológicas ou sociais para tomar suas decisões de forrageio.

Batedores são aqueles indivíduos que procuram ativamente por comida, enquanto os usurpadores são “cleptoparasitos” que monitoram o comportamento dos batedores e se apropriam de parte do alimento que eles encontram (DI BITETTI & JANSON, 2001; GIRALDEAU & CARACO, 2000; VICKERY *et al.*, 1991; WINTERHALDER, 1996). Na espécie *S. imperator*, por exemplo, os adultos dominantes tendem a adotar estratégias de usurpadores enquanto os adultos subordinados agem como batedores (BICCA-MARQUES, 2000, 2003; BICCA-MARQUES & GARBER, 2005). As duas estratégias podem conferir vantagens e desvantagens aos animais que delas se utilizam. Os animais que se comportam como batedores podem obter vantagens por serem os primeiros animais a chegar aos locais de alimentação (“vantagem do batedor”- “finder’s advantage”). No entanto, podem ficar mais expostos aos predadores. Os animais que se comportam como usurpadores podem obter vantagens por consumirem alimentos encontrados por outros animais com um esforço de procura reduzido e menor risco de predação (DI BITETTI & JANSON, 2001). Porém, podem obter uma quantidade menor de comida já que não são os primeiros indivíduos a ter acesso à mesma. Em estudos anteriores com primatas e outros animais, os indivíduos dominantes tendem a adotar uma estratégia de usurpador, utilizando-se de informação social para encontrar o alimento, enquanto os animais subordinados tendem a procurar ativamente por comida (DRAPIER *et al.*, 1999; DI BITETTI & JANSON, 2001; LIKER & BARTA, 2002).

Deste modo, os ambientes social e ecológico representam um conjunto de desafios complexos, cujas soluções envolvem a utilização de informações sobre a distribuição e a disponibilidade de alimento e sobre as relações sociais (GARBER & PACIULLI, 1997; JANSON 1996). CANT & TEMERIN (1984) expressam essa complexidade ao declararem que todos os aspectos do processo de forrageio dependem integralmente de habilidades cognitivas. Assim, para entender a evolução dos mecanismos cognitivos, precisamos identificar os fatores ambientais que necessitam habilidades cognitivas particulares e possam ser relacionados ao desempenho em testes cognitivos controlados (BURKE & FULHAM, 2003).

Neste contexto, pesquisas experimentais de campo sobre o uso de habilidades cognitivas podem ajudar a entender a evolução da complexidade cerebral avançada nos primatas (BICCA-MARQUES, 2000). Este tipo de estudo possibilita que o pesquisador

controle as informações disponíveis ao forrageador e possa verificar a utilização de informações espaciais, temporais e perceptuais pelos animais na tomada de decisões de forrageio, além de identificar sua hierarquia (BICCA-MARQUES, 2000). Apenas sete espécies de primatas têm sido estudadas na região Neotropical utilizando esta metodologia: *Saguinus mystax* (GARBER & DOLINS, 1996), *Cebus capucinus* (GARBER & PACIULLI, 1997), *Cebus nigrinus* (JANSON, 1996; JANSON & DI BITETTI, 1997), *Saguinus imperator*, *Saguinus fuscicollis*, *Callicebus cupreus* e *Aotus nigriceps* (BICCA-MARQUES, 2000, 2003, 2005; BICCA-MARQUES & GARBER, 2003, 2004, 2005). O estudo de várias espécies sob condições similares proporciona uma situação ideal para que se possa identificar de que modo as diferentes espécies e indivíduos resolvem problemas de forrageio similares na natureza. A partir destas informações, este tipo de estudo pode fornecer subsídios para pesquisas sobre a evolução da complexidade cerebral em primatas não-humanos e humanos (BICCA-MARQUES, 2000).

Este trabalho teve como objetivo avaliar de que forma a disponibilidade de informações visuais, olfativas, espaciais e de quantidade de alimento influenciam o comportamento de forrageio de sagüis na natureza. Especificamente este estudo visou: (1) verificar a capacidade dos sagüis em associar informações espaciais, visuais, olfativas e de quantidade de alimento à presença de alimento em locais de alimentação artificiais, (2) verificar se os animais utilizam a regra de forrageio “win-return”, voltando a locais de alimentação onde receberam recompensa anteriormente, (3) identificar as estratégias de forrageio adotadas por diferentes membros do grupo e relacioná-las com a posição social do indivíduo.

***Callithrix penicillata* (Linnaeus, 1758) e *Callithrix jacchus* (É. Geoffroy, 1812)**

A subfamília Callitrichinae é uma linhagem de primatas neotropicais que inclui os menores primatas antropóides do mundo, compreendendo os gêneros *Saguinus*, *Leontopithecus*, *Callimico*, *Callithrix*, *Mico* e *Cebuella* (RYLANDS *et al.*, 2000).

Os animais do gênero *Callithrix* são popularmente conhecidos como “micos” ou “sagüis” e vivem em grupos com alto grau de parentesco, contendo, normalmente, uma única fêmea reprodutora. A fêmea pode estar grávida e amamentando simultaneamente filhotes gêmeos, relativamente grandes. Por isso, a reprodução pode acarretar altos custos

energéticos. O auxílio intenso dos outros membros do grupo nos cuidados com a prole pode amenizar estes custos para a fêmea (STEVENSON & RYLANDS, 1988). KOENIG & ROTHE (1991) observaram que os machos contribuem mais no cuidado com os filhotes e na defesa do grupo do que as fêmeas.

Uma característica incomum na organização social dos calitriquíneos é a de que os indivíduos são altamente tolerados em seu grupo natal depois de atingirem a maturidade sexual, além de sua maturação poder ser manipulada e atrasada pelos pais, o que incentiva os filhos mais velhos a ajudar nos cuidados com os mais novos (SLEEPER *et al.*, 1997).

Os cuidados com a prole refletem alguns custos associados: os animais envolvidos nesta atividade gastam um tempo significativamente menor forrageando, alimentando-se, movimentando-se e engajados em atividades sociais (TARDIF *et al.*, 1993). Desta forma, os desgastes que normalmente estariam limitados à mãe podem ser minimizados com cuidados cooperativos com a prole, fazendo com que os custos energéticos da reprodução sejam distribuídos entre os membros do grupo (DIGBY & BARRETO, 1993). BICCA-MARQUES (2003) propõe que as fêmeas dominantes reprodutivas de calitriquíneos talvez selecionem machos que auxiliem mais nos cuidados com a prole, que demonstrem considerável investimento na vigilância contra predadores e as permitam ter prioridade de acesso aos locais de alimentação. Isto poderia justificar o grande gasto de energia que machos não dominantes estão dispostos a ter com o cuidado de filhotes de outros machos.

Os sagüis (*Callithrix* spp.) são os macacos do Novo Mundo com dentição mais especializada, diferenciando-se dos outros por seus incisivos inferiores singularmente largos, os quais são similares em peso aos caninos. Estes dentes diferenciados são utilizados na abertura de buracos nas árvores de onde estes animais retiram goma e resinas (FLEAGLE, 1988; MELLO, 1985). As espécies de *Callithrix* são primariamente frugívoras e insetívoras (podendo alimentar-se, também, de pequenos vertebrados). Porém, quando estes alimentos encontram-se pouco disponíveis, as gomas e resinas são utilizadas como substitutos (RYLANDS, 1989). Alguns autores têm classificado estes animais como gomívoro-insetívoros, devido à grande utilização de gomas em sua dieta (SUSSMAN & KINZEY, 1984). Os sagüis estão adaptados à vida arborícola saltatória, com locomoção vertical pelos troncos, devido à presença de unhas modificadas em garras, com exceção do

polegar das mãos (halux), o qual mantém a unha achatada típica dos primatas (FERRARI, 1996).

Os grupos de *Callithrix* spp. podem ser classificados como grupos familiares estendidos, ou seja, uma combinação de indivíduos reprodutores, seus irmãos e filhos (DIGBY & BARRETO, 1993). O tamanho dos grupos pode variar entre 3 e 15 indivíduos, os quais costumam usar as mesmas áreas de alimentação (DIGBY & BARRETO, 1993). Os animais adultos pesam entre 300 e 450 gramas e não possuem dimorfismo sexual (STEVENSON & RYLANDS, 1988).

Callithrix penicillata é popularmente conhecido como mico-estrela ou sagüi-do-cerrado, enquanto *C. jacchus* é chamado de sagüi-comum ou sagüi-do-nordeste. *Callithrix penicillata* possui uma ampla distribuição, ocorrendo nas regiões de cerrado do centro-leste do Brasil, nos estados da Bahia, Minas Gerais, Goiás, Piauí, Maranhão e norte de São Paulo, ao norte dos rios Tietê e Piracicaba. *Callithrix jacchus*, por sua vez, é encontrado na caatinga e regiões de cerrado nos estados de Alagoas, Pernambuco, Paraíba, Rio Grande do Norte, Ceará e Piauí (RYLANDS *et al.*, 1993). Vivem em matas de galeria utilizando também os cerradões e cerrados propriamente ditos.

Segundo RYLANDS & FARIA (1993), *C. jacchus* e *C. penicillata* são animais altamente exudatívoros, tendo sido observados alimentando-se preferencialmente de gomas durante a estação seca, onde os frutos são mais escassos (ALONSO & LANGGUTH, 1989). A área de vida destas duas espécies é considerada bastante pequena (0,5-6,5 ha) (RYLANDS & FARIA, 1993).

De acordo com trabalhos anteriores, não foram encontradas diferenças significativas entre a ecologia destas duas espécies, sendo que nenhum padrão ecológico ou etológico básico diferencia ambas as formas (COIMBRA-FILHO & MITTERMEIER, 1976; LACHER *et al.*, 1981). Deste modo, o estudo de animais híbridos na presente pesquisa não compromete a validade dos resultados quanto às habilidades cognitivas utilizadas durante o forrageio e a influência da organização social sobre as estratégias individuais.

Apesar de estarem amplamente distribuídas, as populações de *C. penicillata* e *C. jacchus* têm declinado enormemente em decorrência da destruição de habitats em sua distribuição geográfica original (COIMBRA-FILHO, 1984). Por outro lado, estas espécies

são hoje encontradas em várias outras regiões do Brasil como resultado de introduções, como é o caso dos animais encontrados em Florianópolis.

Estas duas espécies têm diferenças fenotípicas constantes relativas à cor e ao desenvolvimento dos pêlos periauriculares (ALONSO *et al.*, 1987). No entanto, de acordo com PEIXOTO & PEDREIRA (*apud* ALONSO *et al.*, 1987) *C. jacchus* e *C. penicillata* possuem o mesmo número diplóide de cromossomos. Em cativeiro foram realizadas várias experiências de cruzamentos entre estas duas espécies, tendo sido obtidas até três gerações férteis de híbridos (COIMBRA-FILHO, 1970, 1971, 1978; COIMBRA-FILHO & MITTERMEIER, 1974). Na natureza, foram encontrados híbridos em Santo Amaro, ao norte de Salvador no Estado da Bahia. Estas populações foram estudadas por ALONSO (1987) que descreveu cinco padrões intermediários entre as formas típicas das duas espécies. COIMBRA-FILHO *et al.* (1993) acreditam que estes híbridos sejam o resultado de muitos anos de introduções casuais em uma região onde os sagüis não existiam originalmente, ou que era apenas habitada por *C. penicillata*. Na Ilha de Santa Catarina, pelo menos três espécies de sagüis foram introduzidas através de solturas aleatórias nas últimas décadas: *C. penicillata*, *C. jacchus* e *C. geoffroyi* (SANT'ANNA, 2003).

MATERIAL E MÉTODOS

Área e grupo de estudo

Este trabalho foi realizado no Bairro do Córrego Grande, localizado na cidade de Florianópolis, Ilha de Santa Catarina (SC). A área de estudo compreende uma propriedade particular, abrangendo aproximadamente 1 ha de floresta (27°36,201' S, 48°29,909' O) (Figura 1). É constituída por árvores de grande porte (20-40 m) remanescentes de uma floresta secundária que teve seu sub-bosque roçado há, pelo menos, 30 anos. Estão presentes na área espécies como jerivá (*Syagrus romanzoffiana*), cedro (*Cedrella fissilis*), araçá (*Psidium* sp.), guarapuvú (*Schizolobium parahyba*) e embaúba (*Cecropia glaziovii*). Além destas espécies, a área apresenta algumas espécies de árvores frutíferas, tais como pitangueiras (*Eugenia* sp.), jabuticabeiras (*Myrciaria* sp.) e ameixeiras (*Eryobotrya japonica*) (SANT'ANNA, 2003).

O grupo de estudo, composto por animais híbridos de *C. jacchus* e *C. penicillata*, encontra-se na área de estudo há mais de 7 anos. No início deste estudo o grupo era composto por seis animais, um macho adulto (Ponta), duas fêmeas adultas (Escova e Cinza), uma fêmea juvenil (Pequena), um animal adulto de sexo indeterminado (Buba) e um filhote de sexo indeterminado (Infante). Após 50 dias do início do estudo, os animais Buba e Infante desapareceram.

O grupo foi capturado com o auxílio de armadilhas do tipo Tomahawk antes do início da coleta de dados. As armadilhas foram iscadas com bananas e os animais foram habituados a comer no seu interior. Após a contenção, os animais foram sexados, tiveram a classe etária estimada de acordo com o seu tamanho e estado de dentição e passaram por uma tricotomia da cauda a fim de facilitar sua identificação à distância. Os indivíduos Cinza e Buba não foram capturados, mas eram diferenciados por características peculiares. Cinza era um animal de maior porte e tinha a pelagem mais clara que Buba, o qual era um animal mais escuro, com características mais semelhantes a *C. penicillata*, tais como tufos periauriculares pretos e padrão de pêlos ântero-laterais diferenciados em forma de pincel estreito, conforme descrito por ALONSO *et al.* (1987).

No decorrer dos experimentos foram observadas cópulas entre o macho adulto Ponta e Cinza, indicando que o último era uma fêmea adulta. Buba não teve o sexo determinado, porém pelo investimento em cuidados com o filhote, é possível supor que se tratava de um macho adulto.

Aparato experimental

Os experimentos de campo deste trabalho seguiram a metodologia utilizada por BICCA-MARQUES (2000) e BICCA-MARQUES & GARBER (2003, 2004, 2005). O aparato experimental incluiu a construção de uma Estação de Alimentação na área de uso do grupo de estudo. A Estação de Alimentação era composta por oito plataformas de alimentação visualmente semelhantes (Figura 2).

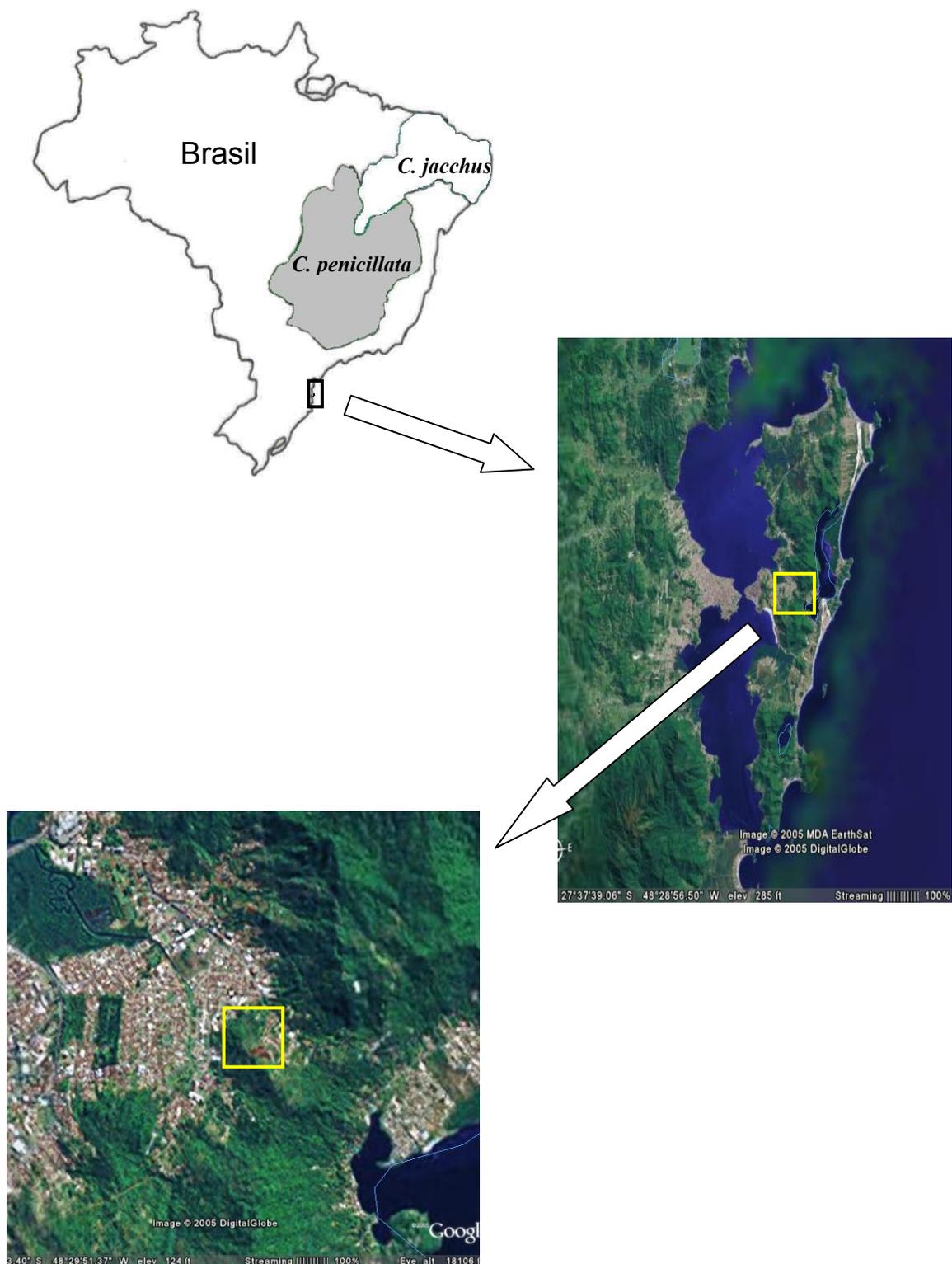


Figura 1: Mapa mostrando a distribuição geográfica original de *Callithrix penicillata* e *C. jacchus* e a localização da área de estudo (imagem de satélite obtida no Google Earth em 9/janeiro/2006).

As plataformas foram confeccionadas com uma tábua de madeira medindo 30 cm x 45 cm e cobertas por um plástico. As mesmas foram distribuídas em um arranjo circular, com aproximadamente 12 m de diâmetro e 5 m de distância entre plataformas adjacentes, e colocadas a uma altura de 1,5 m acima do solo, próximas a árvores ou trepadeiras de modo a facilitar o acesso dos macacos. Um observatório para acompanhamento do comportamento dos animais foi posicionado a cerca de 5 m da plataforma mais próxima (Figura 3).

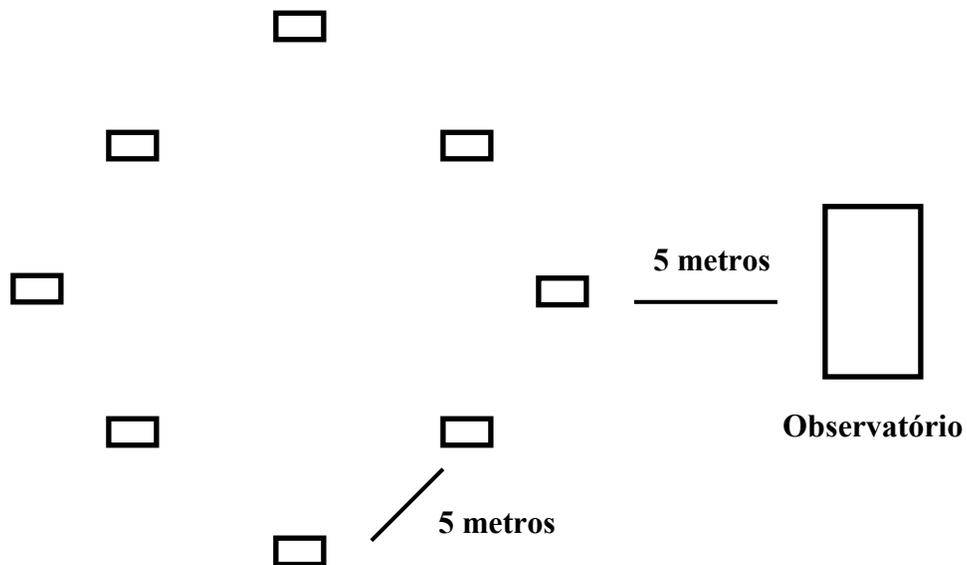


Figura 2: Desenho esquemático do aparato experimental utilizado, mostrando a disposição das plataformas de alimentação utilizadas em relação ao Observatório.



Figura 3: Observatório utilizado para acompanhamento do comportamento dos animais.

Dependendo do protocolo experimental, bananas verdadeiras, bananas plásticas ou bananas verdadeiras dentro de saquinhos de arame foram utilizadas como isca. As bananas plásticas eram muito semelhantes às verdadeiras em tamanho, forma e cor. As plataformas eram iscadas no início da manhã, sendo que após cada visita do grupo (sessão), as iscas eram recolocadas, tomando-se o cuidado para que os animais não presenciassem a sua colocação. Em cada sessão, duas plataformas continham uma banana verdadeira (plataformas com recompensa – PRs), enquanto as seis plataformas restantes eram iscadas com uma falsa recompensa (bananas plásticas ou verdadeiras inacessíveis; plataformas sem recompensa – PSRs). Conseqüentemente, existia uma probabilidade de 25% (duas plataformas com recompensa/oito plataformas de alimentação) de que os macacos escolhessem plataformas contendo recompensas ao acaso. Desempenhos significativamente maiores do que 25% pelo Teste das Duas Porcentagens (Z; LEHNER, 1996) indicam que os

sagüis utilizaram a informação disponível para aumentar o seu sucesso na localização do alimento.

A coleta de dados era iniciada quando vocalizações ou avistamentos do grupo de estudo eram detectados próximos à Estação de Alimentação. As informações coletadas incluíam: horário de chegada e partida da Estação de Alimentação, direção de chegada e partida, horário, duração e ordem de visita de cada membro do grupo a cada plataforma de alimentação, frequência, participantes e contexto de interações sociais tais como partilha de alimento ou competição alimentar.

Foi considerada uma visita a uma plataforma quando um indivíduo era observado sentado ou andando sobre a plataforma ou pendurado nos substratos adjacentes a menos de um metro de distância e procurando comida na mesma (GARBER & DOLINS, 1996). A primeira visita a uma determinada plataforma de alimentação durante uma sessão foi considerada uma inspeção (BICCA-MARQUES & GARBER, 2005).

Após a captura e marcação, os animais foram habituados ao aparato experimental até que fossem avistados comendo em todas as oito plataformas que seriam utilizadas nos experimentos. Esta etapa teve duração de 10 dias. Em seguida, foi realizada uma série de experimentos para testar se a disponibilidade de informações visuais, olfativas, espaciais e de quantidade de alimento influenciava o comportamento de forrageio dos sagüis. Estes experimentos foram conduzidos na mesma ordem que os realizados por BICCA-MARQUES (2000) a fim de possibilitar comparações interespecíficas mais confiáveis. Cada experimento teve duração de 20 dias. Entre o final de um experimento e o início do seguinte foi realizada uma pausa de cinco dias para evitar que o possível aprendizado da utilização das informações disponíveis em um experimento interferisse no desempenho do grupo no experimento seguinte. Entre os experimentos de informação espacial e de quantidade de alimento este intervalo não foi realizado, pois a localização das PRs permaneceu a mesma de um experimento para outro a fim de permitir que os animais continuassem utilizando a mesma informação espacial no experimento de quantidade de alimento, porém associando-a a diferenças no número de bananas encontradas em cada PR. Para garantir a visitação do grupo nos experimentos subseqüentes e desabituar os animais em relação às informações fornecidas no experimento anterior, bananas verdadeiras eram disponibilizadas em todas as plataformas durante o intervalo entre os experimentos.

Os dados foram coletados pelo método de todas as ocorrências (MARTIN & BATESON, 1993) e analisados usando o Teste das Duas Porcentagens (desempenho esperado vs. observado; Teste-Z) (LEHNER, 1996).

Os seguintes experimentos foram conduzidos:

Experimento 1 (Parte A) – Informações Visuais, Olfativas e Espaciais disponíveis

Este experimento testou a habilidade dos macacos em associar informações visuais, olfativas e espaciais com a presença/ausência de recompensas alimentares em múltiplos locais de alimentação.

Duração: 10 dias.

Condições (Figura 4):

-Informações visuais disponíveis (as PRs continham uma banana verdadeira exposta, enquanto as PSRs continham uma banana de plástico exposta);

-Informações olfativas disponíveis (bananas plásticas não possuem cheiro);

-Informações espaciais disponíveis (a localização das PRs e das PSRs permanecia constante durante todo o experimento).

Experimento 1 (Parte B) – Informações Visuais, Olfativas e Espaciais disponíveis

Avaliou a hierarquia entre informações espaciais e perceptuais, ou seja, se o animal utilizou preferencialmente informações baseadas nos sentidos (visão e olfato) ou informações referentes à localização previamente aprendida das recompensas alimentares.

Duração: 10 dias.

Condições (Figura 4):

As mesmas do Experimento 1, exceto que a localização das PRs foi alterada na primeira sessão deste experimento e, então, mantida constante ao longo de todo o experimento.



Plataforma com recompensa



Plataforma sem recompensa

Figura 4: Aparência das plataformas no experimento testando o uso de informações visuais, olfativas e espaciais juntas.

Experimento 2 – Informação Espacial

Testou a habilidade dos macacos em selecionar locais de alimentação baseados apenas no uso de informações espaciais.

Duração: 20 dias.

Condições (Figura 5):

-Informações espaciais disponíveis (localização das PRs diferenciada do experimento anterior, mas mantida constante durante todo o experimento);

-Informações visuais eliminadas (folhas falsas ocultavam as iscas em todas as plataformas);

-Informações olfativas minimizadas (PSRs continham uma banana verdadeira dentro de um saquinho de arame sob a folha falsa).



Plataforma com recompensa

Plataforma sem recompensa

Figura 5: Aparência das plataformas no experimento testando o uso de informação espacial. As fotografias superiores mostram a situação encontrada pelos sagüis ao chegarem à Estação de Alimentação, enquanto as inferiores mostram o que havia escondido sob as folhas falsas.

Experimento 3 – Informação Quantitativa

Testou a habilidade dos macacos em lembrar e integrar informação espacial e quantitativa (quantidade de alimento na plataforma) na tomada de decisões de forrageio.

Duração: 20 dias.

Condições (Figura 6):

- Informações visuais e olfativas eliminadas (como descrito no Experimento 2);
- Informação espacial disponível e a mesma do Experimento 2;
- Informação quantitativa disponível (a quantidade de alimento em cada PR era diferente; uma continha $\frac{1}{2}$ banana verdadeira, enquanto a outra continha 3 bananas).

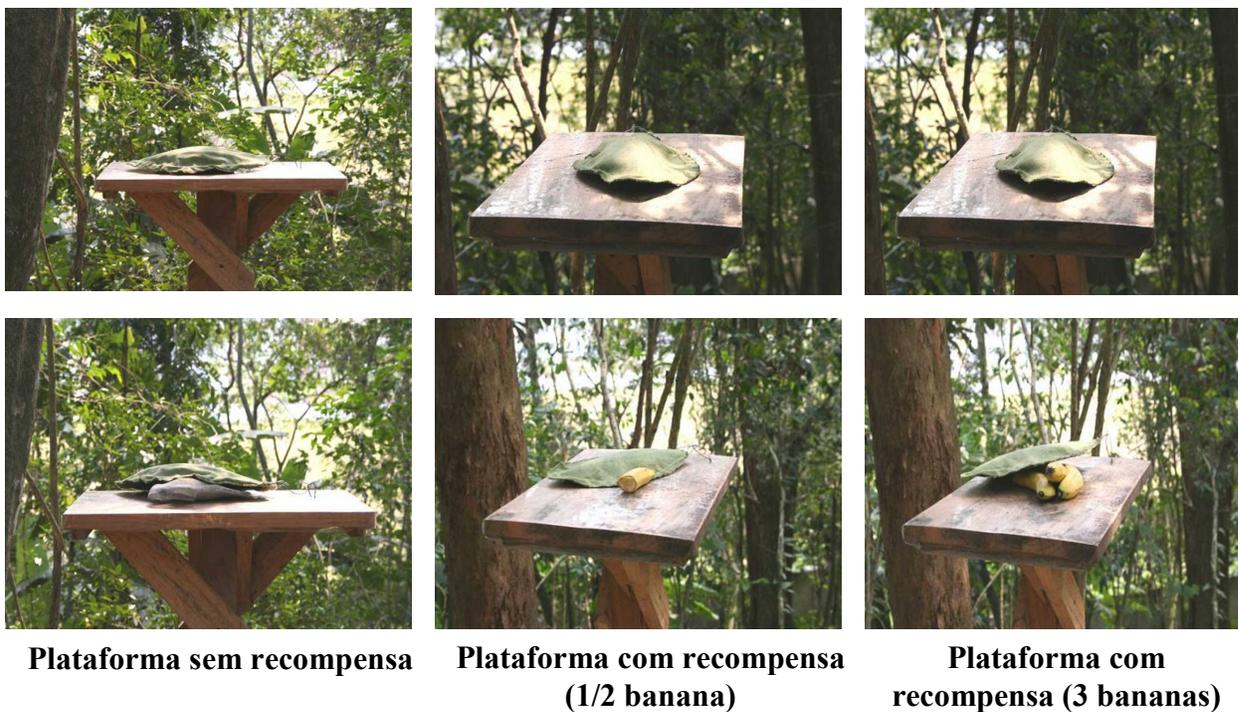


Figura 6: Aparência das plataformas no experimento testando o uso de informação de quantidade de alimento. As fotografias superiores mostram a situação encontrada pelos sagüis ao chegarem à Estação de Alimentação, enquanto as inferiores mostram o que havia escondido sob as folhas falsas.

Experimento 4 – Controle

Testou se, na ausência de informações visuais, olfativas e espaciais, os macacos utilizavam outra informação ecológica não-controlada pelo pesquisador para localizar as PRs com um desempenho significativamente superior a 25%.

Duração: 20 dias.

Condições (Figura 7):

- Informações visuais eliminadas (como descrito no Experimento 2);
- Informações olfativas minimizadas (como descrito no Experimento 2);
- Informações espaciais indisponíveis (a localização das PRs mudava aleatoriamente em cada sessão durante todo o experimento).



Plataforma com recompensa

Plataforma sem recompensa

Figura 7: Aparência das plataformas no experimento controle. As fotografias superiores mostram a situação encontrada pelos sagüis ao chegarem à Estação de Alimentação, enquanto as inferiores mostram o que havia escondido sob as folhas falsas.

Experimento 5 – Informação Visual

Testou a habilidade dos macacos em selecionar locais de alimentação baseados apenas no uso de informação visual (diferenças entre bananas verdadeiras e falsas).

Duração: 20 dias.

Condições (Figura 8):

-Informações visuais disponíveis (as PRs continham uma banana verdadeira sobre folha falsa, enquanto as PSRs continham uma banana plástica);

-Informações olfativas minimizadas (as PSRs continham uma banana verdadeira dentro de um saquinho de arame sob a folha falsa, enquanto as PRs continham um saquinho de arame vazio sob a folha falsa, proporcionando o mesmo volume);

-Informação espacial indisponível (como descrito para o Experimento 4).

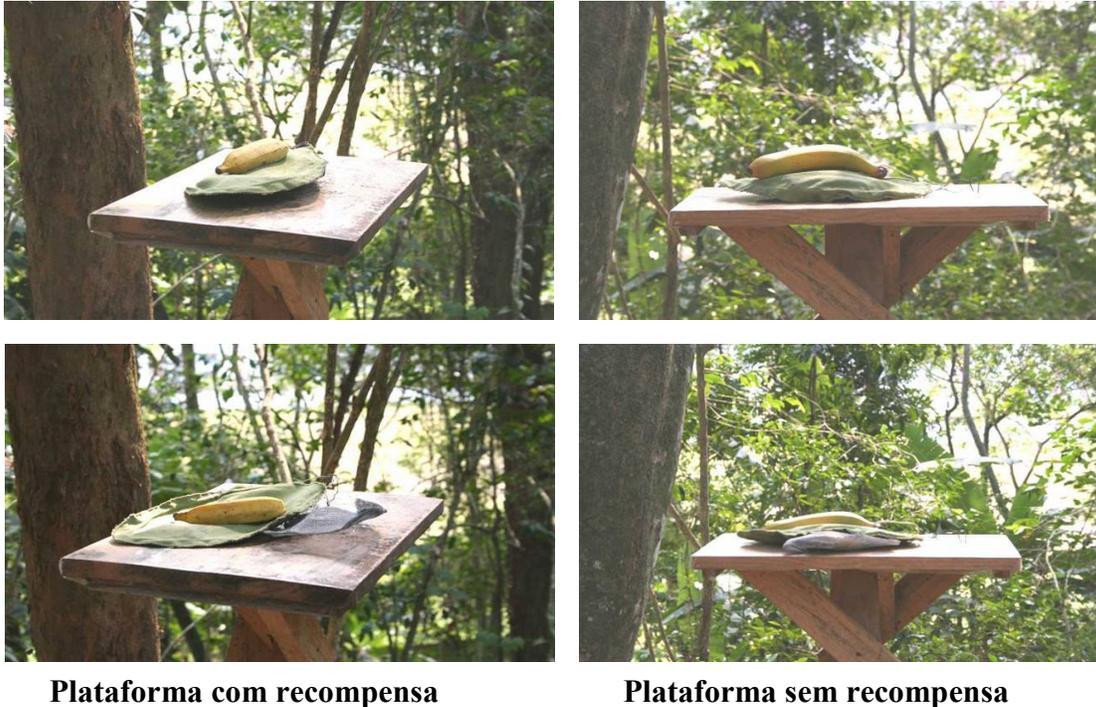


Figura 8: Aparência das plataformas no experimento testando o uso de informação visual. As fotografias superiores mostram a situação encontrada pelos sagüis ao chegarem à Estação de Alimentação, enquanto as inferiores mostram o que havia escondido sob as folhas falsas.

Experimento 6 – Informação Olfativa

Testou a habilidade dos macacos em selecionar locais de alimentação baseados apenas no uso de informação olfativa (diferenças no cheiro liberado por PRs e PSRs).

Duração: 20 dias.

Condições (Figura 9):

-Informações olfativas disponíveis (as PRs eram iscadas com bananas verdadeiras sob a folha falsa, enquanto as PSRs eram iscadas com uma banana plástica; após cada sessão as plataformas eram limpas com um pano úmido a fim de eliminar odores que pudessem influenciar a escolha das plataformas pelos animais);

-Informações visuais eliminadas (como no Experimento 2);

-Informação espacial indisponível (como descrito no Experimento 4).



Plataforma com recompensa

Plataforma sem recompensa

Figura 9: Aparência das plataformas no experimento testando o uso de informação olfativa. As fotografias superiores mostram a situação encontrada pelos sagüis ao chegarem à Estação de Alimentação, enquanto as inferiores mostram o que havia escondido sob as folhas falsas.

Análise dos dados

A análise do desempenho geral do grupo foi calculada com base na porcentagem acumulada de PRs inspecionadas pelo grupo em cada experimento em relação ao número total de plataformas inspecionadas. A análise do desempenho do grupo pode não ser a melhor maneira de detectar se os animais estavam realmente resolvendo os problemas propostos pelos experimentos. Os sagüis poderiam estar visitando as plataformas de maneira aleatória e cessando a busca após encontrarem as duas PRs ou, até mesmo, após estarem saciados. Como apenas duas plataformas possuíam recompensa em cada sessão, foi realizada uma análise adicional referente às duas primeiras inspeções. Tal análise é mais robusta, pois permite avaliar se os animais estavam selecionando as PRs antes de inspecionarem as PSRs.

Para a análise das duas primeiras plataformas inspecionadas, os desempenhos esperados foram, respectivamente, 3,6% ($2/8 \times 1/7$) para a escolha das duas PRs, 42,9%

(2/8x6/7x2) para a seleção de uma PR e uma PSR e 53,6% (6/8x5/7) para a escolha de duas PSRs. Se, no entanto, o grupo visitasse apenas uma plataforma de alimentação em determinada sessão, os desempenhos esperados seriam 25% (2/8) para uma PR e 75% (6/8) para uma PSR. Novamente, foi utilizado o Teste Z das Duas Porcentagens para determinar se a performance final foi diferente do esperado (25%). Quando o tamanho da amostra era insuficiente para a aplicação do Teste Z, foi utilizado o Teste Exato de Fisher.

A análise do uso da estratégia “win-return” também foi baseada nas duas primeiras plataformas escolhidas pelo grupo. Para cada sessão foi calculado o desempenho teórico que o grupo obteria se estivesse utilizando perfeitamente a estratégia de “win-return” (WR), a qual significa escolher sempre as duas plataformas que continham recompensa na sessão anterior nas duas primeiras inspeções. Este desempenho teórico indica a habilidade e a confiabilidade do uso da informação espacial em um dado experimento. Embora a importância da informação espacial e, conseqüentemente, da adoção de uma estratégia “win-return”, seja óbvia nos experimentos 1, 2 e 3, não é possível determinar ‘a priori’ que sua adoção não aumentaria o desempenho naqueles experimentos nos quais a localização das PRs mudava aleatoriamente. O desempenho real do grupo nesta análise foi chamado de Visita Anterior (VA) e indicou quantas das duas primeiras (ou primeira) plataforma(s) inspecionada(s) era(m) PR(s) visitada(s) na sessão anterior. Se, no entanto, durante a visita anterior nenhuma PR foi visitada, essa variável não era calculada para a visita subsequente. Para testar se VA variou de forma significativa do esperado ao acaso (25%) foi utilizado o teste das duas porcentagens (Z). Nos casos onde VA foi significativamente maior que 25% foi possível sugerir que o grupo estava utilizando a estratégia de “win-return”.

A análise da posição hierárquica de cada membro do grupo foi realizada a partir da distribuição das interações agonísticas realizadas e recebidas pelos animais. Todas as ocorrências de interações agonísticas foram organizadas em uma matriz sociométrica. Os animais que realizaram mais agressões ou suplantações do que receberam foram considerados dominantes, enquanto aqueles que mais receberam agressões foram considerados subordinados. Esta metodologia foi utilizada por JANSOON (1985) com *Cebus apella* e BICCA-MARQUES (2000) com *Saguinus imperator* e *S. fuscicollis*. Um índice de dominância calculado como a proporção das interações agonísticas das quais um indivíduo participou e foi o ator (LEHNER, 1996) também foi determinado.

Para a comparação dos comportamentos de forrageio individuais, vários parâmetros foram calculados: (a) latência da primeira visita a uma plataforma de alimentação após a chegada do grupo à Estação de Alimentação, (b) o tempo gasto nas PRs (considerado como uma estimativa do tempo gasto em alimentação), (c) o número de plataformas de alimentação inspecionadas em cada sessão, (d) a porcentagem de visitas com alimentação quando o animal foi o responsável pela inspeção da PR na sessão, (e) o investimento na procura de alimento, (f) a eficácia da procura, (g) o desempenho de acordo com a porcentagem de PRs inspecionadas em relação ao número total de PAs inspecionadas por cada indivíduo em um dado experimento e (h) a ordem de chegada do indivíduo em cada PR.

O investimento individual na procura por alimento se refere à proporção de vezes que determinado animal foi o responsável pela inspeção de uma plataforma de alimentação em determinada sessão, independentemente dela ser uma PR ou uma PSR. Assumindo que todos os indivíduos dividiam igualmente a atividade de procurar alimento, os animais que procuravam significativamente mais que o esperado foram considerados batedores, enquanto aqueles animais que inspecionavam em uma frequência significativamente menor do que o esperado foram considerados usurpadores. Por outro lado, aqueles indivíduos cujo investimento em inspeção não diferiu do esperado foram considerados oportunistas (*sensu* VICKERY *et al.*, 1991).

A eficácia na procura mede a proporção de casos, dentre todas as PRs inspecionadas pelo grupo, em que cada indivíduo foi o batedor, ou seja, o responsável por encontrar o alimento. Já o desempenho está relacionado à habilidade do indivíduo em utilizar a dica ambiental disponível em cada experimento para localizar as PRs.

RESULTADOS

O grupo de estudo compareceu à Estação de Alimentação em 102 dos 120 dias de experimento. Nestes dias, o grupo participou de 188 sessões e realizou 539 inspeções às plataformas de alimentação (PRs=244 ou 45,3%; PSRs=295 ou 54,7%).

Desempenho geral do grupo

Informações Visuais, Olfativas e Espaciais juntas: Durante os dez dias de duração do experimento 1A, o grupo inspecionou 40 plataformas de alimentação, sendo que 19 destas eram PRs (48%; $Z=2,093$, $p<0,05$) (Figura 10). No experimento 1B, o grupo visitou 30 plataformas de alimentação, das quais 22 eram PRs (73%; $Z=3,744$, $p<0,001$), confirmando a utilização de informações visuais e/ou olfativas e/ou espaciais em conjunto ou isoladamente na tomada de decisões de forrageio dos sagüis. Além disso, apesar da alteração na localização das PRs no primeiro dia do experimento 1B, os sagüis tiveram um desempenho de 100% na primeira sessão deste experimento, o que sugere que as informações perceptivas (visão e/ou olfato) foram mais importantes para a escolha das plataformas a serem visitadas do que a informação espacial.

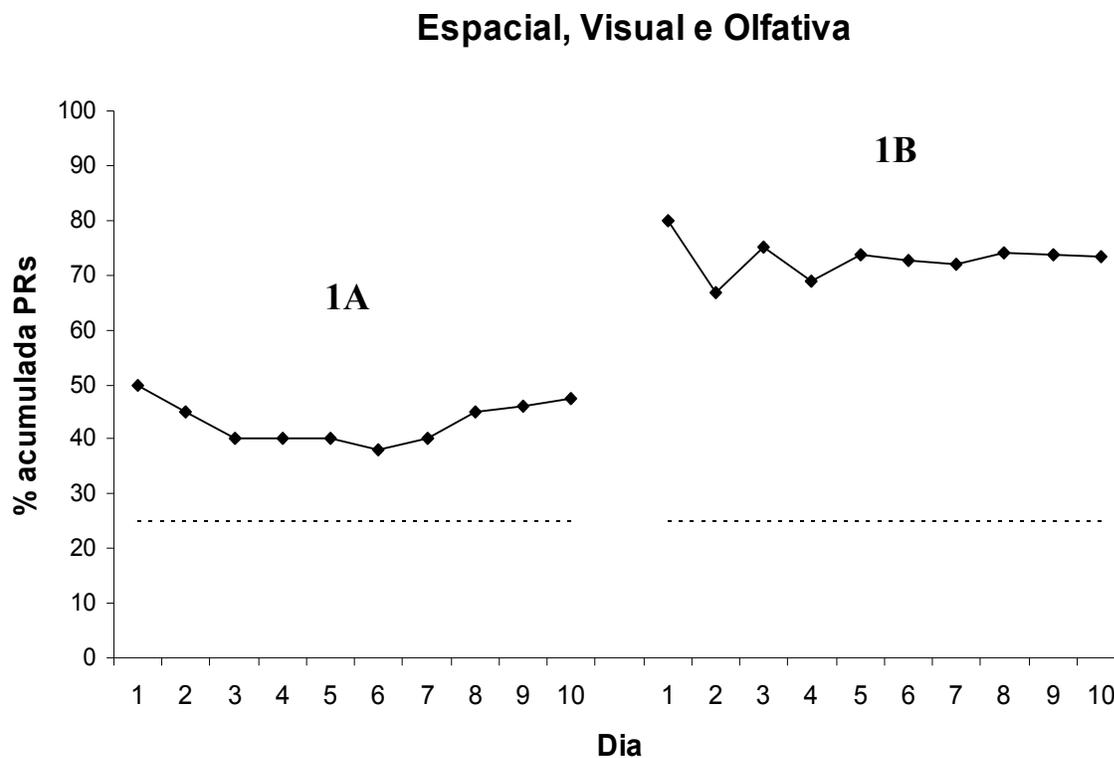


Figura 10: Desempenho do grupo (em porcentagem acumulada das PRs inspecionadas em relação ao número total de PAs inspecionadas) durante os experimentos testando o uso de informações visuais, olfativas e espaciais juntas (Partes A e B). A linha pontilhada mostra o desempenho esperado ao acaso (25%). Os marcadores (♦) indicam os dias nos quais os sagüis visitaram a Estação de Alimentação.

Informação Espacial: Neste experimento os animais mostraram ser capazes de localizar os alimentos baseados apenas no uso de informações espaciais. Em 65% das inspeções os animais selecionaram PRs (22/34; $Z=3,292$, $p<0,001$; Figura 11).

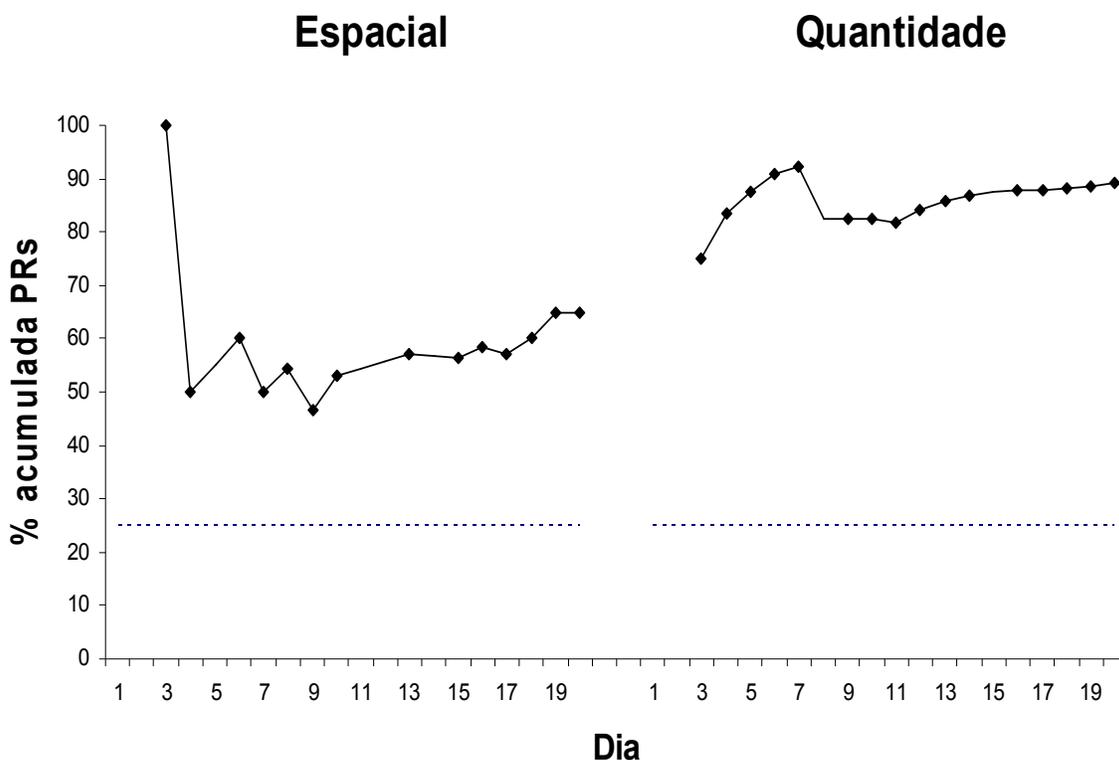


Figura 11: Desempenho do grupo (em porcentagem acumulada das PRs inspeccionadas em relação ao número total de PAs inspeccionadas) durante os experimentos testando o uso de informações espaciais e informações de quantidade de alimento. A linha pontilhada mostra o desempenho esperado ao acaso (25%). Os marcadores (◆) indicam os dias nos quais os sagüis visitaram a Estação de Alimentação.

Informação de Quantidade de Alimento: Como os animais aprenderam a localização das recompensas alimentares no experimento anterior e apresentaram um desempenho acima do esperado ao acaso na localização das PRs também neste experimento (33/37=89%; $Z=5,578$, $p<0,001$; Figura 11), foi possível avaliar se a quantidade de alimento em cada PR influenciou as decisões de forrageio dos sagüis. Assim, a metodologia utilizada para a análise dos dados deste experimento foi a da ‘primeira plataforma inspeccionada’, a qual é baseada na expectativa de que se os macacos utilizarem informações de quantidade de alimento em suas decisões de forrageio, eles irão selecionar a plataforma com maior quantidade de comida (três bananas) como sua primeira escolha de modo mais freqüente do

que o esperado. Como o grupo utilizou as informações espaciais para localizar o alimento com sucesso, foi adotada uma estimativa conservadora de 50% (1/2 PRs) para a seleção da plataforma com mais bananas. Em 9% dos casos a primeira plataforma inspecionada pelo grupo foi uma PSR, enquanto em 39% foi a PR com meia banana e em 52%, a PR com três bananas (Figura 12). As duas inspeções realizadas em PSRs (9%) tiveram Ponta como animal responsável. Ponta foi responsável também por 7 das 9 inspeções realizadas na PR com meia banana, enquanto Cinza e Pequena realizaram 1 inspeção cada uma a esta mesma plataforma. A PR com três bananas foi mais vezes inspecionada por Pequena (6 inspeções), seguida por Cinza e Ponta, com 3 inspeções cada um. A frequência observada por esta análise (12/23=52%; $Z=0,147$, NS) não evidencia que os animais estivessem utilizando de modo eficiente as informações de quantidade de alimento para a escolha da primeira plataforma a ser visitada. Contudo, considerando um esperado de 12,5% (1/8) seria possível afirmar que os animais demonstraram uma preferência em inspecionar a plataforma com maior quantidade de bananas antes das demais ($Z=2,876$, $p<0,01$).

Informação Quantitativa

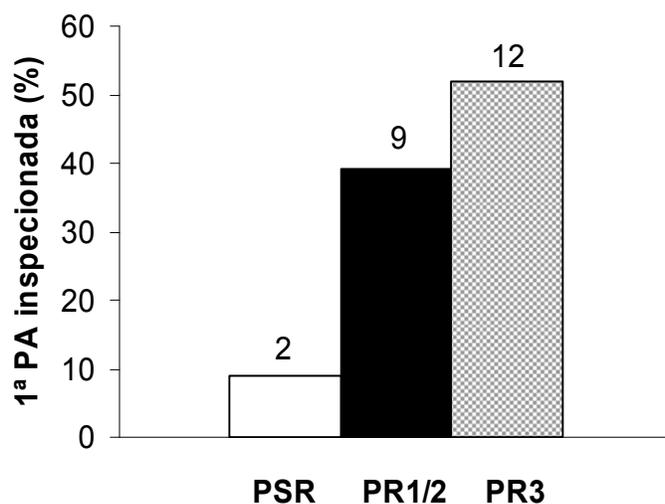


Figura 12: Porcentagem da ‘primeira plataforma inspecionada em cada sessão’ durante o experimento de quantidade de alimento. O número acima de cada barra indica a frequência de inspeções. PSR=plataforma sem recompensa; PR1/2= plataforma com meia banana verdadeira; PR3= plataforma com três bananas verdadeiras.

Controle: Os sagüis não obtiveram um desempenho acima do esperado ao acaso neste experimento ($39/140=28\%$; $Z=0,542$, NS; Figura 13), o que indica que os mesmos não estavam utilizando informações ecológicas não-controladas pelo desenho experimental para localizar as PRs.

Controle

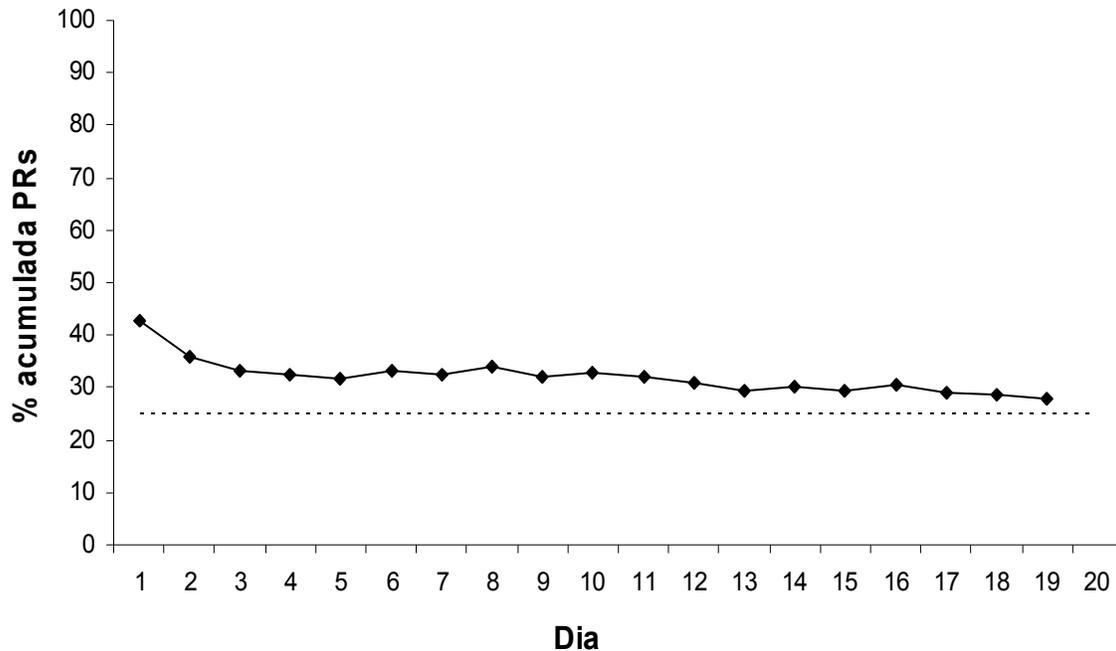


Figura 13: Desempenho do grupo (em porcentagem acumulada das PRs inspecionadas em relação ao número total de PAs inspecionadas) durante o experimento controle. A linha pontilhada mostra o desempenho esperado ao acaso (25%). Os marcadores (◆) indicam os dias nos quais os sagüis visitaram a Estação de Alimentação.

Informação visual: O grupo mostrou um desempenho acima do esperado ao acaso em utilizar as diferenças visuais entre bananas verdadeiras e bananas falsas na seleção das plataformas de alimentação ($63/96=66\%$; $Z=5,654$, $p<0,001$; Figura 14).

Visual

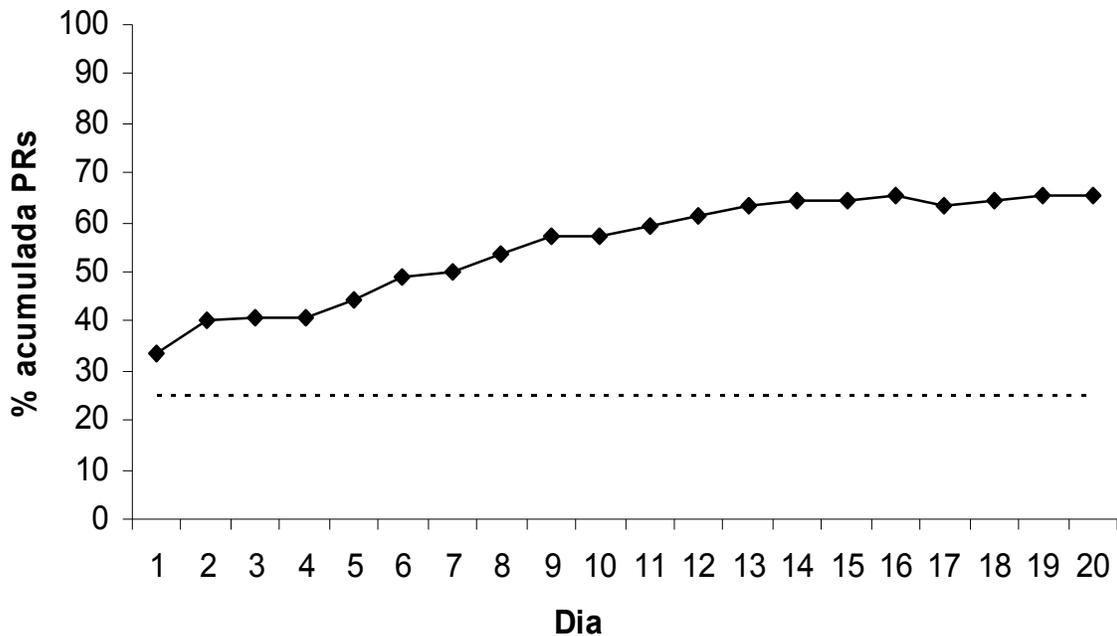


Figura 14: Desempenho do grupo (em porcentagem acumulada das PRs inspecionadas em relação ao número total de PAs inspecionadas) durante o experimento utilizando informação visual. A linha pontilhada mostra o desempenho esperado ao acaso (25%). Os marcadores (◆) indicam os dias nos quais os sagüis visitaram a Estação de Alimentação.

Informação olfativa: Quando a única informação disponível para os sagüis era a informação olfativa, eles não obtiveram um desempenho superior ao esperado ($46/164=28\%$; $Z=0,625$, NS; Figura 15), indicando que não utilizaram o cheiro das bananas verdadeiras para localizar com sucesso as PRs a partir de distâncias maiores que 1 m.

Olfativo

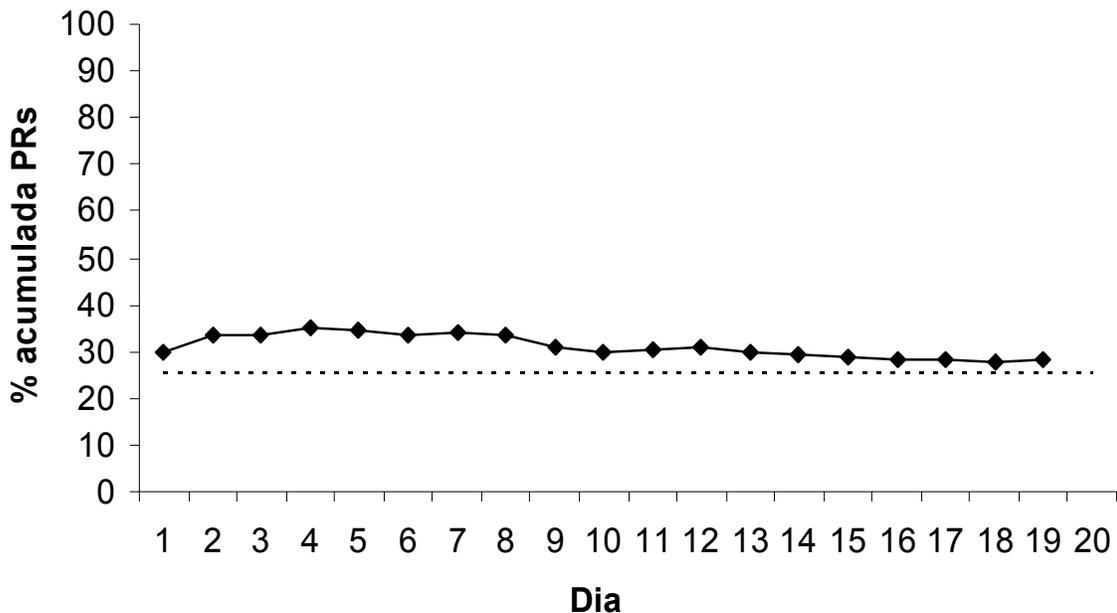


Figura 15: Desempenho do grupo (em porcentagem acumulada das PRs inspecionadas em relação ao número total de PAs inspecionadas) durante o experimento utilizando informação olfativa. A linha pontilhada mostra o desempenho esperado ao acaso (25%). Os marcadores (◆) indicam os dias nos quais os sagüis visitaram a Estação de Alimentação.

Análise das duas primeiras inspeções

A análise das duas primeiras plataformas inspecionadas corrobora os resultados obtidos com a análise do desempenho geral do grupo, onde o mesmo obteve um desempenho significativamente maior que 25% nos experimentos de informação visual, olfativa e espacial juntas (1A+1B), informação espacial sozinha (2 e 3) e informação visual sozinha (5). Da mesma forma, os sagüis não foram capazes de utilizar outro tipo de informação não controlada pelo desenho experimental para a tomada de decisões de forrageio no experimento controle, bem como encontrar as PRs baseados apenas no cheiro das bananas (Tabela 1).

Análises da viabilidade da estratégia “win-return” demonstraram que os sagüis deveriam apenas utilizar esta regra para melhorar o sucesso de seu forrageio nos experimentos onde a localização do alimento era previsível, ou seja, nos experimentos de

informação visual, olfativa e espacial juntas, informação espacial e informação de quantidade de alimento. Nos outros experimentos a utilização desta estratégia não resultaria em um desempenho acima do esperado (ver WR na Tabela 1).

Tabela 1: Desempenho observado (O), frequência esperada ao acaso (E), desempenho teórico se o grupo estivesse utilizando a estratégia de “win-return” (WR) e frequência das duas primeiras plataformas inspecionadas na sessão que eram PRs inspecionadas durante a sessão anterior (VA). Σ é o desempenho (frequência de inspeções de plataformas com recompensa em relação à frequência total das duas (uma) primeiras inspeções). O resultado do Teste Z das Duas Porcentagens e seu respectivo nível de significância também são mostrados.

EXPERIMENTO		0/1	1/1	0/2	1/2	2/2	Σ	Z (p)
Espacial, Visual e Olfativa juntas (1A +1B)	O	1	5	2	9	7	28/42=67%	3,832; p<0,001
	E	4,5	1,5	9,6	7,7	0,6	10/42=25%	
	WR	-	-	1	0	23	46/48=96%	7,096; p<0,001
	VA	4	7	2	5	5	22/35=63%	3,191; p<0,001
Espacial (2)	O	0	9	1	5	3	20/27=74%	3,606; p<0,001
	E	6,75	2,25	4,8	3,9	0,3	6/27=25%	
	WR	-	-	1	0	17	34/36=94%	6,007; p<0,001
	VA	9	7	0	0	1	9/18=50%	1,549; NS
Quantitativa (3)	O	0	13	1	2	7	29/33=88%	5,151; p<0,001
	E	9,75	3,25	5,4	4,3	0,4	8/33=25%	
	WR	-	-	0	0	23	46/46=100%	7,430; p<0,001
	VA	7	10	1	1	4	19/29=66%	3,100; p<0,01
Controle (4)	O	0	2	23	10	1	14/70=20%	-0,708; NS
	E	1,5	0,5	18,2	14,6	1,2	17/70=25%	
	WR	-	-	24	11	1	13/72=18%	-1,014; NS
	VA	19	6	3	1	2	11/37=30%	0,456; NS
Visual (5)	O	0	12	4	14	12	50/72=69%	5,342; p<0,001
	E	9	3	16,1	12,9	1,1	18/72=25%	
	WR	-	-	28	14	0	14/84=17%	-1,330; NS
	VA	23	0	11	6	0	6/57=11%	-2,02; p<0,05
Olfativa (6)	O	2	5	26	11	0	16/81=20%	-0,801; NS
	E	5,25	1,75	19,8	15,9	1,3	20/81=25%	
	WR	-	-	28	16	0	16/88=18%	-1,099; NS
	VA	27	1	4	4	1	7/46=15%	-1,171; NS

De fato, a estratégia “win-return” foi utilizada pelos animais naqueles experimentos onde a localização do alimento era previsível (Informações visuais, olfativas e espaciais juntas e Quantidade de alimento), com exceção do experimento Informação Espacial, onde o resultado não foi significativo, talvez pelo pequeno tamanho da amostra (N=18; Tabela 1). Já no experimento de informação visual, os animais obtiveram uma performance significativamente inferior à esperada ao acaso. Embora tal resultado seja sugestivo da adoção de uma estratégia “win-shift”, a melhor explicação para esta observação é que os animais estavam utilizando de maneira eficiente a informação visual para localizar as PRs.

Hierarquia social

Foram registrados 54 casos de interações agonísticas após o desaparecimento de Buba. As interações registradas quando Buba fazia parte do grupo não foram incluídas na análise porque o animal somente participou de dois experimentos e isto poderia tendenciar os resultados. Por este mesmo motivo, os dados referentes a Buba não são utilizados em algumas análises individuais.

As duas fêmeas adultas, Escova e Cinza, parecem ser os animais dominantes do grupo, sendo as autoras, respectivamente, de 84% e 82% das interações agonísticas das quais participaram. Escova foi autora de um menor número de agressões físicas (n=3) que Cinza (n=14), porém, foi o animal que realizou o maior número de suplantações (n=18). A fêmea jovem Pequena foi autora de 24% das interações agonísticas das quais participou. Na grande maioria das vezes, o animal agredido por ela foi o macho adulto Ponta. Esse indivíduo, por sua vez, foi o animal que mais vezes foi suplantado ou agredido (n=25) e nunca agrediu (Figura 16). A frequência de interações agonísticas recebidas foi significativamente diferente entre os membros do grupo ($\chi^2=22,889$, g.l.=3, $p<0,001$), bem como a frequência das interações realizadas ($\chi^2=35,334$, g.l.=3, $p<0,001$), sugerindo que as fêmeas adultas Cinza e Escova eram os indivíduos dominantes do grupo e o macho adulto Ponta, o mais subordinado.

A taxa de interações agonísticas por hora de observação dos animais foi de aproximadamente 1 interação por hora (0,95/h). Quando calculamos esta taxa levando em consideração o tamanho do grupo, temos 0,22 interações agonísticas por indivíduo por hora.

RECEPTOR						
AUTOR	Escova	Cinza	Pequena	Ponta	TOTAL	Ind. Dom.
Escova	.	5	6	10	21	0,84
Cinza	4	.	13	10	27	0,82
Pequena	0	1	.	5	6	0,24
Ponta	0	0	0	.	0	0
TOTAL	4	6	19	25	54	

Figura 16: Distribuição das interações agonísticas (suplantações e ataques) entre os membros do grupo estudado. O índice de dominância, medido como a proporção de agressões realizadas por cada indivíduo em relação ao total de interações das quais participou, também é mostrado.

Estratégias individuais de forrageio

Os animais apresentaram diferenças significativas quanto ao tempo que levaram entre a chegada do grupo à Estação de Alimentação e sua primeira visita a uma plataforma de alimentação. Enquanto Ponta visitava sua primeira plataforma significativamente antes dos outros membros do grupo (mediana=2 minutos), Escova e Buba visitavam significativamente mais tarde que os demais (mediana=5 minutos; Tabela 2).

Escova também passou significativamente menos tempo nas PRs (mediana=1 minuto) do que os outros animais do grupo (mediana=2 minutos), já que chegava depois e enquanto estava comendo, os outros membros do grupo continuavam na plataforma. O número de visitas realizadas a plataformas de alimentação em cada sessão por cada indivíduo também variou significativamente. Ponta visitou, em média, 1,9 plataformas por sessão, enquanto Escova e Buba visitaram, em média, 1,2 (Tabela 2).

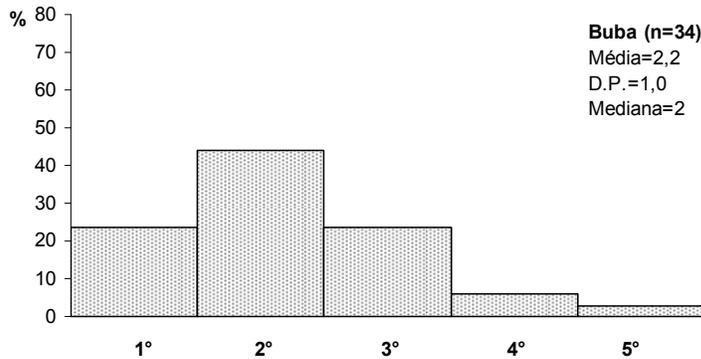
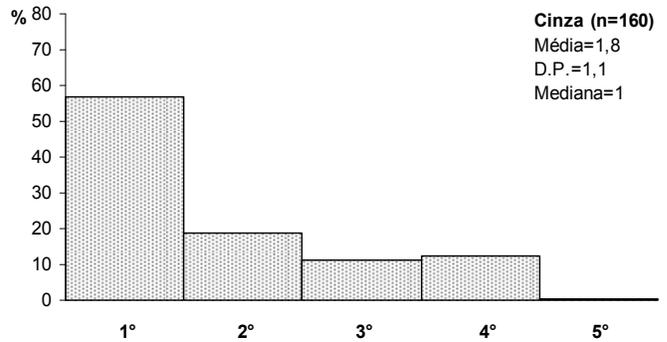
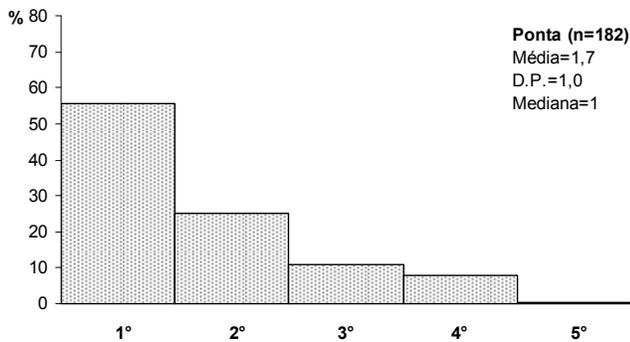
Os dados referentes à eficácia mostram que, Ponta e Cinza encontraram, respectivamente, 42% e 37% das PRs utilizadas pelo grupo. A fêmea jovem Pequena, por sua vez, foi a responsável por encontrar 15% das PRs. Buba foi responsável por encontrar 12% das PRs, enquanto Escova encontrou apenas 1% das mesmas (Tabela 2).

Tabela 2: Comparação de aspectos do comportamento de forrageio de cada sagüi do grupo de estudo. Latência da primeira visita a uma plataforma de alimentação após a chegada do grupo à Estação de Alimentação (latência), tempo gasto nas plataformas com recompensa (tempo), número de visitas às plataformas de alimentação por sessão (número de visitas), porcentagem de visitas com alimentação quando o animal inspecionou a PR (% de alimentação) e eficácia de forrageio. Os valores mostrados são, média \pm desvio padrão, mediana (entre parênteses) e tamanho da amostra (n). A probabilidade de diferenças entre os indivíduos pelo teste de Kruskal-Wallis (K-W) também é apresentada.

Parâmetros	Indivíduo					K-W
	Ponta	Cinza	Buba	Pequena	Escova	
Latência	3,8 \pm 5,2 (2) (n=169)	4,9 \pm 8,0 (3) (n=164)	6,3 \pm 5,8 (5) (n=35)	3,9 \pm 4,6 (3) (n=155)	5,8 \pm 5,5 (5) (n=142)	p<0,001
Tempo	2,1 \pm 1 (2) (n=182)	2,6 \pm 1,4 (2) (n=160)	2,3 \pm 1,0 (2) (n=34)	2,4 \pm 1,3 (2) (n=161)	1,5 \pm 0,9 (1) (n=150)	p<0,001
Número de visitas	1,9 \pm 1,1 (1,5) (n=316)	1,7 \pm 1,0 (1) (n=282)	1,2 \pm 0,5(1) (n=42)	1,7 \pm 0,9 (2) (n=271)	1,2 \pm 0,5(1) (n=171)	p<0,001
% de alimentação	97% (n=103)	98% (n=91)	100% (n=8)	91% (n=37)	100% (n=4)	-
Eficácia de forrageio	0,42	0,37	0,12	0,15	0,01	-

Se os animais estivessem investindo o mesmo tempo na inspeção das plataformas, se esperaria que cada indivíduo realizasse 136 inspeções durante o estudo, assim, o macho adulto Ponta (223/543; $Z=5,629$; $p<0,001$) e a fêmea adulta Cinza (193/543; $Z=3,781$; $p<0,001$) comportaram-se como batedores, inspecionando um maior número de plataformas do que o esperado, enquanto a fêmea adulta Escova (14/543; $Z=-10,715$; $p<0,001$) e a fêmea juvenil Pequena (98/543; $Z=-2,787$; $p<0,01$) inspecionaram muito poucas plataformas comportando-se como usurpadoras. Buba teve uma frequência de procura bastante próxima à esperada pela composição do grupo e, por isso, foi classificado como oportunista (esta análise considerou apenas os dados coletados antes de seu desaparecimento do grupo) (15/103; $Z=-1,032$; NS). Essas estratégias também ficam evidentes em relação à ordem de

chegada de cada indivíduo às PRs (K-W=138,322; $p < 0,001$; N=687; g.l.=4; Ponta=Cinza<Pequena<Buba<Escova; Figura 17). Os batedores Ponta e Cinza foram significativamente mais vezes os primeiros animais a chegarem às PRs (56% e 57%, respectivamente). Pequena chegava geralmente em segundo lugar (49% das visitas), enquanto Escova foi frequentemente o terceiro animal a visitar as PRs (51% dos casos), evidenciando suas posições de usurpadoras. Nos experimentos em que Buba esteve presente, ele foi o segundo animal a chegar em 44% das suas visitas a PRs.



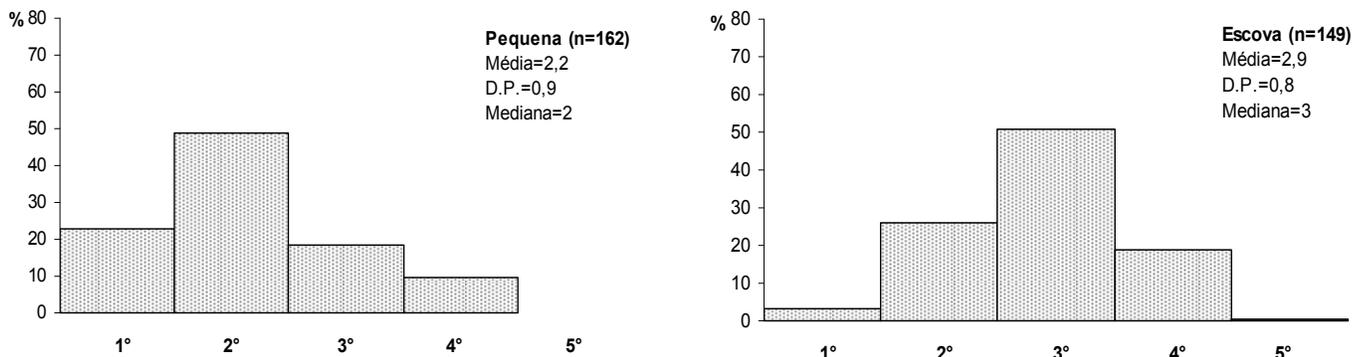


Figura 17: Porcentagem de visitas em que o animal foi o primeiro, segundo, terceiro, quarto e quinto animal do grupo a chegar a plataformas com recompensa. O tamanho da amostra, a média, o desvio padrão e a mediana da ordem de chegada também são fornecidas.

A análise do desempenho individual quanto ao uso das informações ecológicas na tomada de decisões de forrageio, mostrou diferenças entre os indivíduos. Enquanto o batedor Ponta apresentou evidência de ter utilizado de maneira eficiente as informações em todos os experimentos nos quais o grupo apresentou um desempenho acima do acaso, o oportunista Buba e a usurpadora Escova não apresentaram desempenho acima do acaso em nenhum experimento (Tabela 3).

Com base na proporção de PRs em que o animal foi o responsável pela inspeção e comeu, foram encontradas evidências da “vantagem do batedor” com relação aos usurpadores. Os animais que inspecionaram uma PR, ou seja, que a visitaram pela primeira vez na sessão, obtiveram uma “vantagem do batedor”, comendo em 97% dos casos (veja os dados individuais de “% de alimentação” na Tabela 2), enquanto os indivíduos que visitaram as PRs mais tarde alimentaram-se em 92% dos casos ($Z=2,713$, $p<0,01$).

Tabela 3: Desempenho individual em cada experimento calculada como a porcentagem de inspeções a plataformas com recompensa em relação ao número total de inspeções. Os resultados do Teste das Duas Porcentagens (Z) e do Teste Exato de Fisher (p) também são mostrados. Os desempenhos significativamente acima do esperado (25%) são apresentados em negrito.

Experimento						
Indivíduo	Visual, olfativa e espacial	Espacial	Quantidade	Controle	Visual	Olfativo
BATEDOR						
Ponta	15/19=79% Z=3,328*	14/21=67% Z=2,710**	13/16=81% Z=3,188**	18/62=29% Z=0,506 ^{NS}	22/31=71% Z=3,622*	20/74=27% Z=0,281 ^{NS}
Cinza	18/26=69% Z=3,195**	5/8=62% p=0,40 ^{NS}	7/8=87% p=0,23 ^{NS}	19/58=33% Z=0,922 ^{NS}	22/34=65% Z=3,292*	21/59=36% Z=1,252 ^{NS}
OPORTUNISTA						
Buba	7/13=54% Z=1,505 ^{NS}	1/2=50% p=1 ^{NS}	- -	- -	- -	- -
USURPADOR						
Pequena	0/7=0% p=1,00 ^{NS}	0/0=0% -	11/11=100% p=0,16 ^{NS}	2/18=11% p=0,66 ^{NS}	17/29=59% Z=2,596**	7/33=21% Z=-0,365 ^{NS}
Escova	1/6=17% p=1,00 ^{NS}	2/3=67% p=0,46 ^{NS}	1/1=100% p=1,00 ^{NS}	0/3=0% p=1,00 ^{NS}	1/1=100% p=1,00 ^{NS}	0/0=0% -

Legenda: -= o indivíduo não participou deste experimento; 0/0=o indivíduo participou do experimento, porém não realizou nenhuma inspeção; *=p<0,001; **=p<0,01; ^{NS}=não significativo.

DISCUSSÃO

Os híbridos de *C. jacchus* x *C. penicillata* mostraram evidências da utilização de informações espaciais associadas a informações perceptivas e de informações espaciais e visuais de maneira isolada. Estes dados concordam com aqueles apresentados por BICCA-MARQUES & GARBER (2004), que verificaram a utilização destas informações por *A. nigriceps*, *S. imperator*, *S. fuscicollis* e *C. cupreus*. MACDONALD *et al.* (1994) também verificaram a utilização de informação espacial em *C. jacchus*, o que sugere que a memória espacial de sagüis, como a de outros primatas (MENZEL, 1973; MACDONALD, 1994; MACDONALD & WILKIE, 1990), desempenha um importante papel nas suas tomadas de decisões de forrageio. Os híbridos estudados, no entanto, apresentaram fraca evidência do uso de informação de quantidade de alimento e não foram capazes de utilizar informações olfativas isoladas para melhorar o seu desempenho na localização do alimento.

As informações perceptivas foram mais salientes do que as informações espaciais, pois quando os animais foram confrontados com uma situação de conflito entre informações perceptivas e espaciais no início do experimento 1B, eles utilizaram preferencialmente as informações visuais e/ou olfativas disponíveis. Como os animais não apresentaram evidências da utilização de informações olfativas de modo isolado, podemos inferir que a informação utilizada, neste caso, foi a visual. Apesar deste estudo envolver um único grupo e apenas uma Estação de Alimentação, este resultado corrobora o observado por BICCA-MARQUES & GARBER (2004) com *S. imperator*, *S. fuscicollis*, *C. cupreus* e *A. nigriceps*, mas contraria os resultados de GARBER & DOLINS (1996) e GARBER & PACIULLI (1997) para *S. mystax* e *C. capucinus*, respectivamente. Segundo BICCA-MARQUES (2000), a predominância das informações perceptivas sobre as informações espaciais pode estar relacionada ao fato de que um local de alimentação precisa ser detectado antes que sua localização seja aprendida. E esta detecção deve ocorrer através de informações perceptivas. No entanto, os animais do grupo já conheciam a localização das plataformas com recompensa e não é possível saber se antes de chegarem à Estação de Alimentação os animais tinham a intenção de voltar a estes locais. Deste modo, com base nos dados disponíveis, não é possível rejeitar a hipótese de que na primeira sessão do

experimento 1B os sagüis retornariam diretamente às plataformas onde recebiam alimento no experimento 1A, utilizando uma estratégia de forrageio “win-return”. Mas ao aproximarem-se da Estação de Alimentação, detectaram, visualmente, que a localização do alimento havia mudado e dirigiram-se com sucesso às novas plataformas com recompensa. Além disso, as informações espaciais são mais variáveis que a informação visual, a qual se refere a uma representação mental do que pode e não pode ser utilizado como alimento. Deste modo, aprender a identificar um item alimentar, o que é baseado na percepção, proporciona informação por longos períodos de tempo. Por outro lado, devido a variações temporais na fenologia e disponibilidade de recursos, a informação espacial deve ser monitorada e atualizada constantemente para garantir um forrageio eficiente (BICCA-MARQUES, 2000).

A estratégia “win-return” foi utilizada pelos animais em dois dos experimentos onde a localização do alimento era previsível (Informações Visuais, Olfativas e Espaciais juntas e Quantidade de Alimento). No entanto, durante o experimento Informação Espacial, os sagüis não apresentaram evidências da utilização desta estratégia, como seria esperado. Isso pode ser decorrência de uma amostra pequena. Sua habilidade em usar esta estratégia fica evidente no experimento de Quantidade de Alimento, no qual os animais utilizaram esta estratégia de maneira bastante consistente. De acordo com os resultados obtidos por MACDONALD *et al.* (1994), *C. jacchus* é capaz de utilizar a estratégia “win-return” para melhorar seu sucesso no forrageio. Ainda segundo estes autores, as condições ambientais podem determinar quais estratégias devem ser utilizadas.

As análises do experimento sobre quantidade de alimento mostraram um resultado compatível com aquele encontrado no estudo de BICCA-MARQUES (2000). Quando consideramos um desempenho esperado de 12,5% (1/8), os animais demonstraram uma preferência em visitar a plataforma com maior quantidade de bananas como primeira escolha. No entanto, ao levarmos em conta que os animais do grupo já conheciam a localização das duas plataformas com recompensa, os dados não evidenciaram que os animais estivessem utilizando de modo eficiente as informações de quantidade de alimento para a escolha da primeira plataforma visitada. Estes resultados, no entanto, podem decorrer de uma maior utilização da plataforma com menos alimento por parte do macho adulto Ponta, já que este foi responsável por sete inspeções, das nove realizadas pelo grupo

à plataforma com meia banana. Ponta foi classificado como batedor e era subordinado às fêmeas adultas. Talvez para evitar o confronto direto com outros membros de maior posição hierárquica, ou mesmo para dar prioridade de acesso ao alimento às fêmeas adultas (veja BICCA-MARQUES, 2003; BOX, 1997), ele ia diretamente para uma plataforma onde havia menos alimento e que, portanto, era menos disputada e preferida. Isto explicaria o desempenho do grupo neste experimento.

De acordo com KAMIL (1994) apesar dos animais não terem obtido um desempenho significativo no experimento utilizando informações olfativas, isto não significa, necessariamente, que os animais não seriam capazes de resolver este tipo de problema de forrageio. Talvez os indivíduos necessitassem de mais tempo ou de condições diferentes daquelas disponibilizadas neste experimento. De qualquer forma, é possível afirmar que os resultados obtidos neste estudo concordam com os encontrados por BICCA-MARQUES & GARBER (2004) e GARBER & DOLINS (1996) para outros primatas neotropicais, os quais também não mostraram evidências na utilização de informações olfativas para a localização de plataformas de alimentação iscadas com bananas verdadeiras. Trabalhos a respeito dos genes referentes aos receptores olfativos (GILAD *et al.*, 2004; WINNETT & MUNDY, 2003) evidenciam uma deterioração do repertório olfativo dos primatas do Novo Mundo, o que pode ter interferido na evolução da acuidade olfativa destes primatas. De acordo com EPPLE (1986) (*apud* LAZARO-PEREA *et al.*, 1999), no entanto, os calitriquíneos possuem um órgão vômero-nasal bem desenvolvido, conectado tanto com a cavidade oral, quanto com a nasal, o que constituiria um sistema químico-sensório provavelmente independente e adicional. *Callithrix* spp. destaca-se dentre os primatas do Novo Mundo por sua intensa utilização de marcação com feromônios para prevenir a entrada de potenciais competidores na área de vida do grupo, identificar fontes de alimentação e monitorar as condições reprodutivas dos indivíduos do grupo (NOGUEIRA *et al.*, 2001). Além disso, dentre os primatas antropóides, *Callithrix* spp. parecem ter as mais elaboradas glândulas epidérmicas de odor e os comportamentos de marcação mais desenvolvidos, sugerindo que a comunicação química seja de extrema importância para este gênero (EPPLE *et al.*, 1993). As informações químicas disponibilizadas por estes animais são apontadas também como responsáveis pela inibição dos ciclos ovarianos das fêmeas subordinadas por parte da fêmea dominante do grupo (ABBOTT, 1985). Sendo assim,

apesar destes animais demonstrarem uma utilização contínua de informações olfativas em sua comunicação química, talvez o seu sistema sensorial não tenha o mesmo desenvolvimento em relação aos odores provenientes do alimento ou o fato do desenho experimental ter utilizado um alimento (bananas) ausente na dieta natural dos sagüis tenha interferido nos resultados.

Dados referentes à distribuição das interações agonísticas sugerem que as fêmeas adultas Escova e Cinza eram os indivíduos de mais alta posição hierárquica no grupo. A observação de cópulas entre o macho adulto Ponta e Cinza sugere que ela era a fêmea dominante do grupo. De acordo com a organização social conhecida para *C. jacchus*, o par reprodutivo do grupo deveria ser dominante sobre todos os outros animais (EVANS & POOLE, 1983; INGRAM, 1977; ROTHE & DARMS, 1993). No entanto, os resultados mostram que o único macho do grupo parecia ser o animal de menor posição hierárquica. Esta informação aliada à quantidade de vezes que Buba foi observado carregando o filhote (9 vezes em 20 episódios de carregamento para o grupo) pode ser um indício de que este animal era um macho adulto e dominante. De acordo com DIGBY (1995), além do par reprodutivo ser dominante sobre todos os outros membros do grupo, os indivíduos mais jovens devem ser subordinados aos mais velhos. Também segundo esta autora, o sexo não parece influenciar a posição hierárquica de um indivíduo, contudo, estudos recentes têm demonstrado que em várias espécies de calitriquíneos, as fêmeas têm prioridade de acesso ao alimento (BOX, 1997; BOX *et al.*, 1999; MICHELS, 1998; veja também BICCA-MARQUES, 2003), o que poderia explicar os resultados obtidos neste estudo. Além disso, era bastante comum a observação de todos os animais do grupo alimentando-se juntos em uma mesma plataforma, indicando um alto grau de tolerância e sugerindo um baixo nível de competição por alimento no grupo, o que pode ser explicado pelo fato dos grupos de *Callithrix* spp. serem formados por famílias estendidas, ou, pelo menos, pelos animais reprodutores e seus parentes próximos (DIGBY & BARRETO, 1993). Um alto grau de tolerância e pouca competitividade também foram observados por BICCA-MARQUES para *S. fuscicollis* (2000). A taxa de interações agonísticas encontrada entre os indivíduos foi bem maior do que a mostrada por DIGBY (1994) (*apud* SUSSMAN *et al.*, 2005) para *C. jacchus* (0,051/ind/h). No entanto, a taxa encontrada nesta pesquisa refere-se ao forrageio dos animais, período no qual a probabilidade de competição é maior.

Provavelmente, se o tempo gasto pelo grupo em outras atividades fosse incluído nesta análise, o número de interações agonísticas por indivíduo por hora diminuiria.

A eficácia foi consistente com o modo como os animais comportaram-se durante as atividades de forrageio, ou seja, os animais mais eficazes no forrageio foram aqueles que investiram mais na inspeção das plataformas. Todos os membros do grupo procuraram ativamente por comida e agiram como usurpadores durante pelo menos algumas visitas às plataformas. Apesar de Escova ser raramente a primeira a chegar a uma plataforma, Pequena em várias ocasiões agiu como batedora. Os animais classificados como batedores ou oportunistas, freqüentemente agiam como usurpadores e utilizavam alimento encontrado por outros membros do grupo. Isto acontecia porque, apesar de um indivíduo poder monopolizar uma PR, a quantidade de comida disponível em cada uma (uma banana, exceto durante o experimento quantidade de alimento) era maior do que a necessária para saciar um único sagüi.

O macho adulto Ponta foi, freqüentemente, o primeiro animal a chegar à Estação de Alimentação e a descer nas plataformas. De acordo com os dados referentes às interações agonísticas, no entanto, este animal era o mais suplantado quando o grupo comia junto em uma mesma plataforma. A fêmea juvenil, Pequena, por sua vez, foi a receptora da grande maioria das agressões físicas realizadas pelo grupo, o que pode ser explicado pela tolerância que os adultos costumam ter com os filhotes e deixam de ter, a medida que os mesmos vão crescendo (ROTHER & DARMS, 1993).

A fêmea adulta Escova utilizava uma estratégia de usurpadora, chegando depois dos outros animais nas plataformas de alimentação, o que influenciou o seu tempo de permanência nas plataformas com recompensa. Os outros animais normalmente permaneciam na plataforma após a chegada de Escova, mesmo que não estivessem comendo, o que aumentou seu tempo de permanência nas mesmas. Deste modo, o baixo tempo de permanência em plataformas com recompensa obtido por Escova, quando comparado ao tempo de permanência dos outros animais do grupo, não demonstra que este animal não tivesse acesso ao alimento. Ao contrário, este animal foi o autor do maior número de suplantações registradas, o que pode evidenciar um privilégio no acesso à comida. Cinza, a outra fêmea adulta do grupo, também mostrava evidências de ter acesso privilegiado ao alimento. Independente de ser o primeiro animal a chegar a uma plataforma

com recompensa, esta fêmea foi a autora da maior parte das agressões físicas direcionadas aos outros membros do grupo, o que, freqüentemente, lhe garantia prioridade ao alimento. De acordo com BICCA-MARQUES (2003), as fêmeas talvez selecionem os machos que mais ajudem nos cuidados com a prole, que invistam na vigilância contra predadores e, finalmente, permitam-las prioridade de acesso aos locais de alimentação.

Estudos anteriores realizados com outras espécies suportam que os animais dominantes tendem a se comportar como usurpadores, enquanto os mais subordinados comportam-se como batedores (BICCA-MARQUES & GARBER, 2004, 2005; BOLEN & GREEN, 1997; DRAPIER *et al.*, 1999; KOOPS & GIRALDEAU, 1996). Os animais que se comportam como usurpadores podem obter vantagens por consumirem alimentos encontrados por outros animais com um esforço de procura reduzido e menor risco de predação (DI BITETTI & JANSON, 2001). Os resultados obtidos neste estudo, no entanto, não evidenciaram qualquer relação entre a dominância observada e as estratégias de forrageio utilizadas.

No grupo estudado, os batedores apresentaram uma “vantagem do batedor”, ou seja, os animais que chegavam primeiro às plataformas de alimentação, tinham vantagens sobre os usurpadores na freqüência de visitas nas quais se alimentavam. Esta vantagem, no entanto, apesar de estatisticamente significativa, foi apenas 5% maior que o sucesso dos usurpadores. Provavelmente esta pequena diferença não tenha grandes implicações ecológicas para o forrageio destes animais, já que os mesmos também tiveram um retorno alimentar em mais de 90% dos casos. BICCA-MARQUES & GARBER (2005) também observaram uma diferença significativa na proporção de visitas com alimentação entre os batedores e usurpadores, para todos os seus grupos de estudo, no entanto, corroborando os resultados obtidos neste estudo, esta diferença foi relativamente pequena (no máximo 10%).

Os animais estudados apresentaram diferenças individuais no desempenho nos experimentos. No experimento com informações olfativas, visuais e espaciais juntas, apenas os batedores demonstraram estar utilizando, de fato, informações ecológicas. Este resultado não concorda com aquele encontrado por BICCA-MARQUES & GARBER (2005), que não encontraram diferenças significativas na utilização de informação ecológica entre batedores e usurpadores na maior parte dos experimentos utilizados. Nos

experimentos com informações espaciais e de quantidade de alimento, apenas Ponta apresentou um desempenho significativo, no entanto, a análise do desempenho de outros indivíduos pode ter sido comprometida pelo pequeno tamanho das amostras, o que não deixa claro se estes animais utilizaram ou não informações ecológicas para a tomada de decisões de forrageio.

Em suma, tanto os aspectos ecológicos quanto os aspectos sociais do forrageio mostraram-se indispensáveis para as tomadas de decisão pelos diferentes animais do grupo. Alguns dos sagüis demonstram uma maior utilização de informações ecológicas para a procura do alimento, enquanto outros parecem se basear de forma mais marcante em informações sociais. Portanto, os resultados desta pesquisa corroboram a declaração de que uma das conseqüências de viver em grupo é a de que as decisões individuais de procura por alimento devem levar em conta tanto as informações ecológicas quanto as sociais e a utilização de um modelo de forrageio batedor-usurpador evidencia a utilização destes dois tipos de informação de maneira integrada durante o forrageio dos sagüis (BICCA-MARQUES, 2000, BOLEN & GREEN, 1997, este estudo).

Trabalhos futuros devem utilizar esta metodologia para verificar se animais puros de *C. jacchus* e *C. penicillata* apresentam as mesmas habilidades cognitivas durante o forrageio. Comparações entre estas espécies e outros animais do gênero devem ser contempladas para avaliar se existem diferenças entre as estratégias individuais de forrageio utilizadas por indivíduos dominantes e subordinados e se diferenças na utilização dos recursos são refletidas em diferenças no uso de dicas ecológicas. Diferenças entre essas duas espécies não são esperadas devido à grande semelhança em seus hábitos alimentares, bem como entre o tamanho de sua área de vida (ALONSO & LANGGUTH, 1989; RYLANDS & FARIA, 1993), porém, outros trabalhos com animais deste gênero podem esclarecer aspectos que não foram contemplados, além de corroborar ou não os resultados obtidos com este trabalho. Além disso, faz-se importante determinar de que modo ocorre a utilização de diferentes tipos de informações por várias outras espécies de primatas de modo que no futuro possam ser feitas comparações entre as espécies estudadas. Diferenças entre os aspectos cognitivos do conhecimento, bem como as diversas formas de utilização das informações sociais podem ajudar a elucidar a evolução da inteligência nos primatas antropóides, conforme proposto por BICCA-MARQUES & GARBER (2005).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABBOTT, D.H. 1985. Social suppression of reproduction in subordinate marmoset monkeys (*Callithrix jacchus jacchus*). In: **A Primatologia no Brasil**. (MELLO, M. T. Ed.) Imprensa Universitária, Minas Gerais, pp. 15-31.
- ALONSO, C. & LANGGUTH, A. 1989. Ecologia e comportamento de *Callithrix jacchus* (Primates, Callitrichidae) numa ilha de floresta Atlântica. **Revista Nordestina de Biologia**, 6: 37-107.
- ALONSO, C., FARIA, D.S.D., LANGGUTH, A., SANTEE, D.F. 1987. Variação da pelagem na área de intergradação entre *Callithrix jacchus* e *Callithrix penicillata*. **Revista Brasileira de Biologia**, 47(4): 465-470.
- BARTA, Z. & GIRALDEAU, L.A. 1998. The effect of dominance on the use of alternative foraging tactics: A phenotype-limited producing-scrounging game. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, 42: 217-223.
- BAUM, K.A. & GRANT, W.E. 2001. Hummingbird foraging behavior in different patch types: simulation of alternative strategies. **Ecological Modelling**, 137: 201–209.
- BICCA-MARQUES, J.C. 2000. **Cognitive aspects of within-patch foraging decisions in wild diurnal and nocturnal New World monkeys**. Ph.D. thesis, University of Illinois.
- BICCA-MARQUES, J.C. 2003. Sexual selection and the evolution of foraging behavior in male and female tamarins and marmosets. In: **Sexual Selection and Reproductive Competition in Primates: New Perspectives and Directions**. (NORMAN, Ed.). American Society of Primatologists, Oklahoma, pp. 455-475.
- BICCA-MARQUES, J.C. 2005. The win-stay rule in foraging decisions by free-ranging titi monkeys (*Callicebus cupreus cupreus*) and tamarins (*Saguinus imperator imperator* and *Saguinus fuscicollis weddelli*). **Journal of Comparative Psychology**, 119(3): 343-351.
- BICCA-MARQUES, J.C. & GARBER, P.A. 2003. Experimental field study of the relative costs and benefits to wild tamarins (*Saguinus imperator* and *S. fuscicollis*) of exploiting contestable food patches as single and mixed-species troops. **American Journal of Primatology**, 60: 139-153.
- BICCA-MARQUES, J.C. & GARBER, P.A. 2004. Use of spatial, visual, and olfactory information during foraging in wild nocturnal and diurnal anthropoids: a field experiment comparing *Aotus*, *Callicebus*, and *Saguinus*. **American Journal of Primatology**, 62(3): 171-187.

- BICCA-MARQUES, J.C. & GARBER, P.A. 2005. Use of ecological information in tamarin foraging decisions. **International Journal of Primatology**, 26(6):1321-1345.
- BOLEN, R.H. & GREEN, S.M. 1997. Use of olfactory cues in foraging by owl monkeys (*Aotus nancymai*) and capuchin monkeys (*Cebus apella*). **Journal of Comparative Psychology**, 111: 152-158.
- BOX, H.O. 1997. Foraging strategies among male and female marmosets and tamarins (Callitrichidae): New perspectives in an underexplored area. **Folia Primatologica**, 68: 296-306.
- BOX, H., YAMAMOTO, M.E., LOPES, F.A. 1999. Gender differences in marmosets and tamarins: responses to food tasks. **International Journal of Comparative Psychology**, 12: 59-70.
- BURKE, D. & FULHAM, B.J. 2003. An evolved spatial memory bias in a nectar-feeding bird? **Animal Behaviour**, 66: 695-701
- CANT, J.G.H. & TEMERIN, L.A. 1984. A conceptual approach to foraging adaptations in primates. *In: Adaptations for Foraging in Nonhuman Primates.* (RODMAN, P.S. & CANT, J.G.H., Eds). Columbia University Press, New York, pp. 304-342.
- COIMBRA-FILHO, A.F. 1970. Acerca de um caso de hibridismo entre *Callithrix jacchus* (L., 1758) X *C. geoffroyi* (Humbolt, 1812) (Callitricidae, Primates). **Revista Brasileira de Biologia**, 30(4):507-517.
- COIMBRA-FILHO, A.F. 1971. Os sagüis do gênero *Callithrix* da região oriental brasileira e um caso de duplo-hibridismo entre três de suas formas. **Revista Brasileira de Biologia**, 31(3): 377-388.
- COIMBRA-FILHO, A.F. 1978. Sobre um caso de triplo-hibridismo em *Callithrix* (Callitrichidae, Primates). **Revista Brasileira de Biologia**, 38(1): 61-71.
- COIMBRA-FILHO, A.F. 1984. Situação atual dos calitriquídeos que ocorrem no Brasil (Callitrichidae – Primates). *In: A Primatologia no Brasil.* (MELLO, M.T. Ed). Sociedade Brasileira de Primatologia. pp. 15- 33.
- COIMBRA-FILHO, A.F. & MITTERMEIER, R.A. 1974. New data on the taxonomy of the Brazilian marmosets of the genus *Callithrix* (Erxleben, 1777). **Folia Primatologica**, 20(1973): 241-264.
- COIMBRA-FILHO, A.F. & MITTERMEIER, R.A. 1976. Exudate-eating and tree-gouging in marmosets. **Nature**, 262(5569): 630.
- COIMBRA-FILHO, A.F., PISSINATTI, A., RYLANDS, A.B. 1993. Experimental multiple hybridism among *Callithrix* species from eastern Brazil. *In: Marmosets and*

- Tamarins: Systematics, Behaviour and Ecology** (RYLANDS, A.B. Ed.). Oxford University Press. New York.
- DI BITETTI, M.S. & JANSON, C.H. 2001. Social foraging and the finder's share in capuchin monkeys, *Cebus apella*. **Animal Behaviour**, 62(1): 47-56.
- DIETZ, J.M. & BAKER, A.J. 1993. Polygyny and female reproductive success in golden lion tamarins, *Leontopithecus rosalia*. **Animal Behaviour**, 46: 1067-1078.
- DIGBY, L.J. 1995. Social organization in a wild population of *Callithrix jacchus*: II. Intragroup social behavior. **Primates**, 36: 361-375.
- DIGBY, L.J. & BARRETO, C.E. 1993. Social organization in a wild population of *Callithrix jacchus*. **Folia Primatologica**, 61: 123-134.
- DRAPIER, M., DUCOING, A.M., THIERRY, B. 1999. An experimental study of collective performance at a foraging task in Tonkean macaques. **Behaviour**, 136: 99-117.
- EPPLE, G., BELCHER, A.M., KÜNDERLING, I., ZELLER, U., SCOLNICK, L., GREENFIELD, K.L., SMITH III, A.B. 1993. Making sense out of scents: species differences in scent glands, scent-marking behaviour, and scent-mark composition in the Callitrichidae. *In: Marmosets and Tamarins: Systematics, Behaviour and Ecology* (RYLANDS, A.B. Ed.) Oxford University Press. New York.
- EVANS, S. & POOLE, T.B. 1983. Pair bond formation and breeding success in the common marmoset *Callithrix jacchus jacchus*. **International Journal of Primatology**, 4: 83-97.
- FERRARI, S. F. 1996. A vida secreta dos sagüis. **Ciência Hoje**, 20 (119): 18-25.
- FLEAGLE, J.G. 1988. **Primate Adaptation and Evolution**. San Diego: Academic Press, Inc.
- GALLISTEL, C.R. 1989. Animal Cognition: The representation of space, time and number. **Annual Review of Psychology**, 40: 155-189.
- GARBER, P.A. & DOLINS, F.L. 1996. Testing learning paradigms in the field: Evidence for use of spatial and perceptual information and rule-based foraging in wild moustached tamarins. *In: Adaptive Radiation of Neotropical Primates*. (NORCONK, M, ROSENBERGER, AL and GARBER, PA, Eds.). Plenum Press, New York.
- GARBER, P.A. & PACIULLI, L.M. 1997. Experimental field study of spatial memory and learning in wild capuchin monkeys (*Cebus capucinus*). **Folia Primatologica**, 68: 236-253.

- GILAD, Y., WIEBE, V., PRZEWORSKI, M., LANCET, D., PÄÄBO, S. 2004. Loss of olfactory receptor genes coincides with the acquisition of full trichromatic vision in primates. **Plos Biology**, 2(1):1-6.
- GIRALDEAU, J.A. & CARACO, T. 2000. **Social Foraging Theory**. Princeton University Press, Princeton.
- INGRAM, J.C. 1977. Interactions between parents and infants, and the development of independence in the common marmosets (*Callithrix jacchus*). **Animal Behaviour**, 25: 811-827.
- JANSON, C.H. 1985. Aggressive competition and individual food consumption in wild brown capuchin monkeys (*Cebus apella*). **Behavioral Ecology Sociobiology**, 18(2): 125-138.
- JANSON, C.H. 1996. Towards an experimental socioecology of primates: Examples for Argentine brown capuchin monkeys (*Cebus apella nigrurus*). In: **Adaptive Radiations of Neotropical Primates**. (NORCONK, M, ROSENBERGER, AL and GARBER, PA, Eds.). Plenum Press, New York, pp. 309-325.
- JANSON, C.H. & DIBITETTI, M.S. 1997. Experimental analysis of food detection in capuchin monkeys: Effects of distance, travel speed, and resource size. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, 41: 17-24.
- LIKER, A. & BARTA, Z. 2002. The effects of dominance on social foraging tactic use in house sparrows. **Behaviour**, 139: 1061-1076.
- KAMIL, A.C. 1994. A synthetic approach to the study of animal intelligence. In: **Behavioral Mechanisms in Evolutionary Ecology** (REAL, L.A., Ed.). The University of Chicago Press, Chicago, pp. 11-45.
- KOENIG, A. & ROTHE, H. 1991. Social relationships and individual contribution to cooperative behaviour in captive common marmosets (*Callithrix jacchus*). **Primates**, 32: 183-95.
- KOOPS, M.A. & GIRALDEAU, L.A. 1996. Producer-scrounger foraging games in starlings: A test of rate-maximizing and risk-sensitive models. **Animal Behaviour**, 51: 773-783.
- LACHER, Jr., T.E., FONSECA, G.A.B., ALVES Jr., C., MAGALHÃES-CASTRO, B. 1981. Exudate-feeding, scent marking and territoriality in wild population of marmosets. **Animal Behaviour**, 29: 306-307.
- LAZARO-PEREA, C., SNOWDON, C.T., ARRUDA, M.F. 1999. Scent-marking behavior in wild groups of common marmosets (*Callithrix jacchus*). **Behavioral Ecology and Sociobiology**, 46:313-324.

- LEHNER, P.N. 1996. **Handbook of Ethological Methods**. Cambridge University Press. Cambridge.
- LEVINE, M. 1959. A model of hypothesis behavior in discrimination learning sets. **Psychological Review**, 66: 353-366.
- LEVINE, M. 1965. Hypothesis behavior. *In: Behavior of Nonhuman Primates*, vol. 1 (SCHRIER, A., HARLOW, H. AND STOLLNITZ, F., Eds) Academic Press, New York.
- MACDONALD, S.E. 1994. Gorillas' (*Gorilla gorilla gorilla*) spatial memory in a foraging task. **Journal of Comparative Psychology**, 108(2):107-113.
- MACDONALD, S.E. & WILKIE, D.M. 1990. Spatial memory yellow-nosed monkeys (*Cercopithecus ascanius whitesidei*) in simulated foraging environment. **Journal of Comparative Psychology**, 104(4): 382-387.
- MACDONALD, S.E., PANG, J.C., GIBEAULT, S. 1994. Marmoset (*Callithrix jacchus jacchus*) spatial memory in a foraging task: Win-stay versus Win-shift strategies. **Journal of Comparative Psychology**, 108 (4):328-334.
- MARTIN, P. & BATESON, P. 1993. **Measuring Behaviour: An Introductory Guide**. Cambridge University Press. Cambridge.
- MELLO, M.T. 1985. Atividade roedora de *Callithrix penicillata* (sagüi, mico estrela). *In: A Primatologia no Brasil – 2*. (MELLO, M.T. Ed). Sociedade Brasileira de Primatologia. Campinas. 500 p.
- MENZEL, E.W. 1973. Chimpanzee spatial memory organization. **Science**, 182:943-945.
- MICHELS, A.M. 1998. Sex differences in food acquisition and aggression in captive common marmosets (*Callithrix jacchus*). **Primates**, 39: 549-556.
- MILTON, K. 1981. Distribution patterns of tropical plant foods as an evolutionary stimulus to primate mental development. **American Anthropologist**, 83: 534-548.
- NOGUEIRA, S.L., SOUSA, M.B.C., MEDEIROS NETO, C.F., COSTA, M.P.O. 2001. Diurnal variation in scent marking behavior in captive male and female common marmosets, *Callithrix jacchus*. **Biological Rhythm Research**, 32(2):169-177.
- PLATT, M.L., BRANNON, E.M., BRIESE, T.L., FRENCH, J.A. 1996. Differences in feeding ecology predict differences in performance between golden lion tamarins (*Leontopithecus rosalia*) and Wied's marmosets (*Callithrix kuhli*) on spatial and visual memory tasks. **Animal Learning & Behavior**. 24 (4): 384-393.
- PYKE, G.H. 1978. Are animals efficient harvesters? *Animal Behavior*, 26: 241–250.

- RYLANDS, A.B. 1989. Sympatric brazilian callitrichids: the black tufted-ear marmoset, *Callithrix kuhli*, and the golden-headed lion tamarin, *Leontopithecus chrysomelas*. **Journal of Human Evolution**, 18:679-695.
- RYLANDS, A.B., COIMBRA-FILHO, A.F., MITTERMEIER, R.A. 1993. Systematics, geographic distribution, and some notes on the conservation status of the Callitrichidae. *In: Marmosets and Tamarins: Systematics, Behaviour and Ecology* (RYLANDS, A.B. Ed.) Oxford University Press. New York.
- RYLANDS, A.B. & FARIA, D.S. 1993. Habitats, feeding ecology and home range size in the genus *Callithrix*. *In: Marmosets and Tamarins: Systematics, Behaviour and Ecology* (RYLANDS, A.B. Ed.) Oxford University Press. New York.
- RYLANDS, A.B., SCHNEIDER, H., LANGGUTH, A., MITTERMEIER, R. A., GROOVES, C.P., RODRIGUEZ-LUNA, E. 2000. An assessment of the diversity of New World primates. **Neotropical Primates**. 8: 61-93.
- ROTHER, H. & DARMS, K. 1993. The social organization of marmosets: a critical evaluation of recent concepts. *In: Marmosets and Tamarins: Systematics, Behaviour and Ecology* (RYLANDS, A.B. Ed.) Oxford University Press. New York.
- SANT'ANNA F. 2003. **Uso de árvores gomíferas por um grupo de *Callithrix penicillata* (Primates) na Ilha de Santa Catarina – SC**. Trabalho de Conclusão de Curso – Universidade Federal de Santa Catarina.
- SLEEPER B., WOLFE A., MITTERMEIER R. 1997. **Primates: The Amazing World of Lemurs, Monkeys and Apes**. San Francisco: Chronicle Books.
- STEVENSON, M.F. & RYLANDS, A.B. 1988. The marmosets: Genus *Callithrix*. *In: Ecology and Behaviour of Neotropical Primates*. (MITTERMEIER, R.A., RYLANDS, A.B., COIMBRA-FILHO, A., FONSECA, G.A.B., Eds.) Littera Maciel Ltda. Washington, D.C, pp. 131-222.
- SUSSMAN, R.W., GARBER, P.A., CHEVERUD, J.M. 2005. Importance of cooperation and affiliation in the evolution of primate sociality. **American Journal of Physical Anthropology**, 128: 84-97.
- SUSSMAN, R.W. & KINZEY, W.G. 1984. The ecological role of the Callitrichidae. **American Journal of Physical Anthropology**, 64: 49-419.
- TARDIF, S.D., HARRISON, M.L., SIMEK, M.A. 1993. Communal infant care in marmosets and tamarins: relation to energetics, ecology, and social organization. *In: Marmosets and Tamarins: Systematics, Behaviour and Ecology* (RYLANDS, A.B. Ed.) Oxford University Press. New York.

VICKERY, W.L.; GIRALDEAU, L.A.; TEMPLETON, J.J., KRAMER, D.L. AND
CHAPMAN, C.A. 1991. Producers, scroungers, and group foraging. **American
Nature**, 137: 847-863.

WHINNETT, A. & MUNDY, N. I. 2003. Isolation of novel olfactory receptor genes in
marmosets (*Callithrix*):insights into pseudogene formation and evidence for functional
degeneracy in non-human primates. **Gene**, 304:87-96.

WINTERHALDER, B. 1996. Social foraging and the behavioral ecology of intragroup
resource transfers. **Evolutionary Anthropology**, 5: 46-57.