

PONTIFÍCIA UNIVERSIDADE CATÓLICA DO RIO GRANDE DO SUL  
FACULDADE DE BIOCÊNCIAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA

**Tese de Doutorado**

**Comportamento de forrageio de saguis  
(*Callithrix* spp.) em cativeiro**

**Autor: Daniela Fichtner Gomes**

**Orientador: Prof. Dr. Júlio César Bicca-Marques**

**PORTO ALEGRE – RS – BRASIL**

**2011**

## SUMÁRIO

<b>Relação de Figuras .....</b>	<b>iv</b>
<b>Relação de Tabelas .....</b>	<b>viii</b>
<b>Agradecimentos .....</b>	<b>x</b>
<b>Resumo .....</b>	<b>xi</b>
<b>Abstract .....</b>	<b>xii</b>
<b>Introdução .....</b>	<b>1</b>
<b>Material e Métodos .....</b>	<b>12</b>
<b>Grupos de estudo .....</b>	<b>12</b>
<b>Manuseio e marcação dos animais .....</b>	<b>12</b>
<b>Desenho experimental .....</b>	<b>17</b>
<b>Coleta de dados .....</b>	<b>29</b>
<b>Análise dos dados .....</b>	<b>30</b>
<b>Uso de informações ecológicas .....</b>	<b>30</b>
<b>Hierarquia de dominância .....</b>	<b>33</b>
<b>Estratégias individuais de forrageio .....</b>	<b>34</b>
<b>Rotas individuais de forrageio .....</b>	<b>35</b>
<b>Prioridade de acesso ao alimento .....</b>	<b>35</b>
<b>Resultados .....</b>	<b>37</b>
<b>Uso de informações ecológicas .....</b>	<b>37</b>
<b>Hierarquia de dominância .....</b>	<b>86</b>
<b>Estratégias individuais de forrageio .....</b>	<b>89</b>
<b>Rotas individuais de forrageio .....</b>	<b>118</b>
<b>Prioridade de acesso ao alimento .....</b>	<b>119</b>
<b>Discussão .....</b>	<b>121</b>
<b>Desempenho dos grupos e indivíduos nos experimentos .....</b>	<b>123</b>
<b>Hierarquia de dominância .....</b>	<b>129</b>
<b>Estratégias individuais de forrageio .....</b>	<b>130</b>
<b>Prioridade de acesso ao alimento .....</b>	<b>132</b>
<b>Considerações finais .....</b>	<b>132</b>

<b>Referências bibliográficas .....</b>	<b>135</b>
<b>Anexo I .....</b>	<b>145</b>
<b>Anexo II .....</b>	<b>146</b>
<b>Anexo III .....</b>	<b>148</b>
<b>Anexo IV .....</b>	<b>150</b>

## RELAÇÃO DE FIGURAS

- Figura 1. Aparato experimental e caixa-ninho no recinto 15. O asterisco indica a entrada (fechada) da caixa-ninho. .... 15
- Figura 2. Etapas do processo de manuseio e marcação dos saguis (a) medição, (b) pesagem e (c e d) marcação. .... 16
- Figura 3. Plataforma vista de frente (do interior do recinto) com as cinco caixas de acrílico. .... 18
- Figura 4. Caixas (a) com recompensa (CR) e (b) sem recompensa (CSR) mostrando o conteúdo que estava presente no interior dos respectivos copos. .... 18
- Figura 5. Representação esquemática das etapas da pesquisa. .... 20
- Figura 6. Condições do experimento controle. A fotografia mostra como os saguis encontravam as caixas, enquanto as fotografias pequenas inseridas na parte superior frontal das caixas mostram o que havia no interior de cada copo. .... 21
- Figura 7. Condições do experimento testando o uso da informação espacial. A fotografia mostra como os saguis encontravam as caixas, enquanto as fotografias pequenas inseridas na parte superior frontal das caixas mostram o que havia no interior de cada copo. .... 22
- Figura 8. Condições do experimento testando o uso de uma dica associativa (bloco) indicando o local com alimento. A fotografia mostra como os saguis encontravam as caixas, enquanto as fotografias pequenas inseridas na parte superior frontal das caixas mostram o que havia no interior de cada copo. .... 23
- Figura 9. Condições do experimento testando o uso de diferenças na coloração e tonalidade de dicas associativas (blocos) na seleção do local com alimento. A fotografia mostra como os saguis encontravam as caixas, enquanto as fotografias pequenas inseridas na parte superior frontal das caixas mostram o que havia no interior de cada copo. .... 24
- Figura 10. Condições do experimento testando a habilidade em associar a ausência de uma dica associativa (bloco) indicando o local com alimento. A fotografia mostra como os saguis encontravam as caixas, enquanto as fotografias pequenas inseridas na parte superior frontal das caixas mostram o que havia no interior de cada copo. .... 25
- Figura 11. Condições do experimento testando o uso da informação visual. A fotografia mostra como os saguis encontravam as caixas, enquanto as fotografias pequenas inseridas na parte superior frontal das caixas mostram o que havia no interior de cada copo. .... 26
- Figura 12. Condições do experimento testando o uso da informação quantitativa. A fotografia mostra como os saguis encontravam as caixas, enquanto as fotografias pequenas inseridas na parte superior frontal das caixas mostram o que havia no interior de cada copo. .... 27

Figura 13. Condições do experimento testando o uso da informação olfativa. A fotografia mostra como os saguis encontravam as caixas, enquanto as fotografias pequenas inseridas na parte superior frontal das caixas mostram o que havia no interior de cada copo. .... 28

Figura 14. Desempenho (porcentagem acumulada de inspeções às caixas com recompensa, linha contínua) dos grupos de estudo no experimento controle. A linha pontilhada mostra o desempenho de 20% esperado ao acaso na escolha de uma CR. .... 40

Figura 15. Desempenho (porcentagem acumulada de inspeções às caixas com recompensa, linha contínua) dos grupos de estudo no experimento da informação espacial. A linha pontilhada mostra o desempenho de 20% esperado ao acaso na escolha de uma CR. Resultados significativos sublinhados. .... 44

Figura 16. Desempenho (porcentagem acumulada de inspeções às caixas com recompensa, linha contínua) dos grupos de estudo no experimento do uso de dicas associativas quanto à presença de um sinal (bloco) indicando o local com alimento. A linha pontilhada mostra o desempenho de 20% esperado ao acaso na escolha de uma CR. .... 49

Figura 17. Desempenho (porcentagem acumulada de inspeções às caixas com recompensa, linha contínua) dos grupos de estudo no experimento do uso de dicas associativas quanto a diferenças na cor dos blocos indicando o local com alimento. A linha pontilhada mostra o desempenho de 20% esperado ao acaso na escolha de uma CR. Resultados significativos sublinhados. .... 53

Figura 18. Desempenho (porcentagem acumulada de inspeções às caixas com recompensa, linha contínua) dos grupos de estudo no experimento do uso de dicas associativas quanto à ausência de um sinal (bloco) indicando o local com alimento. A linha pontilhada mostra o desempenho de 20% esperado ao acaso na escolha de uma CR. Resultados significativos sublinhados. .... 57

Figura 19. Desempenho (porcentagem acumulada de inspeções às caixas com recompensa, linha contínua) dos grupos de estudo no experimento da informação visual. A linha pontilhada mostra o desempenho de 20% esperado ao acaso na escolha de uma CR. Resultados significativos sublinhados. .... 61

Figura 20. Desempenho (porcentagem acumulada de inspeções às caixas com recompensa, linha contínua) dos grupos de estudo no experimento da informação quantitativa. A linha pontilhada mostra o desempenho de 40% esperado ao acaso na escolha de uma CR. Resultados significativos sublinhados. .... 66

Figura 21. Porcentagem da primeira caixa inspecionada pelos grupos de estudo em cada sessão no experimento da informação quantitativa. A linha contínua mostra a probabilidade de 20%, enquanto a linha pontilhada mostra a probabilidade de 50%. Os testes não foram realizados para valores iguais ou inferiores ao esperado. Valores significativos em negrito. .... 70

Figura 22. Sequência da primeira inspeção pelos grupos de estudo ao longo do experimento testando o uso da informação quantitativa. As barras vazadas mostram as inspeções à CR com menor quantidade de alimento (uma rodela de banana), enquanto as barras cheias mostram as inspeções à CR com maior

quantidade de alimento (três rodela de banana). A ausência de barra indica que a primeira inspeção da respectiva sessão foi a uma CSR. .... 72

Figura 23. Número de grupos que escolheram a caixa com maior quantidade de alimento (três bananas) para a primeira inspeção na sessão ao longo do experimento testando o uso da informação quantitativa. .... 74

Figura 24. Desempenho (porcentagem acumulada de inspeções às caixas com recompensa, linha contínua) dos grupos de estudo no experimento da informação olfativa. A linha pontilhada mostra o desempenho de 20% esperado ao acaso na escolha de uma CR. Resultados significativos sublinhados. .... 75

Figura 25. Padrões de distribuição da latência da primeira inspeção a uma caixa ao longo da pesquisa (observar que a escala da variável dependente no grupo C difere das demais). Resultados significativos sublinhados. Cp=*Callithrix penicillata*, Cj=*Callithrix jacchus*, Hb=híbridos de *C. penicillata* x *C. kuhlii*. .... 84

Figura 26. Padrões de distribuição do TSV ao longo da pesquisa. Resultados significativos sublinhados. Cp=*Callithrix penicillata*, Cj=*Callithrix jacchus*, Hb=híbridos de *C. penicillata* x *C. kuhlii*. .... 87

Figura 27. Matriz sociométrica da distribuição das interações agonísticas (suplantação, competição e briga) entre os saguis dos grupos de estudo, indicando o índice de dominância. <sup>ma</sup>=macho adulto, <sup>fa</sup>=fêmea adulta, <sup>mj</sup>=macho jovem, <sup>mi</sup>=macho infante, <sup>fi</sup>=fêmea infante. .... 90

Figura 28. Ordem de chegada dos indivíduos dos grupos de estudo às CRs. 1º indica que o indivíduo foi o responsável pela inspeção da caixa (barra cheia; produtor), enquanto do 2º em diante indica uma visita à CR (barra vazada; usurpador). A porcentagem de utilização da estratégia mais comum, quando significativa, é apresentada acima das barras correspondentes. O número total de inspeções e visitas (N) às CRs, a média e a mediana da ordem de chegada às CRs também são mostrados. <sup>ma</sup>=macho adulto, <sup>fa</sup>=fêmea adulta, <sup>mj</sup>=macho jovem, <sup>mi</sup>=macho infante, <sup>fi</sup>=fêmea infante. .... 102

Figura 29. Porcentagem individual de alimento ingerido (% rodela de banana) em relação à adoção das estratégias de produtor (descobridor) e usurpador por todos os indivíduos do estudo. .... 111

Figura 30. Porcentagem individual de alimento ingerido durante a adoção das estratégias de forrageio de produtor (descobridor) e usurpador. O número total de rodela de banana ingeridas e os níveis de significância pelo teste binomial para duas amostras independentes ou pelo Teste Exato de Fisher (\*quando o tamanho das amostras foi pequeno) também são mostrados (NS=não significativo). <sup>ma</sup>=macho adulto, <sup>fa</sup>=fêmea adulta, <sup>mj</sup>=macho jovem, <sup>mi</sup>=macho infante, <sup>fi</sup>=fêmea infante. .... 113

Figura 31. Média da parte do descobridor (proporção de alimento disponível na(s) CR(s) que foi consumido pelo descobridor) dos grupos de estudo durante os experimentos com uma CR e durante o experimento com duas CRs. Os níveis de significância pelo teste t também são mostrados (\*=p<0,05; \*\*=p<0,005; \*\*\*=p<0,0001; \*\*\*\*=p<0,0001; NS=não significativo). (Obs.: os grupos H e I não

participaram do experimento com duas CRs e no grupo M havia apenas um indivíduo no recinto durante este experimento). ..... 115

Figura 32. Média individual da “parte do descobridor” durante o(s) experimento(s) com uma CR e duas CRs. O número total de inspeções individuais em CRs com ocorrência de alimentação e os níveis de significância pelo teste de variância de Kruskal-Wallis ou pelo teste de Mann-Whitney nas duas condições também são mostrados. <sup>ma</sup>=macho adulto, <sup>fa</sup>=fêmea adulta, <sup>mj</sup>=macho jovem, <sup>mi</sup>=macho infante, <sup>fi</sup>=fêmea infante. .... 116

## RELAÇÃO DE TABELAS

- Tabela 1. Composição sexo-etária, identificação individual e participação nos experimentos dos grupos de *C. penicillata*, *C. jacchus* e *C. penicillata* x *C. kuhlii*. ..... 13
- Tabela 2. Aspectos gerais do comportamento de forrageio dos grupos de *Callithrix penicillata*, *C. jacchus* e *C. penicillata* x *C. kuhlii*. Os valores mostrados representam: média ± desvio padrão [mediana]. ..... 38
- Tabela 3. Latência das inspeções às caixas e aspectos relacionados ao tempo de alimentação dos grupos de *Callithrix penicillata*, *C. jacchus* e *C. penicillata* x *C. kuhlii*. Os valores mostrados representam: média ± desvio padrão e mediana entre colchetes. .... 39
- Tabela 4. Desempenho observado no experimento controle com base na análise da primeira inspeção dos grupos de estudo em cada sessão (O), frequência esperada ao acaso (E), desempenho teórico obtido no caso da adoção de uma regra “win-return” perfeita (WR) e frequência da primeira inspeção do grupo à CR visitada na sessão anterior (VA). Os respectivos níveis de significância segundo o teste binomial para uma amostra também são mostrados para os valores >20%. .... 42
- Tabela 5. Desempenho observado no experimento da informação espacial com base na análise da primeira inspeção dos grupos de estudo em cada sessão (O), frequência esperada ao acaso (E), desempenho teórico obtido no caso da adoção de uma regra “win-return” perfeita (WR) e frequência da primeira inspeção do grupo à CR visitada na sessão anterior (VA). Os respectivos níveis de significância segundo o teste binomial para uma amostra também são mostrados para os valores >20%. Valores significativos em negrito. .... 46
- Tabela 6. Desempenho observado no experimento do uso de uma dica associativa (bloco) indicando o local com alimento com base na análise da primeira inspeção dos grupos de estudo em cada sessão (O), frequência esperada ao acaso (E), desempenho teórico obtido no caso da adoção de uma regra “win-return” perfeita (WR) e frequência da primeira inspeção do grupo à CR visitada na sessão anterior (VA). Os respectivos níveis de significância segundo o teste binomial para uma amostra também são mostrados para os valores >20%. .... 51
- Tabela 7. Desempenho observado no experimento do uso de dicas associativas quanto a diferenças na cor dos blocos indicando o local com alimento com base na análise da primeira inspeção dos grupos de estudo em cada sessão (O), frequência esperada ao acaso (E), desempenho teórico obtido no caso da adoção de uma regra “win-return” perfeita (WR) e frequência da primeira inspeção do grupo à CR visitada na sessão anterior (VA). Os respectivos níveis de significância segundo o teste binomial para uma amostra também são mostrados para os valores >20%. Valores significativos em negrito. .... 55
- Tabela 8. Desempenho observado no experimento do uso de dicas associativas quanto à ausência de um sinal (bloco) indicando o local com alimento com base na análise da primeira inspeção dos grupos de estudo em cada sessão (O), frequência esperada ao acaso (E), desempenho teórico obtido no caso da adoção de uma regra “win-return” perfeita (WR) e frequência da primeira inspeção do grupo à CR visitada na sessão anterior (VA). Os respectivos níveis de significância segundo o teste binomial para

uma amostra também são mostrados para os valores >20%. Valores significativos em negrito.  
..... 59

Tabela 9. Desempenho observado no experimento da informação visual com base na análise da primeira inspeção dos grupos de estudo em cada sessão (O), frequência esperada ao acaso (E), desempenho teórico obtido no caso da adoção de uma regra “win-return” perfeita (WR) e frequência da primeira inspeção do grupo à CR visitada na sessão anterior (VA). Os respectivos níveis de significância segundo o teste binomial para uma amostra também são mostrados para os valores >20%. Valores significativos em negrito. .... 63

Tabela 10. Desempenho observado no experimento da informação quantitativa com base na análise das duas primeiras inspeções dos grupos de estudo em cada sessão (O), frequência esperada ao acaso (E), desempenho teórico obtido no caso da adoção de uma regra “win-return” perfeita (WR) e frequência das duas primeiras inspeções dos grupos do grupo à CR visitada na sessão anterior (VA). Os respectivos níveis de significância segundo o teste binomial para uma amostra também são mostrados para os valores >40%. Valores significativos em negrito. .... 68

Tabela 11. Desempenho observado no experimento da informação olfativa com base na análise da primeira inspeção dos grupos de estudo em cada sessão (O), frequência esperada ao acaso (E), desempenho teórico obtido no caso da adoção de uma regra “win-return” perfeita (WR) e frequência da primeira inspeção do grupo à CR visitada na sessão anterior (VA). Os respectivos níveis de significância segundo o teste binomial para uma amostra também são mostrados para os valores >20%. Valores significativos em negrito. .... 77

Tabela 12. Desempenho individual em cada experimento. Os níveis de significância pelo teste binomial para uma amostra e pelo teste exato de Fisher (quando o tamanho da amostra era pequeno) também são mostrados. Valores do p-crítico corrigido quando significativos são mostrados em cinza. <sup>ma</sup>=macho adulto, <sup>fa</sup>=fêmea adulta, <sup>mj</sup>=macho jovem, <sup>mi</sup>=macho infante, <sup>fi</sup>=fêmea infante.  
..... 80

Tabela 13. Aspectos do comportamento de forrageio individual: latência da primeira inspeção ou visita de uma caixa, número de caixas visitadas por sessão e porcentagem das inspeções de caixas com recompensa que resultaram em alimentação. Os valores mostrados representam média ± desvio padrão, mediana entre colchetes e tamanho da amostra entre parênteses. A probabilidade da comparação entre os indivíduos de cada grupo pelo teste de Kruskal-Wallis ou pelo teste de Mann-Whitney também é mostrada. <sup>ma</sup>=macho adulto, <sup>fa</sup>=fêmea adulta, <sup>mj</sup>=macho jovem, <sup>mi</sup>=macho infante, <sup>fi</sup>=fêmea infante. .... 96

## **AGRADECIMENTOS**

Aos meus pais, Oiram e Denise, pelo amor, suporte, dedicação, preocupação diária e pela força que sempre me deram. Agradeço por estarem sempre presentes, me incentivando e encorajando nos momentos mais difíceis. Sem a ajuda e o apoio de vocês esta pesquisa não teria sido realizada. Pai, por toda a dedicação, empenho e disponibilidade para construir e fixar as minhas plataformas de alimentação. Mãe, pela amizade, interesse e companheirismo em todos os momentos. Sem contar as inúmeras vezes em que pude usufruir da visita de vocês em campo, sempre me levando palavras de conforto e estímulo.

Aos meus irmãos, Débora e Mário, pelo carinho, amizade, alegria, ajuda, enfim, por poder contar com vocês sempre.

Ao meu noivo Vinícius, pelo amor, energia, e companheirismo. Agradeço pela dedicação e ajuda em campo, pela paciência e compreensão durante todo o meu trabalho e por ser o melhor companheiro, sempre presente.

Ao meu orientador Dr. Júlio César Bicca-Marques, pela amizade, incentivo, paciência, confiança e por acreditar em mim, sempre me apoiando e ajudando no decorrer de toda esta pesquisa. Agradeço também pela disponibilidade, auxílio e esperança nos momentos difíceis.

Aos membros da banca examinadora, Dras. Maria Clotilde Henriques Tavares, Márcia Maria de Assis Jardim e Elke Bromberg, pela participação e pelas críticas construtivas que auxiliaram a melhorar a versão final da tese.

Ao Dr. Hugo Schünemann, proprietário do Criadouro Conservacionista Arca de Noé, pela confiança, hospitalidade e interesse, sem a qual a realização deste estudo não teria sido possível.

À veterinária do criadouro Moira Ansolch pela disponibilidade e ajuda na captura e marcação dos animais.

Aos tratadores do criadouro Débora e Jeferson, pela amizade, companheirismo e por toda a ajuda que me deram durante a minha estadia no criadouro.

Aos meus amigos, pelos conselhos, compreensão, otimismo, carinho e pelo bom-humor diário.

Ao CNPq, pela bolsa de Doutorado, sem a qual não seria possível a realização deste trabalho.

## RESUMO

Estudos experimentais permitem controlar e testar os diferentes tipos de informação ecológica e social utilizados na tomada de decisões de forrageio fornecendo um melhor entendimento sobre a evolução das habilidades cognitivas. Esta pesquisa avaliou a habilidade de saguis (*Callithrix penicillata*, *C. jacchus* e híbridos de *C. penicillata* vs. *C. kuhlii*) cativos de utilizar a informação espacial, visual, olfativa, quantitativa e dicas associativas durante as decisões de forrageio e como a adoção de estratégias e regras individuais de forrageio influencia o acesso ao alimento. Treze grupos (oito de *C. penicillata*, três de *C. jacchus* e dois híbridos de *C. penicillata* vs. *C. kuhlii*) compostos por dois a cinco indivíduos, foram estudados no Criadouro Conservacionista Arca de Noé, Morro Reuter, RS. Em cada recinto foi fixado um aparato experimental composto por uma plataforma com cinco caixas de acrílico. Oito experimentos, com duração de 25 dias cada, foram conduzidos de março a novembro de 2009. Na maioria dos experimentos apenas uma caixa de alimentação continha recompensa alimentar disponível (duas rodela de banana), enquanto as demais continham a mesma quantidade de alimento, porém indisponível. Apenas o experimento testando o uso de diferenças na quantidade de alimento continha duas caixas com recompensa alimentar disponível (uma com uma rodela de banana e a outra com três rodela de banana). A coleta de dados foi realizada pelo método de amostragem de “todas as ocorrências”. Quatro grupos utilizaram a informação espacial para localizar as recompensas alimentares, dos quais três aplicaram uma regra “win-return” para retornar às caixas com alimento disponível. Nenhum grupo selecionou a caixa com recompensa com base na presença de uma dica associativa (bloco verde). Apenas dois grupos utilizaram diferenças na coloração de blocos sinalizando a presença (bloco amarelo) ou ausência (bloco vermelho) de recompensa para identificar o local com alimento, enquanto sete grupos parecem ter associado a ausência do bloco à caixa com alimento. Dez grupos localizaram o alimento visualmente. Por outro lado, apenas um grupo parece ter utilizado o olfato durante o forrageio. Por fim, há evidência de que os saguis foram capazes de selecionar os locais de alimentação com base na quantidade de alimento disponível. O investimento na procura por alimento variou entre os indivíduos. Contudo, não foi possível identificar um padrão consistente de adoção das estratégias de produtor e usurpador em relação ao sexo, à idade ou à posição hierárquica. A ordem de chegada dos indivíduos às caixas com recompensa influenciou a quantidade de alimento ingerida, salientando a vantagem do descobridor e o benefício da adoção da estratégia de produtor. A fêmea adulta de alguns grupos obteve prioridade de acesso ao alimento. Este estudo permitiu confirmar a saliência de algumas habilidades cognitivas dos saguis durante o forrageio e indicar a importância do desenho experimental neste tipo de pesquisa e seu potencial como ferramenta de enriquecimento ambiental para animais cativos.

**Palavras-chave:** *Callithrix penicillata*, *Callithrix jacchus*, *Callithrix kuhlii*, híbridos, informação espacial, dicas visuais, dicas olfativas, informação quantitativa, dicas associativas, produtor, usurpador, vantagem do descobridor.

## ABSTRACT

Experimental studies allow to control and test the use of different kinds of ecological and social information during foraging decisions, thereby improving our understanding of the evolution of cognitive abilities. In this study I evaluated the ability of captive marmosets (*Callithrix penicillata*, *C. jacchus* and *C. penicillata* vs. *C. kuhlii* hybrids) to use spatial, visual, olfactory, quantitative and associative cues during foraging decision-making and how the adoption of different individual foraging strategies and rules influence the access to food rewards. Thirteen groups (eight *C. penicillata*, three *C. jacchus* and two hybrids) composed of two to five individuals were studied at the Criadouro Conservacionista Arca de Noé, Morro Reuter, RS. An experimental apparatus composed of five plexiglass feeding boxes was established in each enclosure. Eight 25-days long experiments were conducted from March to November 2009. A single feeding box was baited with a food reward (two banana slices) during most experiments, whereas the remaining boxes contained the same amount of food unavailable within wire mesh cages. In the experiment testing the ability of marmosets to discriminate feeding boxes based on differences in the amount of food there were two reward feeding boxes (one with one slice and the other with three slices). Data were recorded by the “all occurrences” sampling method. Four study groups used spatial information (location of food rewards predictable throughout the experiment) to locate the rewarded boxes, three of which applied a “win-return” strategy. No group selected the rewarded box based only on the presence of an associative cue (a green block), two groups used differences in the coloration between the blocks signaling the presence (yellow block) or absence (red block) of a food reward inside the box, whereas seven groups appear to have associated the absence of a block to the presence of available banana slices inside the box. Ten groups efficiently located the box with banana slices when they were visually accessible. On the other hand, a single group appeared to have located the rewarded box based on the smell of banana. Finally, there is evidence that the marmosets were capable of selecting feeding sites based on the amount of food available. Searching investment varied among individuals. However, it was not possible to identify any consistent pattern of adoption of the producer and scrounger strategies related to sex, age, or social rank. The order of arrival to the rewarded box(es) influenced the amount of food ingested at the individual level, reflecting the finder’s advantage and the benefits of playing producer. Some adult females enjoyed priority of access to the food rewards. This study allowed to confirm the saliency of some cognitive abilities during marmoset foraging and to indicate the importance of the experimental design in this kind of research and its potential as an environmental enrichment tool for captive animals.

**Key words:** *Callithrix penicillata*, *Callithrix jacchus*, *Callithrix kuhlii*, hybrids, spatial information, visual cues, olfactory cues, quantitative information, associative cues, producer, scrounger, finder’s advantage.

## INTRODUÇÃO

Além da procura por locais com alimento representar um desafio para os animais em geral, para os primatas e outros animais que vivem em grupos, onde as atividades diárias ocorrem em um contexto social, a exploração dos recursos alimentares impõe uma série de outros desafios, os quais direcionam a tomada de decisões de forrageio. Tais desafios referem-se tanto à habilidade de localizar e explorar os recursos alimentares quanto à capacidade de obter o recurso devido à competição inter-e intraespecífica, entre grupos e/ou indivíduos de um mesmo grupo. Desta forma, para que os animais não gastem tempo e energia em uma busca aleatória por alimento e tenham acesso ao recurso, eles necessitam utilizar e integrar informações ecológicas (do ambiente) e sociais (Giraldeau & Caraco, 2000; Milton, 1981). Isto ocorre porque o comportamento de forrageio dos animais que vivem em grupos sociais estáveis também é afetado pela presença de conspecíficos. Assim, o modo como os primatas forrageiam e resolvem os problemas relacionados à localização e aquisição dos recursos alimentares envolve questões relacionadas tanto à habilidade de usar os diferentes tipos de informações ecológicas, quanto à capacidade de adotar diferentes estratégias de forrageio (Garber & Lavalley, 1999; Giraldeau & Caraco, 2000; Vickery *et al.*, 1991). A adoção destas estratégias, por sua vez, depende da posição hierárquica dos indivíduos em relação aos demais membros do seu grupo e das habilidades competitivas de cada um (Garber 2000; Giraldeau & Caraco, 2000). Apesar de muitos estudos enfatizarem a habilidade do uso de informações ecológicas sem associá-las ao uso de informações sociais (e vice-versa) durante a resolução de problemas ecológicos, pesquisas recentes salientam a importância de integrar estas informações para o melhor entendimento do comportamento de forrageio dos primatas e da evolução de suas habilidades cognitivas (Bicca-Marques & Garber, 2005; Cunningham & Janson, 2007; Garber *et al.*, 2009).

Comparado a outros mamíferos, os primatas apresentam um tamanho de cérebro grande em relação ao seu tamanho corporal. No entanto, as espécies de primatas apresentam variações no tamanho relativo do cérebro, as quais são refletidas principalmente em relação ao tamanho do neocórtex (Byrne & Corp, 2004). A elevada capacidade cognitiva dos primatas tem sido relacionada à expansão desta região, a qual é responsável pelas demandas cognitivas e pelo processamento e armazenamento das informações acerca do ambiente (Byrne, 2000; Byrne & Whiten, 1992; Dunbar, 1992, 1998). Alguns estudos têm correlacionado o tamanho relativo do neocórtex dos primatas antropóides com a estrutura social, onde espécies que vivem em grupos maiores apresentam um

tamanho relativamente maior do neocórtex. Assim, o tamanho do grupo exerce um importante papel sobre os mecanismos cognitivos, pois se correlaciona com a dinâmica do grupo e suas demandas sociais (Barton, 1996; Dunbar, 1992, 1998; Kudo & Dunbar, 2001; Sawaguchi, 1992). Hare (2001) sugere que a evolução das habilidades cognitivas nos primatas é influenciada pela competição por recursos alimentares e acesso a parceiros sexuais, a qual tende a ser maior em grupos maiores.

Fatores como o tipo de dieta, o tamanho da área de uso e a habilidade em recordar, armazenar, categorizar e usar as informações disponíveis no ambiente (mapa mental) também influenciam o desenvolvimento da capacidade cognitiva das espécies (Bicca-Marques, 2000; Byrne, 1995; Deaner *et al.*, 2006; Garber & Lavallee, 1999; Gibson, 1986; Milton, 1981; Platt *et al.*, 1996). Primatas frugívoros, por exemplo, apresentam o tamanho do cérebro maior em relação ao seu tamanho de corpo quando comparados aos primatas folívoros, insetívoros e gomívoros, o que tem sido relacionado ao fato de os frutos apresentarem uma distribuição espacial mais heterogênea e um padrão de renovação mais lento que recursos como folhas e goma (Clutton-Brock & Harvey, 1980; Gibson, 1986; Harvey *et al.*, 1980; Milton, 1981, 1988). Em um estudo em cativeiro, Platt *et al.* (1996) sugerem a existência de diferenças entre saguis (*Callithrix kuhlii*) e micos-leões-dourados (*Leontopithecus rosalia*) quanto à habilidade de usar a memória espacial para a resolução de problemas durante o forrageio, a qual parece adaptada ao principal tipo de alimento e ao tamanho da área de uso de cada espécie, de acordo com o padrão de distribuição temporal e espacial dos recursos. Neste estudo, os autores compararam os saguis, que incluem uma grande quantidade de goma na dieta, aos micos-leões, que se alimentam basicamente de frutos e invertebrados e vivem em áreas relativamente maiores e observaram diferenças quanto ao tempo de armazenamento da informação espacial. Enquanto os saguis apresentaram uma memória de curto prazo (cinco minutos) melhor que os micos-leões, o desempenho dos saguis diminuiu e o dos micos-leões aumentou quando o tempo dos intervalos de retenção aumentou para 24 ou 48 horas.

Como os padrões de renovação e abundância de muitos recursos alimentares (por exemplo, frutos) tendem a ser variáveis, a capacidade de recordar e usar a informação espacial e temporal torna-se crítica para proporcionar um aumento na eficiência do forrageio, permitindo que os animais se direcionem aos locais onde o alimento está disponível (Bicca-Marques & Garber, 2004; Garber, 1989; Garber & Dolins, 1996; Garber & Lavallee, 1999; Kamil, 1984; MacDonald & Agnes, 1999; Milton, 1981). A capacidade de memória espacial também possibilita a adoção de regras de forrageio, tais como “win-return” (ou “win-stay”) e “win-shift”. Quando os recursos são abundantes e/ou

rapidamente renováveis, o animal pode adotar uma regra “win-return”, retornando à parcela alimentar onde obteve sucesso em uma visita prévia. Já nos casos onde os recursos são facilmente esgotáveis e com taxa de renovação lenta, o animal deve evitar visitar o local onde obteve sucesso recentemente, adotando, neste caso, uma regra “win-shift”. Em suma, a eficiência da utilização destas regras está associada à oferta e taxa de renovação dos recursos. O número de indivíduos e/ou grupos explorando e potencialmente competindo pelo mesmo recurso também influencia a adoção eficiente destas regras (Bicca-Marques, 2005). Estudos do comportamento de forrageio dentro de uma parcela alimentar mostram que algumas espécies de saguis utilizaram a informação espacial de forma eficiente através da adoção de uma regra “win-return” quando esta era confiável ao longo do tempo, ou seja, quando o alimento permanecia num mesmo local por um determinado período (Bicca-Marques, 2005; Bicca-Marques & Nunes, 2007). Já nos casos onde a localização do alimento era imprevisível, estes macacos mudaram a regra, passando a procurar o alimento nos locais mais próximos em sequência (Bicca-Marques & Nunes, 2007). Gomes & Bicca-Marques (2012) também observaram, em um grupo de macacos-prego, a adoção de uma regra “win-return” para a localização de alimento dentro de uma parcela alimentar.

Além da informação espacial, os animais também podem utilizar informações sensoriais (visuais e olfativas) tanto para a identificação do alimento quanto para determinar a sua abundância e qualidade (Bicca-Marques, 2000; Dominy *et al.*, 2001; Laska *et al.*, 1996). No entanto, a utilidade destas informações para os primatas arborícolas diurnos parece ser limitada a pequenas distâncias. A informação visual, por exemplo, é prejudicada devido ao dossel das árvores (Bicca-Marques & Garber, 2004; Dominy *et al.*, 2001; Garber, 1989) o que promove uma diminuição da acuidade em distâncias maiores que 30 m, enquanto o olfato parece ser mais eficientemente utilizado para a detecção de alimentos próximos e abundantes (Dominy *et al.*, 2001). Gomes & Bicca-Marques (2012) observaram a utilização eficiente da dica visual por macacos-prego em distâncias menores que 15 m dentro de uma estação de alimentação, porém, o grupo estudado não mostrou evidências de utilizar o olfato para localizar o alimento. Janson & Di Bitetti (1997) observaram em um estudo experimental com macacos-prego (*Cebus nigritus*) de vida livre que a probabilidade dos animais detectarem os locais com alimento diminuiu significativamente em distâncias maiores que 20 ou 30 m, sendo dependente também do tamanho do recurso ou parcela alimentar e da velocidade de deslocamento dos animais. Assim, visto que a utilidade das informações sensoriais é limitada pela distância na qual o forrageador se encontra em relação aos recursos alimentares, a memória espacial parece ser mais

eficiente para a seleção de locais com alimento distantes (Garber, 1989; Garber & Dolins, 1996; Garber & Hannon, 1993; Garber & Paciulli, 1997).

Segundo Bolen & Green (1997), as diferenças no padrão de atividades das espécies (diurno vs. noturno) e nas estruturas olfativas (que são relativamente reduzidas nos primatas diurnos) refletem diferenças no uso da informação olfativa. Gilad *et al.* (2004) sugerem que a hierarquia do uso das informações sensoriais (visão e olfato) pelos primatas diurnos pode ser explicada devido à deterioração do repertório olfativo associada à evolução da visão tricromata, sugerindo uma troca de importância entre estes sentidos durante a evolução dos primatas diurnos.

Barton (1998, 2004) salienta que a evolução do tamanho do cérebro dos primatas está associada também à expansão das estruturas cerebrais ligadas à visão, e as consequentes especializações visuais. Segundo o autor, as espécies frugívoras apresentam cérebros relativamente grandes devido à habilidade de percepção e seleção de frutos através do uso de dicas visuais. Nas espécies de primatas antropóides diurnos, os sistemas visuais possuem características que maximizam a acuidade visual e possibilitam a discriminação de cores. A visão colorida nestas espécies pode ser dicromata ou tricromata (Jacobs, 2007; Kirk, 2006; Lucas *et al.*, 2003). Porém, a visão colorida tricromata uniforme é observada apenas nos Catarrhini (macacos do Velho Mundo) e em um gênero de Platyrrhini (macacos do Novo Mundo), *Alouatta*. Os demais platirríneos diurnos estudados apresentam um polimorfismo, onde todos os machos e as fêmeas homozigotas são dicromatas, enquanto as fêmeas heterozigotas são tricromatas, refletindo diferenças quanto à capacidade para a percepção de cores (Gaudio & Snowdon, 2008; Gilad *et al.*, 2004; Hiramatsu *et al.*, 2005; Jacobs, 2007; Lucas *et al.*, 2003; Pessoa *et al.*, 2005; Regan *et al.*, 2001; Smith *et al.*, 2003; Talebi *et al.*, 2006). Estudos apontam que a evolução da tricromacia fornece vantagens durante o forrageio devido à maior eficiência na detecção e seleção de alimento, tanto para espécies folívoras (para a diferenciação de folhas novas e maduras) quanto para espécies frugívoras (na diferenciação de frutos maduros e imaturos) (Dominy *et al.*, 2001; Lucas *et al.*, 2003; Melin *et al.*, 2009; Regan *et al.*, 2001; Savage *et al.*, 1987; Smith *et al.*, 2003; Surridge *et al.*, 2003). Porém, em um estudo com *Saguinus* spp., Dominy *et al.* (2003a) não identificaram vantagens da visão tricromata para a detecção de recompensas alimentares (bananas), uma vez que machos e fêmeas não diferiram no seu desempenho quanto à localização ou discriminação do alimento. Melin *et al.* (2009) também não observaram diferenças quanto à capacidade de diferenciação de frutos maduros e imaturos entre indivíduos dicromatas e tricromatas de macacos-prego, porém, os autores observaram que os indivíduos dicromatas utilizaram mais o olfato

do que os tricromatas, refletindo diferenças quanto às estratégias utilizadas. Por outro lado, em outro estudo com macacos-prego, Melin *et al.* (2010) observaram diferenças entre os sexos quanto ao forrageio por invertebrados e atribuíram algumas destas variações aos tipos de invertebrados ingeridos por machos e fêmeas, às diferenças quanto à percepção de cores, uma vez que os machos dicromatas apresentaram uma maior eficiência na captura de insetos expostos e gastaram menos tempo forrageando do que as fêmeas tricromatas. Lucas *et al.* (2003), por sua vez, sugerem que a tricromacia evoluiu principalmente para a detecção de folhas novas, uma vez que o estado de maturação das folhas é mais difícil de diferenciar do que o dos frutos, os quais além de alterarem a cor também exalam cheiro. Desta forma, a tricromacia pode ter evoluído devido à utilização de folhas na dieta durante períodos críticos de escassez de frutos, nos quais os animais necessitavam forragear por folhas novas e mais protéicas como um recurso alternativo (Dominy & Lucas, 2001, 2004; Dominy *et al.*, 2003b; Lucas *et al.*, 2003).

Outra informação importante utilizada pelos primatas durante o forrageio diz respeito à abundância dos recursos. Estudos sugerem que algumas espécies de primatas são capazes de distinguir locais com diferentes quantidades de alimento, selecionando aqueles onde a disponibilidade é maior (Andrews, 1988; Garber, 1989; Garber & Dolins, 1996; Garber & Paciulli, 1997; Janson, 1996, 1998; MacDonald & Agnes, 1999).

Conforme mencionado anteriormente, o comportamento de forrageio dos primatas, além das informações ecológicas, também é influenciado pelas informações sociais. De um modo geral, as diferenças no comportamento social das espécies variam de acordo com o tamanho do grupo, a composição sexo-etária e o tamanho da área de uso. Portanto, o comportamento intragrupo está relacionado ao meio social, onde as interações individuais podem ser benéficas, como o cuidado parental e as relações cooperativas, ou não, como a competição por recursos limitados, resultando muitas vezes em comportamentos agressivos. Em grupos sociais, a hierarquia ocorre em função da habilidade competitiva dos indivíduos, onde indivíduos de classes sociais mais altas têm uma prioridade de acesso aos recursos em relação a indivíduos de classes sociais inferiores. Devido a estas diferenças na posição hierárquica e habilidade competitiva, alguns indivíduos podem obter maior acesso aos recursos, ou até mesmo, monopolizá-los (Clutton-Brock & Harvey, 1976).

Visto que os primatas são animais que vivem em grupos sociais estáveis, onde o forrageio em grupo pode resultar em um aumento na competição pelos recursos, algumas desvantagens podem afetar principalmente os indivíduos subordinados, os quais têm menor acesso ao alimento por

possuírem uma menor habilidade competitiva (Garber, 2000; Janson, 1988; Ranta *et al.*, 1993). Por outro lado, a vida em grupo pode favorecer os indivíduos, uma vez que eles podem compartilhar a informação acerca do alimento por meio do monitoramento do comportamento dos conspecíficos (Di Bitetti & Janson, 2001; Drapier *et al.*, 1999; Giraldeau & Caraco, 2000; Koops & Giraldeau, 1996; Vickery *et al.*, 1991) e da obtenção de informações quanto à localização e quantidade dos recursos através de sinais emitidos e dicas durante o forrageio (Galef & Giraldeau, 2001). Segundo Garber (2000), ao monitorar o conhecimento dos outros membros do grupo em relação aos locais de alimento, um indivíduo pode aumentar a sua eficiência durante o forrageio. Consequentemente, o tamanho dos grupos influencia diretamente a quantidade de alimento descoberto e o sucesso de todos os indivíduos do grupo, devido à possibilidade de compartilhamento (Janson & Di Bitetti, 1997; Vickery *et al.*, 1991).

Com isto, a capacidade de obter acesso a um recurso se dá pela adoção de diferentes estratégias de forrageio (Bicca-Marques & Garber, 2005; Giraldeau & Caraco, 2000; Koops & Giraldeau, 1996). Contudo, segundo Giraldeau & Caraco (2000), o sucesso de um indivíduo durante o forrageio não depende apenas da estratégia que ele adota, mas, também, das estratégias que os outros indivíduos do grupo adotam. Assim, os indivíduos podem alternar o uso de diferentes estratégias de acordo com a situação ecológica imposta e com as estratégias adotadas pelos indivíduos que competem pelo mesmo recurso (Bicca-Marques & Garber, 2005; Di Bitetti & Janson, 2001; Vickery *et al.*, 1991). Segundo a Teoria do Forrageio Social proposta por Giraldeau & Caraco (2000), os indivíduos podem procurar por alimento ou usurpar o alimento encontrado por outros, adotando estas duas estratégias de forma alternada para ter acesso ao alimento de acordo com a ocasião e considerando a posição social dos outros indivíduos do grupo que estão forrageando juntos. Desta forma, um indivíduo pode decidir utilizar as informações ecológicas, investindo mais tempo e energia na procura ativa por alimento através da adoção de uma estratégia de produtor (“producer”), ou pode utilizar as informações sociais, agindo como um usurpador (“scrounger”) e monitorando o comportamento dos conspecíficos para compartilhar ou se apropriar do alimento descoberto por eles (Barnard & Sibly, 1981; Di Bitetti & Janson, 2001; Giraldeau & Caraco, 2000; Ranta *et al.*, 1996; Vickery *et al.*, 1991). Tais estratégias foram observadas em algumas espécies de primatas neotropicais (Azevedo, 2006 – *Saguinus bicolor*; Bicca-Marques & Garber, 2005 – *Saguinus imperator imperator*, *Saguinus fuscicollis weddelli*; Bicca-Marques & Nunes, 2007 – *Saguinus imperator imperator*, *Saguinus fuscicollis weddelli*; Gomes, 2006 – *Cebus nigrinus*; Janson, 1996 – *Cebus nigrinus*; Nunes, 2006 – *Callithrix penicillata* x *Callithrix*

*jacchus*) como alternativas para a exploração dos recursos (Giraldeau & Caraco, 2000; Koops & Giraldeau, 1996).

Além da quantidade de alimento ingerido pelos indivíduos de um grupo variar de acordo com as suas habilidades competitivas, a disponibilidade e distribuição dos recursos afeta diretamente as estratégias adotadas e o sucesso do indivíduo que chega em primeiro lugar aos locais com alimento, conhecido como a “vantagem do descobridor” (“finder’s advantage”). Assim, um indivíduo que adota uma estratégia de produtor pode ter seu sucesso aumentado em relação à proporção de itens alimentares ingeridos antes da chegada dos usurpadores (“parte do descobridor” ou “finder’s share”). Porém, é importante ressaltar que nem sempre os indivíduos que encontram o alimento são aqueles que possuem taxas de ingestão maiores. Isto vai depender da dispersão ou distribuição espacial dos indivíduos, do tempo de chegada dos usurpadores à parcela alimentar e da posição hierárquica de cada um (Barta & Giraldeau, 1998; Di Bitetti & Janson, 2001; Giraldeau & Caraco, 2000). Quando os recursos são escassos e distribuídos de forma agrupada, os indivíduos dominantes que adotam uma estratégia de produtor apresentam taxas de ingestão alimentar maiores devido à possibilidade de monopolização dos recursos, e conseqüentemente, a “vantagem do descobridor” e a “parte do descobridor” são altas. Já os indivíduos subordinados que adotam uma estratégia de produtor podem apresentar uma taxa de ingestão alimentar alta somente nos casos em que os recursos podem ser consumidos ou removidos rapidamente (Di Bitetti & Janson, 2001; Garber *et al.*, 2009; Janson, 1996). Por outro lado, a adoção de uma estratégia de usurpador pode ser vantajosa para os indivíduos somente nos casos em que os recursos são abundantes e distribuídos de forma agrupada. Nestas situações, a “parte do descobridor” é baixa e, conseqüentemente, para os indivíduos subordinados que adotam uma estratégia de produtor, a “vantagem do descobridor” e as taxas de ingestão alimentar são menores. Quando os recursos são abundantes e apresentam uma distribuição mais homogênea, a proporção de ingestão alimentar pelos indivíduos dominantes e subordinados é relativamente igual, independente da estratégia adotada (Garber *et al.*, 2009).

Devido aos diversos desafios enfrentados pelos primatas tanto em relação ao seu ambiente ecológico como social, estudos experimentais na natureza e em cativeiro têm sido realizados com diferentes espécies de primatas com a finalidade de entender os fatores que influenciam a tomada de decisões de forrageio (Azevedo, 2006 – *Saguinus bicolor*; Bicca-Marques, 2005 – *Callicebus cupreus cupreus*, *Saguinus imperator imperator*, *Saguinus fuscicollis weddelli*; Bicca-Marques & Garber, 2004 – *Aotus nigriceps*, *Callicebus cupreus*, *Saguinus imperator imperator*, *Saguinus fuscicollis weddelli*;

Bicca-Marques & Garber, 2005 - *Saguinus imperator imperator*, *Saguinus fuscicollis weddelli*; Bicca-Marques & Nunes, 2007 - *Saguinus imperator imperator*, *Saguinus fuscicollis weddelli*; Di Bitetti & Janson, 2001 - *Cebus apella*; Garber & Dolins, 1996 - *Saguinus mystax*; Garber & Paciulli, 1997 - *Cebus capucinus*; Garber *et al.*, 2009 - *Saguinus imperator imperator*, *Saguinus fuscicollis weddelli*; Gomes, 2006 - *Cebus nigrinus*; Janson, 1996 - *Cebus nigrinus*; Janson & Di Bitetti, 1997 - *Cebus apella*; MacDonald, 1994 - *Gorilla gorilla gorilla*; MacDonald & Agnes, 1999 - *Pongo pygmaeus abelii*; MacDonald & Wilkie, 1990 - *Cercopithecus ascanius whitesidei*; MacDonald *et al.*, 1994 - *Callithrix jacchus*; Menzel, 1991 - *Macaca fuscata*; Menzel & Juno, 1985 - *Saguinus fuscicollis*; Nunes, 2006 - *Callithrix penicillata* x *Callithrix jacchus*; Platt *et al.*, 1996 - *Leontopithecus rosalia*, *Callithrix kuhlii*). Tais estudos possibilitam controlar as informações ambientais disponíveis para os animais em seu ambiente natural a fim de avaliar as habilidades cognitivas das espécies e a hierarquia dos diferentes tipos de informação na tomada de decisões de forrageio (Garber & Paciulli, 1997).

Enquanto os estudos experimentais de campo fornecem um bom controle dos dados e possibilitam que os animais sejam estudados em seu ambiente social, em cativeiro, apesar da composição dos grupos incluir poucos indivíduos (normalmente em pares), os estudos cognitivos podem ser altamente controlados. Quando realizados em cativeiro, os estudos experimentais podem propiciar uma melhora na qualidade de vida dos animais ao alterarem e enriquecerem o ambiente, permitindo um aumento na diversidade dos comportamentos (Shepherdson, 2010). Estudos com a introdução de ferramentas e objetos para manipulação e exploração são descritos como oportunidades para os animais expressarem padrões do seu comportamento natural, e com isso, aumentar o seu bem-estar físico e psicológico. Na maioria das pesquisas, os animais executam determinadas tarefas a fim de receber uma recompensa alimentar e exploram locais com alimentos escondidos (forrageio extrativo) para a aquisição do alimento (Redshaw & Mallinson, 1991; Shepherdson, 2010). Outra vantagem do enriquecimento ambiental é a possibilidade de diminuir a ocorrência de comportamentos estereotipados e psicopatologias, pois ao fornecer a oportunidade do desempenho de outras atividades, os animais cativos ficam mais ocupados e ativos, o que reduz os níveis de estresse (Maple & Perkins, 1996; Shepherdson, 2010).

### **Gênero *Callithrix***

O gênero *Callithrix* pertence à família Callitrichidae e é composto pelas espécies *Callithrix penicillata*, *C. jacchus*, *C. kuhlii*, *C. flaviceps*, *C. aurita* e *C. geoffroyi* (Rylands & Mittermeier, 2009).

Enquanto as demais espécies de *Callithrix* vivem exclusivamente na Mata Atlântica, *Callithrix penicillata* ocorre na Caatinga e Cerrado e *C. jacchus* ocorre na Mata Atlântica e Caatinga (Hirsch *et al.*, 2002). Os saguis são animais de pequeno porte, pesando entre 300 e 450 g, que possuem algumas características morfológicas particulares, como unhas em forma de garra, dentes incisivos inferiores alongados e estreitos e sistema digestório desenvolvido, adaptado para o forrageio de exsudados (Bicca-Marques *et al.*, 2006; Digby *et al.*, 2010; Sussman & Kinzey, 1984). A dieta dos saguis é composta basicamente por frutos, insetos, néctar e exsudados (goma, resina e látex), porém eles também utilizam outros itens alimentares como flores, pequenos vertebrados e ovos de aves. Apesar de alguns estudos relatarem uma preferência pela ingestão de frutos, o consumo de exsudados se torna importante em épocas de escassez de recursos, visto que é um recurso alimentar rico em carboidratos que permite a adaptação a habitats sazonais (veja Bicca-Marques *et al.*, 2006). A quantidade de exsudados utilizados na dieta varia entre as espécies de acordo com a disponibilidade dos outros recursos alimentares. *Callithrix penicillata* e *C. jacchus* são considerados altamente exsudatívoros, enquanto *C. kuhlii* utiliza este recurso em menor quantidade (Rylands & Faria, 1993). Vilela (1999) observou que a ingestão de exsudados por grupos de *C. penicillata* não variou entre as estações do ano, mostrando-se um recurso importante durante o ano todo, assim como o néctar.

O tamanho da área de uso destas espécies varia, com *C. penicillata* e *C. jacchus* normalmente ocupando áreas de 0,5 a 3,5 ha e *C. kuhlii* vivendo em áreas maiores (10 a 20 ha) (Faria, 1986; Rylands & Faria, 1993; Stevenson & Rylands, 1988). As diferenças no tamanho da área de uso dos saguis estão relacionadas à distribuição dos recursos alimentares, sendo a ingestão de exsudados inversamente proporcional ao tamanho da área de vida (Rylands & Faria, 1993).

Os saguis vivem em grupos coesos com até 13 indivíduos, compostos por adultos, jovens e infantes. Os grupos possuem alto grau de parentesco e os indivíduos são altamente tolerados em seu grupo natal depois de atingirem a maturidade sexual (Stevenson & Rylands, 1988). Segundo Digby & Barreto (1993), os grupos de *Callithrix* spp. podem ser classificados como grupos familiares estendidos, formados pelos indivíduos reprodutores, seus irmãos e filhos. Possuem sistemas de acasalamento variado (monogâmico, poliândrico e poligínico) (Digby & Ferrari, 1994) e normalmente apenas uma única fêmea reprodutora, a qual pode suprimir a ovulação das demais fêmeas do grupo (Abbott *et al.*, 1993; Rylands, 1989; Stevenson & Rylands, 1988). O nascimento, normalmente de gêmeos, ocorre após uma gestação que dura cerca de cinco meses, com cio pós-parto (Rylands, 1989; Sussman, 2000). Portanto, a fêmea pode estar grávida e amamentando filhotes gêmeos

simultaneamente, o que aumenta os custos energéticos da reprodução (Stevenson & Rylands, 1988). Desta forma, o cuidado parental por machos adultos e outros membros do grupo que ajudam a carregar os filhotes, característica marcante observada neste grupo de primatas, minimiza os custos energéticos da fêmea reprodutora (Abbott, 1984; Digby *et al.*, 2010; Ross & MacLarnon, 2000; Sussman & Kinzey, 1984). Além disso, a participação de indivíduos não reprodutivos no cuidado com a prole possibilita que os mesmos adquiram habilidades parentais, aumentem as oportunidades de alcançar o posto de animal reprodutivo e a probabilidade de sobrevivência devido ao aumento no tamanho do grupo (Yamamoto & Box, 1997). Por outro lado, a participação no cuidado com a prole, além de energeticamente dispendiosa, pode comprometer o acesso ao alimento (Yamamoto, 1993). Porém, mesmo que os indivíduos que ajudam a carregar os filhotes apresentem uma menor atividade de forrageio, as fêmeas reprodutoras ainda mostram necessidades alimentares superiores às dos outros membros do grupo devido ao desgaste da lactação e da possibilidade de ter duas proles concomitantes (Goldizen, 1987). Ainda que a dominância do casal reprodutor em relação ao acesso aos recursos seja bem estabelecida (Anzenberger, 1985), alguns estudos, tanto na natureza quanto em cativeiro, relatam que a fêmea adulta dominante tem acesso preferencial ao alimento devido aos gastos energéticos da reprodução (Bicca-Marques, 2003; Box, 1997; Box *et al.*, 1999; Lopes, 1998, 2002; Maier *et al.*, 1982; Matias, 2001; Michels, 1998; Petto & Devin, 1988; Tardif & Richter, 1981).

Os altos níveis de tolerância social e a cooperação são dois aspectos importantes da organização social dos calitriquídeos, onde os comportamentos agressivos são relativamente raros e, normalmente, ocorrem em contextos alimentares. Porém, os padrões de agressão podem aumentar devido a mudanças na composição dos grupos e, em grupos de animais cativos, podem resultar em ataques físicos (Digby *et al.*, 2010). Sutcliffe & Poole (1984) observaram que os comportamentos agonísticos entre os indivíduos adultos e sub-adultos de cinco grupos cativos de *C. jacchus* não envolvem confrontos longos e provavelmente servem para reforçar as diferenças quanto à posição hierárquica, a qual não é determinada pela agressão, mas pela idade.

Apesar de ocorrer partilha de alimento em algumas espécies de primatas, nos calitriquíneos tal comportamento tem sido descrito como uma forma de transferência de alimento restrita entre mães e filhotes (Feistner & Price, 1990). Estudos com *Saguinus oedipus* e *Leontopithecus* spp. mostram que normalmente os infantes recebem o alimento para garantir a ingestão de quantidades adequadas, principalmente nos casos onde os recursos são de difícil acesso (Feistner & Price, 1990; Price & Feistner, 1993). Moura *et al.* (2010) observaram, inclusive, um aumento na transferência de alimento

da fêmea reprodutora para o(s) seu(s) filhote(s) quando a dificuldade de obtenção do alimento era maior.

Esta pesquisa visou avaliar experimentalmente a habilidade de saguis-de-tufo-preto (*Callithrix penicillata*), saguis-de-tufo-branco (*Callithrix jacchus*) e híbridos de *C. penicillata* x *C. kuhlii* (sagui-de-Wied) cativos de usar informação espacial (localização do alimento), olfativa (odor do alimento), visual (presença de alimento), dicas associativas (presença, ausência e diferenças na coloração de objetos associados ao local com alimento) e quantitativa (diferenças na quantidade de alimento) na tomada de decisões de forrageio, bem como identificar como as estratégias (conjunto de táticas utilizadas durante o forrageio social) e regras (modelos ou critérios utilizados na tomada de decisões) de forrageio influenciam o acesso ao alimento. Especificamente, esta pesquisa avaliou: (1) a habilidade dos saguis em usar cada tipo de informação em nível de grupo e de indivíduo, (2) o uso de rotas individuais de forrageio (sequência de locais de alimentação visitados) durante diferentes desafios ecológicos, (3) a adoção das estratégias de forrageio de produtor e usurpador pelos membros de cada grupo e a ocorrência de diferenças sexo-etárias e (4) a existência de prioridade de acesso ao alimento pela fêmea adulta.

## **MATERIAL E MÉTODOS**

### **Grupos de estudo**

Treze grupos de saguis (oito de *Callithrix penicillata*, três de *C. jacchus* e dois compostos por híbridos de *C. penicillata* x *C. kuhlii*) foram estudados no Criadouro Conservacionista Arca de Noé, Morro Reuter, RS. A origem e o histórico destes animais não estava disponível no Criadouro devido à ausência destes registros no órgão ambiental. O número de indivíduos estudados em cada experimento variou de 28 a 32 devido à ocorrência de óbitos (dois indivíduos de *C. penicillata* e dois indivíduos de *C. jacchus*). Ao longo da pesquisa houve alterações na composição e quantidade de indivíduos por grupo e recinto devido às necessidades de manejo do criadouro (Tabela 1). Desta forma, quatro grupos não participaram de todos os experimentos. Ao todo, 36 saguis participaram da pesquisa. A fêmea adulta ROBR participou de seis experimentos, porém em grupos diferentes. Enquanto nos dois primeiros experimentos ela fez parte do grupo H, nos quatro últimos experimentos ela compôs o grupo D.

Os grupos eram mantidos em recintos adjacentes, o que possibilitava o contato visual com os indivíduos dos recintos localizados ao lado e à frente. No entanto, nenhum grupo teve acesso ao desempenho dos outros grupos antes da realização de sua sessão diária, uma vez que os animais de cada grupo eram soltos somente no início de sua sessão, a qual era realizada sempre após o término da sessão do grupo anterior. O tamanho dos recintos variou de 1,8 m de largura x 2,4 m de altura x 2,2 m de profundidade a 3,8 m de largura x 2,0 m de altura x 3,4 m de profundidade (Tabela 1). Os recintos eram enriquecidos com galhos e arbustos e possuíam uma caixa-ninho climatizada onde os animais passavam a noite (Figura 1).

### **Manuseio e marcação dos animais**

Todos os saguis foram capturados e anestesiados com Cloridrato de S(+) Cetamina (dose de 10 mg/kg) pela médica veterinária Moira Ansolch da Silva para posterior medição (comprimento total, do corpo, da cauda, da cabeça, da mão e do pé, largura da cabeça e altura e largura da orelha), pesagem e marcação com colares de aço inox e contas coloridas para identificação individual (Figura 2). Foi desenvolvido um aparato para fechar a entrada da caixa-ninho (Figura 1) a fim de evitar a fuga dos animais e impossibilitar que os mesmos visualizassem a preparação dos experimentos. Os animais eram presos na caixa-ninho ao anoitecer e soltos na manhã seguinte após todos os aparatos

Tabela 1. Composição sexo-etária, identificação individual e participação nos experimentos dos grupos de *C. penicillata*, *C. jacchus* e *C. penicillata* x *C. kuhlii*.

<b>Espécie</b>	<b>Grupo</b>	<b>Recinto</b>	<b>Dimensões do recinto (largura x altura x profundidade em m)</b>	<b>Identificação</b>	<b>Classe sexo- etária</b>	<b>Experimentos</b>	<b>Obs.</b>
<i>Callithrix penicillata</i>							
	A	9	2,75 x 1,50 x 3,44	VMLA	Fêmea adulta	1 - 8	
				AMLA	Fêmea adulta	1 - 8	
				VDLA	Fêmea adulta	1 - 8	
	B	10	3,80 x 2,00 x 3,44	BRAN	Macho adulto	1 - 8	
				VERM	Fêmea adulta	1 - 8	
				LARA	Macho jovem	1 - 8	
				VERD	Macho jovem	1 - 8	
				AMAR	Fêmea infante	1 - 2	Óbito em 12/04/2009
	C	11	3,70 x 1,70 x 3,44	ROVD	Fêmea adulta	1 - 8	
				VMVD	Fêmea adulta	1 - 8	
	D	14-B	3,14 x 2,10 x 2,75	VDAZ	Macho adulto	5 - 8	
				LARO	Fêmea adulta	5 - 8	
				ROBR	Fêmea adulta	5 - 8	Participou dos Exps. 1 e 2 no R18
	E	15	3,06 x 2,10 x 2,75	AZAM	Macho adulto	1 - 8	
				ROAM	Fêmea adulta	1 - 8	
	F	16	3,07 x 2,10 x 2,75	BRAZ	Macho adulto	1 - 8	
				BRAM	Macho adulto	1 - 8	
				ROVM	Fêmea adulta	1 - 8	

(continua)

Tabela 1. (continuação)

<b>Espécie</b>	<b>Grupo</b>	<b>Recinto</b>	<b>Dimensões do recinto (largura x altura x profundidade em m)</b>	<b>Identificação</b>	<b>Classe sexo- etária</b>	<b>Experimentos</b>	<b>Obs.</b>	
<i>Callithrix jacchus</i>	G	17A	3,08 x 2,10 x 2,75	AZLA	Macho adulto	1 - 8	Briga; saiu do recinto em 02/09/2009	
				BRLA	Macho adulto	1 - 6		
				VDAM	Macho adulto	1 - 8		
				ROLA	Fêmea adulta	1 - 8		
	H	18	3,65 x 2,15 x 2,75	AZBR	Macho adulto	1 - 2	Óbito em 02/05/2009	
				ROBR	Fêmea adulta	1 - 2	Saiu do recinto em 29/04/2009	
	<i>Callithrix penicillata</i> x <i>C. kuhlii</i>	I	14	3,14 x 2,10 x 2,75	AZUL	Macho adulto	1 - 4	Saiu do recinto em 04/07/2009
					ROSA	Fêmea adulta	1 - 4	Óbito em 20/06/2009
J		17B	3,27 x 2,10 x 2,75	AMVM	Macho adulto	1 - 8	Óbito em 24/04/2009	
				VMBR	Fêmea adulta	1 - 8		
				AMVD	Macho jovem	1 - 2		
				VDBR	Macho infante	1 - 8		
K		18-B	3,65 x 2,15 x 2,75	AZVM	Macho adulto	3 - 8		
				VDRO	Fêmea adulta	3 - 8		
	L	20	1,78 x 2,42 x 2,18	VDVM	Macho adulto	1 - 8		
				BRVD	Fêmea adulta	1 - 8		
				VMAM	Fêmea adulta	1 - 8		
	M	21	4,50 x 2,42 x 2,18	AZVD	Macho adulto	1 - 8	Briga; saiu do recinto em 05/08/2009	
				AMAZ	Macho adulto	1 - 5		



Figura 1. Aparato experimental e caixa-ninho no recinto 15. O asterisco indica a entrada (fechada) da caixa-ninho.



(a)



(b)



(c)



(d)

Figura 2. Etapas do processo de manuseio e marcação dos saguis: (a) medição, (b) pesagem e (c e d) marcação.

experimentais (caixas de alimentação) estarem iscadas para o início das sessões experimentais (veja desenho experimental). Cada grupo era solto no início de sua sessão experimental pela manhã (entre às 6 e às 9 horas, dependendo da estação do ano). Aproximadamente uma hora após o final das sessões em todos os recintos, os animais recebiam a refeição matinal composta por frutos e legumes preparada pelos tratadores do criadouro.

### **Desenho experimental**

O método utilizado nesta pesquisa foi desenvolvido e adaptado com base em estudos prévios. Um aparato experimental foi fixado na parte frontal no interior de cada recinto a cerca de 1 m de altura. O aparato experimental era composto por uma plataforma com cinco caixas de acrílico (Figura 3). A plataforma consistia em uma tábua de madeira medindo 75 cm de comprimento x 35 cm de largura coberta por plástico a fim de possibilitar a sua limpeza e evitar sua impregnação com resíduos e odor de banana. Em cada plataforma havia cinco caixas de acrílico com 11 cm de largura x 25 cm de profundidade x 20 cm de altura. Cada caixa ficava distante 5 cm da(s) caixa(s) adjacente(s). No fundo do assoalho de cada caixa havia um orifício no qual era acoplado um compartimento (copo plástico de cor marrom) onde eram colocadas as recompensas alimentares (rodela de banana). As caixas foram confeccionadas em acrílico branco nas laterais, na parte superior e na frente para evitar que os animais utilizassem dicas visuais da recompensa ou sua ausência no copo plástico antes de visitá-las. Apenas o fundo das caixas era de acrílico transparente para permitir a observação do comportamento dos animais pelo pesquisador. Como o fundo das caixas ficava encostado da tela frontal do recinto, o acrílico transparente não permitia a visualização do conteúdo dos copos plásticos pelos saguis.

Na maioria dos experimentos uma caixa de acrílico era iscada com recompensas verdadeiras (duas rodela de banana com 1 cm de espessura disponíveis; caixa com recompensa – CR; Figura 4a), enquanto as demais recebiam recompensas falsas (duas rodela de banana com 1 cm de espessura inacessíveis dentro de saquinhos de tela metálica em cada caixa; caixa sem recompensa – CSR; Figura 4b). Na caixa com recompensa também havia um saquinho de tela metálica inserido dentro do copo plástico, porém vazio. Portanto, havia uma probabilidade de 20% (1/5) de os animais encontrarem ao acaso as recompensas alimentares na primeira caixa visitada. Apenas no experimento testando o uso da informação quantitativa (veja página 27) havia duas caixas com recompensas verdadeiras e três caixas sem recompensa. Neste experimento, uma CR tinha uma quantidade maior de alimento (três rodela de

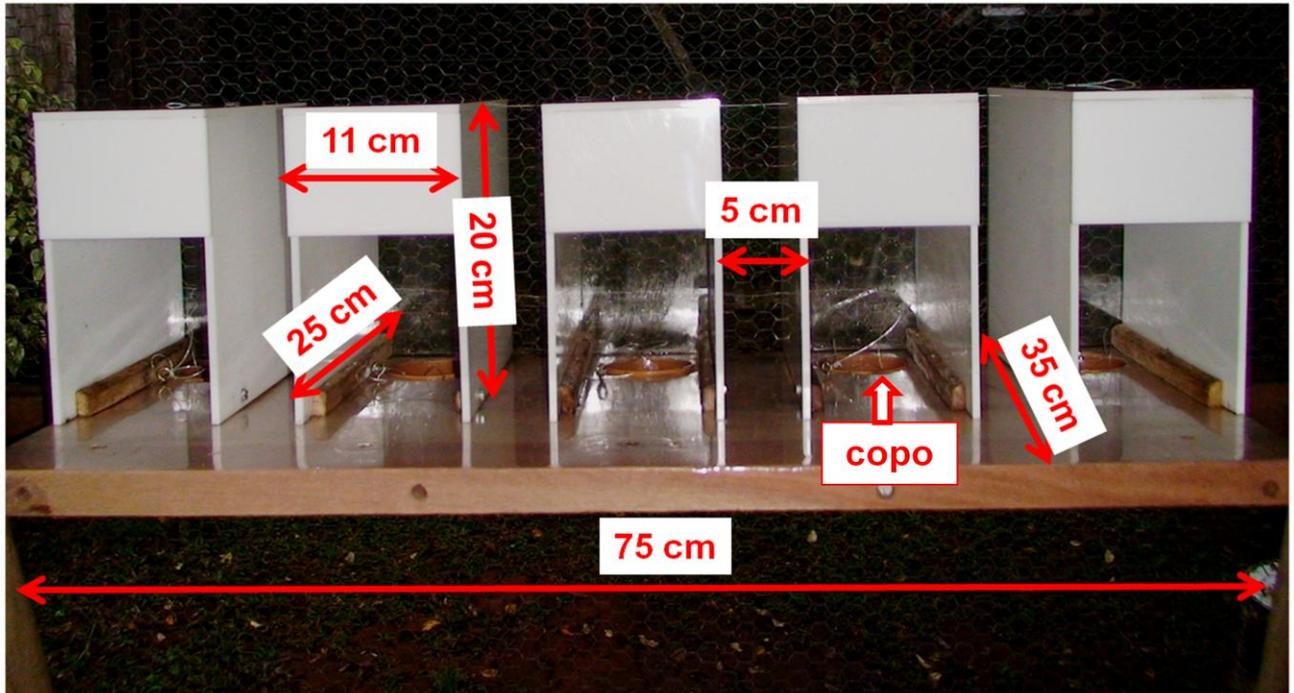


Figura 3. Plataforma vista de frente (do interior do recinto) com as cinco caixas de acrílico.

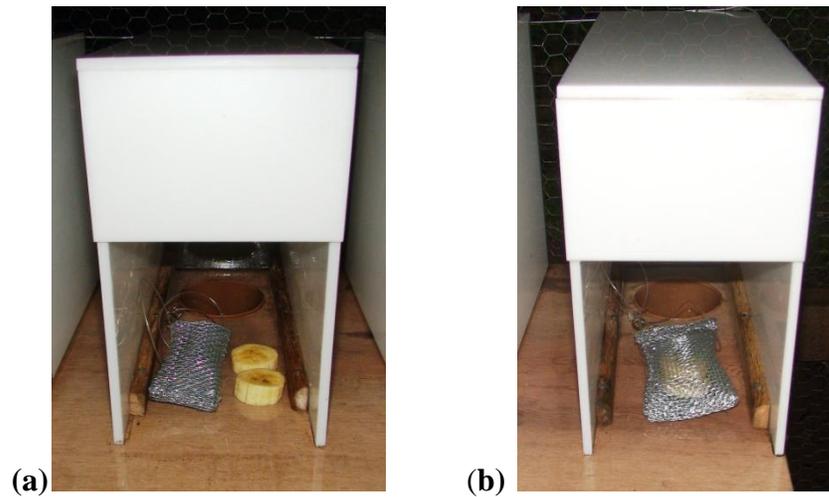


Figura 4. Caixas (a) com recompensa (CR) e (b) sem recompensa (CSR) mostrando o conteúdo que estava presente no interior dos respectivos copos.

banana de 1 cm de espessura), enquanto a outra CR tinha apenas uma rodela de banana com 1 cm de espessura disponível e duas rodelas do mesmo tamanho indisponíveis dentro de um saquinho de tela metálica. As CSRs eram iscadas com três rodelas de banana com 1 cm de espessura indisponíveis dentro de saquinhos de tela metálica. Assim, a probabilidade dos animais encontrarem as recompensas alimentares nas duas primeiras visitas às caixas era de 40% (2/5) ao acaso durante este experimento.

As caixas de cada recinto eram iscadas apenas uma vez ao dia no início da manhã, resultando em uma sessão por dia por recinto. Todas as caixas de acrílico, os copos plásticos e a plataforma de cada recinto eram limpos antes de serem iscados no início da manhã. A ordem de realização das sessões nos recintos variou constantemente no decorrer de cada experimento, ou seja, as coletas em um mesmo recinto nunca ocorriam no mesmo horário em dias consecutivos. Isto foi realizado para evitar que os animais se habituassem e se condicionassem a esperar a refeição matinal após um intervalo de tempo mais ou menos constante após o final da sessão, podendo assim perder o interesse pelas iscas nas caixas (bananas) com o passar do tempo. Desta forma, este intervalo variou de 30 minutos a 3 horas.

Antes de iniciar a coleta de dados foi realizado um período de habituação dos animais ao aparato experimental, o qual durou quatro dias. Este período foi dividido em duas etapas de dois dias. Na primeira etapa, cada plataforma de alimentação foi iscada com meia rodela de banana dentro de cada caixa de acrílico e meia rodela de banana dentro de cada copo plástico. Durante a segunda etapa as plataformas de alimentação foram iscadas apenas com uma rodela de banana dentro de cada copo plástico. O tempo necessário para este período de habituação foi determinado com base nas visitas dos saguis às plataformas e caixas. Os animais alimentaram-se em todas as caixas de acrílico no decorrer dos dois dias de cada um dos períodos de habituação.

Após a habituação dos animais ao aparato experimental foi iniciado um conjunto de oito experimentos (Figura 5). A duração de cada experimento foi de 25 dias, totalizando 25 sessões (uma sessão por dia) em cada recinto, com exceção do experimento controle que teve uma duração de 15 dias, totalizando 15 sessões. A descrição das condições de cada experimento é apresentada nas Figuras 6 a 13.

Ao final de cada experimento foi realizado um intervalo que variou de cinco a 12 dias. O intervalo entre os experimentos tinha a finalidade de reduzir a probabilidade de que o aprendizado obtido em um determinado experimento interferisse no desempenho dos animais (especialmente nos primeiros dias) no experimento seguinte. Todas as caixas de acrílico eram iscadas diariamente com

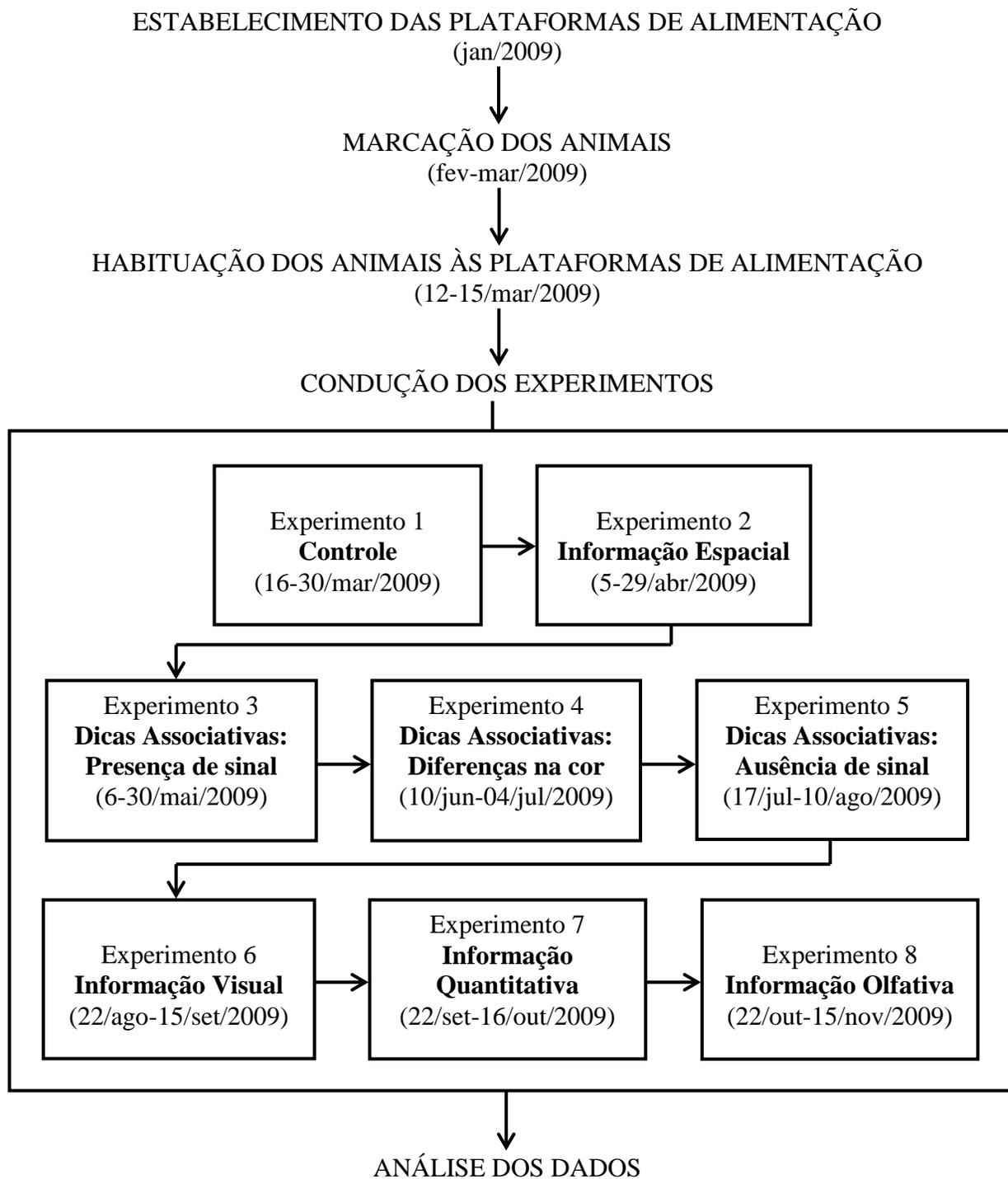


Figura 5. Representação esquemática das etapas da pesquisa.

## Experimento 1: CONTROLE

**Duração:** 15 dias

**Objetivo:** testar se os macacos utilizaram algum tipo de informação não controlada pelo pesquisador para localizar a recompensa alimentar.



**Condições:** dicas sensoriais (visuais e olfativas) e informação espacial indisponíveis.

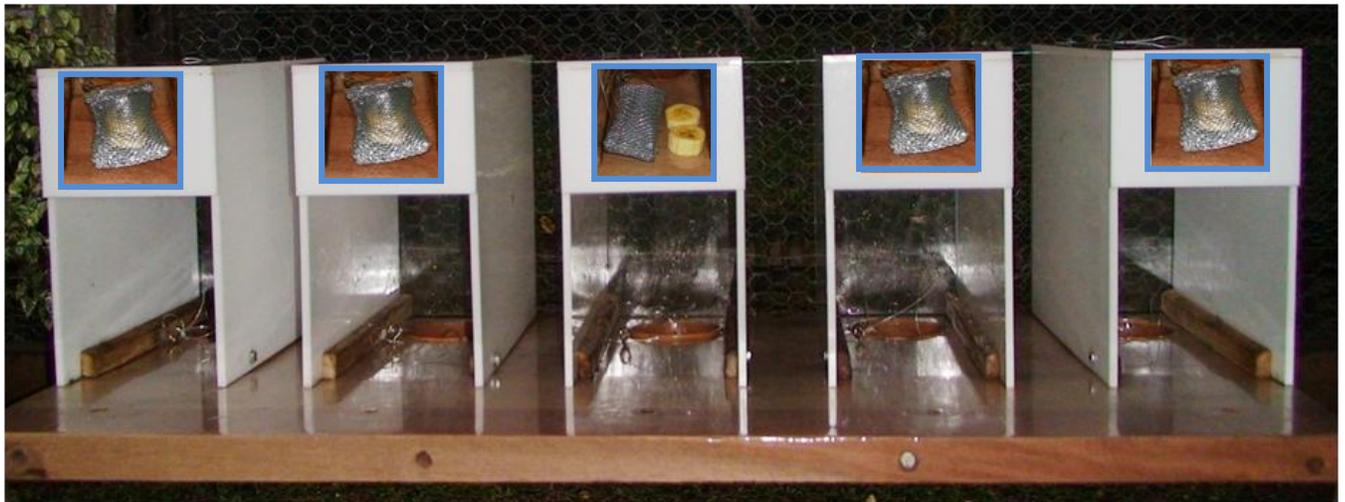
- Dicas visuais eliminadas devido à impossibilidade dos animais verem o interior do copo plástico;
- Diferenças olfativas entre a CR e as CSR minimizadas, pois as CSR eram iscadas com a mesma quantidade de banana, porém indisponível (dentro de saquinhos de tela metálica);
- Informação espacial indisponível, pois a localização da CR mudava aleatoriamente em cada sessão.

Figura 6. Condições do experimento controle. A fotografia mostra como os saguis encontravam as caixas, enquanto as fotografias pequenas inseridas na parte superior frontal das caixas mostram o que havia no interior de cada copo.

## Experimento 2: INFORMAÇÃO ESPACIAL

**Duração:** 25 dias

**Objetivo:** testar a habilidade dos saguis em selecionar locais com alimento (caixa com recompensa) utilizando apenas a informação espacial.



**Condições:** informação espacial disponível e dicas sensoriais (visuais e olfativas) indisponíveis.

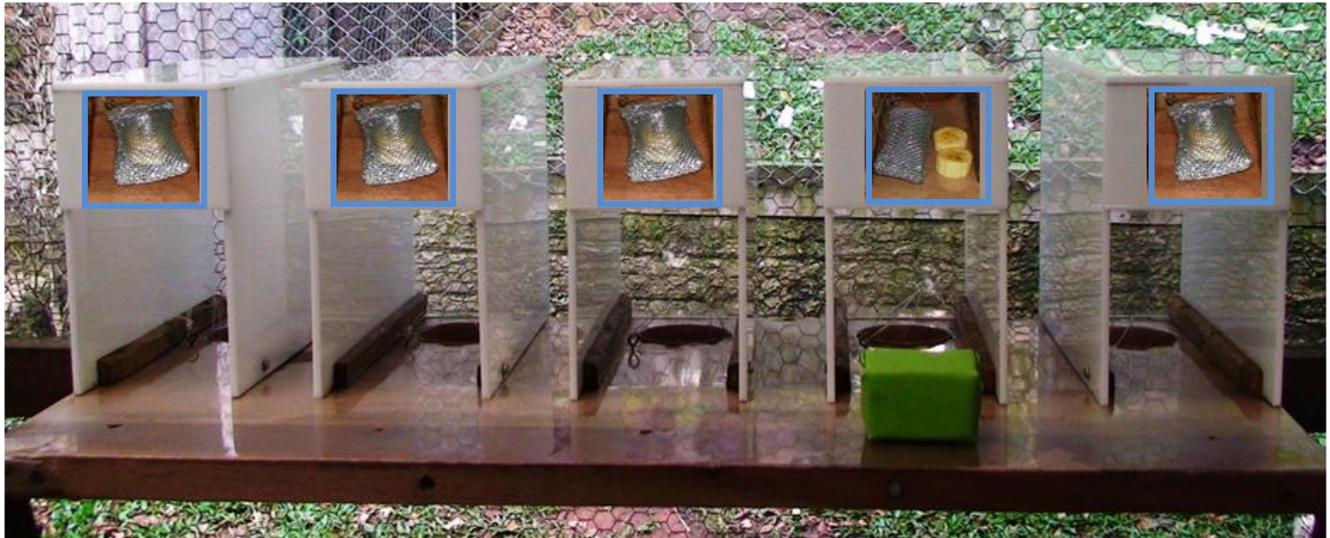
- Informação espacial disponível, pois a localização da CR permaneceu constante durante todo o experimento;
- Dicas visuais eliminadas devido à impossibilidade dos animais verem o interior dos copos plásticos;
- Diferenças olfativas entre a CR e as CSR minimizadas, pois as CSR eram iscadas com a mesma quantidade de banana, porém indisponível (dentro de saquinhos de tela metálica).

Figura 7. Condições do experimento testando o uso da informação espacial. A fotografia mostra como os saguis encontravam as caixas, enquanto as fotografias pequenas inseridas na parte superior frontal das caixas mostram o que havia no interior de cada copo.

### Experimento 3: USO DE DICAS ASSOCIATIVAS (SINAIS DE META VISUAIS): PRESENÇA DE UM SINAL (BLOCO VERDE) INDICANDO A CAIXA COM RECOMPENSA

**Duração:** 25 dias

**Objetivo:** testar a habilidade dos saguis em relacionar a presença de uma dica associativa (bloco) à presença de alimento.



**Condições:** dicas sensoriais (visuais e olfativas do alimento) e informação espacial indisponíveis. Apenas a CR continha um bloco verde (7x4x4cm) fixo na plataforma próximo à entrada em cada sessão experimental.

- Dicas visuais do alimento eliminadas devido à impossibilidade dos animais verem o interior do copo plástico;
- Diferenças olfativas entre a CR e as CSR minimizadas, pois as CSR eram iscadas com a mesma quantidade de banana, porém indisponível (dentro de saquinhos de tela metálica);
- Informação espacial indisponível, pois a localização da CR mudava aleatoriamente em cada sessão.

Figura 8. Condições do experimento testando o uso de uma dica associativa (bloco) indicando o local com alimento. A fotografia mostra como os saguis encontravam as caixas, enquanto as fotografias pequenas inseridas na parte superior frontal das caixas mostram o que havia no interior de cada copo.

**Experimento 4: USO DE DICAS ASSOCIATIVAS (SINAIS DE META VISUAIS):  
DIFERENÇAS NA COR E TONALIDADE DOS BLOCOS SINALIZANDO OS LOCAIS COM  
E SEM ALIMENTO**

**Duração:** 25 dias

**Objetivo:** testar a habilidade dos saguis quanto ao uso de diferenças na coloração e tonalidade de dicas associativas na seleção do local com alimento.



**Condições:** dicas sensoriais (visuais e olfativas do alimento) e informação espacial indisponíveis. Todas as caixas tinham um bloco do mesmo tamanho (7x4x4cm) fixo próximo à entrada, porém na CR o bloco era amarelo (claro), enquanto nas demais o bloco era vermelho (escuro).

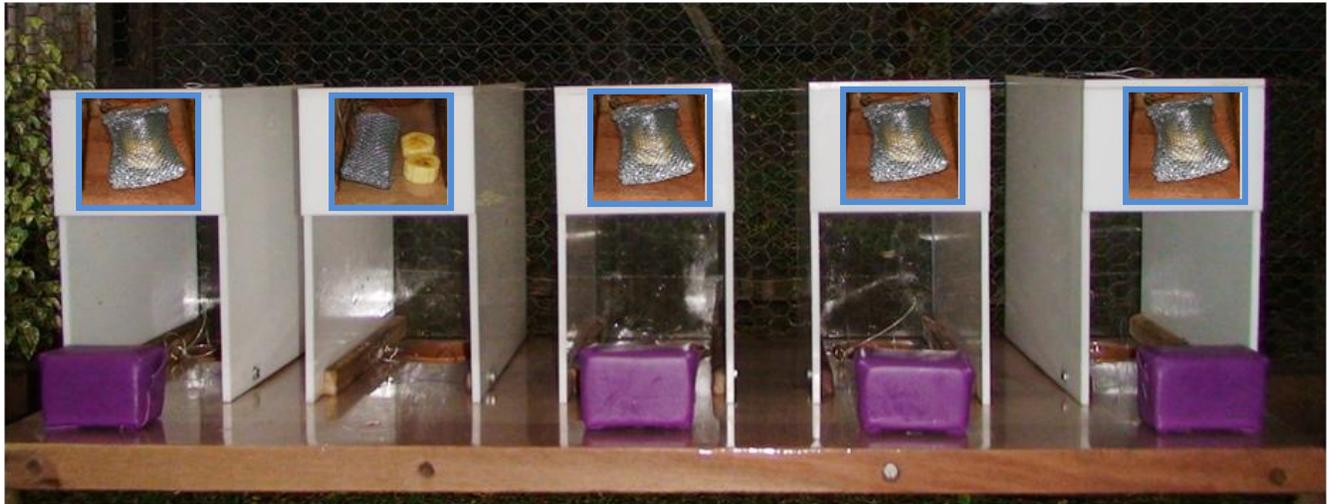
- Dicas visuais do alimento eliminadas devido à impossibilidade dos animais verem o interior do copo plástico;
- Diferenças olfativas entre a CR e as CSR minimizadas, pois as CSR eram iscadas com a mesma quantidade de banana, porém indisponível (dentro de saquinhos de tela metálica);
- Informação espacial indisponível, pois a localização da CR mudava aleatoriamente em cada sessão.

Figura 9. Condições do experimento testando o uso de diferenças na coloração e tonalidade de dicas associativas (blocos) na seleção do local com alimento. A fotografia mostra como os saguis encontravam as caixas, enquanto as fotografias pequenas inseridas na parte superior frontal das caixas mostram o que havia no interior de cada copo.

## Experimento 5: USO DE DICAS ASSOCIATIVAS (SINAIS DE META VISUAIS): AUSÊNCIA DE UM SINAL (BLOCO ROXO) INDICANDO O LOCAL COM ALIMENTO

**Duração:** 25 dias

**Objetivo:** testar a habilidade dos saguis em associar a ausência de uma dica associativa à presença de alimento na caixa com recompensa.



**Condições:** dicas sensoriais (visuais e olfativas do alimento) e informação espacial indisponíveis. Todas as CSR continham um bloco roxo (7x4x4cm) fixo próximo à entrada, enquanto a CR não continha bloco.

- Dicas visuais do alimento eliminadas devido à impossibilidade dos animais verem o interior do copo plástico;
- Diferenças olfativas entre a CR e as CSR minimizadas, pois as CSR eram iscadas com a mesma quantidade de banana, porém indisponível (dentro de saquinhos de tela metálica);
- Informação espacial indisponível, pois a localização da CR mudava aleatoriamente em cada sessão.

Figura 10. Condições do experimento testando a habilidade em associar a ausência de uma dica associativa (bloco) indicando o local com alimento. A fotografia mostra como os saguis encontravam as caixas, enquanto as fotografias pequenas inseridas na parte superior frontal das caixas mostram o que havia no interior de cada copo.

## Experimento 6: INFORMAÇÃO VISUAL DO ALIMENTO

**Duração:** 25 dias

**Objetivo:** testar a habilidade dos saguis em selecionar locais com alimento (caixa com recompensa) utilizando apenas a informação visual do alimento.



**Condições:** dica visual disponível e informação espacial e dica olfativa indisponíveis.

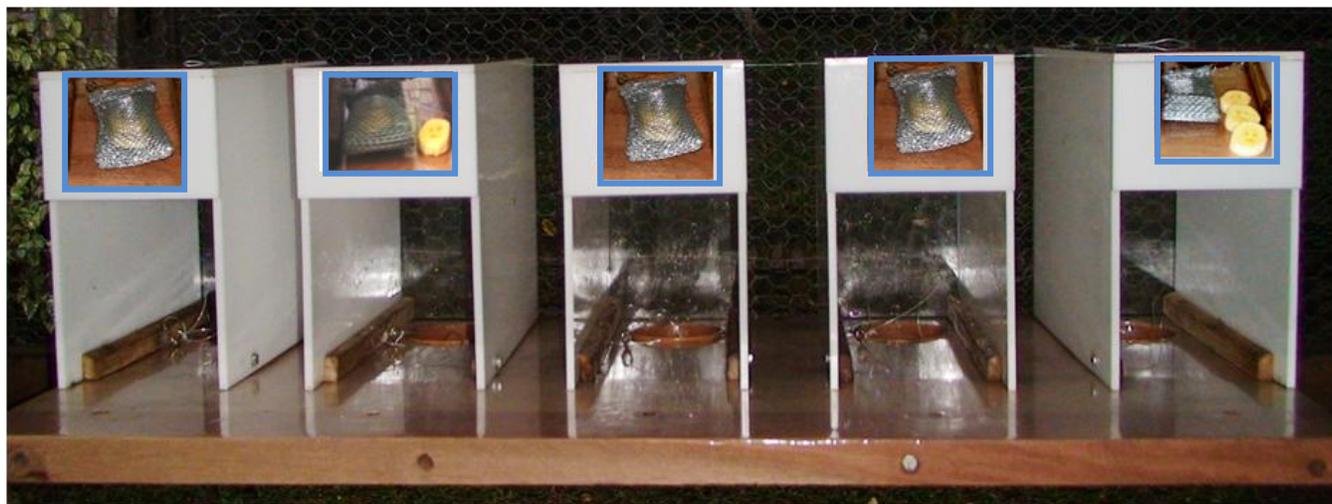
- Dicas visuais disponíveis, pois a CR era iscada com duas rodela de banana fora do copo, permitindo aos animais a identificação da CR sem a necessidade de visitá-la. No interior do copo da CR havia apenas um saquinho de tela metálica vazio;
- Diferenças olfativas entre a CR e as CSR minimizadas, pois as CSR eram iscadas com a mesma quantidade de banana dentro do copo plástico, porém indisponível (dentro de saquinhos de tela metálica);
- Informação espacial indisponível, pois a localização da CR mudava aleatoriamente em cada sessão.

Figura 11. Condições do experimento testando o uso da informação visual. A fotografia mostra como os saguis encontravam as caixas, enquanto as fotografias pequenas inseridas na parte superior frontal das caixas mostram o que havia no interior de cada copo.

## Experimento 7: INFORMAÇÃO QUANTITATIVA

**Duração:** 25 dias

**Objetivo:** testar a habilidade dos macacos em integrar as informações espaciais e quantitativas na seleção do local com maior quantidade de alimento.



**Condições:** informação espacial disponível e dicas sensoriais (visuais e olfativas) indisponíveis. A CR com maior quantidade de alimento continha três rodela de banana, enquanto a CR com menor quantidade de alimento era iscada com uma rodela de banana. Em cada recinto a CR mais rica foi estabelecida na caixa mais distante da caixa-ninho para reduzir a probabilidade dos saguis a escolherem para a 1ª inspeção ao acaso. Assim, para os grupos (A, C, D, E, H, I, K) onde a caixa-ninho ficava mais próxima da caixa 1, as CRs foram CR2 (uma rodela de banana) e CR5 (três rodela de banana), e para os grupos (B, F, G, J, L, M) onde a caixa-ninho ficava mais próxima da caixa 5, as CRs foram CR4 (uma rodela de banana) e CR1 (três rodela de banana).

- Informação espacial disponível, pois a localização das duas CR permaneceu constante durante todo o experimento;
- Dicas visuais eliminadas devido à impossibilidade dos animais verem o interior dos copos plásticos;
- Diferenças nas dicas olfativas foram minimizadas, pois a caixa com menor quantidade de alimento era iscada com duas rodela de banana inacessíveis (dentro de um saquinho de tela metálica) enquanto as CSR eram iscadas com três rodela de banana inacessíveis (dentro de saquinhos de tela metálica).

Figura 12. Condições do experimento testando o uso da informação quantitativa. A fotografia mostra como os saguis encontravam as caixas, enquanto as fotografias pequenas inseridas na parte superior frontal das caixas mostram o que havia no interior de cada copo.

## Experimento 8: INFORMAÇÃO OLFATIVA DO ALIMENTO

**Duração:** 25 dias

**Objetivo:** testar a habilidade dos saguis em selecionar o local com alimento com base apenas no uso da informação olfativa.



**Condições:** dicas olfativas acessíveis e informação espacial e dicas visuais indisponíveis.

- Dica olfativa disponível, pois a CR continha duas rodela de banana dentro do copo plástico, enquanto o copo das demais caixas ficava vazio.
- Dicas visuais eliminadas devido à impossibilidade dos animais verem o interior do copo plástico;
- Informação espacial indisponível, pois a localização da CR mudava aleatoriamente em cada sessão.

Figura 13. Condições do experimento testando o uso da informação olfativa. A fotografia mostra como os saguis encontravam as caixas, enquanto as fotografias pequenas inseridas na parte superior frontal das caixas mostram o que havia no interior de cada copo.

uma rodela de banana disponível pelos tratadores do criadouro durante os intervalos. Desta forma, a realização destes intervalos visou permitir a extinção do aprendizado no experimento anterior. Segundo Pearce (2008), a redução na intensidade das respostas a um estímulo resulta na extinção do aprendizado, a qual depende da ausência das associações anteriores e do estabelecimento de novas associações. Portanto, ao fornecermos um novo desafio estimulamos os animais a responderem a novas associações.

### **Coleta de dados**

Todos os recintos eram limpos e iscados antes do início de cada sessão experimental. Cada sessão experimental teve duração de 10 minutos (600 segundos) e foi filmada a fim de permitir uma análise acurada das interações sociais entre os indivíduos sobre a plataforma (tais como tolerância, agressividade, suplantação, competição e partilha de alimento), além de possibilitar a análise do tempo de permanência dos indivíduos nas caixas de acrílico, a latência da primeira visita a uma caixa e o registro da ocorrência de alimentação nas caixas. Durante os 190 dias de coleta de dados foram realizadas 2.088 sessões, resultando em um total de 20.869 minutos (ou cerca de 350 horas) de filmagem dos animais. Em apenas dois grupos (A e G) não foi possível realizar uma sessão em um dos experimentos conforme estipulado no desenho experimental, devido à dificuldade de prender os animais na caixa-ninho na noite anterior. Em uma das sessões de dois grupos (J e L), o tempo de filmagem (observação) dos animais foi reduzido. No grupo J isto ocorreu devido ao óbito de um macho jovem (AMVD) que não saiu da caixa-ninho no decorrer da filmagem. Com isso, aos quatro minutos de filmagem a sessão foi encerrada. No grupo L a sessão foi reduzida para cinco minutos devido ao fato de uma das fêmeas adultas (BRVD) ter ficado presa na caixa-ninho.

Foram avaliados o tempo de duração das visitas, a latência da primeira visita a uma caixa (tempo decorrido entre o início da sessão e a primeira visita a uma caixa), a existência de prioridade de acesso ao alimento pelas fêmeas adultas, a ordem das visitas de cada indivíduo às caixas e a quantidade de alimento obtida por cada membro do grupo (necessária para a avaliação da existência da “vantagem do descobridor”). Diariamente, após o término da filmagem em todos os recintos, os dados foram transcritos para uma ficha de coleta (Anexo I), onde a identidade de cada animal que visitou cada caixa de acrílico foi registrada. Outras informações registradas na ficha de coleta para cada grupo durante as sessões foram: horários do início e término da sessão, horários das visitas individuais a cada caixa de acrílico, quantidade de alimento disponível nas caixas, ocorrência de alimentação e interações sociais.

A coleta de dados foi realizada pelo método de amostragem de comportamento ('todas as ocorrências') com registro contínuo (Martin & Bateson, 1993). Uma visita a uma caixa de acrílico foi registrada cada vez que um animal foi observado inspecionando o copo ou simplesmente entrando na caixa e olhando para o interior do copo.

### **Análise dos dados**

Os dados foram organizados em planilhas do Microsoft Excel<sup>®</sup>. Para cada grupo de estudo foram elaboradas duas planilhas: uma com 55 variáveis (colunas) para analisar o desempenho do grupo (Anexo II) e outra com 64 variáveis (colunas) para as análises do desempenho individual (Anexo III).

Visitas a CRs foram consideradas como 'escolhas com sucesso', enquanto visitas a CSRs foram consideradas 'escolhas sem sucesso'. Para a análise dos dados, a primeira visita a cada caixa de acrílico durante uma dada sessão foi considerada uma 'inspeção'. Deste modo, cada grupo poderia realizar, no máximo, cinco inspeções durante cada sessão experimental. Assim, o primeiro membro a visitar uma determinada caixa durante uma sessão foi o responsável por sua inspeção. Por outro lado, quando um indivíduo visitou uma caixa já inspecionada na sessão, esse evento foi classificado como uma 'visita'.

### **Uso de informações ecológicas**

O desempenho dos grupos nos experimentos foi avaliado pela porcentagem acumulada de inspeções com sucesso em relação ao número total de inspeções. O desempenho de cada indivíduo em cada experimento foi avaliado pela porcentagem de inspeções de CRs em relação ao número total de inspeções que realizou. Estes dados foram analisados pelo teste binomial para uma amostra e consideraram uma probabilidade de realizar uma escolha com sucesso ao acaso de 20% (1/5). Apenas no experimento testando o uso da informação espacial e quantitativa a probabilidade para a escolha das CRs foi de 40% (2/5), pois neste experimento havia duas CRs. Nos casos onde o tamanho da amostra era pequeno para utilizar o teste binomial para uma amostra, foi utilizado o teste Exato de Fisher (disponível no site <http://www.langsrud.com/fisher.htm>). A correção de Bonferroni foi utilizada para reduzir a probabilidade de ocorrência de erros do tipo I, o que poderia indicar falsos desempenhos individuais significativos. Com isso, foi calculado um valor de p-crítico, dividindo 0,05 pelo número de indivíduos participantes de cada grupo em cada experimento. Os valores de p-crítico foram 0,025 (0,05/2 indivíduos), 0,016 (0,05/3 indivíduos), 0,012 (0,05/4 indivíduos) e 0,01 (0,05/5 indivíduos).

Visto que na maioria dos experimentos havia apenas uma CR em cada sessão, a análise do desempenho dos animais também foi realizada tendo como base apenas a primeira inspeção de cada sessão. Esta análise é mais adequada para avaliar se os animais estavam utilizando as informações ecológicas controladas pelo desenho experimental, pois testa se eles estavam indo diretamente à CR. Desta forma, a probabilidade de erros dos tipos I (rejeitar a hipótese nula quando ela é verdadeira) e II (aceitar a hipótese nula quando ela é falsa) é reduzida. Assim, no caso dos animais aprenderem que havia somente uma CR, mesmo sem saberem como localizar o alimento ou não utilizarem a dica controlada, e pararem de procurar após encontrá-lo (erro tipo I). Além disso, como a quantidade de alimento era insuficiente para saciar todos os indivíduos dos grupos, eles poderiam localizar a CR e continuar procurando por alimento nas CSRs, o que resultaria em um desempenho igual ao esperado ( $1/5=20\%$ ) pela análise da porcentagem acumulada de inspeções com sucesso por cada grupo (erro tipo II). Esta análise também permitiu investigar se os animais adotaram estratégias de forrageio caso o desempenho fosse significativo e eles de fato aprenderam que o alimento estava localizado em apenas uma caixa por sessão. As probabilidades ao acaso para a análise da primeira inspeção dos grupos em cada sessão foram (1) 80% ( $=4/5$ ) para uma escolha sem sucesso (CSR) e (2) 20% ( $=1/5$ ) para uma escolha com sucesso (CR). No experimento testando o uso da informação espacial juntamente com a informação de quantidade de alimento, esta análise se baseou nas duas primeiras inspeções dos grupos. Para esta análise, as probabilidades ao acaso foram, respectivamente, (1) 30% ( $=3/5 \times 2/4$ ) para a escolha de duas CSRs, (2) 60% ( $=2/5 \times 3/4 \times 2$ ) para a escolha de uma CR e uma CSR, independentemente da ordem, e (3) 10% ( $=2/5 \times 1/4$ ) para a escolha das duas CRs. O teste binomial para uma amostra foi utilizado para verificar se o desempenho dos animais foi significativamente acima do esperado.

A adoção de uma regra “win-return” teve como base a análise da primeira inspeção do grupo em cada sessão para os experimentos onde havia apenas uma CR e das duas primeiras inspeções no caso do experimento testando o uso da informação quantitativa. Para examinar se esta regra foi utilizada, foi calculado um desempenho teórico (WR) para cada experimento, o qual seria atingido se a primeira inspeção dos animais de um grupo em uma dada sessão fosse baseada na CR da sessão anterior. Com isso, se WR fosse significativamente superior a 20% nos experimentos com uma CR ou 40% no experimento quantitativo (duas CRs), se poderia afirmar que o uso da regra “win-return” seria vantajoso no experimento. Para a análise da adoção desta regra considerou-se a proporção da primeira inspeção de cada sessão que ocorreu em uma caixa que fora visitada na sessão anterior e continha

alimento (VA). Para o experimento quantitativo, foi considerada a proporção da primeira (nos casos onde apenas uma caixa foi visitada por sessão) ou das duas primeiras inspeções dos grupos por sessão (nos casos onde duas ou mais caixas foram visitadas por sessão). Valores de VA significativamente maiores que o esperado sugerem a adoção de uma regra “win-return”. Os dados da primeira sessão de cada experimento foram descartados destas análises porque todas as caixas eram iscadas com banana durante o intervalo entre os experimentos. O teste binomial para uma amostra foi utilizado para avaliar se os valores de WR e VA foram significativamente maiores que o esperado.

Como o experimento testando o uso da informação quantitativa exigia que os animais aprendessem e integrassem as informações da localização e quantidade das recompensas alimentares, foi realizada outra análise que teve como base a primeira caixa inspecionada pelos grupos em cada sessão. Esta análise mostra se os animais selecionaram a CR com maior quantidade de alimento na primeira inspeção. Ela pressupõe que os saguis haviam aprendido a localização das recompensas. Para testar se houve diferença significativa na escolha da CR com maior quantidade de alimento (3 rodela de banana) dentre as demais caixas, foi aplicado o teste binomial para uma amostra, considerando uma probabilidade ao acaso de 20% (1/5). Nos casos onde o grupo de estudo aprendeu a localização das duas CRs neste experimento, foi aplicado um teste mais conservador para avaliar a habilidade dos saguis de selecionarem a CR com mais alimento. Este teste considerou uma probabilidade ao acaso de 50% para a seleção da CR com maior quantidade de alimento dentre as duas CRs. O teste binomial para uma amostra foi utilizado para avaliar se o desempenho foi significativo. O teste de regressão linear foi aplicado para avaliar se o número de grupos que escolheu a CR com maior quantidade de alimento para a primeira inspeção aumentou ao longo do experimento. Todos os testes citados anteriormente foram unilaterais, uma vez que testaram apenas se os valores eram maiores que o esperado.

Para testar se o interesse dos animais pelo aparato experimental diferiu ao longo do estudo, o que poderia influenciar o desempenho nos experimentos, foram analisadas a latência (em segundos) do início da sessão até a primeira inspeção a uma caixa (LAT) e o tempo (em segundos) decorrido entre a última visita a uma caixa e o final da sessão (= tempo sem visita, TSV). O teste de Shapiro-Wilk foi aplicado para testar se os dados apresentavam uma distribuição normal. Os dados das variáveis dependentes LAT e TSV foram analisados pelo teste de regressão - ajustamento de curvas a fim de descrever a sua tendência através de curvas que melhor se ajustem aos dados. Assim, a variável independente (sessões) pode ser considerada uma medida de experiência dos animais com o aparato

experimental ao longo dos experimentos. Os resultados onde a LAT diminuiu significativamente ao longo das sessões indicam um aumento do interesse dos animais pelo aparato experimental, enquanto os resultados onde houve um aumento da LAT no decorrer das sessões podem ser interpretados como uma possível perda de interesse dos animais pelo aparato experimental. Quanto aos resultados de TSV, quando permaneceram constantes ou diminuíram significativamente ao longo dos experimentos pode-se inferir que os animais mantiveram ou aumentaram o interesse pelo aparato experimental em busca do alimento no decorrer das sessões. Já nos casos onde os resultados de TSV aumentaram significativamente ao longo das sessões sugere-se uma perda de interesse dos animais pelo aparato experimental.

### **Hierarquia de dominância**

A posição hierárquica dos membros de cada grupo foi determinada com base na distribuição das interações agonísticas ocorridas na plataforma de alimentação durante as sessões. Estes dados foram organizados em uma matriz sociométrica com a frequência de agressões realizadas e recebidas por cada indivíduo em cada díade. Um indivíduo foi considerado de posição hierárquica superior quando realizou mais agressões do que recebeu (Janson, 1985). Também foi determinado um índice de dominância calculado como a proporção das interações agonísticas das quais um indivíduo participou como ator (Lehner, 1996). As interações agonísticas observadas foram suplantação (quando um indivíduo [suplantado] deslocava-se de um local mediante a aproximação de outro [suplantador] sem a ocorrência de contato físico ou qualquer interação aparente), competição (quando dois indivíduos disputavam o alimento na CR, podendo envolver briga ou não), briga (agressões físicas como tapas e mordidas) e perseguição (quando um indivíduo corria atrás de outro; contexto alimentar). O ator (indivíduo que iniciava a disputa por alimento com o indivíduo que inspecionou ou visitou primeiro a CR) nem sempre obteve acesso ao alimento ou à parte dele durante os eventos de competição. As frequências observada e esperada de participação de cada indivíduo como ator ou receptor de comportamentos agonísticos foram analisadas pelo teste binomial para uma amostra ou pelo teste Exato de Fisher (quando o tamanho da amostra era pequeno).

Devido à diferença no tamanho dos grupos de estudo, foi calculada uma taxa de ocorrência das interações agonísticas corrigida pelo número de díades possíveis para cada grupo. Esta taxa considerou o número total de interações (sem suplantações) em cada grupo em relação ao número de interações possíveis entre os indivíduos para cada grupo pelo total de sessões de cada grupo. Desta forma,

enquanto os grupos compostos por dois indivíduos apresentavam apenas uma díade (uma possibilidade de interação), grupos compostos por três indivíduos apresentavam três díades, grupos com quatro indivíduos apresentavam seis díades e grupos compostos por cinco indivíduos apresentavam 10 díades. Com base nestes resultados foi calculada uma taxa esperada de interações para os grupos de estudo, a qual considerou todas as interações por díade por sessão de todos os grupos em relação ao total de sessões de todos os grupos. Assim, pode-se comparar o nível de agressividade observado e esperado para cada grupo pelo teste binomial para duas amostras independentes. As suplantações não foram incluídas nestas análises por não serem consideradas interações agressivas, visto que não há contato físico entre os animais e também devido à dificuldade de avaliação da causa do evento. Algumas sessões dos grupos I e M foram excluídas das análises devido à composição dos grupos ter sido alterada pela ocorrência de óbito ou pela retirada de um indivíduo, permanecendo apenas um indivíduo no recinto. Para os grupos B e J que tiveram alterações na composição no início da pesquisa, foi considerado o número de participantes na maioria dos experimentos. Para a análise da hierarquia de dominância e para comparar os níveis de agressividade nos grupos foram utilizados testes bilaterais, pois testaram se o comportamento dos animais era maior ou menor que o esperado.

### **Estratégias individuais de forrageio**

A análise do investimento nas estratégias individuais de produtor e usurpador foi realizado com base na frequência de inspeções e/ou visitas realizadas em relação ao total de inspeções e visitas realizadas por cada indivíduo. Assim, a relação entre a frequência de inspeções e o total de inspeções e visitas mostrou a proporção do uso de uma estratégia de produtor, enquanto a relação entre as visitas e o total de inspeções e visitas resultou na proporção da adoção de uma estratégia de usurpador. As frequências individuais observadas de utilização das duas estratégias foram comparadas pelo teste binomial para duas amostras independentes. Para estas análises foram utilizados testes bilaterais, uma vez que testaram a utilização das duas estratégias de forrageio pelos saguis. O investimento individual na procura por alimento foi calculado comparando-se o total de inspeções às caixas de alimentação (CRs e CSRs) de um indivíduo em relação ao total de inspeções às caixas de todos os membros do grupo. O teste do qui-quadrado foi utilizado para determinar se houve diferença significativa quanto ao investimento na procura por alimento entre os membros do grupo.

Para avaliar se um indivíduo que adota uma estratégia de produtor tem um sucesso de forrageio maior por chegar primeiro ao local de alimentação do que um indivíduo que adota uma estratégia de

usurpador e chega à fonte de recurso após todo ou parte do alimento ter sido consumido, foi calculada a “vantagem do descobridor”. A existência da “vantagem do descobridor” para as análises dos indivíduos foi determinada comparando-se a porcentagem de alimento ingerido (rodela de banana) durante as inspeções às CRs (ou seja, quando um indivíduo foi produtor antes da chegada de outros membros do grupo) com a porcentagem de ingestão alimentar durante as visitas (ou seja, quando o indivíduo atuou como usurpador) pelo teste de Wilcoxon. A “parte do descobridor” foi calculada através da proporção do alimento disponível em uma CR que foi ingerida pelo indivíduo que o encontrou (descobridor). Como no experimento da informação quantitativa havia uma maior quantidade de alimento e uma menor chance de monopolização dos recursos devido à distribuição do alimento em duas CRs, os dados da “parte do descobridor” durante este experimento foram comparados com os dados dos demais experimentos pelo teste t. O teste de variância de Kruskal-Wallis ou o teste de Mann-Whitney (no caso dos grupos compostos por dois indivíduos) foi utilizado para avaliar a ocorrência de diferenças entre os indivíduos em relação à “parte do descobridor” nas duas condições testadas. Para estas análises foram utilizados testes unilaterais.

### **Rotas individuais de forrageio**

Para avaliar se os saguis usaram rotas de forrageio individuais em situações nas quais não utilizaram as informações disponíveis, foi elaborada uma matriz para cada indivíduo de cada grupo durante cada experimento. Estas matrizes indicaram as transições realizadas por cada sagui entre as caixas de alimentação durante as sessões; ou seja, para cada indivíduo foi elaborada uma matriz contendo o número de vezes que ele saiu de uma determinada caixa para outra durante todas as sessões de cada experimento (separadamente). Com base no número total de transições realizadas por cada indivíduo durante cada experimento em relação ao número de transições possíveis ( $N=20$ ) foi obtido um valor esperado de transições, o qual indica uma distribuição homogênea de transições entre as caixas; ou seja, uma busca aleatória pelas recompensas alimentares entre as caixas de alimentação. Para verificar se a frequência de cada transição observada entre as caixas de alimentação diferiu significativamente do valor esperado foi utilizado o teste binomial para uma amostra.

### **Prioridade de acesso ao alimento**

Para avaliar a prioridade de acesso ao alimento e as estratégias individuais durante as sessões, os seguintes aspectos foram analisados: latência da primeira visita a uma caixa de acrílico, número de

caixas inspecionadas por sessão, ordem de chegada dos indivíduos às CRs, “vantagem do descobridor” (número de itens consumidos pelo produtor responsável pela inspeção [descobridor] antes da chegada de outros indivíduos à CR), “parte do descobridor” (proporção dos itens disponíveis na caixa com recompensa que foi consumida pelo produtor responsável pela inspeção) e o investimento de cada indivíduo na procura por alimento. A ocorrência de diferenças significativas entre os indivíduos de cada grupo quanto à latência da primeira visita a uma caixa, o número de caixas inspecionadas por sessão e a ordem de chegada às CRs foi avaliada pelo teste de Kruskal-Wallis ou, quando os grupos eram compostos por dois indivíduos, pelo teste de Mann-Whitney. A prioridade de acesso ao alimento e a eficiência do forrageio de cada indivíduo (estimada pela porcentagem de inspeções de CRs que resultaram em alimentação) foram comparadas entre os indivíduos pelo teste binomial para duas amostras independentes.

Quando o tamanho da amostra era pequeno utilizou-se o teste Exato de Fisher. Todos os testes foram realizados no programa estatístico BioEstat 5.0 (Ayres *et al.*, 2007) e consideraram um nível de significância de 5%.

## RESULTADOS

O número de sessões com cada grupo variou de 40 a 190, visto que alguns grupos não participaram de todos os experimentos. A média do número de indivíduos participantes em cada sessão variou de 1,6 a 3,6, enquanto a média do número de indivíduos que se alimentaram em cada sessão variou de 1,4 a 2,1 (Tabela 2). Enquanto em grupos compostos por dois indivíduos ambos geralmente tiveram acesso ao alimento durante cada sessão, em grupos compostos por três ou mais indivíduos, pelo menos um ficou sem comer em cada sessão. Os grupos de estudo realizaram em média  $727 \pm 252$  inspeções às caixas ao longo do estudo (4,5 inspeções por sessão), das quais 2328 (25%) foram CRs (Tabela 2). Enquanto as médias da latência da primeira inspeção dos grupos às caixas de alimentação variaram de 10 a 118, as médias da latência da primeira inspeção a uma CR seguida de alimentação variaram de 14 a 139 segundos (Tabela 3). O último evento de alimentação dos grupos de estudo variou, em média, de 367 a 565, o tempo necessário para esgotar o alimento nas caixas variou, em média, de 35 a 233 e as médias do tempo entre a última caixa visitada e o término da sessão (TSV) variaram de 303 a 390 segundos (Tabela 3). Como os animais raramente se alimentavam dentro das caixas ou na plataforma, não foi possível avaliar a duração do tempo de alimentação.

### Uso de informações ecológicas

Controle: Conforme esperado, nenhum grupo apresentou desempenho acima do acaso no experimento controle, mostrando que os animais não utilizaram nenhum tipo de informação não controlada pelo desenho experimental para encontrar as recompensas alimentares (Figura 14). O mesmo resultado foi obtido pela análise da primeira inspeção dos grupos (Tabela 4). Como a localização da CR mudou aleatoriamente durante todo o experimento, a adoção de uma regra “win-return” (WR) não aumentaria o desempenho dos saguis e eles, de fato, não a aplicaram (VA, Tabela 4).

Informação espacial: Apenas o grupo C de *C. penicillata* apresentou um desempenho levemente acima do acaso na análise geral durante o experimento testando o uso da informação espacial (Figura 15). Porém, na análise da primeira inspeção seu desempenho não foi significativo, mas outros três grupos de *C. penicillata* tiveram um desempenho acima do acaso (E, F e G; Tabela 5), sugerindo que os saguis aprenderam a localização do alimento. Apesar de o desempenho teórico indicar vantagem na adoção de uma regra “win-return” (WR) durante este experimento

Tabela 2. Aspectos gerais do comportamento de forrageio dos grupos de *Callithrix penicillata*, *C. jacchus* e *C. penicillata* x *C. kuhlii*.

Os valores mostrados representam: média  $\pm$  desvio padrão [mediana].

<b>Grupo</b>	<b>N° Sessões</b>	<b>N° indiv./sessão</b>	<b>N° indiv. que se alimentaram/sessão</b>	<b>N° inspeções das caixas</b>	<b>N° inspeções das CRs (% escolhas com sucesso)</b>
<b><i>Callithrix penicillata</i></b>					
Grupo A	189	2,7 $\pm$ 0,5 [3]	1,7 $\pm$ 0,5 [2]	917	214 (23%)
Grupo B	190	3,6 $\pm$ 0,6 [4]	2,1 $\pm$ 0,5 [2]	934	215 (23%)
Grupo C	190	1,8 $\pm$ 0,4 [2]	1,7 $\pm$ 0,5 [2]	627	200 (32%)
Grupo D	100	2,8 $\pm$ 0,4 [3]	2,0 $\pm$ 0,6 [2]	441	124 (28%)
Grupo E	190	2,0 $\pm$ 0 [2]	1,9 $\pm$ 0,3 [2]	863	210 (24%)
Grupo F	190	2,9 $\pm$ 0,2 [3]	2,1 $\pm$ 0,4 [2]	930	215 (23%)
Grupo G	189	3,6 $\pm$ 0,5 [4]	2,1 $\pm$ 0,4 [2]	925	213 (23%)
Grupo H	40	2,0 $\pm$ 0,2 [2]	1,8 $\pm$ 0,4 [2]	174	40 (23%)
<b><i>Callithrix jacchus</i></b>					
Grupo I	90	1,8 $\pm$ 0,4 [2]	1,6 $\pm$ 0,5 [2]	373	89 (24%)
Grupo J	190	3,1 $\pm$ 0,4 [3]	2,1 $\pm$ 0,4 [2]	896	215 (24%)
Grupo K	150	1,9 $\pm$ 0,3 [2]	1,7 $\pm$ 0,5 [2]	694	169 (24%)
<b><i>Callithrix penicillata</i> x <i>Callithrix kuhlii</i></b>					
Grupo L	190	2,1 $\pm$ 0,5 [2]	1,6 $\pm$ 0,5 [2]	904	214 (24%)
Grupo M	190	1,6 $\pm$ 0,5 [2]	1,4 $\pm$ 0,5 [1]	772	210 (27%)
<b><math>\Sigma</math></b>	<b>2088</b>			<b>9450</b>	<b>2328 (25%)</b>

Tabela 3. Latência das inspeções às caixas e aspectos relacionados ao tempo de alimentação dos grupos de *Callithrix penicillata*, *C. jacchus* e *C. penicillata* x *C. kuhlii*. Os valores mostrados representam: média  $\pm$  desvio padrão e mediana entre colchetes.

Grupo	Latência da 1 <sup>a</sup> inspeção a uma caixa (segundos)	Latência da 1 <sup>a</sup> inspeção a uma CR seguida de alimentação (segundos)	Último evento de alimentação (segundos)	Tempo necessário para esgotar o alimento nas caixas (segundos)	TSV (segundos)
<b><i>Callithrix penicillata</i></b>					
Grupo A	12 $\pm$ 25 [6]	20 $\pm$ 43 [10]	520 $\pm$ 80 [538]	80 $\pm$ 80 [62]	322 $\pm$ 115 [340]
Grupo B	10 $\pm$ 28 [5]	14 $\pm$ 32 [9]	559 $\pm$ 55 [578]	42 $\pm$ 55 [22]	343 $\pm$ 114 [372]
Grupo C	118 $\pm$ 110 [68]	139 $\pm$ 128 [81]	367 $\pm$ 151 [407]	233 $\pm$ 226 [138]	328 $\pm$ 150 [355]
Grupo D	32 $\pm$ 34 [20,5]	57 $\pm$ 67 [35,5]	435 $\pm$ 122 [465,5]	164 $\pm$ 122 [134,5]	303 $\pm$ 111 [310,5]
Grupo E	14 $\pm$ 27 [7]	31 $\pm$ 74 [10]	522 $\pm$ 91 [562]	78 $\pm$ 91 [38]	390 $\pm$ 108 [408]
Grupo F	14 $\pm$ 33 [6,5]	26 $\pm$ 56 [10]	539 $\pm$ 82 [574]	60 $\pm$ 82 [25,5]	354 $\pm$ 105 [372]
Grupo G	10 $\pm$ 28 [4]	14 $\pm$ 35 [6]	562 $\pm$ 63 [584]	38 $\pm$ 63 [16]	312 $\pm$ 115 [331]
Grupo H	41 $\pm$ 57 [25]	53 $\pm$ 64 [31]	491 $\pm$ 86 [521,5]	108 $\pm$ 86 [78,5]	320 $\pm$ 133 [331,5]
<b><i>Callithrix jacchus</i></b>					
Grupo I	61 $\pm$ 75 [35]	104 $\pm$ 118 [65]	413 $\pm$ 143 [469]	183 $\pm$ 217 [101]	358 $\pm$ 144 [380,5]
Grupo J	10 $\pm$ 19 [5]	15 $\pm$ 23 [8]	565 $\pm$ 37 [579,5]	35 $\pm$ 37 [20,5]	352 $\pm$ 109 [372]
Grupo K	21 $\pm$ 40 [9]	35 $\pm$ 57 [14]	499 $\pm$ 106 [559]	101 $\pm$ 131 [39]	363 $\pm$ 107 [386,5]
<b><i>Callithrix penicillata</i> x <i>Callithrix kuhlii</i></b>					
Grupo L	13 $\pm$ 12 [9]	21 $\pm$ 19 [14]	504 $\pm$ 84 [523,5]	94 $\pm$ 81 [76,5]	307 $\pm$ 102 [318]
Grupo M	27 $\pm$ 46 [11]	31 $\pm$ 47 [15,5]	493 $\pm$ 98 [535,5]	107 $\pm$ 98 [64,5]	387 $\pm$ 113 [409]

*Callithrix penicillata*

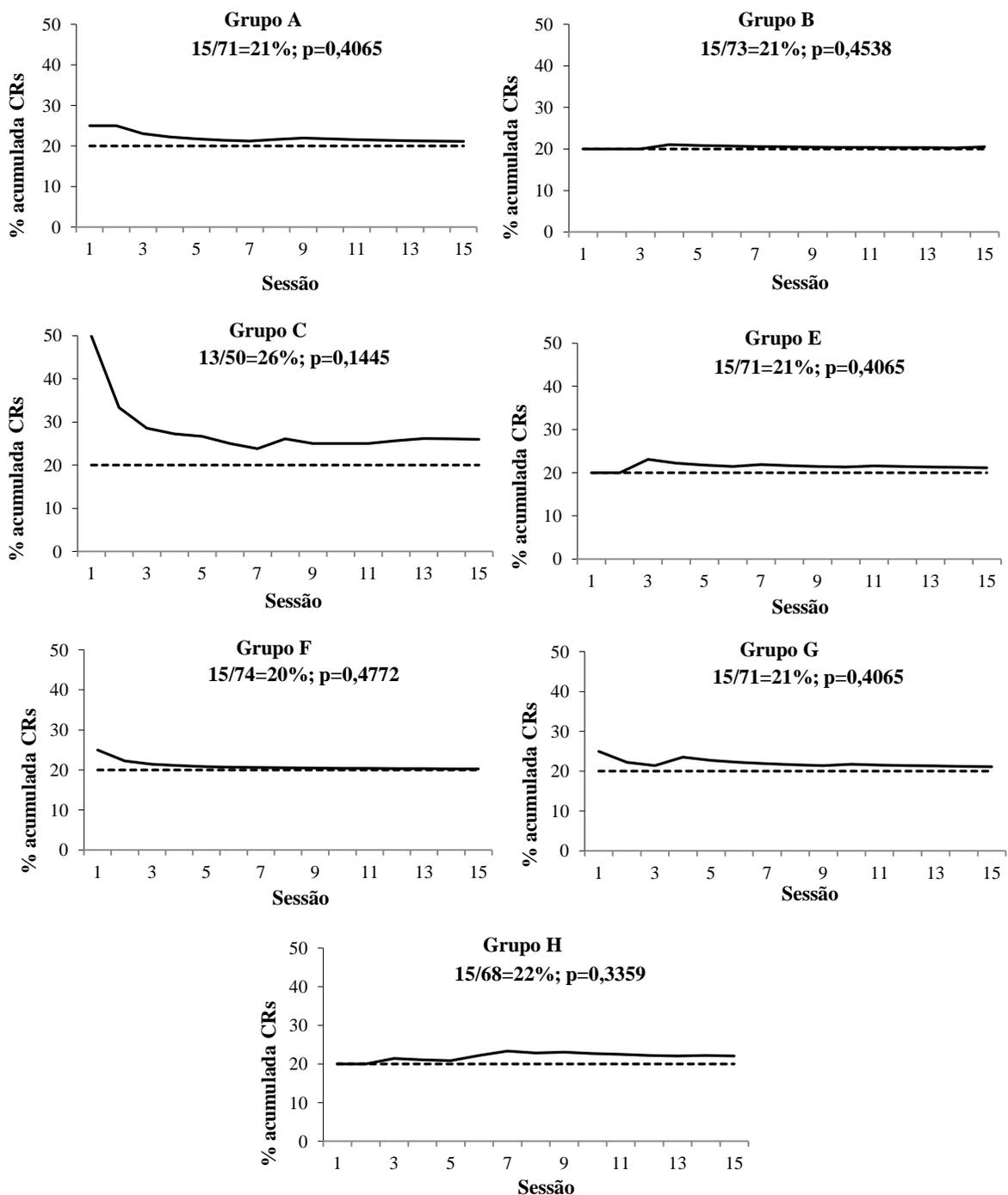
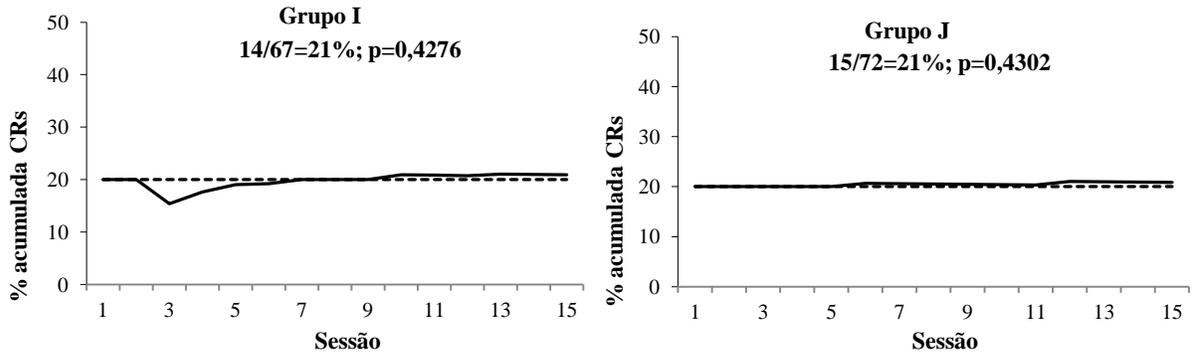


Figura 14. Desempenho (porcentagem acumulada de inspeções às caixas com recompensa, linha contínua) dos grupos de estudo no experimento controle. A linha pontilhada mostra o desempenho de 20% esperado ao acaso na escolha de uma CR.

*Callithrix jacchus*



*Callithrix penicillata* x *C. kuhlii*

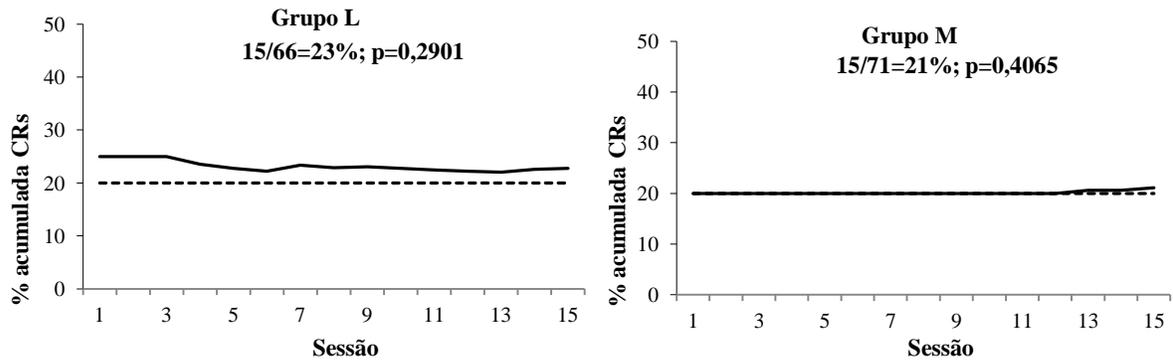


Figura 14. (continuação)

Tabela 4. Desempenho observado no experimento controle com base na análise da primeira inspeção dos grupos de estudo em cada sessão (O), frequência esperada ao acaso (E), desempenho teórico obtido no caso da adoção de uma regra “win-return” perfeita (WR) e frequência da primeira inspeção do grupo à CR visitada na sessão anterior (VA). Os respectivos níveis de significância segundo o teste binomial para uma amostra também são mostrados para os valores >20%.

<b>Grupo</b>		<b>0/1</b>	<b>1/1</b>	<b>Desempenho</b>	<b>Significância</b>
<i>Callithrix penicillata</i>					
A	<b>O</b>	13	2	2/15=13%	-
	<b>E</b>	12	3	3/15=20%	-
	<b>WR</b>	13	1	1/14=7%	-
	<b>VA</b>	10	4	4/14=29%	p=0,3018
B	<b>O</b>	14	1	1/15=7%	-
	<b>E</b>	12	3	3/15=20%	-
	<b>WR</b>	13	1	1/14=7%	-
	<b>VA</b>	10	4	4/14=29%	p=0,3018
C	<b>O</b>	14	1	1/15=7%	-
	<b>E</b>	12	3	3/15=20%	-
	<b>WR</b>	13	1	1/14=7%	-
	<b>VA</b>	9	3	3/12=25%	p=0,4417
E	<b>O</b>	14	1	1/15=7%	-
	<b>E</b>	12	3	3/15=20%	-
	<b>WR</b>	13	1	1/14=7%	-
	<b>VA</b>	13	1	1/14=7%	-
F	<b>O</b>	9	6	6/15=40%	p=0,0611
	<b>E</b>	12	3	3/15=20%	-
	<b>WR</b>	13	1	1/14=7%	-
	<b>VA</b>	9	5	5/14=36%	p=0,1298
G	<b>O</b>	13	2	2/15=13%	-
	<b>E</b>	12	3	3/15=20%	-
	<b>WR</b>	13	1	1/14=7%	-
	<b>VA</b>	11	3	3/14=21%	p=0,4472
H	<b>O</b>	13	2	2/15=13%	-
	<b>E</b>	12	3	3/15=20%	-
	<b>WR</b>	13	1	1/14=7%	-
	<b>VA</b>	10	4	4/14=29%	p=0,3018

Tabela 4. (continuação)

<b>Grupo</b>		<b>0/1</b>	<b>1/1</b>	<b>Desempenho</b>	<b>Significância</b>
<i>Callithrix jacchus</i>					
I	<b>O</b>	13	2	2/15=13%	-
	<b>E</b>	12	3	3/15=20%	-
	<b>WR</b>	13	1	1/14=7%	-
	<b>VA</b>	8	5	5/13=38%	p=0,0991
J	<b>O</b>	12	3	3/15=20%	-
	<b>E</b>	12	3	3/15=20%	-
	<b>WR</b>	13	1	1/14=7%	-
	<b>VA</b>	12	2	2/14=14%	-
<i>Callithrix penicillata</i> x <i>C. kuhlii</i>					
L	<b>O</b>	13	2	2/15=13%	-
	<b>E</b>	12	3	3/15=20%	-
	<b>WR</b>	13	1	1/14=7%	-
	<b>VA</b>	12	2	2/14=14%	-
M	<b>O</b>	11	4	4/15=27%	p=0,3518
	<b>E</b>	12	3	3/15=20%	-
	<b>WR</b>	13	1	1/14=7%	-
	<b>VA</b>	11	3	3/14=21%	p=0,4472

*Callithrix penicillata*

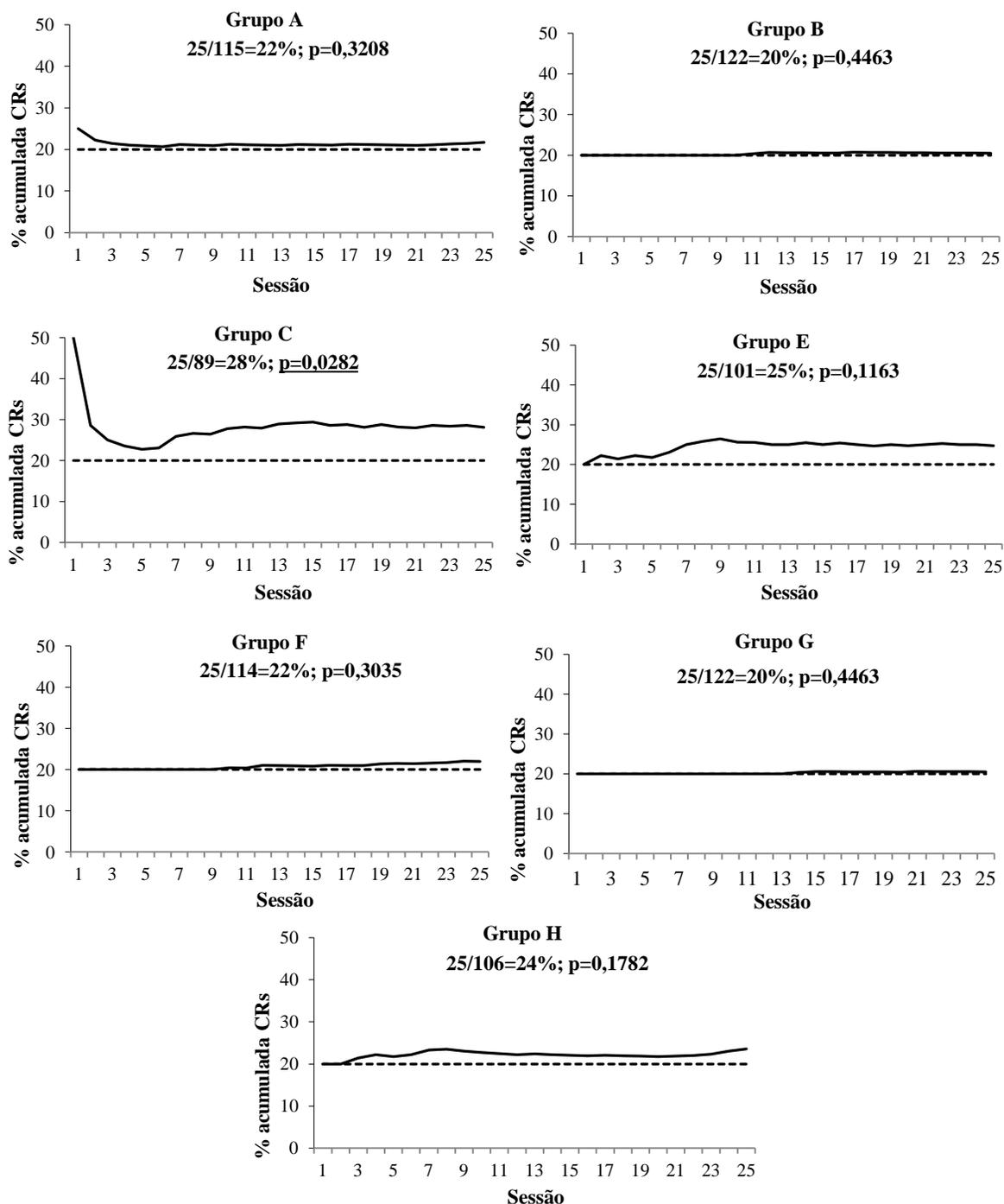
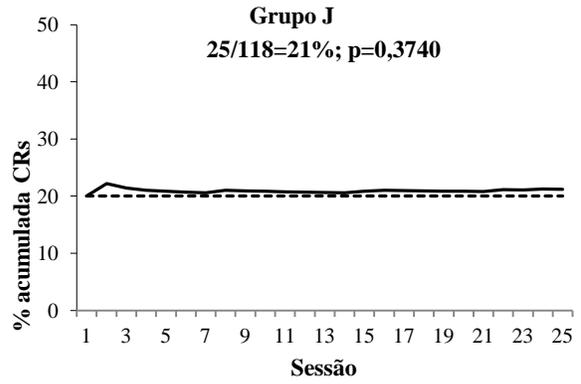
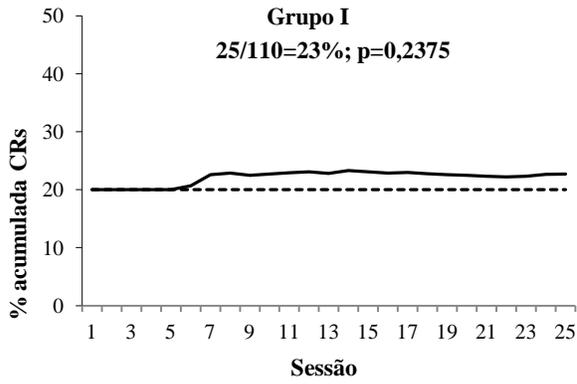


Figura 15. Desempenho (porcentagem acumulada de inspeções às caixas com recompensa, linha contínua) dos grupos de estudo no experimento da informação espacial. A linha pontilhada mostra o desempenho de 20% esperado ao acaso na escolha de uma CR. Resultados significativos sublinhados.

*Callithrix jacchus*



*Callithrix penicillata* x *C. kuhlii*

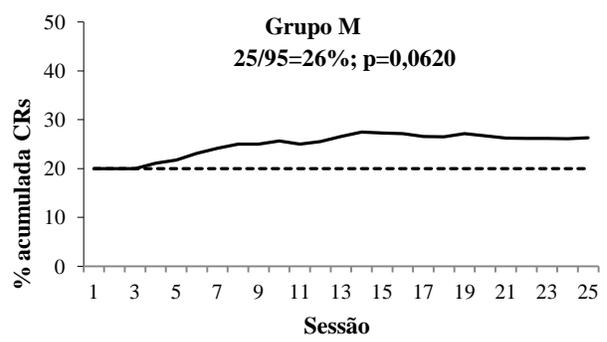
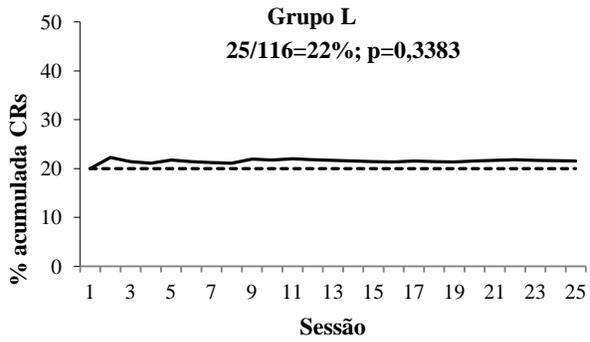


Figura 15. (continuação)

Tabela 5. Desempenho observado no experimento da informação espacial com base na análise da primeira inspeção dos grupos de estudo em cada sessão (O), frequência esperada ao acaso (E), desempenho teórico obtido no caso da adoção de uma regra “win-return” perfeita (WR) e frequência da primeira inspeção do grupo à CR visitada na sessão anterior (VA). Os respectivos níveis de significância segundo o teste binomial para uma amostra também são mostrados para os valores >20%. Valores significativos em negrito.

<b>Grupo</b>		<b>0/1</b>	<b>1/1</b>	<b>Desempenho</b>	<b>Significância</b>
<i>Callithrix penicillata</i>					
A	<b>O</b>	18	7	7/25=28%	p=0,2200
	<b>E</b>	20	5	5/25=20%	-
	<b>WR</b>	0	24	24/24=100%	p<0,0001
	<b>VA</b>	17	7	7/24=29%	p=0,1889
B	<b>O</b>	19	6	6/25=24%	p=0,3833
	<b>E</b>	20	5	5/25=20%	-
	<b>WR</b>	0	24	24/24=100%	p<0,0001
	<b>VA</b>	18	6	6/24=25%	p=0,3441
C	<b>O</b>	20	5	5/25=20%	-
	<b>E</b>	20	5	5/25=20%	-
	<b>WR</b>	0	24	24/24=100%	p<0,0001
	<b>VA</b>	19	5	5/24=21%	p=0,4597
E	<b>O</b>	13	12	12/25=48%	<b>p=0,0015</b>
	<b>E</b>	20	5	5/25=20%	-
	<b>WR</b>	0	24	24/24=100%	p<0,0001
	<b>VA</b>	12	12	12/24=50%	<b>p=0,0010</b>
F	<b>O</b>	15	10	10/25=40%	<b>p=0,0173</b>
	<b>E</b>	20	5	5/25=20%	-
	<b>WR</b>	0	24	24/24=100%	p<0,0001
	<b>VA</b>	14	10	10/24=42%	<b>p=0,0126</b>
G	<b>O</b>	16	9	9/25=36%	<b>p=0,0468</b>
	<b>E</b>	20	5	5/25=20%	-
	<b>WR</b>	0	24	24/24=100%	p<0,0001
	<b>VA</b>	15	9	9/24=38%	<b>p=0,0362</b>
H	<b>O</b>	18	7	7/25=28%	p=0,2200
	<b>E</b>	20	5	5/25=20%	-
	<b>WR</b>	0	24	24/24=100%	p<0,0001
	<b>VA</b>	17	7	7/24=29%	p=0,1889

Tabela 5. (continuação)

<b>Grupo</b>		<b>0/1</b>	<b>1/1</b>	<b>Desempenho</b>	<b>Significância</b>
<i>Callithrix jacchus</i>					
I	<b>O</b>	21	4	4/25=16%	-
	<b>E</b>	20	5	5/25=20%	-
	<b>WR</b>	0	24	24/24=100%	p<0,0001
	<b>VA</b>	21	3	3/24=13%	-
J	<b>O</b>	18	7	7/25=28%	p=0,2200
	<b>E</b>	20	5	5/25=20%	-
	<b>WR</b>	0	24	24/24=100%	p<0,0001
	<b>VA</b>	17	7	7/24=29%	p=0,1889
<i>Callithrix penicillata</i> x <i>C. kuhlii</i>					
L	<b>O</b>	21	4	4/25=16%	-
	<b>E</b>	20	5	5/25=20%	-
	<b>WR</b>	0	24	24/24=100%	p<0,0001
	<b>VA</b>	20	4	4/24=17%	-
M	<b>O</b>	18	7	7/25=28%	p=0,2200
	<b>E</b>	20	5	5/25=20%	-
	<b>WR</b>	0	24	24/24=100%	p<0,0001
	<b>VA</b>	17	7	7/24=29%	p=0,1889

para todos os grupos, pois a localização da recompensa era constante, apenas os grupos E, F e G apresentaram VA significativo, indicando a sua adoção (Tabela 5).

Dicas associativas: Todos os grupos apresentaram um desempenho ao acaso no experimento testando o uso de dicas associativas (presença de um bloco indicando o local com alimento) (Figura 16). A análise da primeira inspeção corrobora este resultado e mostra que a adoção de uma regra “win-return” (WR) não seria vantajosa e não foi empregada pelos saguis (VA, Tabela 6). No entanto, no experimento no qual todas as caixas continham um bloco como dica associativa, porém a cor dos mesmos era diferente nas CRs (amarelo) e CSRs (vermelho), o grupo C de *C. penicillata* e o grupo I de *C. jacchus* mostraram um desempenho baixo, mas acima do acaso (29% ambos, Figura 17). Porém, apenas o grupo de *C. jacchus* mostrou um desempenho significativo na análise da primeira inspeção, indo diretamente para a CR em 40% dos casos (Tabela 7). A regra “win-return” (WR) não aumentaria a probabilidade de os saguis encontrarem a recompensa alimentar na primeira inspeção, visto que a localização da CR mudou aleatoriamente durante todo o experimento e eles, de fato, não a adotaram (VA, Tabela 7).

Como os saguis em geral apresentaram um desempenho <20% na análise da primeira inspeção no experimento utilizando um bloco como dica associativa apenas na CR (veja Tabela 6), o experimento testando a influência da ausência do bloco apenas na CR visou avaliar se os saguis preferiam visitar primeiro as caixas sem blocos. Esta possibilidade foi considerada porque os blocos poderiam estar dificultando o acesso à caixa e/ou a ausência da dica poderia ser a informação mais saliente e ecologicamente relevante em algumas situações de forrageio (ver Introdução). Apenas o grupo C de *C. penicillata* apresentou um desempenho geral acima do acaso neste experimento (Figura 18). No entanto, a análise da primeira inspeção indicou que sete grupos de estudo inspecionaram a caixa sem bloco e com recompensa alimentar em primeiro lugar com uma frequência acima do esperado ao acaso (Tabela 8). Nenhum grupo adotou uma regra “win-return” (VA), a qual resultaria em um desempenho de 0% para todos os grupos (WR, Tabela 8).

Informação visual: Apenas os grupos C (*C. penicillata*) e M (*C. penicillata* x *C. kuhlii*) parecem ter selecionado as caixas com base na informação visual da própria recompensa alimentar (Figura 19). A habilidade de utilizar a informação visual na tomada de decisões de forrageio é confirmada pelo desempenho de 10 dos 11 grupos de estudo pela análise da primeira inspeção (Tabela 9). Devido à localização aleatória da CR no decorrer do experimento, nenhum grupo aplicou a

*Callithrix penicillata*

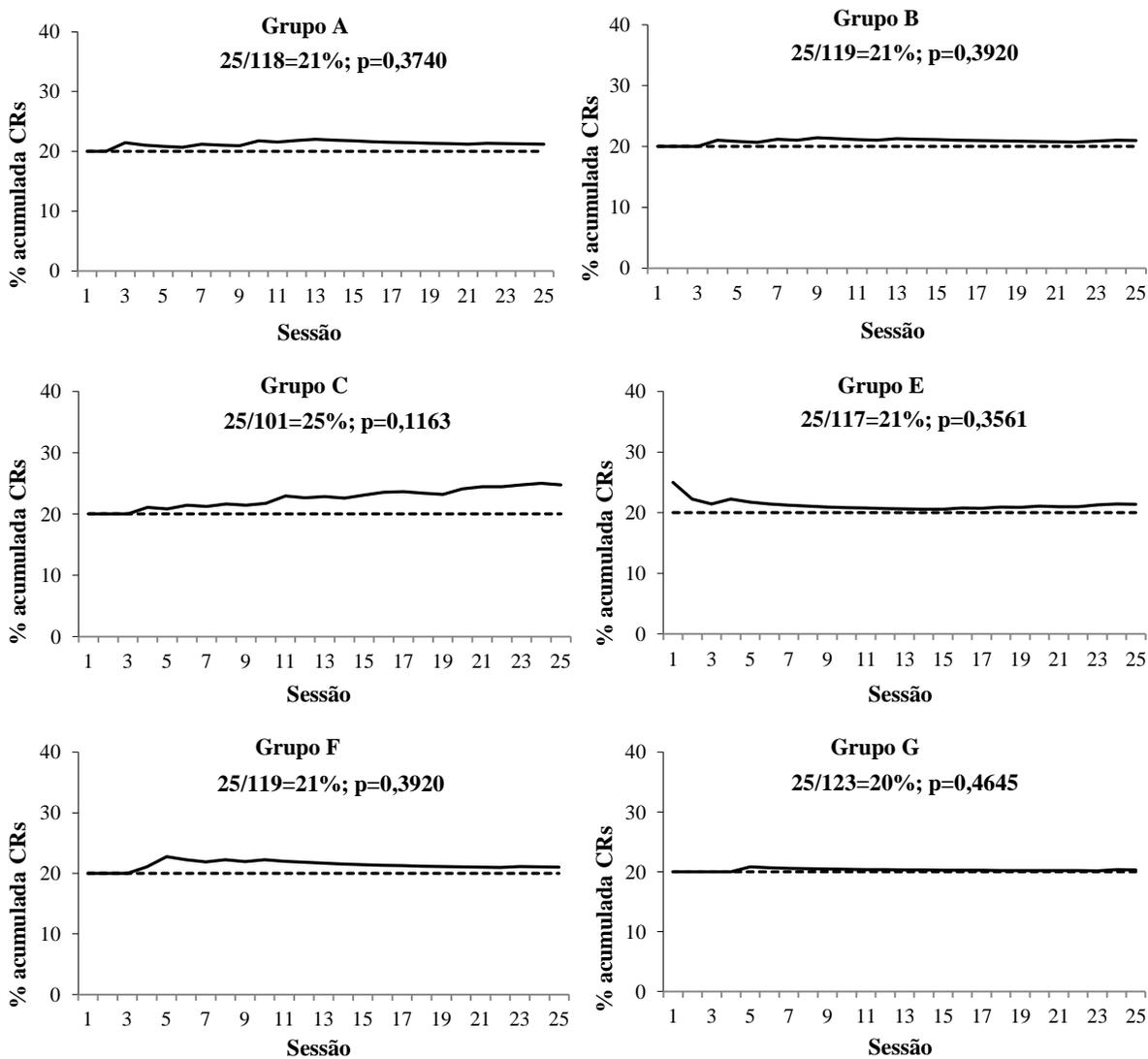
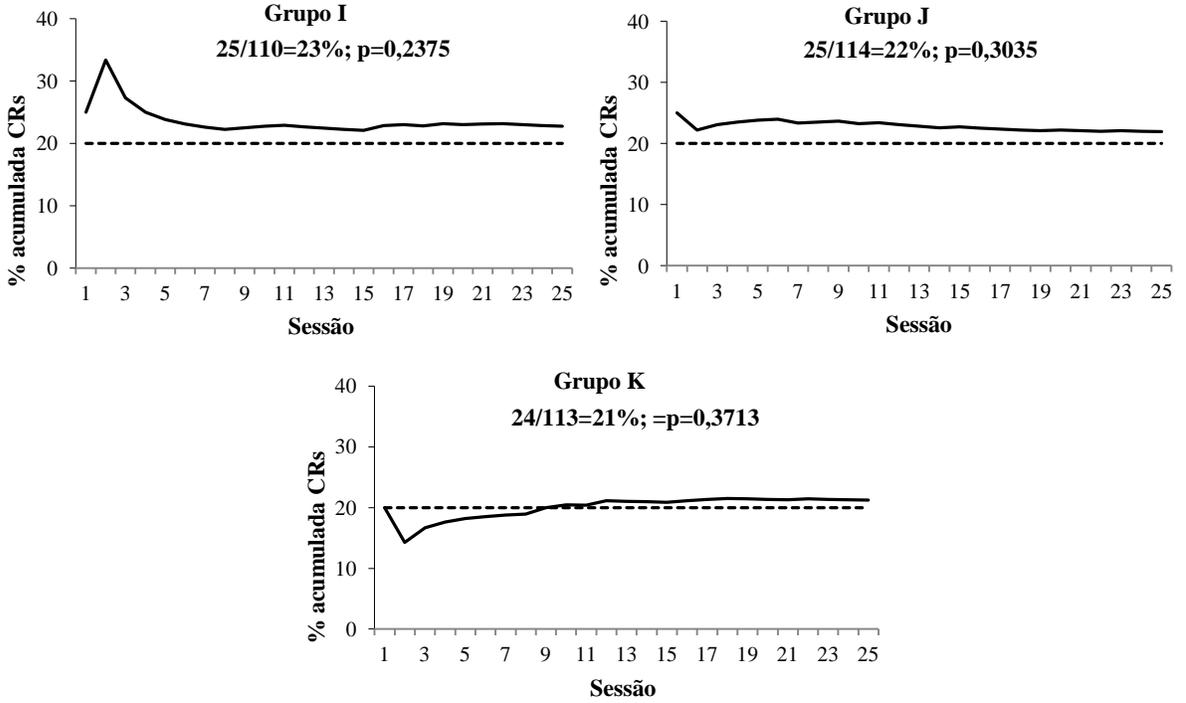


Figura 16. Desempenho (porcentagem acumulada de inspeções às caixas com recompensa, linha contínua) dos grupos de estudo no experimento do uso de dicas associativas quanto à presença de um sinal (bloco) indicando o local com alimento. A linha pontilhada mostra o desempenho de 20% esperado ao acaso na escolha de uma CR.

*Callithrix jacchus*



*Callithrix penicillata* x *C. kuhlii*

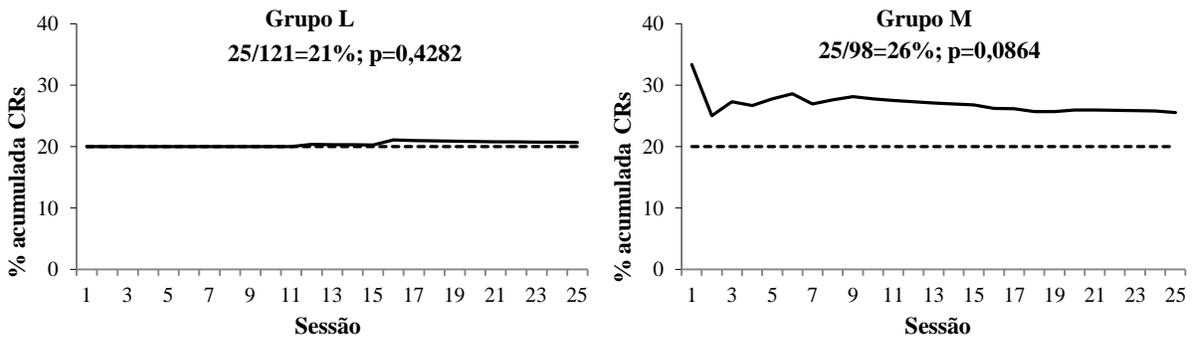


Figura 16. (continuação)

Tabela 6. Desempenho observado no experimento do uso de uma dica associativa (bloco) indicando o local com alimento com base na análise da primeira inspeção dos grupos de estudo em cada sessão (O), frequência esperada ao acaso (E), desempenho teórico obtido no caso da adoção de uma regra “win-return” perfeita (WR) e frequência da primeira inspeção do grupo à CR visitada na sessão anterior (VA). Os respectivos níveis de significância segundo o teste binomial para uma amostra também são mostrados para os valores >20%.

<b>Grupo</b>		<b>0/1</b>	<b>1/1</b>	<b>Desempenho</b>	<b>Significância</b>
<i>Callithrix penicillata</i>					
A	<b>O</b>	22	3	3/25=12%	-
	<b>E</b>	20	5	5/25=20%	-
	<b>WR</b>	23	1	1/24=4%	-
	<b>VA</b>	20	4	4/24=17%	-
B	<b>O</b>	22	3	3/25=12%	-
	<b>E</b>	20	5	5/25=20%	-
	<b>WR</b>	23	1	1/24=4%	-
	<b>VA</b>	20	4	4/24=17%	-
C	<b>O</b>	19	6	6/25=24%	p=0,3833
	<b>E</b>	20	5	5/25=20%	-
	<b>WR</b>	23	1	1/24=4%	-
	<b>VA</b>	17	7	7/24=29%	p=0,1889
E	<b>O</b>	21	4	4/25=16%	-
	<b>E</b>	20	5	5/25=20%	-
	<b>WR</b>	23	1	1/24=4%	-
	<b>VA</b>	18	6	6/24=25%	p=0,3441
F	<b>O</b>	24	1	1/25=4%	-
	<b>E</b>	20	5	5/25=20%	-
	<b>WR</b>	23	1	1/24=4%	-
	<b>VA</b>	19	5	5/24=21%	p=0,4597
G	<b>O</b>	21	4	4/25=16%	-
	<b>E</b>	20	5	5/25=20%	-
	<b>WR</b>	23	1	1/24=4%	-
	<b>VA</b>	21	3	3/24=13%	-

Tabela 6. (continuação)

<b>Grupo</b>		<b>0/1</b>	<b>1/1</b>	<b>Desempenho</b>	<b>Significância</b>
<i>Callithrix jacchus</i>					
I	<b>O</b>	19	6	6/25=24%	p=0,3833
	<b>E</b>	20	5	5/25=20%	-
	<b>WR</b>	23	1	1/24=4%	-
	<b>VA</b>	19	5	5/24=21%	p=0,4597
J	<b>O</b>	22	3	3/25=12%	-
	<b>E</b>	20	5	5/25=20%	-
	<b>WR</b>	23	1	1/24=4%	-
	<b>VA</b>	17	7	7/24=29%	p=0,1889
K	<b>O</b>	22	3	3/25=12%	-
	<b>E</b>	20	5	5/25=20%	-
	<b>WR</b>	23	1	1/24=4%	-
	<b>VA</b>	18	5	5/23=22%	p=0,4993
<i>Callithrix penicillata</i> x <i>C. kuhlii</i>					
L	<b>O</b>	22	3	3/25=12%	-
	<b>E</b>	20	5	5/25=20%	-
	<b>WR</b>	23	1	1/24=4%	-
	<b>VA</b>	19	5	5/24=21%	p=0,4597
M	<b>O</b>	21	4	4/25=16%	-
	<b>E</b>	20	5	5/25=20%	-
	<b>WR</b>	23	1	1/24=4%	-
	<b>VA</b>	20	4	4/24=17%	-

*Callithrix penicillata*

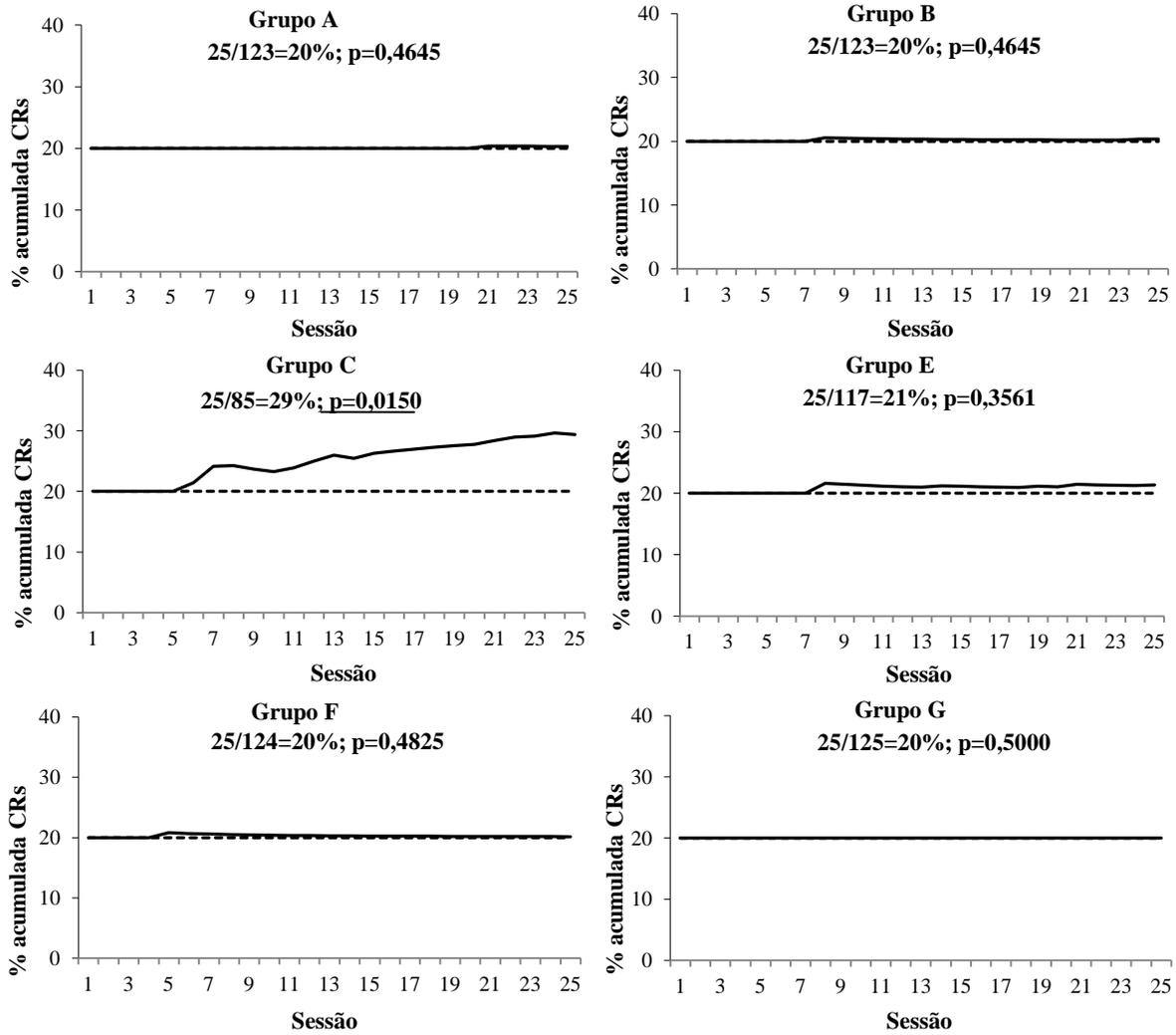


Figura 17. Desempenho (porcentagem acumulada de inspeções às caixas com recompensa, linha contínua) dos grupos de estudo no experimento do uso de dicas associativas quanto a diferenças na cor dos blocos indicando o local com alimento. A linha pontilhada mostra o desempenho de 20% esperado ao acaso na escolha de uma CR. Resultados significativos sublinhados.

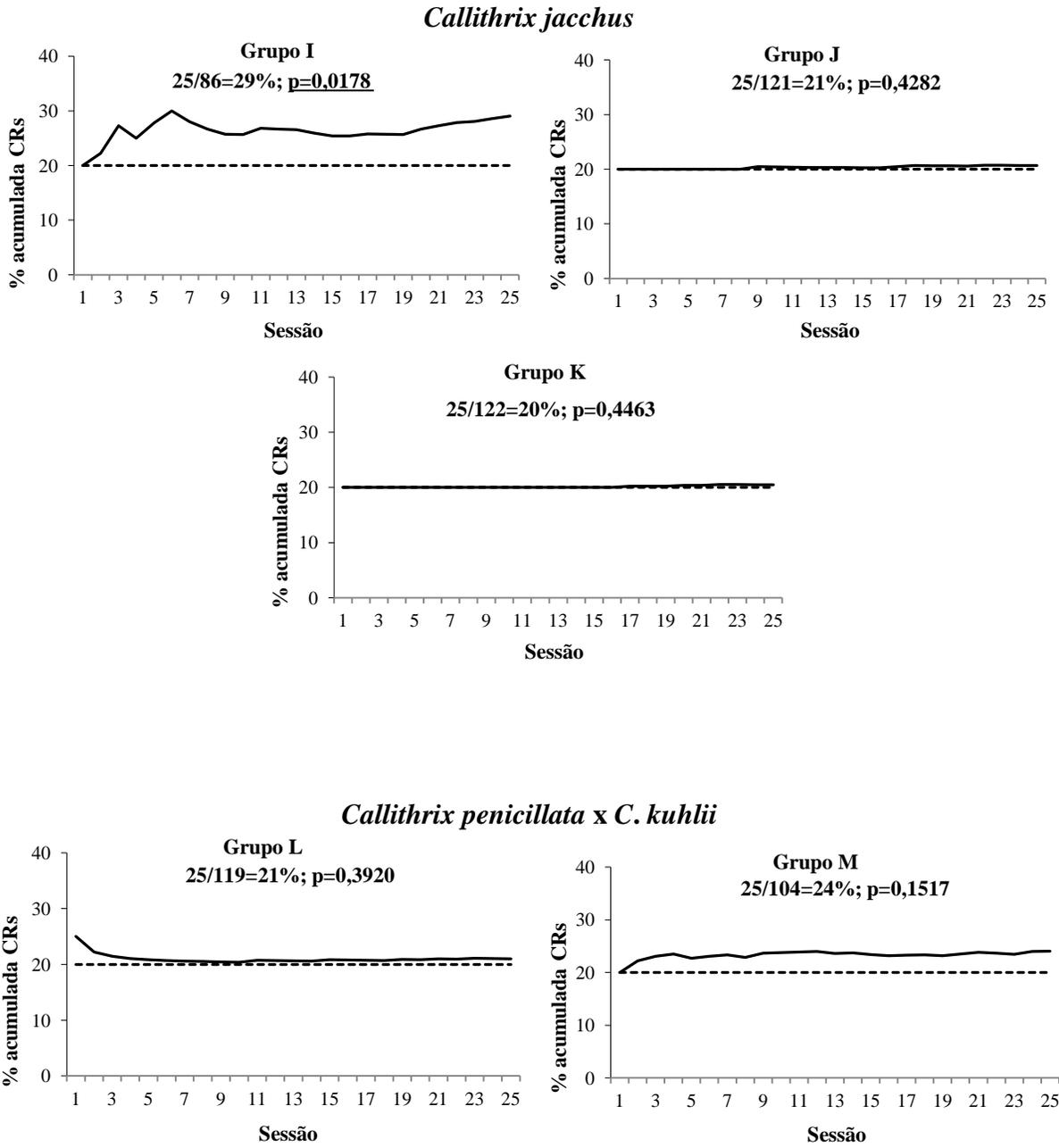


Figura 17. (continuação)

Tabela 7. Desempenho observado no experimento do uso de dicas associativas quanto a diferenças na cor dos blocos indicando o local com alimento com base na análise da primeira inspeção dos grupos de estudo em cada sessão (O), frequência esperada ao acaso (E), desempenho teórico obtido no caso da adoção de uma regra “win-return” perfeita (WR) e frequência da primeira inspeção do grupo à CR visitada na sessão anterior (VA). Os respectivos níveis de significância segundo o teste binomial para uma amostra também são mostrados para os valores >20%. Valores significativos em negrito.

<b>Grupo</b>		<b>0/1</b>	<b>1/1</b>	<b>Desempenho</b>	<b>Significância</b>
<i>Callithrix penicillata</i>					
A	<b>O</b>	19	6	6/25=24%	p=0,3833
	<b>E</b>	20	5	5/25=20%	-
	<b>WR</b>	22	2	2/24=8%	-
	<b>VA</b>	19	5	5/24=21%	p=0,4597
B	<b>O</b>	18	7	7/25=28%	p=0,2200
	<b>E</b>	20	5	5/25=20%	-
	<b>WR</b>	22	2	2/24=8%	-
	<b>VA</b>	18	6	6/24=25%	p=0,3441
C	<b>O</b>	17	8	8/25=32%	p=0,1091
	<b>E</b>	20	5	5/25=20%	-
	<b>WR</b>	22	2	2/24=8%	-
	<b>VA</b>	19	5	5/24=21%	p=0,4597
E	<b>O</b>	17	8	8/25=32%	p=0,1091
	<b>E</b>	20	5	5/25=20%	-
	<b>WR</b>	22	2	2/24=8%	-
	<b>VA</b>	20	4	4/24=17%	-
F	<b>O</b>	19	6	6/25=24%	p=0,3833
	<b>E</b>	20	5	5/25=20%	-
	<b>WR</b>	22	2	2/24=8%	-
	<b>VA</b>	20	4	4/24=17%	-
G	<b>O</b>	20	5	5/25=20%	-
	<b>E</b>	20	5	5/25=20%	-
	<b>WR</b>	22	2	2/24=8%	-
	<b>VA</b>	22	2	2/24=8%	-

Tabela 7. (continuação)

<b>Grupo</b>		<b>0/1</b>	<b>1/1</b>	<b>Desempenho</b>	<b>Significância</b>
<i>Callithrix jacchus</i>					
I	<b>O</b>	15	10	10/25=40%	<b>p=0,0173</b>
	<b>E</b>	20	5	5/25=20%	-
	<b>WR</b>	22	2	2/24=8%	-
	<b>VA</b>	20	4	4/24=17%	-
J	<b>O</b>	22	3	3/25=12%	-
	<b>E</b>	20	5	5/25=20%	-
	<b>WR</b>	22	2	2/24=8%	-
	<b>VA</b>	18	6	6/24=25%	p=0,3441
K	<b>O</b>	21	4	4/25=16%	-
	<b>E</b>	20	5	5/25=20%	-
	<b>WR</b>	22	2	2/24=8%	-
	<b>VA</b>	20	4	4/24=17%	-
<i>Callithrix penicillata</i> x <i>C. kuhlii</i>					
L	<b>O</b>	18	7	7/25=28%	p=0,2200
	<b>E</b>	20	5	5/25=20%	-
	<b>WR</b>	22	2	2/24=8%	-
	<b>VA</b>	17	7	7/24=29%	p=0,1889
M	<b>O</b>	17	8	8/25=32%	p=0,1091
	<b>E</b>	20	5	5/25=20%	-
	<b>WR</b>	22	2	2/24=8%	-
	<b>VA</b>	21	3	3/24=13%	-

*Callithrix penicillata*

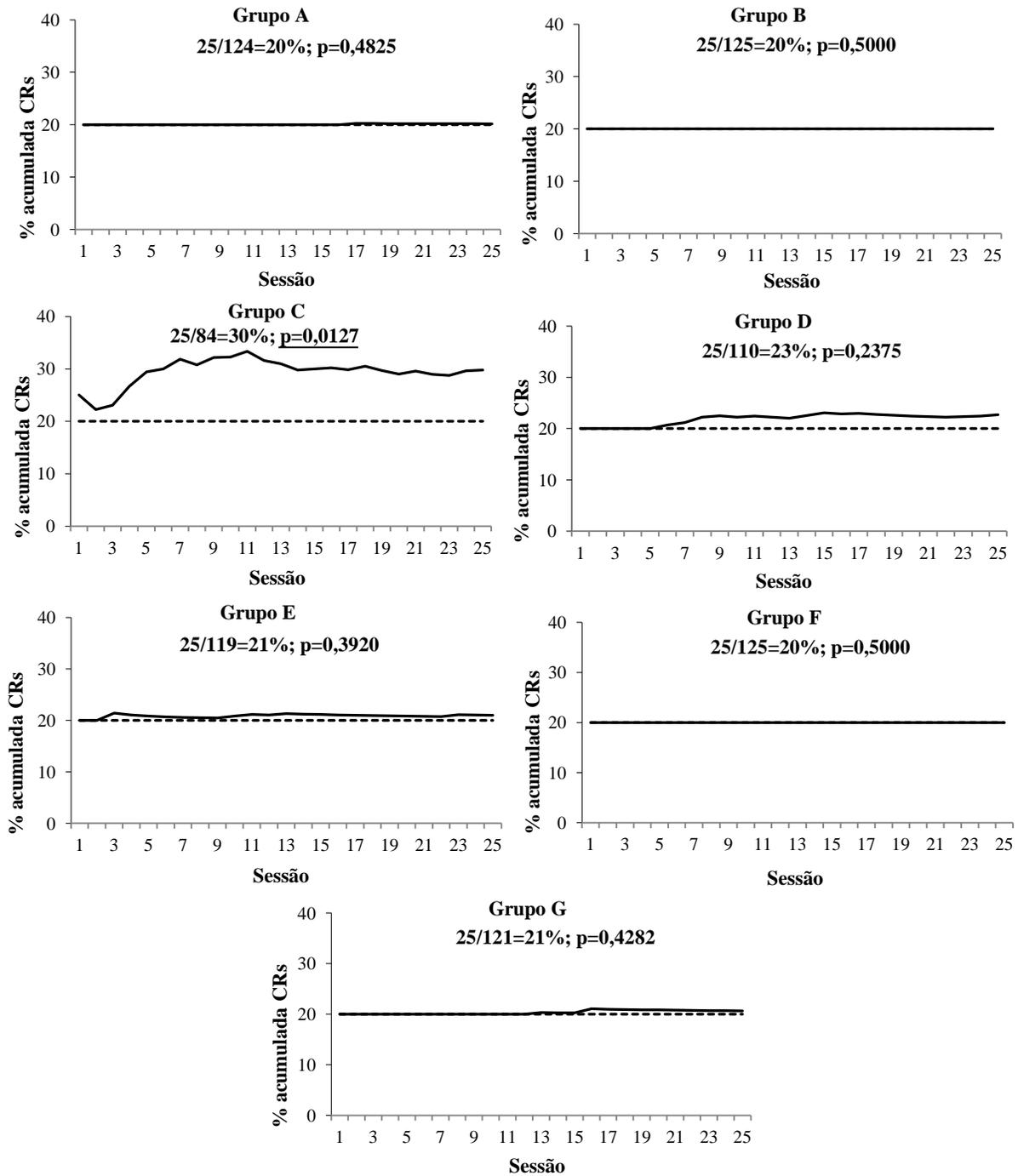
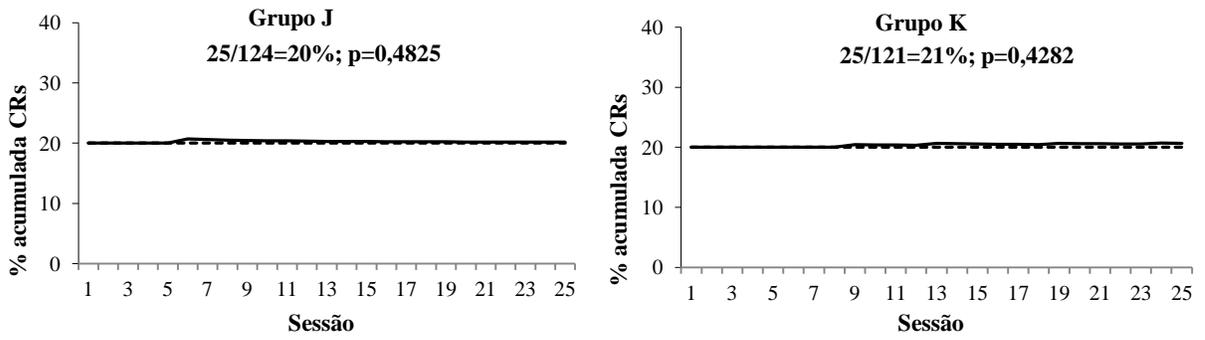


Figura 18. Desempenho (porcentagem acumulada de inspeções às caixas com recompensa, linha contínua) dos grupos de estudo no experimento do uso de dicas associativas quanto à ausência de um sinal (bloco) indicando o local com alimento. A linha pontilhada mostra o desempenho de 20% esperado ao acaso na escolha de uma CR. Resultados significativos sublinhados.

*Callithrix jacchus*



*Callithrix penicillata* x *C. kuhlii*

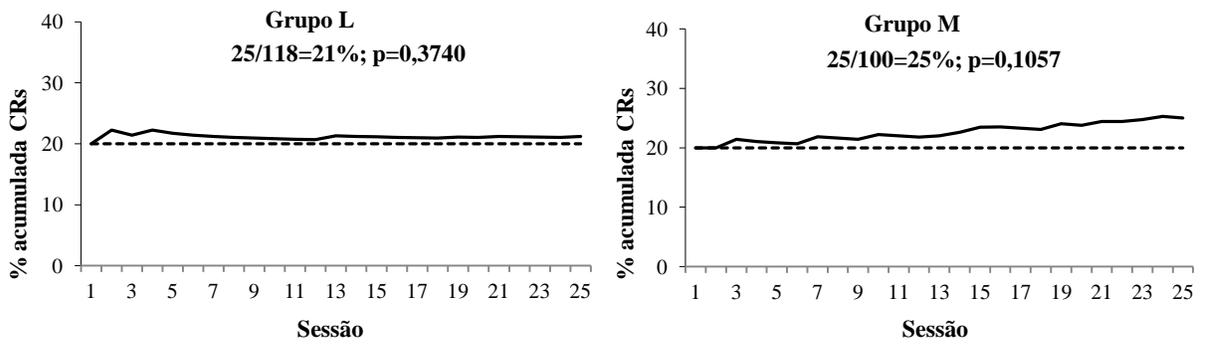


Figura 18. (continuação)

Tabela 8. Desempenho observado no experimento do uso de dicas associativas quanto à ausência de um sinal (bloco) indicando o local com alimento com base na análise da primeira inspeção dos grupos de estudo em cada sessão (O), frequência esperada ao acaso (E), desempenho teórico obtido no caso da adoção de uma regra “win-return” perfeita (WR) e frequência da primeira inspeção do grupo à CR visitada na sessão anterior (VA). Os respectivos níveis de significância segundo o teste binomial para uma amostra também são mostrados para os valores >20%. Valores significativos em negrito.

<b>Grupo</b>		<b>0/1</b>	<b>1/1</b>	<b>Desempenho</b>	<b>Significância</b>
<i>Callithrix penicillata</i>					
A	<b>O</b>	16	9	9/25=36%	<b>p=0,0468</b>
	<b>E</b>	20	5	5/25=20%	-
	<b>WR</b>	24	0	0/24=0%	-
	<b>VA</b>	17	7	7/24=29%	p=0,1889
B	<b>O</b>	22	3	3/25=12%	-
	<b>E</b>	20	5	5/25=20%	-
	<b>WR</b>	24	0	0/24=0%	-
	<b>VA</b>	20	4	4/24=17%	-
C	<b>O</b>	13	12	12/25=48%	<b>p=0,0015</b>
	<b>E</b>	20	5	5/25=20%	-
	<b>WR</b>	24	0	0/24=0%	-
	<b>VA</b>	21	3	3/24=13%	-
D	<b>O</b>	13	12	12/25=48%	<b>p=0,0015</b>
	<b>E</b>	20	5	5/25=20%	-
	<b>WR</b>	24	0	0/24=0%	-
	<b>VA</b>	22	2	2/24=8%	-
E	<b>O</b>	13	12	12/25=48%	<b>p=0,0015</b>
	<b>E</b>	20	5	5/25=20%	-
	<b>WR</b>	24	0	0/24=0%	-
	<b>VA</b>	19	5	5/24=21%	p=0,4597
F	<b>O</b>	13	12	12/25=48%	<b>p=0,0015</b>
	<b>E</b>	20	5	5/25=20%	-
	<b>WR</b>	24	0	0/24=0%	-
	<b>VA</b>	22	2	2/24=8%	-
G	<b>O</b>	15	10	10/25=40%	<b>p=0,0173</b>
	<b>E</b>	20	5	5/25=20%	-
	<b>WR</b>	24	0	0/24=0%	-
	<b>VA</b>	20	4	4/24=17%	-

Tabela 8. (continuação)

<b>Grupo</b>		<b>0/1</b>	<b>1/1</b>	<b>Desempenho</b>	<b>Significância</b>
<i>Callithrix jacchus</i>					
J	<b>O</b>	17	8	8/25=32%	p=0,1091
	<b>E</b>	20	5	5/25=20%	-
	<b>WR</b>	24	0	0/24=0%	-
	<b>VA</b>	19	5	5/24=21%	p=0,4597
K	<b>O</b>	17	8	8/25=32%	p=0,1091
	<b>E</b>	20	5	5/25=20%	-
	<b>WR</b>	24	0	0/24=0%	-
	<b>VA</b>	22	2	2/24=8%	-
<i>Callithrix penicillata</i>					
x <i>C. kuhlii</i>					
L	<b>O</b>	18	7	7/25=28%	p=0,2200
	<b>E</b>	20	5	5/25=20%	-
	<b>WR</b>	24	0	0/24=0%	-
	<b>VA</b>	20	4	4/24=17%	-
M	<b>O</b>	11	14	14/25=56%	<b>p&lt;0,0001</b>
	<b>E</b>	20	5	5/25=20%	-
	<b>WR</b>	24	0	0/24=0%	-
	<b>VA</b>	23	1	1/24=4%	-

*Callithrix penicillata*

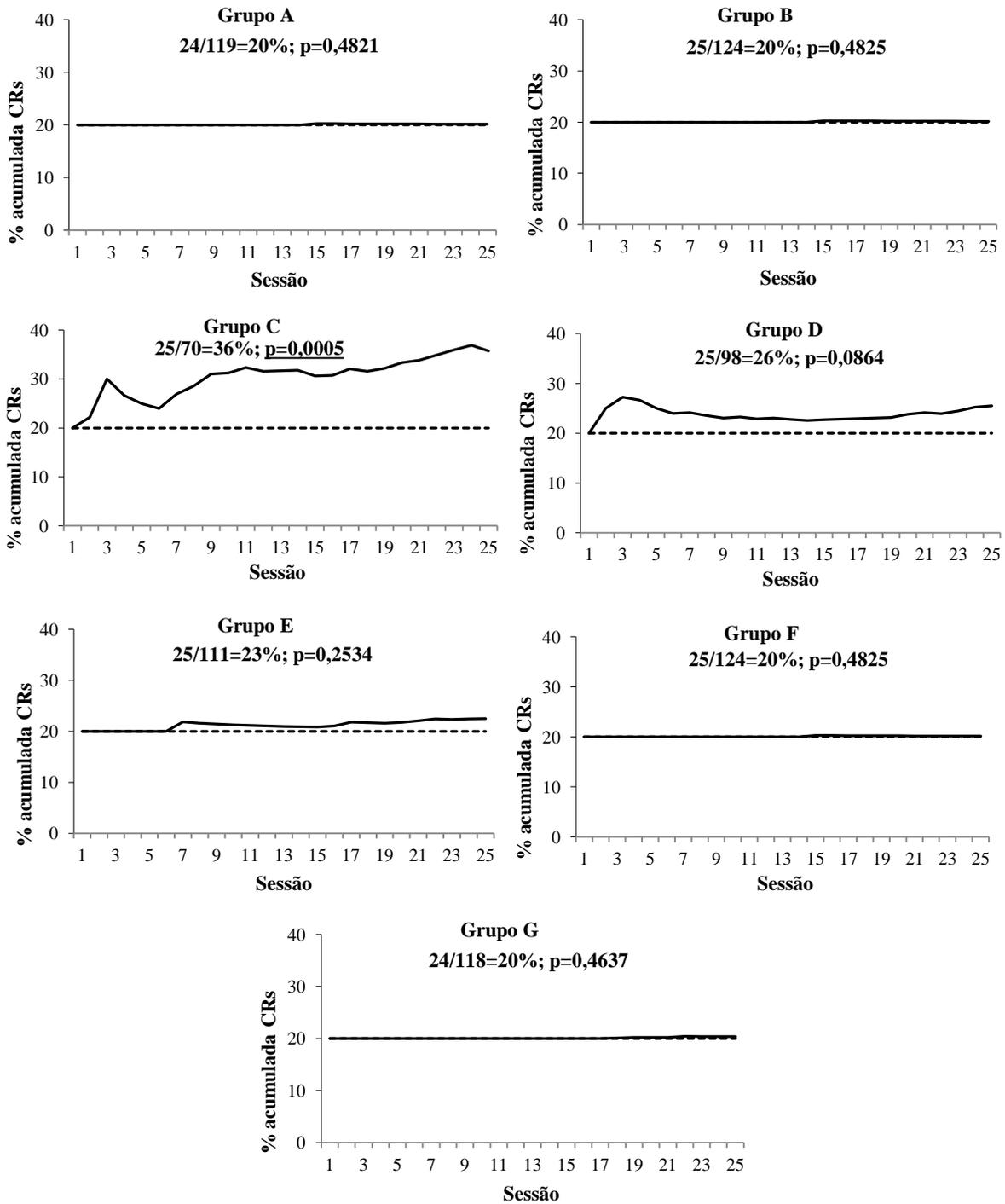
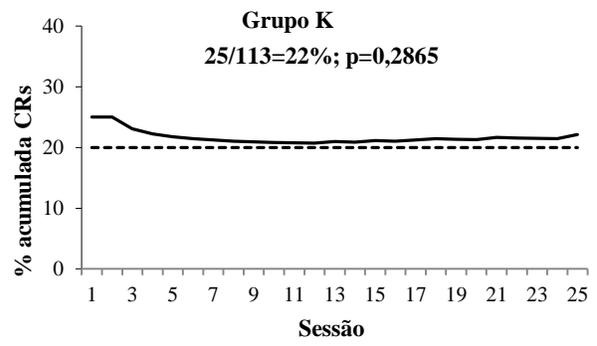
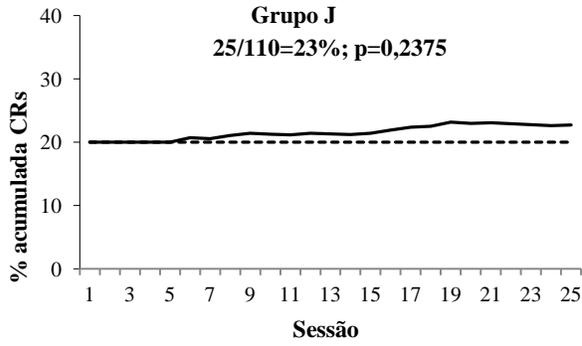


Figura 19. Desempenho (porcentagem acumulada de inspeções às caixas com recompensa, linha contínua) dos grupos de estudo no experimento da informação visual. A linha pontilhada mostra o desempenho de 20% esperado ao acaso na escolha de uma CR. Resultados significativos sublinhados.

*Callithrix jacchus*



*Callithrix penicillata* x *C. kuhlii*

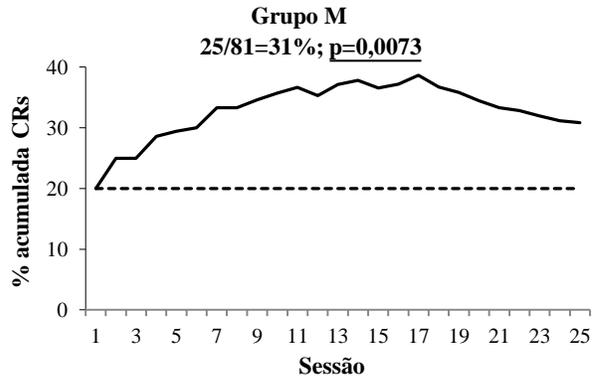
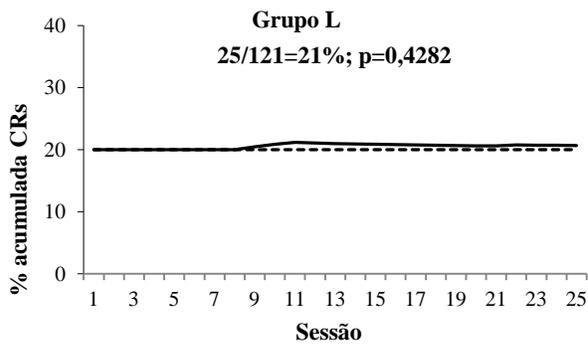


Figura 19. (continuação)

Tabela 9. Desempenho observado no experimento da informação visual com base na análise da primeira inspeção dos grupos de estudo em cada sessão (O), frequência esperada ao acaso (E), desempenho teórico obtido no caso da adoção de uma regra “win-return” perfeita (WR) e frequência da primeira inspeção do grupo à CR visitada na sessão anterior (VA). Os respectivos níveis de significância segundo o teste binomial para uma amostra também são mostrados para os valores >20%. Valores significativos em negrito.

Grupo		0/1	1/1	Desempenho	Significância
<i>Callithrix penicillata</i>					
A	O	18	6	6/24=25%	p=0,3441
	E	19,2	4,8	5/24=20%	-
	WR	21	2	2/23=9%	-
	VA	19	4	4/23=17%	-
B	O	14	11	11/25=44%	<b>p&lt;0,0056</b>
	E	20	5	5/25=20%	-
	WR	23	1	1/24=4%	-
	VA	16	8	8/24=33%	p=0,0892
C	O	15	10	10/25=40%	<b>p=0,0173</b>
	E	20	5	5/25=20%	-
	WR	23	1	1/24=4%	-
	VA	22	2	2/24=8%	-
D	O	11	14	14/25=56%	<b>p&lt;0,0001</b>
	E	20	5	5/25=20%	-
	WR	23	1	1/24=4%	-
	VA	20	4	4/24=17%	-
E	O	11	14	14/25=56%	<b>p&lt;0,0001</b>
	E	20	5	5/25=20%	-
	WR	23	1	1/24=4%	-
	VA	20	4	4/24=17%	-
F	O	15	10	10/25=40%	<b>p=0,0173</b>
	E	20	5	5/25=20%	-
	WR	23	1	1/24=4%	-
	VA	22	2	2/24=8%	-
G	O	15	9	9/24=38%	<b>p=0,0468</b>
	E	19,2	4,8	5/24=20%	-
	WR	21	2	2/23=9%	-
	VA	20	3	3/23=13%	-

Tabela 9. (continuação)

<b>Grupo</b>		<b>0/1</b>	<b>1/1</b>	<b>Desempenho</b>	<b>Significância</b>
<i>Callithrix jacchus</i>					
J	<b>O</b>	9	16	16/25=64%	<b>p&lt;0,0001</b>
	<b>E</b>	20	5	5/25=20%	-
	<b>WR</b>	23	1	1/24=4%	-
	<b>VA</b>	22	2	2/24=8%	-
K	<b>O</b>	10	15	15/25=60%	<b>p&lt;0,0001</b>
	<b>E</b>	20	5	5/25=20%	-
	<b>WR</b>	23	1	1/24=4%	-
	<b>VA</b>	22	2	2/24=8%	-
<i>Callithrix penicillata</i> x <i>C. kuhlii</i>					
L	<b>O</b>	14	11	11/25=44%	<b>p=0,0056</b>
	<b>E</b>	20	5	5/25=20%	-
	<b>WR</b>	23	1	1/24=4%	-
	<b>VA</b>	21	3	3/24=13%	-
M	<b>O</b>	12	13	13/25=52%	<b>p=0,0004</b>
	<b>E</b>	20	5	5/25=20%	-
	<b>WR</b>	23	1	1/24=4%	-
	<b>VA</b>	22	2	2/24=8%	-

regra “win-return” (VA), a qual resultaria em um baixo desempenho (WR, Tabela 9).

Informação quantitativa: Novamente, somente o grupo C de *C. penicillata* mostrou um desempenho geral acima do acaso em utilizar a informação espacial para encontrar as CRs no decorrer do experimento testando o uso da informação quantitativa (Figura 20). Porém, seis grupos aprenderam e utilizaram a informação espacial e adotaram a regra “win-return” (VA) para selecionar uma ou as duas CRs para as suas duas primeiras inspeções em cada sessão acima do desempenho ao acaso de 40% (Tabela 10).

Quanto à análise da informação de quantidade de alimento disponível em cada caixa, ou seja, da seleção da CR com maior quantidade de alimento, sete grupos apresentaram um desempenho significativamente acima do esperado considerando uma probabilidade de 20% (Figura 21). Porém, ao considerarmos um acaso de 50%, ou seja, a seleção da CR com maior quantidade de alimento dentre as duas CRs, apenas dois grupos mostraram um desempenho significativo (Figura 21). A capacidade dos saguis de utilizar diferenças na quantidade de recurso para selecionar o local de alimentação é reforçada pela análise da sequência de primeiras inspeções por cada grupo ao longo do experimento (Figura 22). Esta análise mostra que o número de grupos que escolheu a CR com três rodela de banana para a primeira inspeção na sessão aumentou no decorrer do experimento, indicando que os grupos estavam aprendendo que as CRs continham quantidades distintas de alimento e começando a utilizar esta informação na seleção da primeira caixa a ser visitada (Figura 23).

Informação olfativa: Por fim, o grupo C de *C. penicillata* foi o único a mostrar evidências da utilização do sentido do olfato para localizar a CR com base no cheiro da banana tanto na análise do desempenho geral (Figura 24), quanto na análise da primeira inspeção (Tabela 11). Durante este experimento os saguis também não adotaram uma regra “win-return” (VA), a qual seria ineficiente (WR, Tabela 11).

Desempenho individual: A análise do desempenho dos indivíduos quanto ao uso das informações ecológicas mostrou que apenas no grupo L nenhum indivíduo apresentou um desempenho significativamente acima do acaso em nenhuma condição experimental. Nos demais grupos, alguns indivíduos utilizaram pelo menos uma das informações ecológicas testadas. Nos casos onde houve a utilização de mais de um tipo de informação, na maioria dos grupos foram os mesmos indivíduos que apresentaram desempenhos significativos. Em nenhum experimento mais de um indivíduo do mesmo grupo foi observado utilizando a informação. Apenas no experimento controle nenhum indivíduo teve

### *Callithrix penicillata*

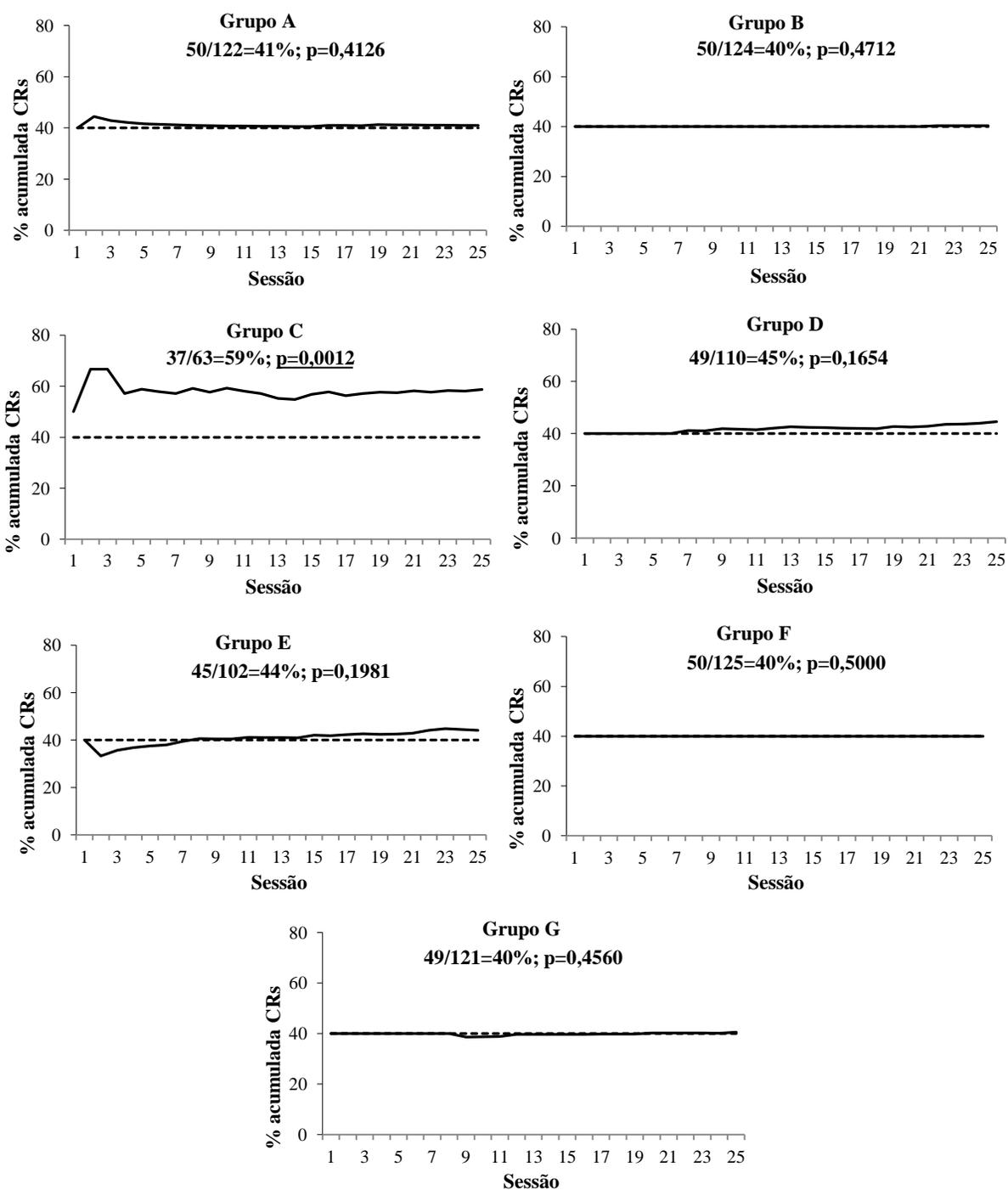
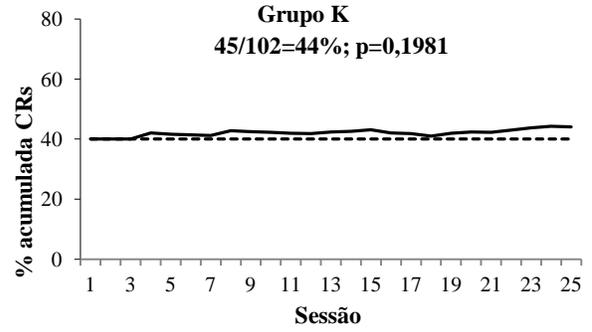
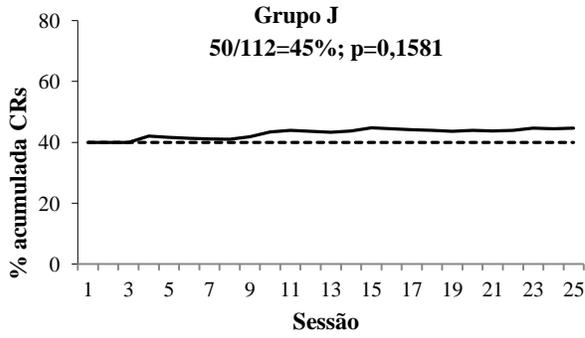


Figura 20. Desempenho (porcentagem acumulada de inspeções às caixas com recompensa, linha contínua) dos grupos de estudo no experimento da informação quantitativa. A linha pontilhada mostra o desempenho de 40% esperado ao acaso na escolha de uma CR. Resultados significativos sublinhados.

*Callithrix jacchus*



*Callithrix penicillata* x *C. kuhlii*

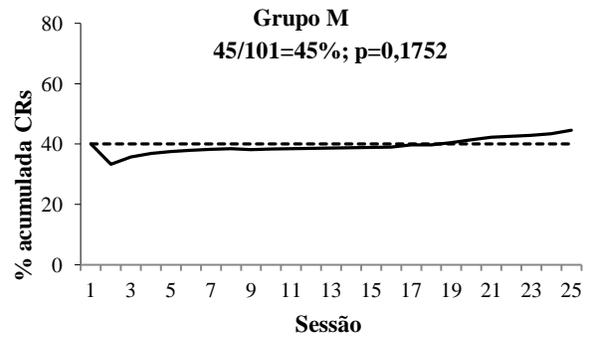
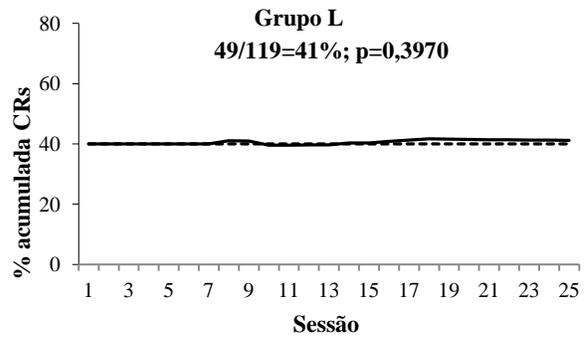


Figura 20. (continuação)

Tabela 10. Desempenho observado no experimento da informação quantitativa com base na análise das duas primeiras inspeções dos grupos de estudo em cada sessão (O), frequência esperada ao acaso (E), desempenho teórico obtido no caso da adoção de uma regra “win-return” perfeita (WR) e frequência das duas primeiras inspeções do grupo à CR visitada na sessão anterior (VA). Os respectivos níveis de significância segundo o teste binomial para uma amostra também são mostrados para os valores >40%. Valores significativos em negrito.

<b>Grupo</b>		<b>0/1</b>	<b>1/1</b>	<b>0/2</b>	<b>1/2</b>	<b>2/2</b>	<b>Desempenho</b>	<b>Significância</b>
<i>Callithrix penicillata</i>								
A	<b>O</b>	0	0	8	8	9	26/50=52%	<b>p=0,0417</b>
	<b>E</b>	0	0	7,5	15	2,5	20/50=40%	-
	<b>WR</b>	-	-	0	0	24	48/48=100%	p<0,0001
	<b>VA</b>	0	0	7	8	9	26/48=54%	<b>p=0,0226</b>
B	<b>O</b>	0	0	2	19	4	27/50=54%	<b>p=0,0217</b>
	<b>E</b>	0	0	7,5	15	2,5	20/50=40%	-
	<b>WR</b>	-	-	0	0	24	48/48=100%	p<0,0001
	<b>VA</b>	0	0	2	18	4	26/48=54%	<b>p=0,0226</b>
C	<b>O</b>	0	7	1	12	5	29/43=67%	<b>p&lt;0,0001</b>
	<b>E</b>	5,6	1,4	5,4	10,8	1,8	16/43=37%	-
	<b>WR</b>	-	-	0	0	24	48/48=100%	p<0,0001
	<b>VA</b>	0	7	1	11	5	28/41=68%	<b>p=0,0001</b>
D	<b>O</b>	0	0	4	15	6	27/50=54%	<b>p=0,0217</b>
	<b>E</b>	0	0	7,5	15	2,5	20/50=40%	-
	<b>WR</b>	-	-	0	0	24	48/48=100%	p<0,0001
	<b>VA</b>	0	0	3	15	6	27/48=56%	<b>p=0,0108</b>
E	<b>O</b>	0	0	8	16	1	18/50=36%	-
	<b>E</b>	0	0	7,5	15	2,5	20/50=40%	-
	<b>WR</b>	-	-	0	0	24	48/48=100%	p<0,0001
	<b>VA</b>	0	0	7	16	1	18/48=38%	-
F	<b>O</b>	0	0	7	18	0	18/50=36%	-
	<b>E</b>	0	0	7,5	15	2,5	20/50=40%	-
	<b>WR</b>	-	-	0	0	24	48/48=100%	p<0,0001
	<b>VA</b>	0	0	6	18	0	18/48=38%	-
G	<b>O</b>	0	0	4	12	9	30/50=60%	<b>p=0,0019</b>
	<b>E</b>	0	0	7,5	15	2,5	20/50=40%	-
	<b>WR</b>	-	-	0	0	24	48/48=100%	p<0,0001
	<b>VA</b>	0	0	3	12	9	30/48=63%	<b>p=0,0007</b>

Tabela 10. (continuação)

Grupo		0/1	1/1	0/2	1/2	2/2	Desempenho	Significância
<i>Callithrix jacchus</i>								
J	<b>O</b>	0	0	7	12	6	24/50=48%	p=0,1242
	<b>E</b>	0	0	7,5	15	2,5	20/50=40%	-
	<b>WR</b>	-	-	0	0	24	48/48=100%	p<0,0001
	<b>VA</b>	0	0	6	12	6	24/48=50%	p=0,0787
K	<b>O</b>	0	2	4	14	5	26/48=54%	<b>p=0,0226</b>
	<b>E</b>	1,6	0,4	6,9	13,8	2,3	19/48=40%	-
	<b>WR</b>	-	-	0	0	24	48/48=100%	p<0,0001
	<b>VA</b>	0	2	3	14	5	26/46=57%	<b>p=0,0111</b>
<i>Callithrix penicillata</i> x <i>C. kuhlii</i>								
L	<b>O</b>	0	0	4	18	3	24/50=48%	p=0,1242
	<b>E</b>	0	0	7,5	15	2,5	20/50=40%	-
	<b>WR</b>	-	-	0	0	24	48/48=100%	p<0,0001
	<b>VA</b>	0	0	4	17	3	23/48=48%	p=0,1316
M	<b>O</b>	0	0	3	20	2	24/50=48%	p=0,1242
	<b>E</b>	0	0	7,5	15	2,5	20/50=40%	-
	<b>WR</b>	-	-	0	0	24	48/48=100%	p<0,0001
	<b>VA</b>	0	0	3	19	2	23/48=48%	p=0,1316

*Callithrix penicillata*

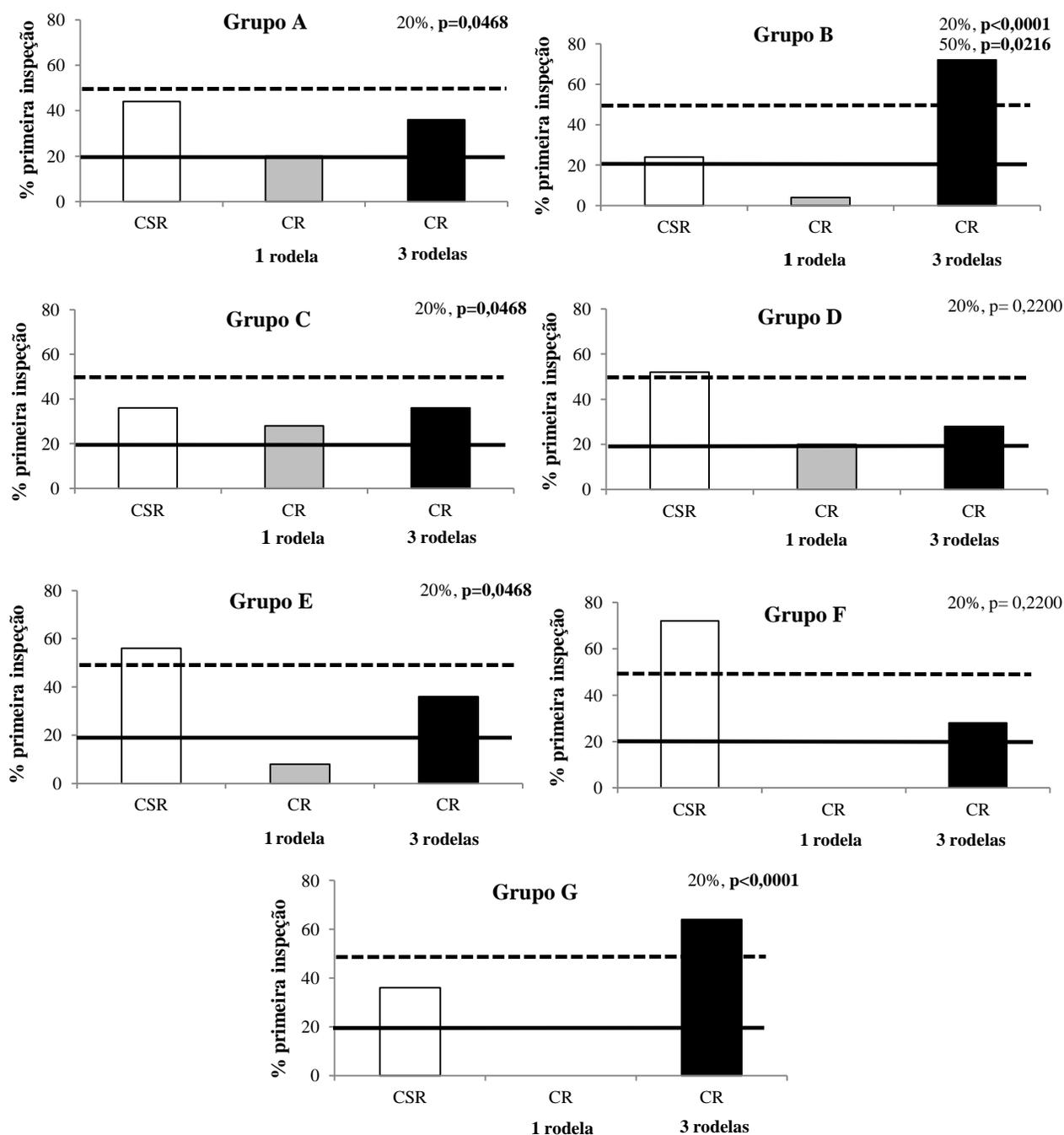


Figura 21. Porcentagem da primeira caixa inspecionada pelos grupos de estudo em cada sessão no experimento da informação quantitativa. A linha contínua mostra a probabilidade de 20%, enquanto a linha pontilhada mostra a probabilidade de 50%. Os testes não foram realizados para valores iguais ou inferiores ao esperado. Valores significativos em negrito.

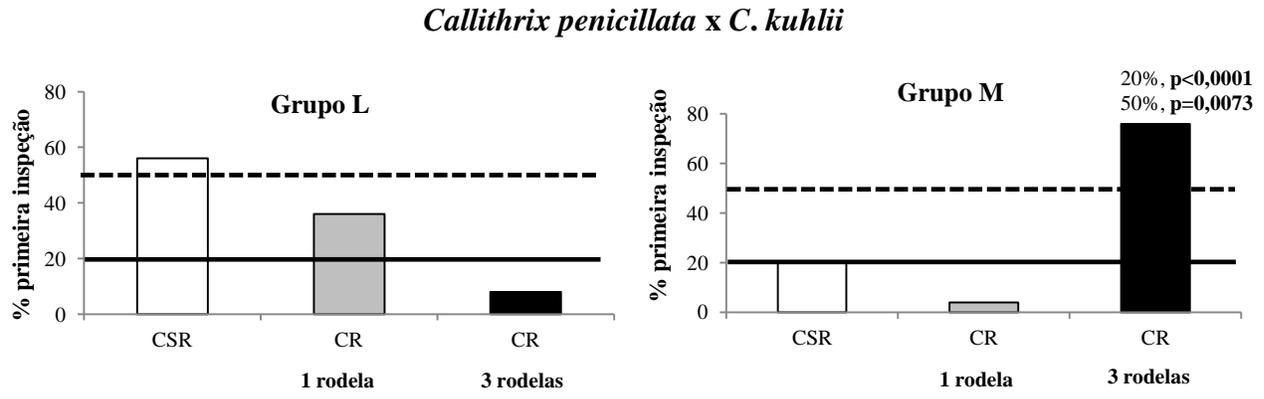
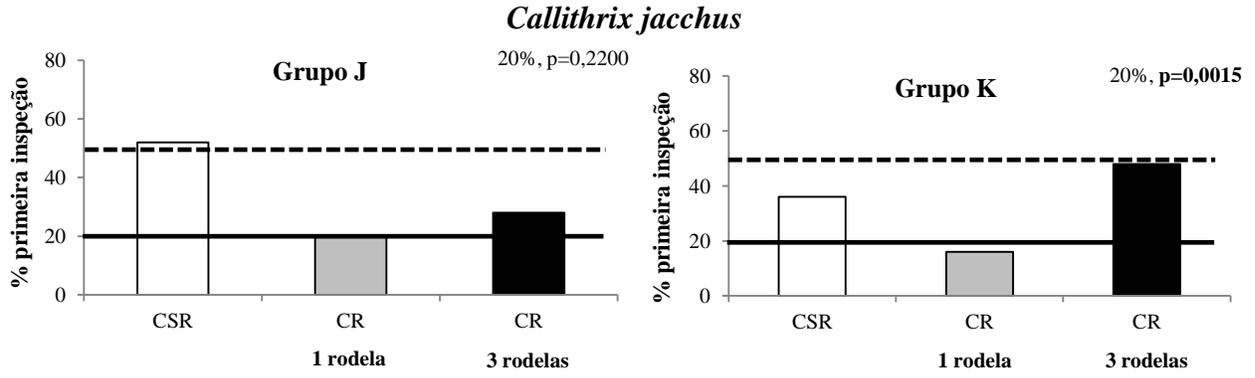


Figura 21. (continuação)

*Callithrix penicillata*

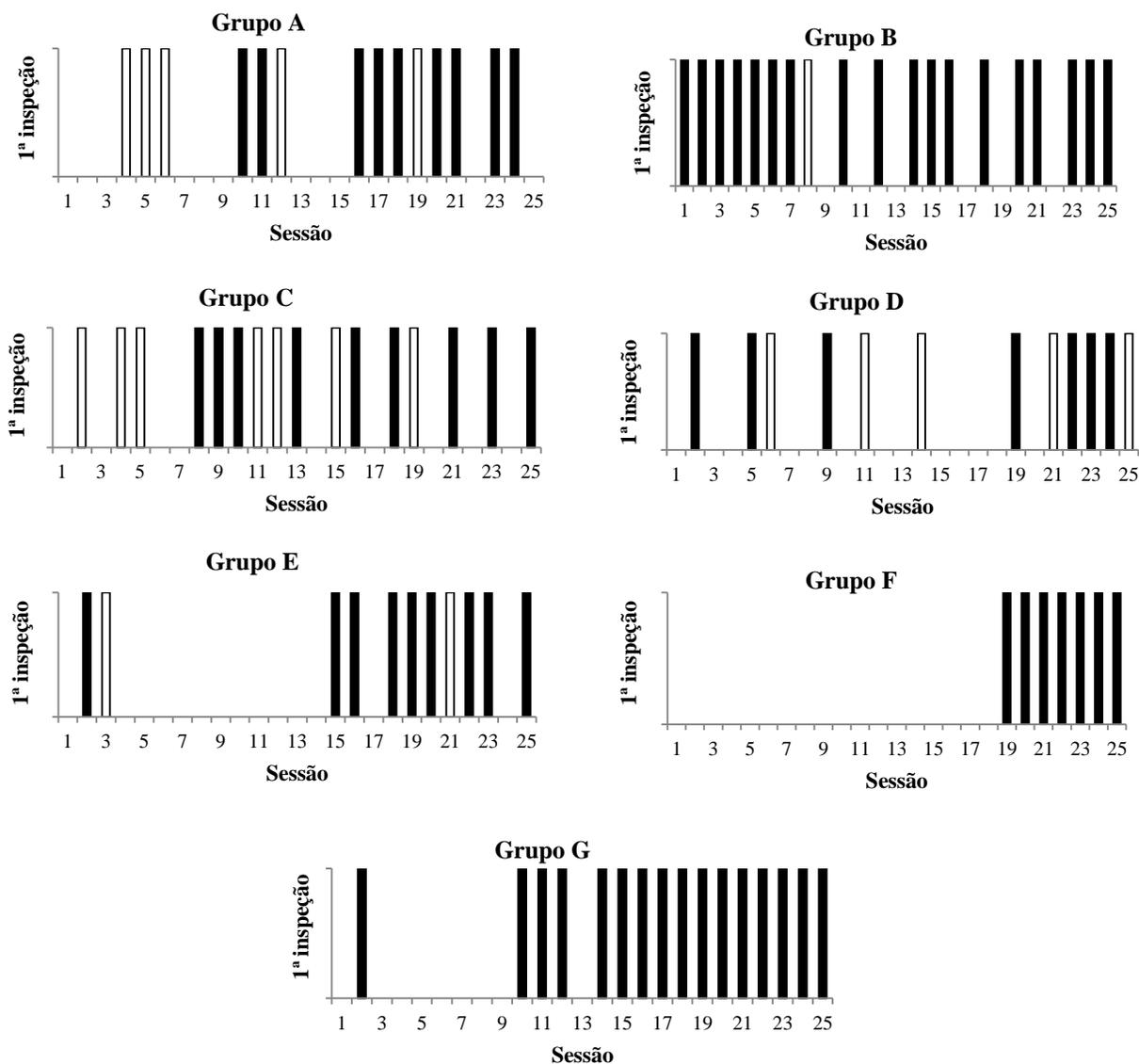
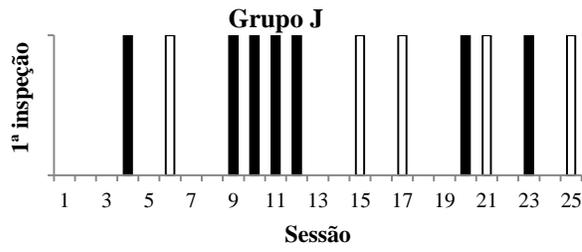


Figura 22. Sequência da primeira inspeção pelos grupos de estudo ao longo do experimento testando o uso da informação quantitativa. As barras vazadas mostram as inspeções à CR com menor quantidade de alimento (uma rodela de banana), enquanto as barras cheias mostram as inspeções à CR com maior quantidade de alimento (três rodela de banana). A ausência de barra indica que a primeira inspeção da respectiva sessão foi a uma CSR.

*Callithrix jacchus*



*Callithrix penicillata* x *C. kuhlii*

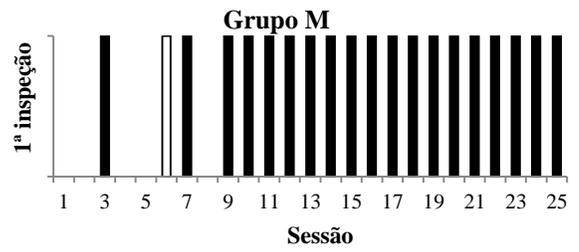
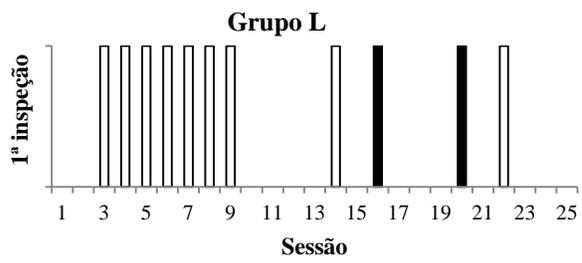


Figura 22. (continuação)

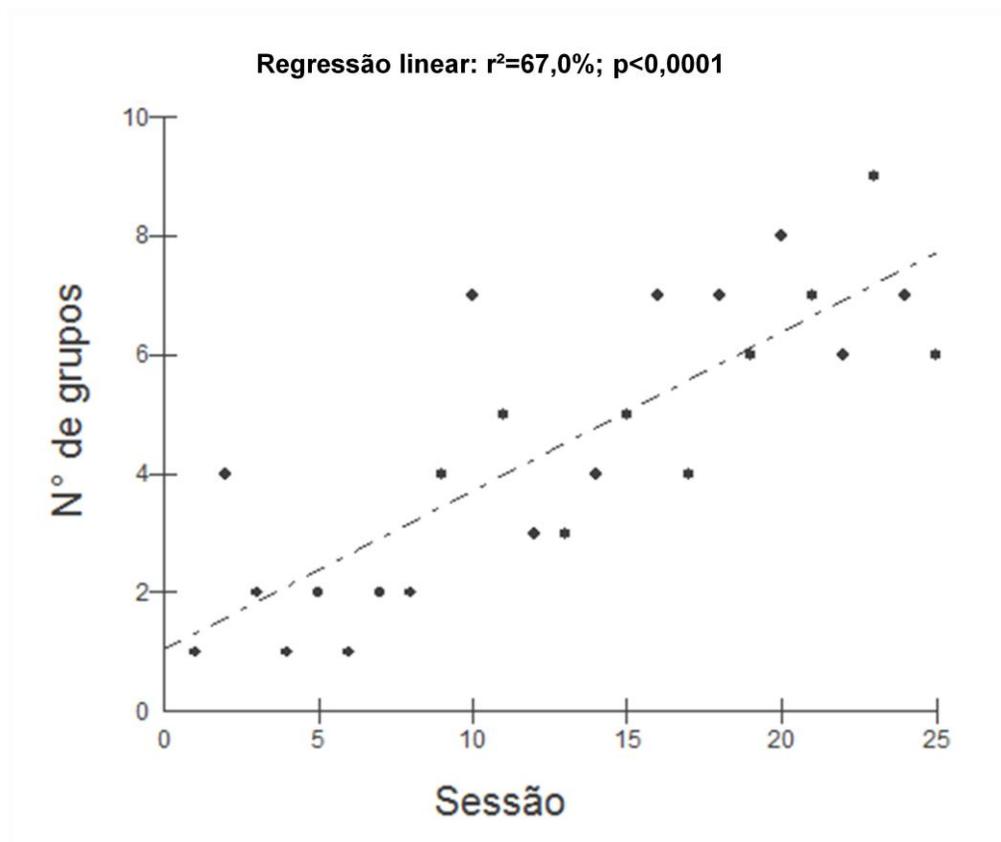


Figura 23. Número de grupos que escolheram a caixa com maior quantidade de alimento (três rodela de banana) para a primeira inspeção na sessão ao longo do experimento testando o uso da informação quantitativa.

*Callithrix penicillata*

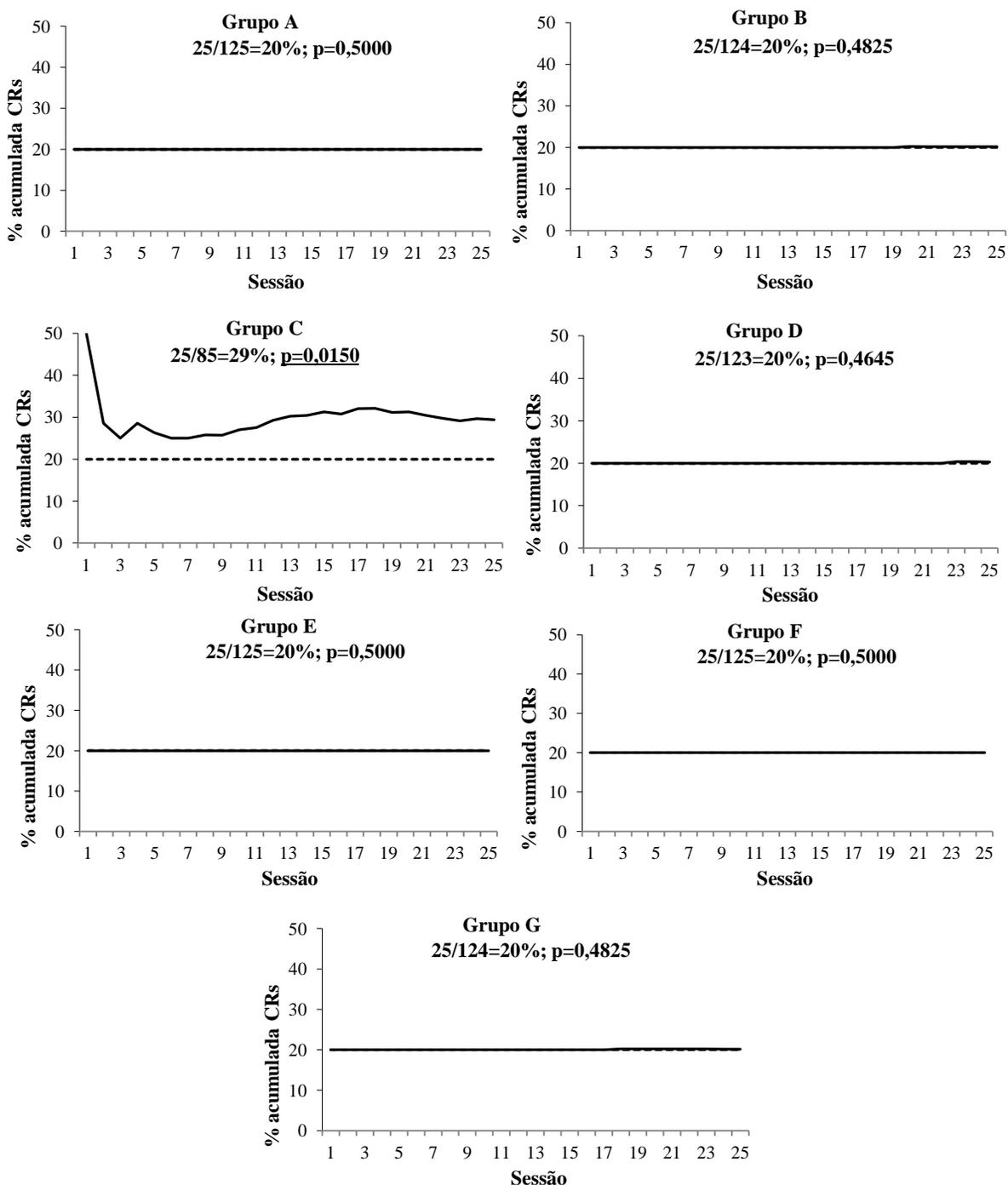
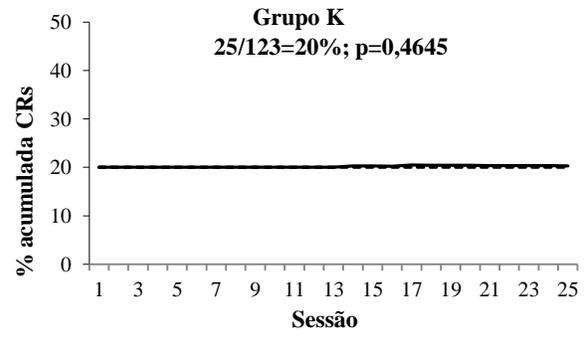
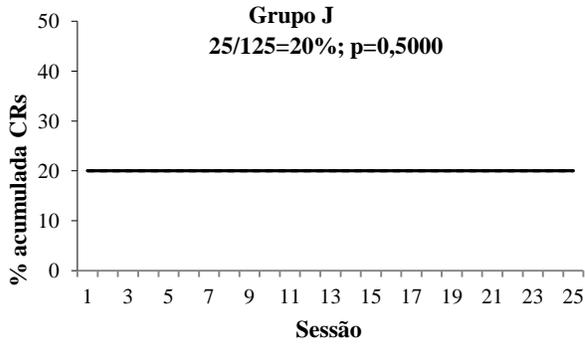


Figura 24. Desempenho (porcentagem acumulada de inspeções às caixas com recompensa, linha contínua) dos grupos de estudo no experimento da informação olfativa. A linha pontilhada mostra o desempenho de 20% esperado ao acaso na escolha de uma CR. Resultados significativos sublinhados.

*Callithrix jacchus*



*Callithrix penicillata* x *C. kuhlii*

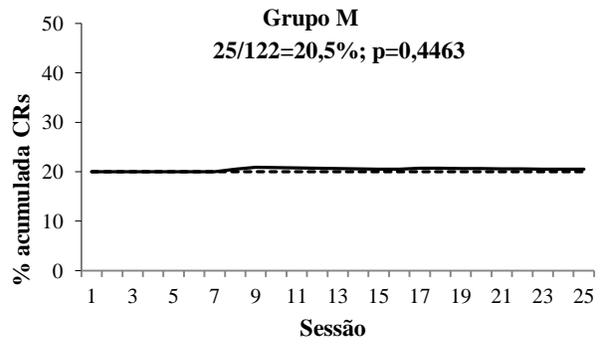
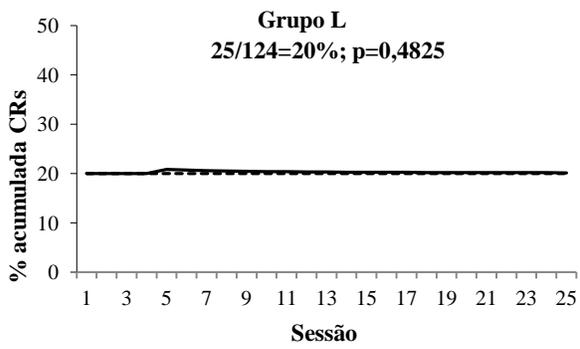


Figura 24. (continuação)

Tabela 11. Desempenho observado no experimento da informação olfativa com base na análise da primeira inspeção dos grupos de estudo em cada sessão (O), frequência esperada ao acaso (E), desempenho teórico obtido no caso da adoção de uma regra “win-return” perfeita (WR) e frequência da primeira inspeção do grupo à CR visitada na sessão anterior (VA). Os respectivos níveis de significância segundo o teste binomial para uma amostra também são mostrados para os valores >20%. Valores significativos em negrito.

Grupo		0/1	1/1	Desempenho	Significância
<i>Callithrix penicillata</i>					
A	O	17	8	8/25=32%	p=0,1091
	E	20	5	5/25=20%	-
	WR	23	1	1/24=4%	-
	VA	19	5	5/24=21%	p=0,4597
B	O	20	5	5/25=20%	-
	E	20	5	5/25=20%	-
	WR	23	1	1/24=4%	-
	VA	17	7	7/24=29%	p=0,1889
C	O	16	9	9/25=36%	<b>p=0,0468</b>
	E	20	5	5/25=20%	-
	WR	23	1	1/24=4%	-
	VA	16	8	8/24=33%	p=0,0892
D	O	17	8	8/25=32%	p=0,1091
	E	20	5	5/25=20%	-
	WR	23	1	1/24=4%	-
	VA	17	7	7/24=29%	p=0,1889
E	O	19	6	6/25=24%	p=0,3833
	E	20	5	5/25=20%	-
	WR	23	1	1/24=4%	-
	VA	20	4	4/24=17%	-
F	O	18	7	7/25=28%	p=0,2200
	E	20	5	5/25=20%	-
	WR	23	1	1/24=4%	-
	VA	19	5	5/24=21%	p=0,4597
G	O	19	6	6/25=24%	p=0,3833
	E	20	5	5/25=20%	-
	WR	23	1	1/24=4%	-
	VA	19	5	5/24=21%	p=0,4597

Tabela 11. (continuação)

<b>Grupo</b>		<b>0/1</b>	<b>1/1</b>	<b>Desempenho</b>	<b>Significância</b>
<i>Callithrix jacchus</i>					
J	<b>O</b>	21	4	4/25=16%	-
	<b>E</b>	20	5	5/25=20%	-
	<b>WR</b>	23	1	1/24=4%	-
	<b>VA</b>	18	6	6/24=25%	p=0,3441
K	<b>O</b>	18	7	7/25=28%	p=0,2200
	<b>E</b>	20	5	5/25=20%	-
	<b>WR</b>	23	1	1/24=4%	-
	<b>VA</b>	21	3	3/24=13%	-
<i>Callithrix penicillata</i> x <i>C. kuhlii</i>					
L	<b>O</b>	21	4	4/25=16%	-
	<b>E</b>	20	5	5/25=20%	-
	<b>WR</b>	23	1	1/24=4%	-
	<b>VA</b>	19	5	5/24=21%	p=0,4597
M	<b>O</b>	21	4	4/25=16%	-
	<b>E</b>	20	5	5/25=20%	-
	<b>WR</b>	23	1	1/24=4%	-
	<b>VA</b>	20	4	4/24=17%	-

um desempenho significativo (Tabela 12). No experimento testando o uso da informação espacial, seis grupos tiveram um indivíduo com desempenho significativamente acima do esperado. Enquanto três grupos tiveram um indivíduo utilizando de forma eficiente a dica associativa quanto à presença de um bloco indicando o local com alimento, apenas um indivíduo do grupo I se mostrou capaz em utilizar as diferenças na cor dos blocos para decidir qual caixa deveria inspecionar e em cinco grupos um indivíduo associou a ausência do bloco com a ocorrência de alimento nas caixas. A capacidade de utilizar as informações sensoriais (visão e olfato) também foi comprovada na análise do comportamento individual. Em seis grupos um indivíduo utilizou as dicas visuais para identificar a presença de alimento nas caixas e em dois grupos um indivíduo localizou o alimento acima do acaso no experimento testando o uso do olfato para escolher a caixa que exalava cheiro de banana. Novamente a informação espacial foi observada em indivíduos pertencentes a três grupos durante o experimento testando a capacidade em integrar a informação espacial com a de quantidade de alimento nos locais de alimentação (Tabela 12).

No entanto, poucos indivíduos tiveram um desempenho superior a 40%. Os valores de p-crítico corrigido para cada grupo confirmam que alguns desempenhos individuais, apesar de significativos, podem ter ocorrido ao acaso. Nos experimentos espacial e visual, dos seis indivíduos que inicialmente tiveram um desempenho acima do acaso, cinco permaneceram significativos. Por outro lado, a dica olfativa foi utilizada por apenas um indivíduo. Já nos experimentos testando o uso de dicas associativas, apenas um indivíduo parece ter utilizado a informação da presença de um bloco indicando o local com alimento, dois associaram a ausência do bloco com a ocorrência de alimento e nenhum indivíduo utilizou as diferenças na coloração dos blocos para localizar o alimento (Tabela 12).

#### Interesse dos animais no aparato experimental

As análises da latência do início da sessão até a primeira inspeção a uma caixa (LAT) e do tempo decorrido entre a última visita a uma caixa e o final da sessão (=tempo sem visita, TSV) sugerem que os saguis mantiveram o interesse no aparato experimental ao longo da pesquisa. Tais resultados reforçam os achados quanto ao desempenho dos saguis nos experimentos, uma vez que mostram que geralmente não houve uma tendência à redução na exploração das caixas.

Dez grupos apresentaram um padrão de distribuição geométrico significativo em relação à LAT (Figura 25), sugerindo que os saguis aumentaram o interesse no aparato experimental logo no início da pesquisa e o mantiveram praticamente constante até a última sessão. Isto ocorreu independentemente

Tabela 12. Desempenho individual em cada experimento. Os níveis de significância pelo teste binomial para uma amostra e pelo teste exato de Fisher (quando o tamanho da amostra era pequeno) também são mostrados. Valores do p-crítico corrigido quando significativos são mostrados em cinza. <sup>ma</sup>=macho adulto, <sup>fa</sup>=fêmea adulta, <sup>mj</sup>=macho jovem, <sup>mi</sup>=macho infante, <sup>fi</sup>=fêmea infante.

Grupo	Indivíduo	Controle	EXPERIMENTOS						
			Espacial	Presença de um bloco	Diferenças na cor dos blocos	Ausência de um bloco	Visual	Quantitativo*	Olfativo
<i>C. penicillata</i>									
A	<b>VDLA</b> <sup>fa</sup>	4/36=11%	<b>13/37=35%</b> <b>p=0,0214</b>	15/65=23%	21/73=29%	<b>25/65=38%</b> <b>p=0,0002</b>	18/67=27%	25/52=48%	18/61=29%
	<b>AMLA</b> <sup>fa</sup>	11/34=32%	12/71=17%	10/52=19%	4/42=9%	0/55=0%	6/42=14%	25/59=42%	7/54=13%
	<b>VMLA</b> <sup>fa</sup>	0/1=0%	0/7=0%	0/1=0%	0/8=0%	0/4=0%	0/10=0%	0/11=0%	0/10=0%
B	<b>VERD</b> <sup>mj</sup>	3/20=15%	10/39=26%	<b>23/76=30%</b> <b>p=0,0253</b>	19/74=26%	18/64=28%	14/54=26%	<b>27/47=57%</b> <b>p=0,0146</b>	20/70=29%
	<b>BRAN</b> <sup>ma</sup>	8/30=27%	9/32=28%	2/17=12%	2/21=9%	5/34=15%	6/38=16%	12/44=27%	4/29=14%
	<b>LARA</b> <sup>mj</sup>	3/17=18%	5/43=12%	0/25=0%	4/28=14%	2/26=8%	5/30=17%	10/27=37%	1/25=4%
	<b>AMAR</b> <sup>fi</sup>	0/4=0%	1/8=12%	-	-	-	-	-	-
	<b>VERM</b> <sup>fa</sup>	1/2=50%	-	0/1=0%	-	0/1=0%	0/2=0%	1/6=17%	-
C	<b>VMVD</b> <sup>fa</sup>	8/32=25%	<b>22/54=41%</b> <b>p=0,0001</b>	20/74=27%	15/55=27%	<b>16/39=41%</b> <b>p=0,0010</b>	<b>25/62=40%</b> <b>p&lt;0,0001</b>	<b>35/58=60%</b> <b>p=0,0016</b>	<b>23/63=36%</b> <b>p=0,0011</b>
	<b>ROVD</b> <sup>fa</sup>	5/18=28%	3/35=9%	5/27=18%	10/30=33%	9/45=20%	0/8=0%	2/5=40%	2/22=9%

(continua)

Tabela 12. (continuação)

Grupo	Indivíduo	Controle	Espacial	Presença de um bloco	EXPERIMENTOS			Visual	Quantitativo*	Olfativo
					Diferenças na cor dos blocos	Ausência de um bloco				
D	LARO <sup>fa</sup>	-	-	-	-	14/44=32%	3/29=10%	19/42=45%	8/41=19%	
	ROBR <sup>fa</sup>	-	-	-	-	1/34=3%	<b>16/50=32%</b> <b>p=0,0339</b>	12/28=43%	5/40=12%	
	VDAZ <sup>ma</sup>	-	-	-	-	10/32=31%	6/19=32%	18/40=45%	12/42=29%	
E	ROAM <sup>fa</sup>	12/49=24%	<b>22/52=42%</b> <b>p&lt;0,0001</b>	21/94=22%	24/97=25%	24/85=28%	<b>25/63=40%</b> <b>p&lt;0,0001</b>	30/67=45%	22/96=23%	
	AZAM <sup>ma</sup>	3/22=14%	3/49=6%	4/23=17%	1/20=5%	1/34=3%	0/48=0%	15/35=43%	3/29=10%	
F	BRAZ <sup>ma</sup>	8/27=30%	<b>20/54=37%</b> <b>p=0,0017</b>	21/76=28%	12/55=22%	10/43=23%	16/57=28%	26/53=49%	<b>17/55=31%</b> <b>p=0,0431</b>	
	BRAM <sup>ma</sup>	4/23=17%	2/22=9%	0/12=0%	13/57=23%	14/58=24%	1/34=3%	7/27=26%	5/25=20%	
	ROVM <sup>fa</sup>	3/24=12%	3/38=8%	4/31=13%	0/12=0%	1/24=4%	8/33=24%	17/45=38%	3/42=7%	
G	BRLA <sup>ma</sup>	2/16=12%	5/40=12%	15/59=25%	13/52=25%	<b>20/64=31%</b> <b>p=0,0245</b>	8/22=36%	-	-	
	AZLA <sup>ma</sup>	11/37=30%	11/41=27%	10/48=21%	11/45=24%	2/37=5%	13/42=31%	<b>24/42=57%</b> <b>p=0,0234</b>	14/56=25% NS	
	ROLA <sup>fa</sup>	1/9=11%	6/24=25%	0/13=0%	0/19=0%	3/16=19%	3/35=9%	3/23=13%	1/12=8%	
	VDAM <sup>ma</sup>	1/9=11%	3/17=18%	0/3=0%	1/9=11%	0/4=0%	0/19=0%	22/56=39%	10/56=18%	

(continua)

Tabela 12. (continuação)

Grupo	Indivíduo	Controle	Espacial	EXPERIMENTOS					
				Presença de um bloco	Diferenças na cor dos blocos	Ausência de um bloco	Visual	Quantitativo*	Olfativo
H	AZBR <sup>ma</sup>	11/40=27%	<b>19/56=34%</b> <b>p=0,0092</b>	-	-	-	-	-	-
	ROBR <sup>fa</sup>	4/28=14%	6/50=12%	-	-	-	-	-	-
<i>C. jacchus</i> I	ROSA <sup>fa</sup>	6/28=21%	11/49=22%	<b>23/56=41%</b> <b>p&lt;0,0001</b>	4/17=23%	-	-	-	-
	AZUL <sup>ma</sup>	8/39=20%	14/61=23%	2/54=4%	<b>21/69=30%</b> <b>p=0,0303</b>	-	-	-	-
J	AMVM <sup>ma</sup>	2/16=12%	10/32=31%	10/39=26%	14/52=27%	<b>13/40=32%</b> <b>p=0,0481</b>	<b>22/52=42%</b> <b>p&lt;0,0001</b>	29/56=52%	10/44=23%
	VDBR <sup>mi</sup>	-	3/24=12%	9/49=18%	11/64=17%	2/45=4%	1/31=3%	16/41=39%	9/48=19%
	VMBR <sup>fa</sup>	8/30=27%	7/32=22%	6/26=23%	0/5=0%	10/39=26%	2/27=7%	5/15=33%	6/33=18%
	AMVD <sup>mj</sup>	5/26=19%	5/30=17%	-	-	-	-	-	-
K	AZVM <sup>ma</sup>	-	-	5/20=25%	24/96=25%	20/84=24%	<b>24/71=34%</b> <b>p=0,0036</b>	36/71=51%	25/89=28%
	VDRO <sup>fa</sup>	-	-	19/93=20%	1/26=4%	5/37=13%	1/42=2%	9/31=29%	0/34=0%

(continua)

Tabela 12. (continuação)

Grupo	Indivíduo	Controle	Espacial	EXPERIMENTOS				Visual	Quantitativo*	Olfativo
				Presença de um bloco	Diferenças na cor dos blocos	Ausência de um bloco				
<i>C. penicillata</i> x <i>C. kuhlii</i>										
L	<b>VMAM<sup>fa</sup></b>	7/33=21%	20/78=26%	21/106=20%	15/76=20%	9/50=18%	8/63=13%	20/59=34%	21/98=21%	
	<b>BRVD<sup>fa</sup></b>	7/29=24%	5/34=15%	4/15=27%	10/43=23%	16/68=23%	17/57=30%	29/59=49%	4/26=15%	
	<b>VDVM<sup>ma</sup></b>	1/4=25%	0/4=0%	-	-	-	0/1=0%	-	-	
M	<b>AZVD<sup>ma</sup></b>	12/47=25%	<b>23/68=34%</b> <b>p=0,0044</b>	<b>20/65=31%</b> <b>p=0,0300</b>	24/85=28%	<b>25/84=30%</b> <b>p=0,0253</b>	<b>25/81=31%</b> <b>p=0,0145</b>	45/101=44%	25/122=20%	
	<b>AMAZ<sup>ma</sup></b>	3/24=12%	2/27=7%	5/33=15%	1/19=5%	0/16=0%	-	-	-	

\* os resultados do desempenho dos indivíduos no experimento quantitativo referem-se à utilização da informação espacial.

## Regressão geométrica

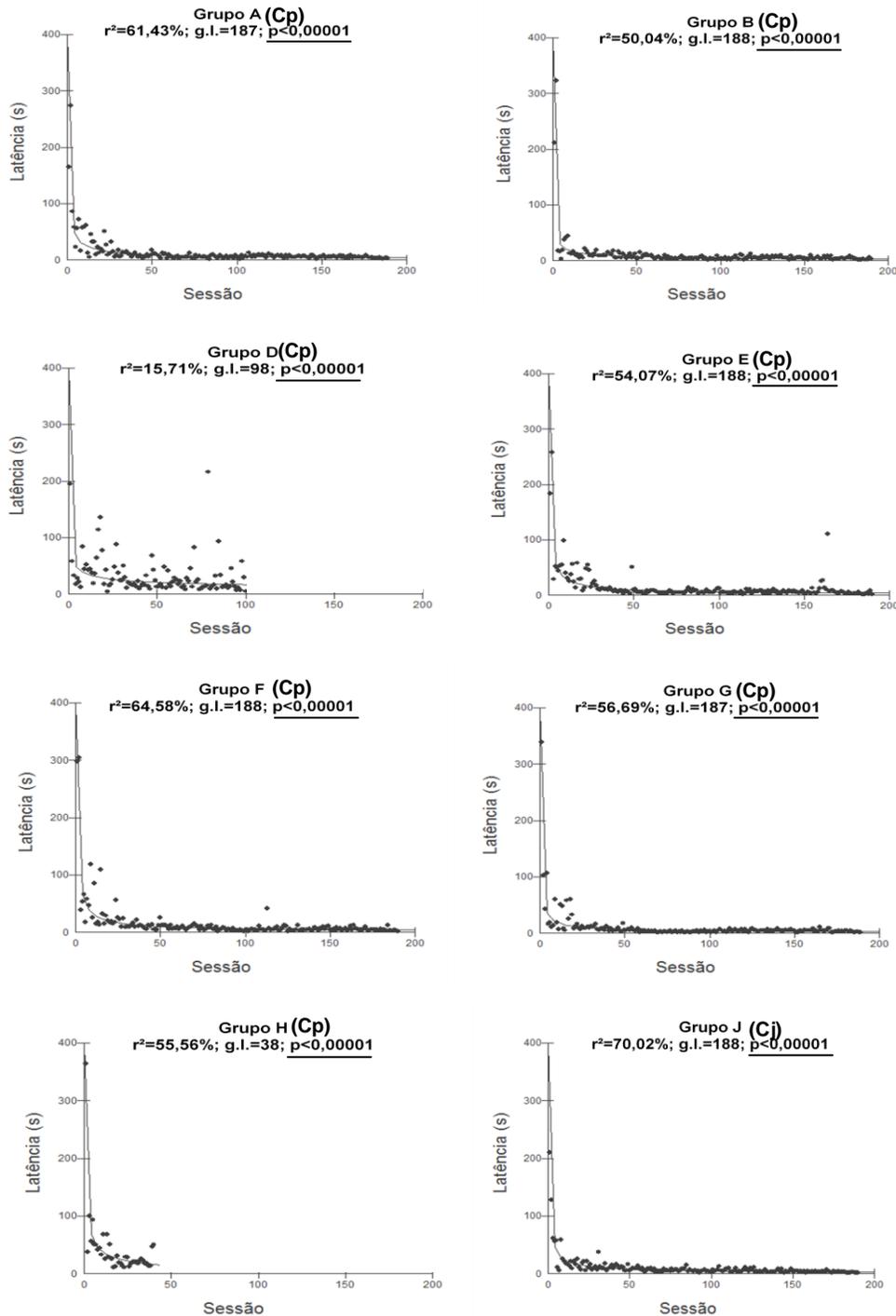
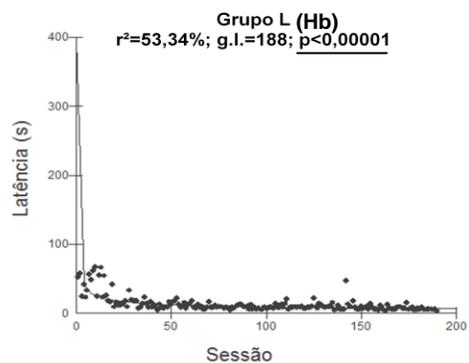
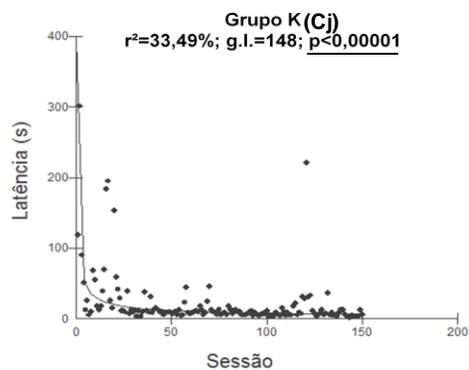
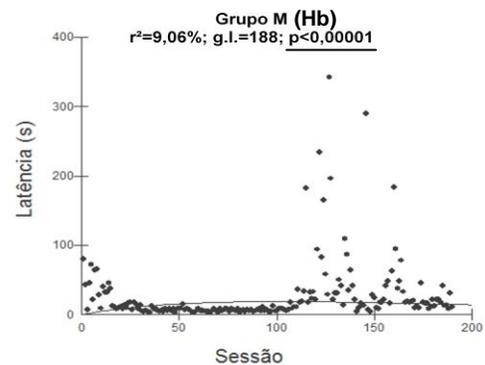
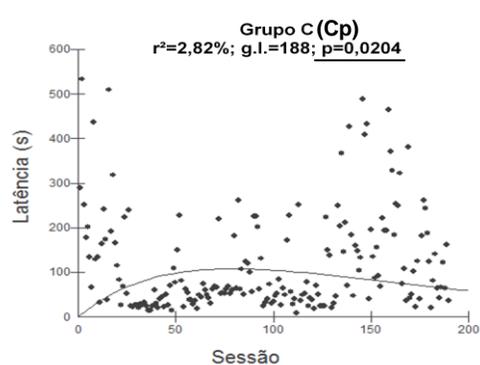


Figura 25. Padrões de distribuição da latência da primeira inspeção a uma caixa ao longo da pesquisa (observar que a escala da variável dependente no grupo C difere das demais). Resultados significativos sublinhados. Cp=*Callithrix penicillata*, Cj=*Callithrix jacchus*, Hb=híbridos de *C. penicillata* x *C. kuhlii*.



### Regressão exponencial



### Regressão linear

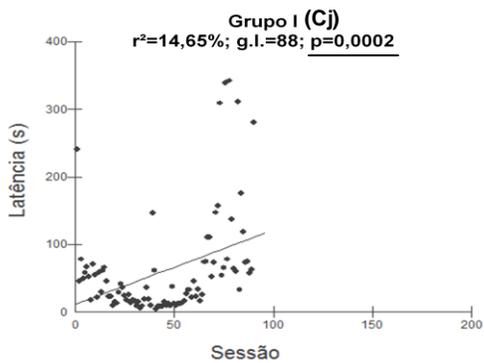


Figura 25. (continuação)

da alteração dos desafios apresentados em cada experimento. Dois grupos (C e M) apresentaram um padrão de distribuição exponencial, mostrando uma maior oscilação na latência. No caso do grupo M, tal padrão pode ter sido decorrente de alterações na composição do grupo. Aumento semelhante na LAT foi observado no grupo I, o qual participou dos experimentos 1 a 4 e apresentou um padrão de distribuição linear, a partir do dia em que a composição do grupo foi alterada pelo óbito da fêmea adulta (veja Tabela 1). Enquanto o padrão de distribuição geométrico explicou grande parte da variação da distribuição da LAT ao longo do estudo (coeficiente de determinação,  $r^2$ , em geral  $\geq 50\%$ ), os padrões de distribuição exponencial e linear, embora significativos, explicam menos de 15% da variação.

Em relação à distribuição do tempo sem visita (TSV) ao longo da pesquisa, todos os grupos apresentaram diferenças significativas apesar desta variável não ser fortemente explicada pela sessão (todos os coeficientes de determinação foram  $<30\%$ ; Figura 26). Além disso, em geral não há uma tendência de aumento ou diminuição do TSV ao longo do estudo.

### **Hierarquia de dominância**

A taxa esperada de interações por díade foi de 0,046 interações por sessão. Os valores das taxas de ocorrência das interações por sessão variaram bastante entre os grupos de estudo (grupo L = 0,004, grupos C, D e E = 0,01, grupos B e F = 0,02, grupos A e H = 0,03, grupo I = 0,05, grupo G = 0,09, grupo J = 0,17, grupo M = 0,18 interações por sessão). Os grupos J e M foram os que apresentaram maiores taxas de ocorrência de interações por sessão. Seis grupos apresentaram diferenças significativas quanto aos níveis de agressão. Enquanto os indivíduos dos grupos C, E e L foram os que menos interagiram agressivamente ( $Z=2,6498$ ;  $p=0,0081$ ), os indivíduos dos grupos G, J e M mostraram níveis de agressão significativamente maiores que o esperado (G:  $Z=2,6787$ ,  $p=0,0074$ ; J:  $Z=7,0059$ ,  $p<0,0001$ ; M:  $Z=6,2599$ ,  $p<0,0001$ ).

Em seis grupos de saguis (C, D, E, F, H e I) os indivíduos não mostraram diferenças significativas em relação às interações realizadas e recebidas (teste binomial,  $p>0,05$ ). Além disso, devido à baixa frequência de interações agonísticas, a qual variou de 4 a 13 ao longo do estudo, não foi possível determinar a posição hierárquica dos indivíduos destes grupos. No entanto, enquanto no grupo C, composto por duas fêmeas adultas, VMVD realizou 100% das interações, em quatro dos cinco grupos restantes, os quais eram compostos por macho(s) e fêmea(s), os machos foram atores na maioria das interações das quais participaram (grupo D, VDAZ=100%; grupo E, AZAM=80%; grupo

## Regressão geométrica

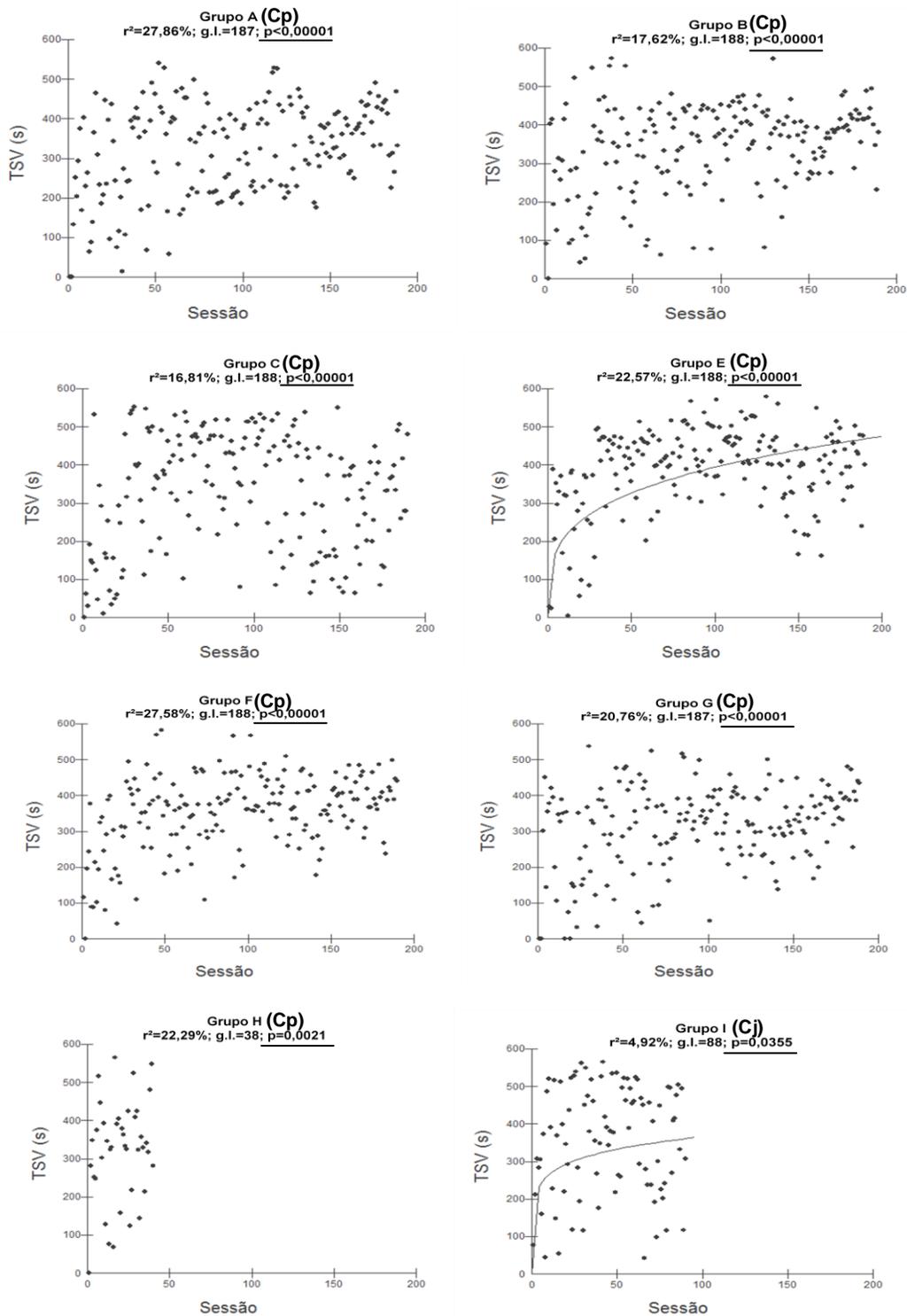
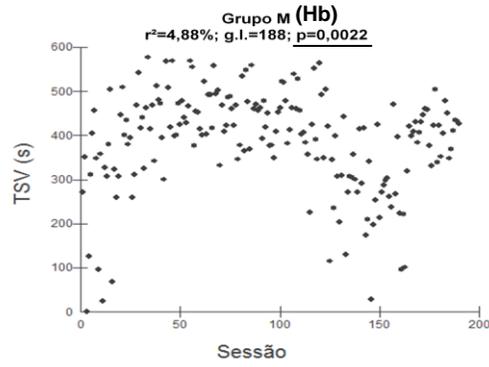
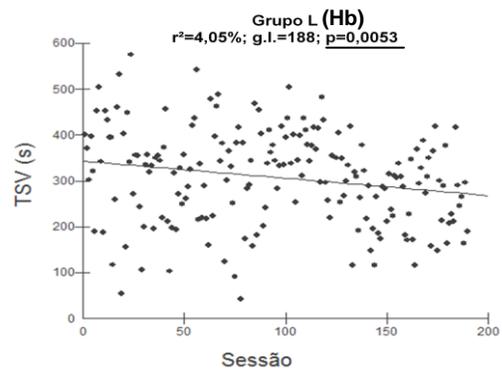
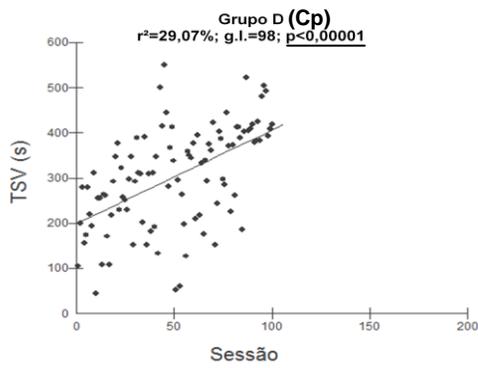


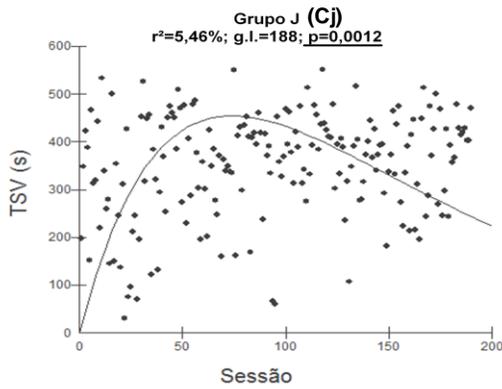
Figura 26. Padrões de distribuição do TSV ao longo da pesquisa. Resultados significativos sublinhados. Cp=*Callithrix penicillata*, Cj=*Callithrix jacchus*, Hb=híbridos de *C. penicillata* x *C. kuhlii*.



**Regressão linear**



**Regressão exponencial**



**Regressão logarítmica**

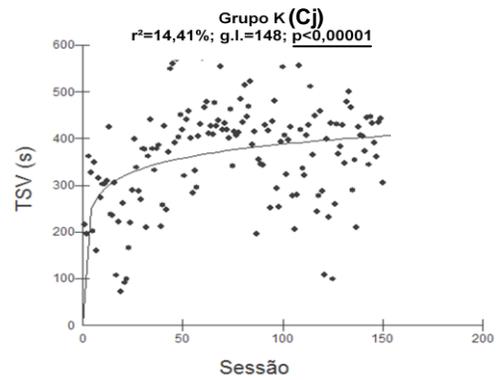


Figura 26. (continuação)

F, BRAM e BRAZ=55%; grupo H, AZBR=60%). Apenas no grupo I a fêmea adulta ROSA foi responsável por 87% das interações (Figura 27). No grupo F foram registrados 12 casos de perseguição do macho adulto BRAM à fêmea ROVM na tentativa de roubar-lhe o alimento. Estas perseguições ocorreram quando a fêmea tinha acabado de ter acesso ao alimento. No grupo K nenhum caso de interação agonística foi observado. Nos grupos C, E e M não foram observadas brigas na plataforma e nos grupos H e L não houve competição por alimento.

A posição hierárquica de alguns indivíduos foi determinada nos seis grupos restantes, os quais apresentaram frequências maiores de interação. No grupo A, 70% das interações foram realizadas pela fêmea adulta VDLA (19/27,  $p=0,0040$ ) que foi a responsável por 90% das interações das quais participou. No grupo B, o macho adulto BRAN foi o indivíduo dominante do grupo, pois realizou 48% das interações (16/33,  $p<0,0001$ ) e foi o ator em 84% das interações que participou. Nos grupos G e L a determinação da posição hierárquica salientou a dominância das fêmeas adultas ROLA (grupo G) e VMAM (grupo L), responsáveis por 90% (138/154,  $p<0,0001$ ) e 92% (62/67,  $p<0,0001$ ), respectivamente, das interações totais do grupo, e 96% e 100%, respectivamente, das interações das quais participaram. No grupo J, o casal de indivíduos adultos se mostrou dominante em relação aos machos jovem e infante. Enquanto o macho adulto AMVM foi o ator em 67% (99/147,  $p<0,0001$ ) das interações do grupo e em 91% das interações das quais participou, a fêmea adulta VMBR realizou 31% (46/147,  $p<0,0001$ ) das interações do grupo e 48% das interações que participou. No grupo M, AZVD é superior a AMAZ, sendo responsável por 100% das interações (27/27,  $p<0,0001$ ; Figura 27).

Em suma, em seis de 10 grupos com indivíduos de ambos os sexos, o indivíduo com maior índice de dominância foi um macho adulto, enquanto em outros três foi uma fêmea adulta (o grupo K, composto por um casal de adultos, não apresentou interações agonísticas).

### **Estratégias individuais de forrageio**

O número de visitas individuais (incluindo inspeções) às caixas de alimentação variou de 881 (grupo C) a 2461 (grupo G) nos grupos que participaram dos oito experimentos. Já nos grupos I e D, que participaram de quatro experimentos, este número foi de 532 e 850, respectivamente. Os indivíduos do grupo H, os quais participaram de apenas dois experimentos, realizaram um total de 265 inspeções e visitas às caixas, enquanto os indivíduos do grupo K realizaram 1126 visitas e inspeções às caixas no decorrer dos seis experimentos dos quais participaram. A frequência de inspeções às caixas

*Callithrix penicillata*

**Grupo A**

	<b>RECEPTOR</b>				<b>Soma</b>	<b>Índice de Dom.</b>
	<b>VDLA</b>	<b>AMLA</b>	<b>VMLA</b>			
<b>ATOR</b>						
<b>VDLA<sup>fa</sup></b>	-	16	3	<b>19</b>	<b>0,90</b>	
<b>AMLA<sup>fa</sup></b>	2	-	5	<b>7</b>	<b>0,30</b>	
<b>VMLA<sup>fa</sup></b>	0	1	-	<b>1</b>	<b>0,10</b>	
<b>Soma</b>	<b>2</b>	<b>17</b>	<b>8</b>	<b>27</b>		

(suplantação, n=12; competição, n=12; briga, n=3)

**Grupo B**

	<b>RECEPTOR</b>					<b>Soma</b>	<b>Índice de Dom.</b>
	<b>BRAN</b>	<b>AMAR</b>	<b>LARA</b>	<b>VERM</b>	<b>VERD</b>		
<b>ATOR</b>							
<b>BRAN<sup>ma</sup></b>	-	0	5	2	9	<b>16</b>	<b>0,84</b>
<b>AMAR<sup>fi</sup></b>	1	-	1	1	1	<b>4</b>	<b>0,66</b>
<b>LARA<sup>mj</sup></b>	1	2	-	1	2	<b>6</b>	<b>0,35</b>
<b>VERM<sup>fa</sup></b>	0	0	1	-	1	<b>2</b>	<b>0,33</b>
<b>VERD<sup>mj</sup></b>	1	0	4	0	-	<b>5</b>	<b>0,27</b>
<b>Soma</b>	<b>3</b>	<b>2</b>	<b>11</b>	<b>4</b>	<b>13</b>	<b>33</b>	

(suplantação, n=7; competição, n=22; briga, n=4)

Figura 27. Matriz sociométrica da distribuição das interações agonísticas (suplantação, competição e briga) entre os saguis dos grupos de estudo, indicando o índice de dominância. <sup>ma</sup>=macho adulto, <sup>fa</sup>=fêmea adulta, <sup>mj</sup>=macho jovem, <sup>mi</sup>=macho infante, <sup>fi</sup>=fêmea infante.

**Grupo C**

		<b>RECEPTOR</b>			<b>Índice de Dom.</b>
		<b>VMVD</b>	<b>ROVD</b>	<b>Soma</b>	
<b>ATOR</b>					
<b>VMVD<sup>fa</sup></b>	-	4	4	<b>1</b>	
<b>ROVD<sup>fa</sup></b>	0	-	<b>0</b>	<b>0</b>	
<b>Soma</b>	<b>0</b>	<b>4</b>	<b>4</b>		

(suplantação, n=3; competição, n=1; briga, n=0)

**Grupo D**

		<b>RECEPTOR</b>			<b>Índice de Dom.</b>
		<b>VDAZ</b>	<b>ROBR</b>	<b>LARO</b>	
<b>ATOR</b>					
<b>VDAZ<sup>ma</sup></b>	-	1	3	<b>4</b>	<b>1</b>
<b>ROBR<sup>fa</sup></b>	0	-	2	<b>2</b>	<b>0,66</b>
<b>LARO<sup>fa</sup></b>	0	0	-	<b>0</b>	<b>0</b>
<b>Soma</b>	<b>0</b>	<b>1</b>	<b>5</b>	<b>6</b>	

(suplantação, n=2; competição, n=3; briga, n=1)

**Grupo E**

		<b>RECEPTOR</b>			<b>Índice de Dom.</b>
		<b>AZAM</b>	<b>ROAM</b>	<b>Soma</b>	
<b>ATOR</b>					
<b>AZAM<sup>ma</sup></b>	-	4	4	<b>0,80</b>	
<b>ROAM<sup>fa</sup></b>	1	-	<b>1</b>	<b>0,20</b>	
<b>Soma</b>	<b>1</b>	<b>4</b>	<b>5</b>		

(suplantação, n=4; competição, n=1; briga, n=0)

Figura 27. (continuação)

**Grupo F**

		<b>RECEPTOR</b>			<b>Soma</b>	<b>Índice de Dom.</b>
<b>ATOR</b>		<b>BRAM</b>	<b>BRAZ</b>	<b>ROVM</b>		
<b>BRAM<sup>ma</sup></b>	-	1	4	<b>5</b>	<b>0,55</b>	
<b>BRAZ<sup>ma</sup></b>	4	-	1	<b>5</b>	<b>0,55</b>	
<b>ROVM<sup>fa</sup></b>	0	3	-	<b>3</b>	<b>0,37</b>	
<b>Soma</b>	<b>4</b>	<b>4</b>	<b>5</b>	<b>13</b>		

(suplantação, n=1; competição, n=10; briga, n=2)

**Grupo G**

		<b>RECEPTOR</b>				<b>Soma</b>	<b>Índice de Dom.</b>
<b>ATOR</b>		<b>ROLA</b>	<b>BRLA</b>	<b>AZLA</b>	<b>VDAM</b>		
<b>ROLA<sup>fa</sup></b>	-	46	58	34	<b>138</b>	<b>0,96</b>	
<b>BRLA<sup>ma</sup></b>	5	-	3	1	<b>9</b>	<b>0,15</b>	
<b>AZLA<sup>ma</sup></b>	0	5	-	2	<b>7</b>	<b>0,10</b>	
<b>VDAM<sup>ma</sup></b>	0	0	0	-	<b>0</b>	<b>0</b>	
<b>Soma</b>	<b>5</b>	<b>51</b>	<b>61</b>	<b>37</b>	<b>154</b>		

(suplantação, n=55; competição, n=89; briga, n=10)

**Grupo H**

		<b>RECEPTOR</b>		<b>Soma</b>	<b>Índice de Dom.</b>
<b>ATOR</b>		<b>AZBR</b>	<b>ROBR</b>		
<b>AZBR<sup>ma</sup></b>	-	3	<b>3</b>	<b>0,60</b>	
<b>ROBR<sup>fa</sup></b>	2	-	<b>2</b>	<b>0,40</b>	
<b>Soma</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>5</b>		

(suplantação, n=4; competição, n=0; briga, n=1)

Figura 27. (continuação)

*Callithrix jacchus*

**Grupo I**

	RECEPTOR			Índice de Dom.
	ROSA	AZUL	Soma	
<b>ATOR</b>				
ROSA <sup>fa</sup>	-	7	7	0,87
AZUL <sup>ma</sup>	1	-	1	0,12
<b>Soma</b>	<b>1</b>	<b>7</b>	<b>8</b>	

(suplantação, n=4; competição, n=3; briga, n=1)

**Grupo J**

	RECEPTOR				Soma	Índice de Dom.
	AMVM	VMBR	VDBR	AMVD		
<b>ATOR</b>						
AMVM <sup>ma</sup>	-	48	48	3	99	0,91
VMBR <sup>fa</sup>	10	-	22	14	46	0,48
VDBR <sup>mi</sup>	0	2	-	0	2	0,03
AMVD <sup>mj</sup>	0	0	0	-	0	0
<b>Soma</b>	<b>10</b>	<b>50</b>	<b>70</b>	<b>17</b>	<b>147</b>	

(suplantação, n=51; competição, n=89; briga, n=7)

Figura 27. (continuação)

*Callithrix penicillata* x *C. kuhlii*

**Grupo L**

<b>ATOR</b>	<b>RECEPTOR</b>			<b>Soma</b>	<b>Índice de Dom.</b>
	<b>VMAM</b>	<b>BRVD</b>	<b>VDVM</b>		
<b>VMAM<sup>fa</sup></b>	-	53	9	<b>62</b>	<b>1</b>
<b>BRVD<sup>fa</sup></b>	0	-	5	<b>5</b>	<b>0,09</b>
<b>VDVM<sup>ma</sup></b>	0	0	-	<b>0</b>	<b>0</b>
<b>Soma</b>	<b>0</b>	<b>53</b>	<b>14</b>	<b>67</b>	

(suplantação, n=65; competição, n=0; briga, n=2)

**Grupo M**

<b>ATOR</b>	<b>RECEPTOR</b>		<b>Soma</b>	<b>Índice de Dom.</b>
	<b>AZVD</b>	<b>AMAZ</b>		
<b>AZVD<sup>ma</sup></b>	-	27	<b>27</b>	<b>1</b>
<b>AMAZ<sup>ma</sup></b>	0	-	<b>0</b>	<b>0</b>
<b>Soma</b>	<b>0</b>	<b>27</b>	<b>27</b>	

(suplantação, n=7; competição, n=20; briga, n=0)

Figura 27. (continuação)

de alimentação nos grupos de estudo variou de 38% a 75%, sendo que os indivíduos dos grupos C e M foram os únicos que inspecionaram as caixas de alimentação em mais de 70% dos casos (71% e 75%, respectivamente). Enquanto a maioria dos grupos inspecionou as CRs em 23% ou 24% das inspeções, os indivíduos dos grupos C, D e M apresentaram as maiores frequências de inspeção em CRs, 32%, 28% e 27%, respectivamente (veja Tabela 2). A porcentagem de inspeções em relação às visitas no grupo M foi devido ao fato de um dos indivíduos do grupo participar apenas dos cinco primeiros experimentos. Assim, como apenas a primeira visita de cada indivíduo às caixas era considerada, o único indivíduo presente nos três últimos experimentos realizou apenas inspeções, não ocorrendo visitas nestes experimentos. Ao considerarmos apenas os experimentos nos quais os dois indivíduos do grupo participaram, a porcentagem de inspeções em CRs diminuiu de 27% para 25%. As análises do comportamento de forrageio dos indivíduos deste grupo foram comparadas apenas até o quinto experimento, enquanto ambos os indivíduos estavam presentes.

Apenas os indivíduos do grupo D não diferiram quanto à latência da primeira inspeção a uma caixa de alimentação (Tabela 13). Nos três grupos compostos por indivíduos do mesmo sexo (A, C e M), normalmente o primeiro indivíduo a inspecionar uma caixa foi o indivíduo que apresentou o maior índice de dominância (grupo A: VDLA, mediana da latência=6,5; grupo C: VMVD, mediana da latência=70; grupo M: AZVD, mediana da latência=8). Dos nove grupos restantes, todos compostos por indivíduos de ambos os sexos, em apenas três deles (E, I e L) as fêmeas adultas apresentaram latências significativamente menores que os machos adultos (Tabela 13).

Em relação ao número de caixas visitadas por sessão, os indivíduos de quatro grupos (C, H, K e M) não apresentaram diferenças significativas. Na maioria dos grupos restantes, normalmente os machos visitaram significativamente menos caixas de alimentação do que as fêmeas, com exceção dos grupos B e I, onde as fêmeas foram as responsáveis por um menor número de caixas visitadas. No grupo J, no entanto, os indivíduos adultos visitaram significativamente menos caixas do que os machos jovem e infante. Já no grupo A, composto somente por fêmeas, a VMLA foi quem menos visitou as caixas de alimentação (Tabela 13).

Em grande parte dos grupos, o indivíduo que encontrou o alimento geralmente o consumiu. Porém, nos grupos G, J e M, os indivíduos subordinados VDAM (57%;  $Z=2,7455$ ,  $p=0,0060$ ) do grupo G, AMVD (40%;  $Z=6,5834$ ,  $p<0,0001$ ) do grupo J e AMAZ (18%;  $Z=8,1436$ ,  $p<0,0001$ ) do grupo M foram os indivíduos que tiveram uma menor eficiência em relação à quantidade de itens alimentares encontrados e que foram consumidos por eles quando comparados aos indivíduos

Tabela 13. Aspectos do comportamento de forrageio individual: latência da primeira inspeção ou visita de uma caixa, número de caixas visitadas por sessão e porcentagem das inspeções de caixas com recompensa que resultaram em alimentação. Os valores mostrados representam média  $\pm$  desvio padrão, mediana entre colchetes e tamanho da amostra entre parênteses. A probabilidade da comparação entre os indivíduos de cada grupo pelo teste de Kruskal-Wallis ou pelo teste de Mann-Whitney também é mostrada. <sup>ma</sup>=macho adulto, <sup>fa</sup>=fêmea adulta, <sup>mj</sup>=macho jovem, <sup>mi</sup>=macho infante, <sup>fi</sup>=fêmea infante.

Variável	Indivíduo					p
<b><i>C. penicillata</i></b>						
Grupo A	<b>VDLA<sup>fa</sup></b>	<b>AMLA<sup>fa</sup></b>	<b>VMLA<sup>fa</sup></b>			
Latência 1ª visita/inspeção	13,5 $\pm$ 27,2 [6,5] (n=188)	20,3 $\pm$ 36 [12] (n=189)	130,9 $\pm$ 131,2 [81] (n=133)			<b>&lt; 0,0001</b>
Caixas visitadas/sessão	3,9 $\pm$ 1 [4] (n=188)	4,1 $\pm$ 1 [4] (n=189)	2,6 $\pm$ 1,2 [3] (n=133)			<b>&lt; 0,0001</b>
% inspeções CR com Alimentação	96 (n=139)	97 (n=75)	- -			
Grupo B	<b>VERD<sup>mj</sup></b>	<b>BRAN<sup>ma</sup></b>	<b>LARA<sup>mj</sup></b>	<b>AMAR<sup>fi</sup></b>	<b>VERM<sup>fa</sup></b>	
Latência 1ª visita/inspeção	12,0 $\pm$ 31,4 [6] (n=189)	12,9 $\pm$ 27,8 [9] (n=189)	19,4 $\pm$ 35,6 [12] (n=190)	101,0 $\pm$ 122 [62] (n=19)	177,3 $\pm$ 130,6 [137] (n=91)	<b>&lt; 0,0001</b>
Caixas visitadas/sessão	4,3 $\pm$ 0,9 [5] (n=189)	2,9 $\pm$ 1,2 [3] (n=189)	3,9 $\pm$ 1,1 [4] (n=190)	2,8 $\pm$ 1,7 [3] (n=19)	1,6 $\pm$ 0,8 [1] (n=91)	<b>&lt; 0,0001</b>
% inspeções CR com Alimentação	97 (n=134)	87,5 (n=48)	100 (n=30)	100 (n=1)	100 (n=2)	

(continua)

Tabela 13. (continuação)

Variável	Indivíduo			p
<b>Grupo C</b>	<b>VMVD<sup>fa</sup></b>	<b>ROVD<sup>fa</sup></b>		
Latência 1ª visita/inspeção	122,0 ± 114,8 [70] (n=185)	165,5 ± 126 [119] (n=161)		<b>&lt; 0,0001</b>
Caixas visitadas/sessão	2,6 ± 1,3 [2] (n=185)	2,4 ± 1,3 [2] (n=161)		0,1613 (NS)
% inspeções CR com Alimentação	81 (n=164)	86 (n=36)		
<b>Grupo D</b>	<b>LARO<sup>fa</sup></b>	<b>ROBR<sup>fa</sup></b>	<b>VDAZ<sup>ma</sup></b>	
Latência 1ª visita/inspeção	65,5 ± 80 [33] (n=96)	94,9 ± 122,3 [43] (n=95)	75,4 ± 81,9 [44] (n=94)	0,7642 (NS)
Caixas visitadas/sessão	3,1 ± 1 [3] (n=96)	3,2 ± 1,3 [3] (n=95)	2,6 ± 1,2 [3] (n=94)	<b>0,0033</b>
% inspeções CR com Alimentação	50 (n=44)	100 (n=34)	56 (n=46)	
<b>Grupo E</b>	<b>ROAM<sup>fa</sup></b>	<b>AZAM<sup>ma</sup></b>		
Latência 1ª visita/inspeção	19,1 ± 48,7 [7] (n=190)	28,6 ± 29,7 [21] (n=190)		<b>&lt; 0,0001</b>
Caixas visitadas/sessão	4,1 ± 1,1 [5] (n=190)	3,3 ± 1,3 [3] (n=190)		<b>&lt; 0,0001</b>
% inspeções CR com Alimentação	93 (n=180)	80 (n=30)		

(continua)

Tabela 13. (continuação)

Variável	Indivíduo				p
	<b>BRAZ<sup>ma</sup></b>	<b>BRAM<sup>ma</sup></b>	<b>ROVM<sup>fa</sup></b>		
Grupo F					
Latência 1ª visita/inspeção	15,8 ± 39,6 [7] (n=188)	32,3 ± 56,5 [14] (n=186)	30,5 ± 51,8 [16] (n=189)		<b>&lt; 0,0001</b>
Caixas visitadas/sessão	3,3 ± 1,3 [3] (n=188)	4,3 ± 1,1 [5] (n=186)	3,8 ± 1,2 [4] (n=189)		<b>&lt; 0,0001</b>
% inspeções CR com Alimentação	93 (n=130)	89 (n=46)	95 (n=39)		
Grupo G				<b>VDAM<sup>ma</sup></b>	
Latência 1ª visita/inspeção	<b>BRLA<sup>ma</sup></b> 16,5 ± 39,2 [5] (n=126)	<b>AZLA<sup>ma</sup></b> 13,3 ± 34,2 [6] (n=188)	<b>ROLA<sup>fa</sup></b> 14,1 ± 30,8 [8] (n=189)	41,2 ± 73,5 [16] (n=178)	<b>&lt; 0,0001</b>
Caixas visitadas/sessão	3,8 ± 1,3 [4] (n=126)	3,4 ± 1,2 [3,5] (n=188)	3,8 ± 1 [4] (n=189)	3,5 ± 1,3 [4] (n=178)	<b>0,0057</b>
% inspeções CR com Alimentação	94 (n=63)	96 (n=96)	94 (n=17)	57 (n=37)	
Grupo H					
Latência 1ª visita/inspeção	<b>AZBR<sup>ma</sup></b> 41,9 ± 60 [25] (n=38)	<b>ROBR<sup>fa</sup></b> 49,1 ± 55,2 [36,5] (n=40)			<b>0,0173</b>
Caixas visitadas/sessão	3,4 ± 1,4 [4] (n=38)	3,4 ± 1,1 [3,5] (n=40)			0,8494 (NS)
% inspeções CR com Alimentação	100 (n=30)	100 (n=10)			

(continua)

Tabela 13. (continuação)

Variável		Indivíduo				p
<b><i>C. jacchus</i></b>						
<b>Grupo I</b>						
		<b>ROSA<sup>fa</sup></b>	<b>AZUL<sup>ma</sup></b>			
Latência 1 <sup>a</sup> visita/inspeção	49,1 ± 71,6 [25] (n=73)	81,7 ± 84,3 [57] (n=90)				<b>&lt; 0,0001</b>
Caixas visitadas/sessão	2,5 ± 1,1 [2] (n=73)	3,8 ± 1,3 [4] (n=90)				<b>&lt; 0,0001</b>
% inspeções CR com Alimentação	86 (n=44)	40 (n=45)				
<b>Grupo J</b>						
		<b>AMVM<sup>ma</sup></b>	<b>VDBR<sup>mi</sup></b>	<b>VMBR<sup>fa</sup></b>	<b>AMVD<sup>mj</sup></b>	
Latência 1 <sup>a</sup> visita/inspeção	12,1 ± 22,9 [6] (n=190)	16,4 ± 41,3 [9] (n=176)	18,3 ± 39,2 [10] (n=183)	48,3 ± 55,4 [24] (n=33)		<b>&lt; 0,0001</b>
Caixas visitadas/sessão	3,2 ± 1,2 [3] (n=190)	3,8 ± 1,1 [4] (n=176)	3,1 ± 1,2 [3] (n=183)	3,4 ± 1,3 [4] (n=33)		<b>&lt; 0,0001</b>
% inspeções CR com Alimentação	97 (n=110)	76 (n=51)	93 (n=44)	40 (n=10)		
<b>Grupo K</b>						
		<b>AZVM<sup>ma</sup></b>	<b>VDRO<sup>fa</sup></b>			
Latência 1 <sup>a</sup> visita/inspeção	21,6 ± 45 [9] (n=137)	44,0 ± 61,7 [20] (n=145)				<b>&lt; 0,0001</b>
Caixas visitadas/sessão	4,0 ± 1 [5] (n=137)	4,0 ± 1,2 [4] (n=145)				0,7920 (NS)
% inspeções CR com Alimentação	75 (n=134)	77 (n=35)				

(continua)

Tabela 13. (continuação)

Variável	Indivíduo			P
<b><i>C. penicillata</i></b>				
<b>x <i>C. kuhlii</i></b>				
Grupo L	<b>VMAM<sup>fa</sup></b>	<b>BRVD<sup>fa</sup></b>	<b>VDVM<sup>ma</sup></b>	
Latência 1ª visita/inspeção	17,9 ± 26,3 [13] (n=190)	62,9 ± 105 [14] (n=175)	221,6 ± 145 [204] (n=31)	<b>&lt; 0,0001</b>
Caixas visitadas/sessão	4,3 ± 1 [5] (n=190)	3,7 ± 1 [4] (n=175)	1,6 ± 0,8 [1] (n=31)	<b>&lt; 0,0001</b>
% inspeções CR com Alimentação	94 (n=121)	97 (n=92)	100 (n=1)	
Grupo M	<b>AZVD<sup>ma</sup></b>	<b>AMAZ<sup>ma</sup></b>		
Latência 1ª visita/inspeção	14,0 ± 21,4 [8] (n=108)	29,6 ± 36 [19] (n=106)		<b>&lt; 0,0001</b>
Caixas visitadas/sessão	3,0 ± 1,2 [3] (n=108)	3,1 ± 1 [3] (n=106)		0,0666 (NS)
% inspeções CR com Alimentação	97 (n=104)	18 (n=11)		

dominantes (Tabela 13). Por outro lado, no grupo D a fêmea adulta ROBR mostrou ser mais eficiente do que a fêmea adulta LARO ( $Z=4,8661$ ,  $p<0,0001$ ) e do que o macho adulto VDAZ ( $Z=5,2270$ ,  $p<0,0001$ ), o qual apresentou o maior índice de dominância do grupo. Enquanto no grupo I, a fêmea adulta ROSA ingeriu uma maior quantidade de alimento das caixas do que o macho adulto AZUL ( $Z=4,5275$ ,  $p<0,0001$ ), no grupo K o casal de adultos não apresentou diferenças significativas ( $Z=0,2175$ ,  $p=0,8278$ ; Tabela 13). A fêmea adulta VMLA do grupo A não inspecionou nenhuma CR durante a pesquisa. O macho adulto VDVM do grupo L, apesar de apresentar uma eficiência de 100%, inspecionou apenas uma CR no decorrer de todos os experimentos (Tabela 13). Apesar de ter participado de todo o estudo, VDVM inspecionou e/ou visitou as caixas em apenas três experimentos (controle, informação espacial e informação visual) no decorrer da pesquisa.

O investimento na procura por alimento diferiu significativamente entre os indivíduos de 11 grupos de estudo (A:  $\chi^2=34,56$ , g.l.=2,  $p<0,005$ ; B:  $\chi^2=27,33$ , g.l.=4,  $p<0,005$ ; C:  $\chi^2=21,05$ , g.l.=1,  $p<0,005$ ; E:  $\chi^2=33,09$ , g.l.=1,  $p<0,005$ ; F:  $\chi^2=26,84$ , g.l.=2,  $p<0,005$ ; G:  $\chi^2=16,64$ , g.l.=3,  $p<0,005$ ; H:  $\chi^2=8,26$ , g.l.=1,  $p<0,005$ ; I:  $\chi^2=4,14$ , g.l.=1,  $p<0,05$ ; J:  $\chi^2=25,86$ , g.l.=3,  $p<0,005$ ; K:  $\chi^2=28,04$ , g.l.=1,  $p<0,005$ ; M:  $\chi^2=20,23$ , g.l.=1;  $p<0,005$ ). Enquanto alguns indivíduos adotaram preferencialmente uma estratégia de produtor e inspecionaram a maioria das caixas, outros atuaram principalmente como usurpadores e consequentemente investiram um menor tempo na procura por alimento. Outros indivíduos, no entanto, alternaram o uso destas estratégias para encontrar os locais com alimento de maneira similar, não apresentando diferenças significativas em relação ao uso das duas estratégias. Apenas os indivíduos dos grupos D e L não apresentaram diferenças significativas (D:  $\chi^2=5,24$ , g.l.=2, NS; L:  $\chi^2=5,38$ , g.l.=2, NS).

Nos grupos A, C e M, compostos por indivíduos do mesmo sexo, os indivíduos dominantes agiram principalmente como produtores. Enquanto no grupo A as fêmeas adultas VDLA e AMLA foram responsáveis por aproximadamente 95% das inspeções às caixas (45% e 50%, respectivamente), no grupo M o macho adulto AZVD, que teve um investimento na procura por alimento de 75%, adotou uma estratégia de produtor em 89% dos casos. No grupo C a fêmea adulta VMVD, que produziu em 90% dos casos, foi responsável por 70% do total de inspeções do grupo, enquanto a fêmea ROVD alternou igualmente o uso das estratégias durante o forrageio ( $Z=0,9975$ ,  $p=0,3185$ ; Figura 28). Por outro lado, nos grupos com indivíduos de ambos os sexos, a posição hierárquica teve uma influência variável na adoção destas estratégias. Enquanto nos grupos B, E e G os indivíduos que investiram um maior tempo em produção foram os subordinados VERD, ROAM e AZLA, respectivamente, nos

*Callithrix penicillata*  
**Grupo A** (K-W=203,4124, g.l.=2, p<0,0001)

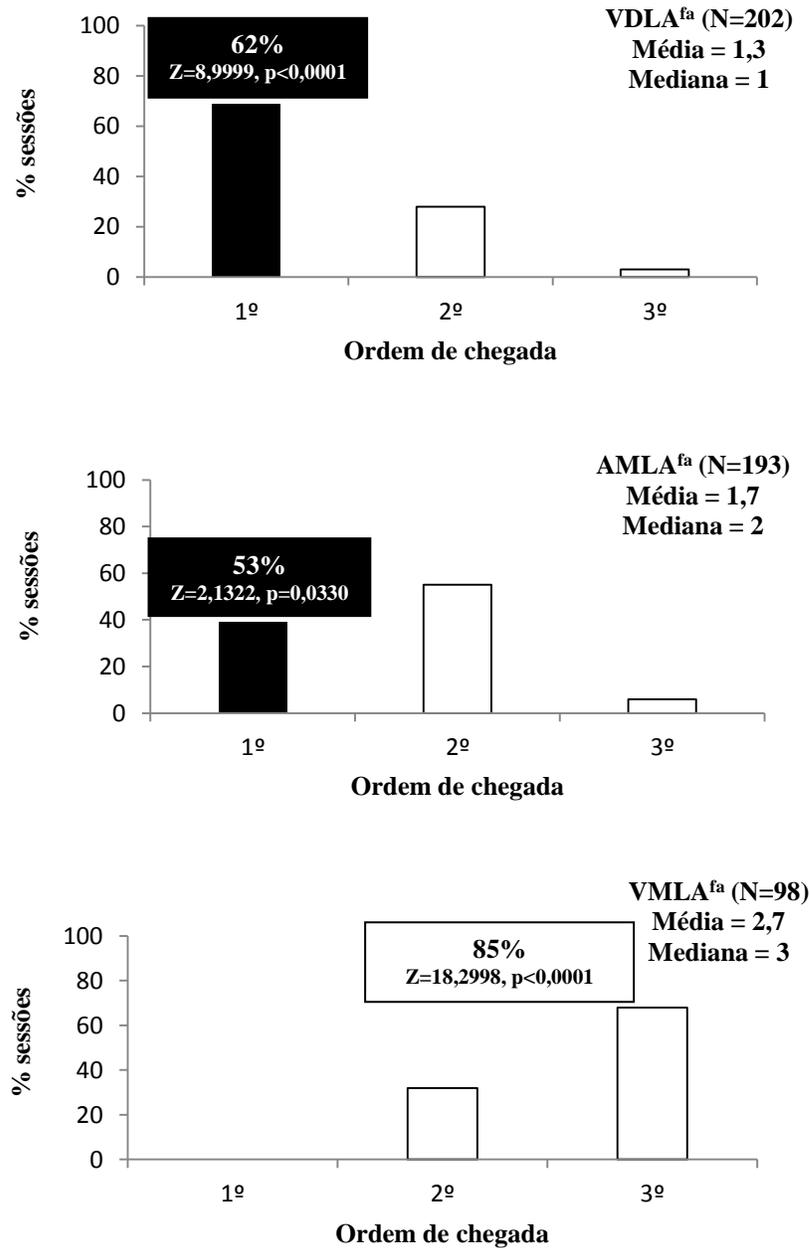


Figura 28. Ordem de chegada dos indivíduos dos grupos de estudo às CRs. 1º indica que o indivíduo foi o responsável pela inspeção da caixa (barra cheia; produtor), enquanto do 2º em diante indica uma visita à CR (barra vazada; usurpador). A porcentagem de utilização da estratégia mais comum, quando significativa, é apresentada acima das barras correspondentes. O número total de inspeções e visitas (N) às CRs, a média e a mediana da ordem de chegada às CRs também são mostrados. <sup>ma</sup>=macho adulto, <sup>fa</sup>=fêmea adulta, <sup>mj</sup>=macho jovem, <sup>mi</sup>=macho infante, <sup>fi</sup>=fêmea infante.

**Grupo B** (K-W=177,7861, g.l.=4, p<0,0001)

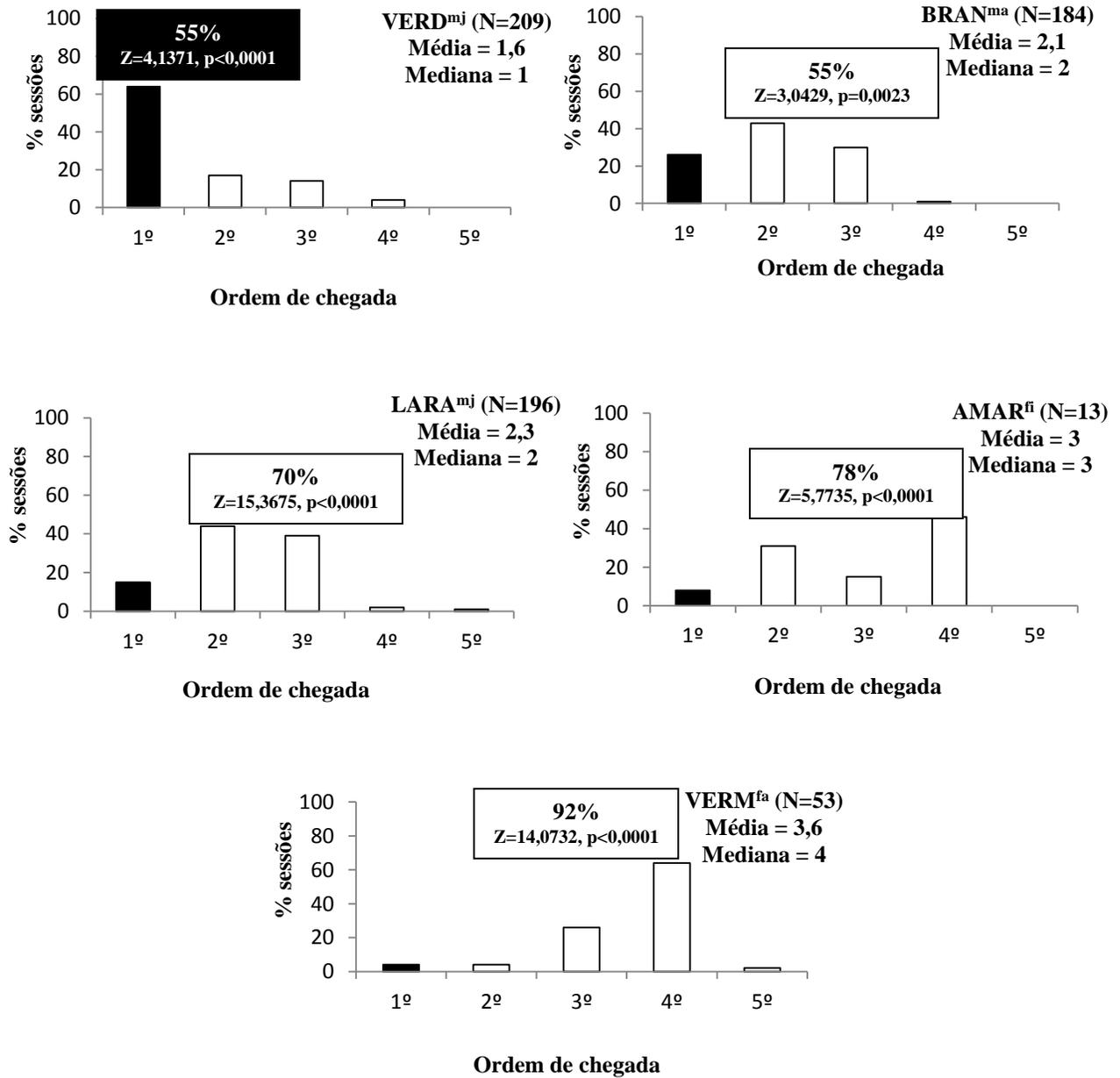
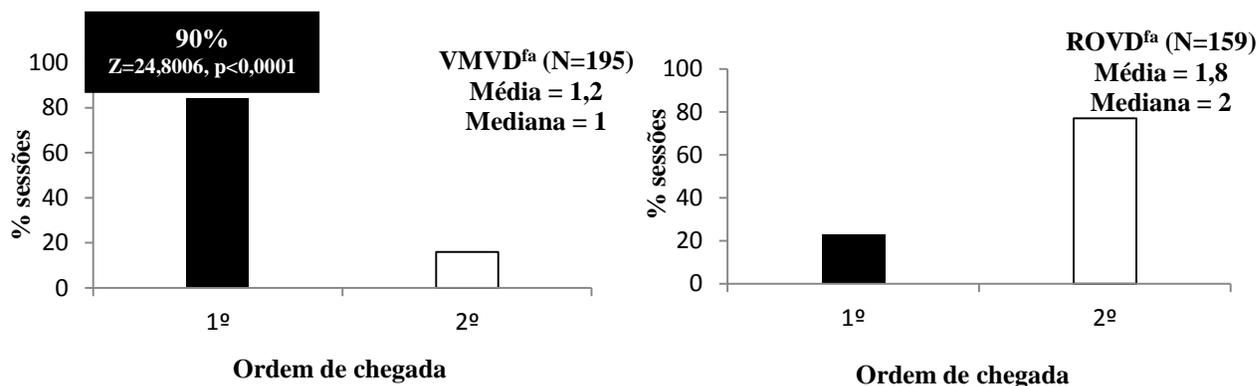


Figura 28. (continuação)

**Grupo C** ( $Z(U)=9,9486$ ,  $p<0,0001$ )



**Grupo D** ( $K-W=4,6978$ , g.l.=2,  $p=0,0955$ )

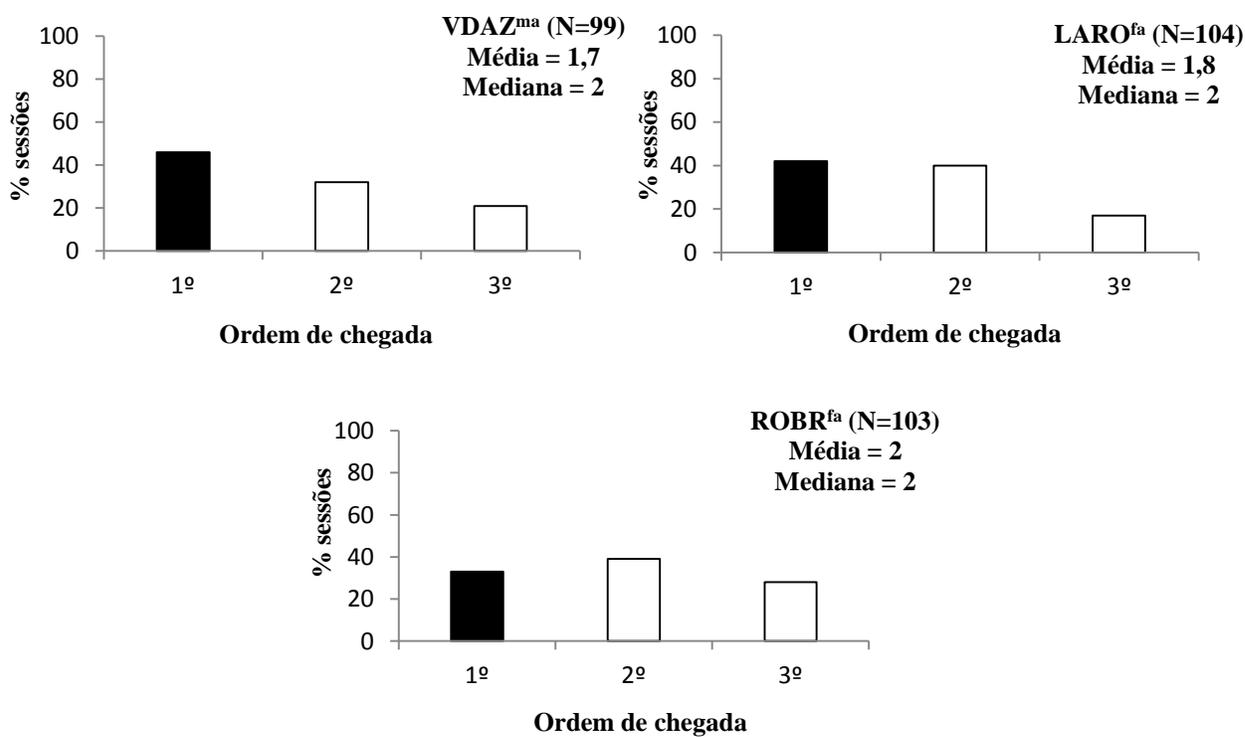
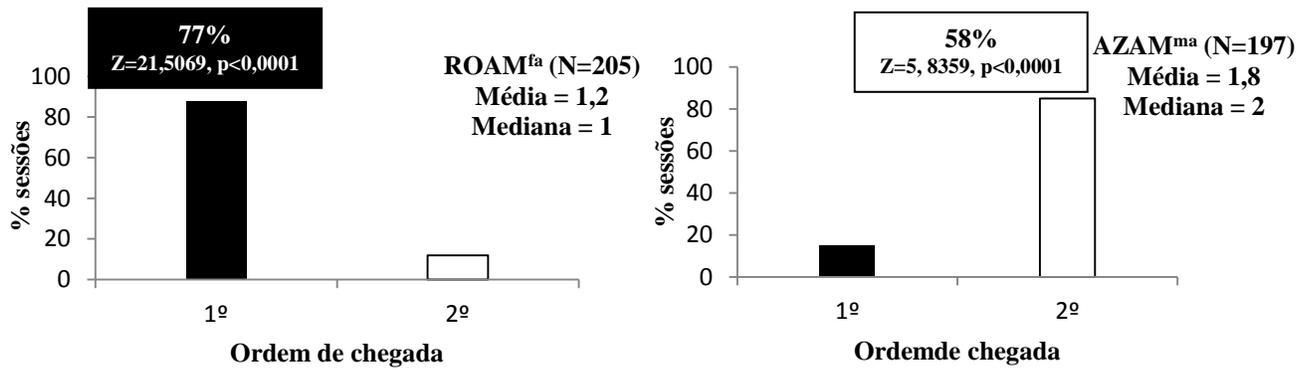


Figura 28. (continuação)

**Grupo E** ( $Z(U)=12,5839$ ,  $p<0,0001$ )



**Grupo F** ( $K-W=128,8302$ ,  $g.l.=2$ ,  $p<0,0001$ )

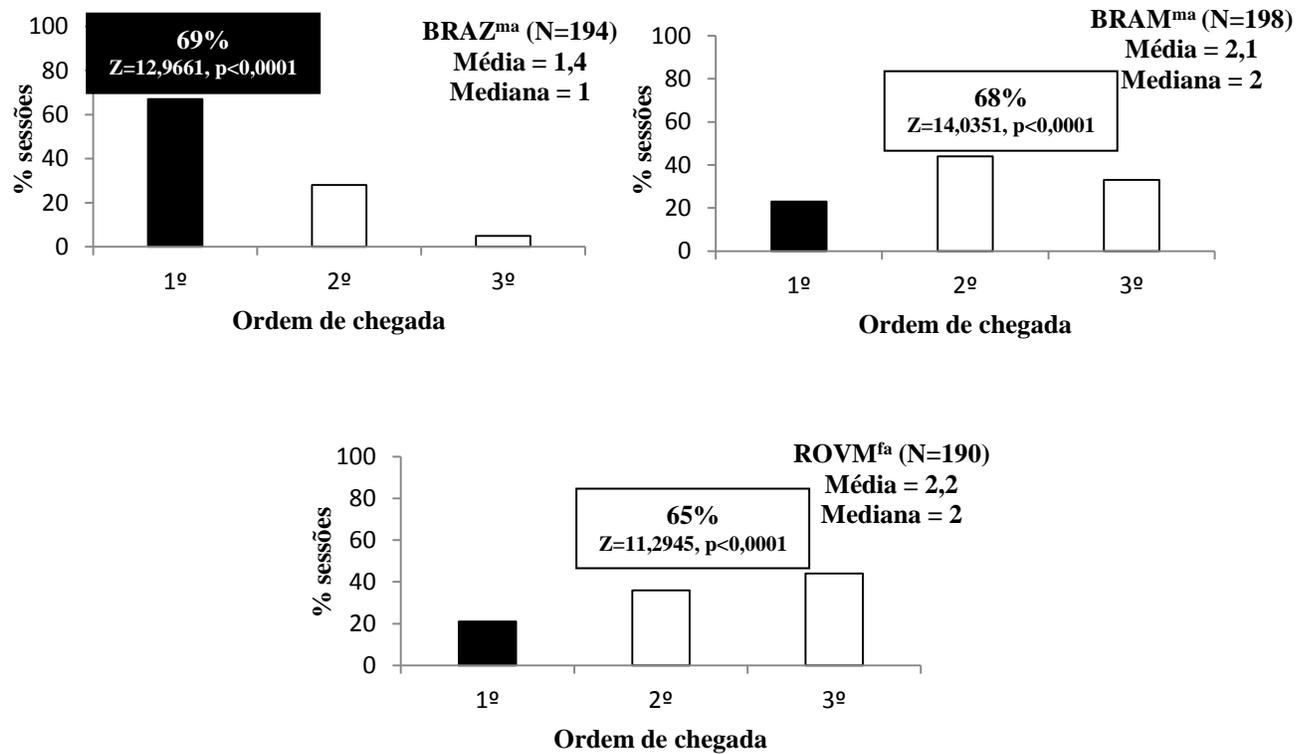
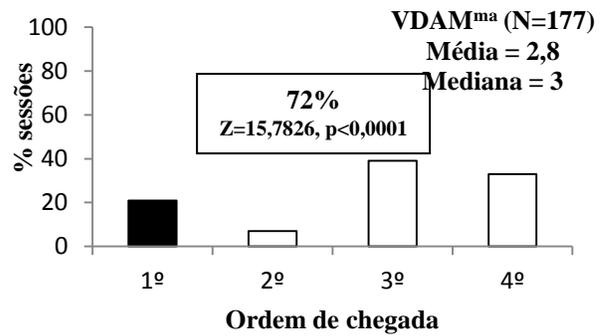
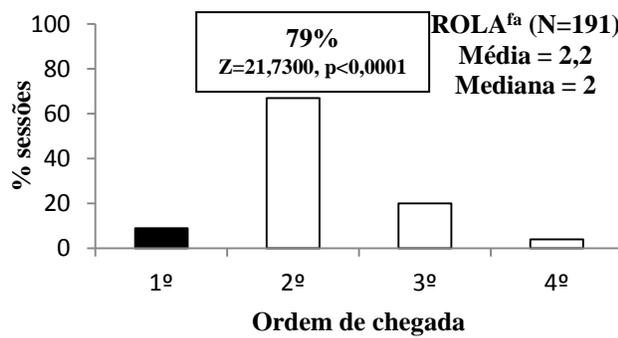
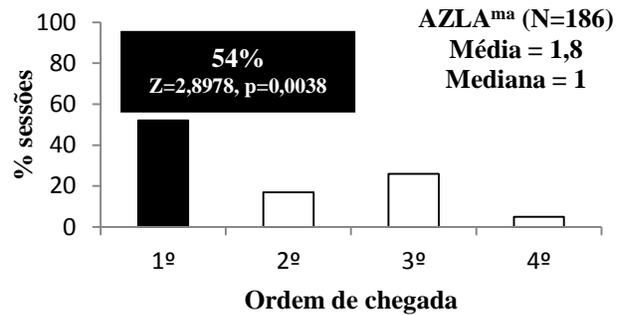
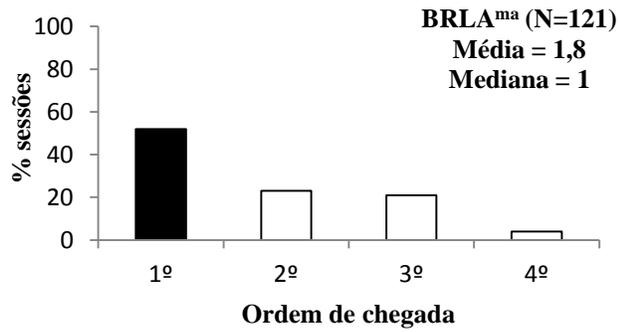


Figura 28. (continuação)

**Grupo G** (K-W=108,6311, g.l.=3, p<0,0001)



**Grupo H** (Z(U)=3,7852, p<0,0001)

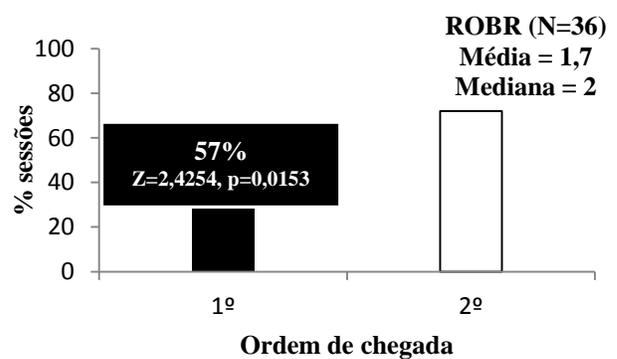
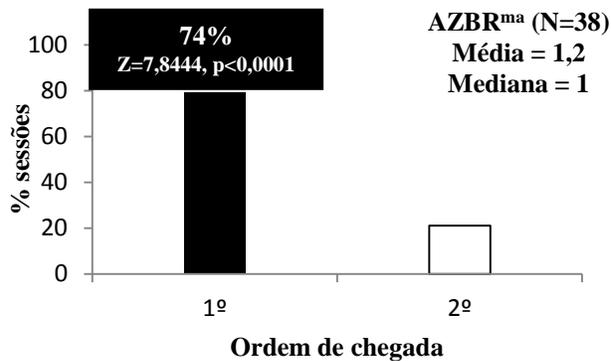
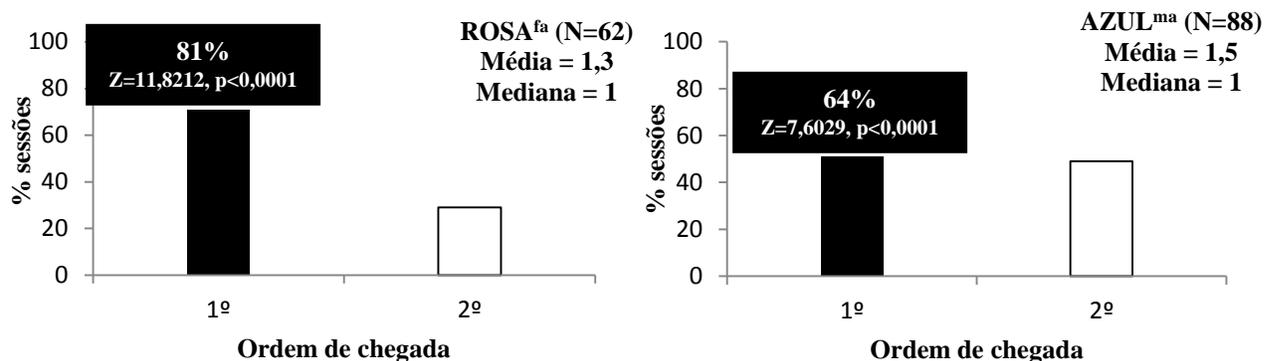


Figura 28. (continuação)

*Callithrix jacchus*  
**Grupo I** ( $Z(U)=2,0647, p=0,0195$ )



**Grupo J** ( $K-W=72,9517, g.l.=3, p<0,0001$ )

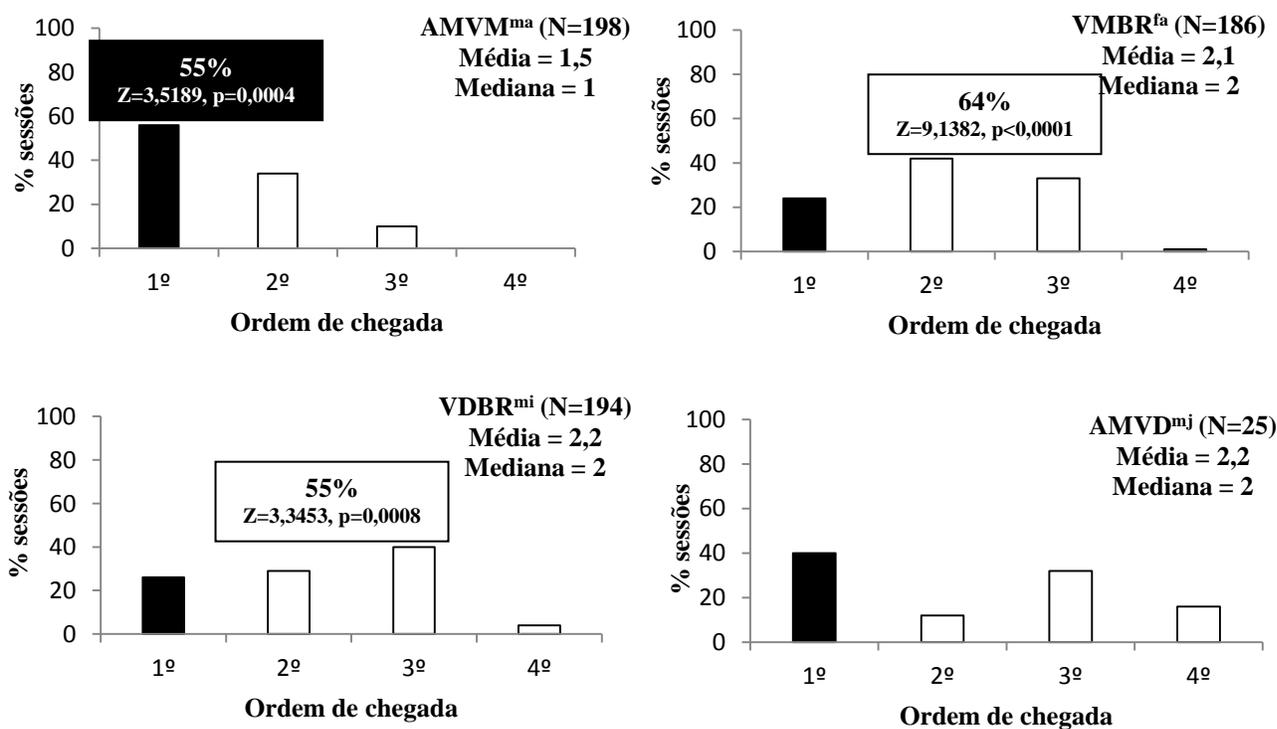
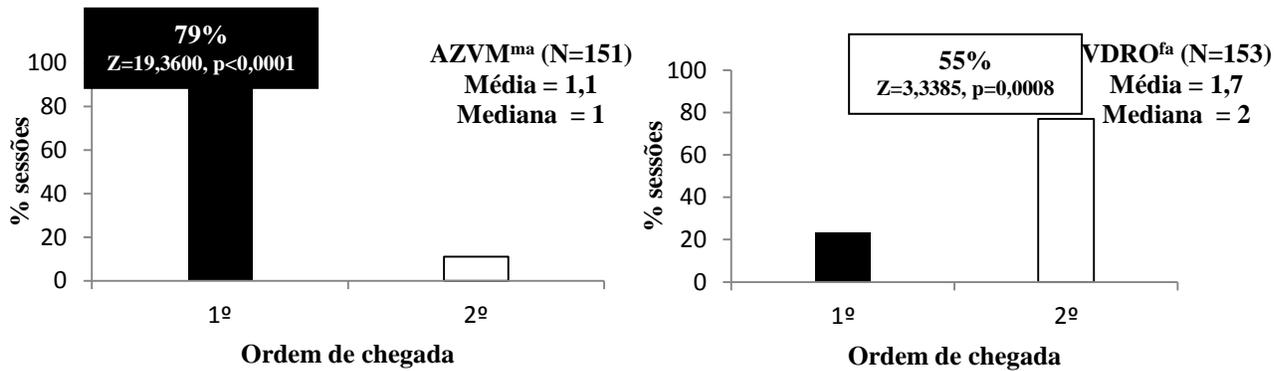


Figura 28. (continuação)

**Grupo K** ( $Z(U)=9,9290$ ,  $p<0,0001$ )



*Callithrix penicillata* x *C. kuhlii*  
**Grupo L** ( $K-W=44,2627$ ,  $g.l.= 2$ ,  $p<0,0001$ )

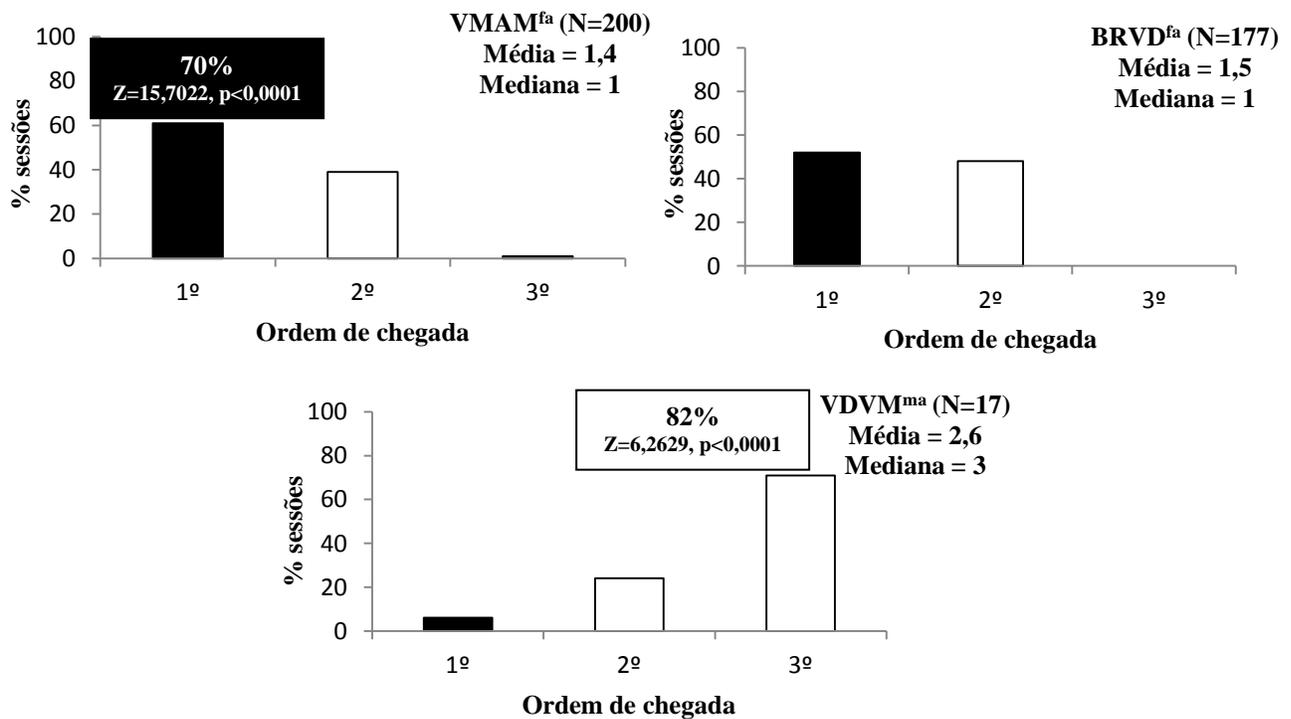


Figura 28. (continuação)

**Grupo M** ( $Z(U)=10,0033$ ,  $p<0,0001$ )

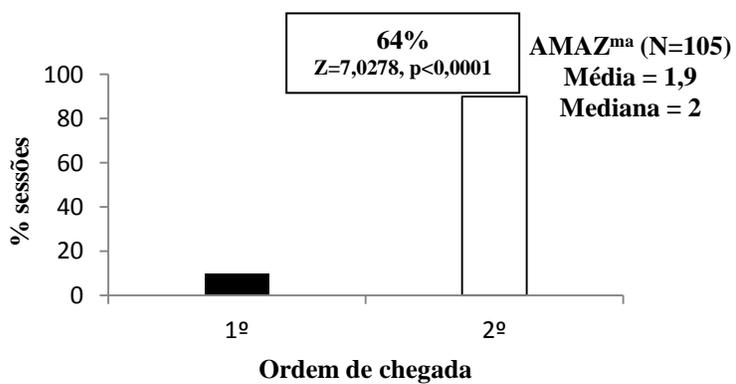
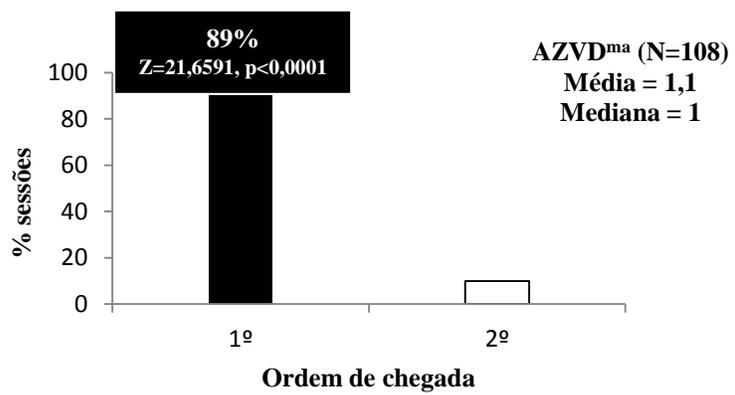


Figura 28. (continuação)

grupos F, J e L os dominantes (BRAZ, AMVM e VMAM, respectivamente) atuaram principalmente como produtores. No grupo B, o macho jovem VERD inspecionou aproximadamente a metade das caixas no decorrer de todos os experimentos (48%). Já no grupo E a fêmea adulta ROAM foi responsável por 70% das inspeções e, no grupo G, o macho adulto AZLA inspecionou 38% das caixas. Os demais indivíduos destes grupos parecem ter utilizado a informação social para encontrar o alimento com maior frequência. Apenas BRLA (grupo G) alternou igualmente o uso das estratégias durante o forrageio ( $Z=1,6783$ ,  $p=0,0933$ ; Figura 28). Nos grupos L, F e J, a fêmea adulta VMAM e os machos adultos BRAZ e AMVM, respectivamente, foram os principais produtores e responsáveis por 62%, 45% e 37% do investimento na procura por alimento realizado pelos respectivos grupos. Os demais indivíduos destes grupos usurparam na maioria dos casos, com exceção do macho jovem AMVD (grupo J) e da fêmea adulta BRVD (grupo L) que alternaram o uso das duas estratégias (AMVD:  $Z=0,1330$ ,  $p=0,8942$ ; BRVD:  $Z=0,8903$ ,  $p=0,3733$ ; Figura 28). No grupo D o investimento na procura por alimento não diferiu significativamente entre os indivíduos e as estratégias individuais utilizadas durante o forrageio foram igualmente alternadas, com todos os indivíduos produzindo e usurpando em uma frequência similar durante a pesquisa (VDAZ,  $Z=1,7097$ ,  $p=0,0873$ ; ROBR,  $Z=0,1617$ ,  $p=0,8716$  e LARO,  $Z=1,2309$ ,  $p=0,2184$ ; Figura 28). Nos grupos H e I, ambos os indivíduos produziram mais do que usurparam. No entanto, os machos AZBR (grupo H) e AZUL (grupo I) foram os que investiram um maior tempo na procura por alimento quando comparados às fêmeas (55% e 60% das inspeções, respectivamente; Figura 28). Quanto ao grupo K, os indivíduos diferiram em relação à frequência de utilização das estratégias durante o forrageio, com o macho adulto AZVM produzindo em 79% dos casos e sendo o responsável por 62% das inspeções durante a pesquisa, enquanto a fêmea adulta VDRO usurpou em 55% dos casos (Figura 28).

Assim como nos resultados referentes à latência da primeira inspeção a uma caixa, a ordem de chegada dos indivíduos às CRs variou significativamente em praticamente todos os grupos, exceto no grupo D (Figura 28). Na maioria dos casos os indivíduos que apresentaram um maior índice de dominância normalmente foram os primeiros a inspecionar ou visitar as CRs. Apenas nos grupos B, E e G, indivíduos com índice de dominância mais baixo (VERD, ROAM, BRLA e AZLA) chegaram primeiro à plataforma para inspecionar as CRs.

A adoção de uma estratégia de descobridor aumentou significativamente o sucesso dos indivíduos em relação à quantidade de alimento obtido (número de rodela de banana; Figura 29). Porém, enquanto a maior quantidade de alimento ingerida por alguns indivíduos foi obtida quando eles

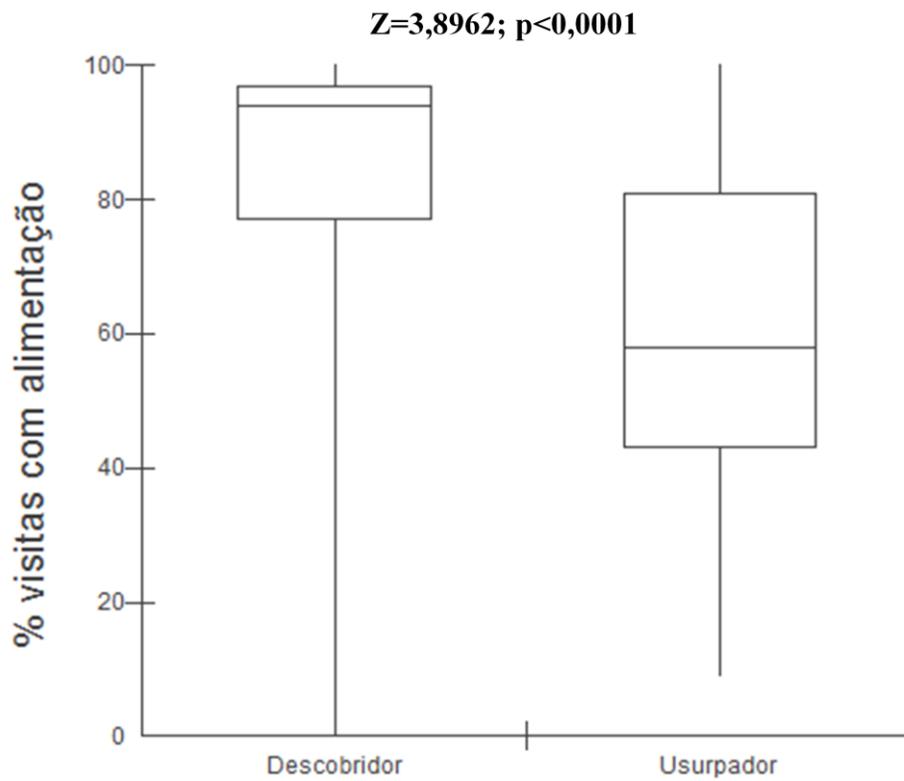


Figura 29. Porcentagem individual de alimento ingerido (% rodela de banana) em relação à adoção das estratégias de produtor (descobridor) e usurpador por todos os indivíduos do estudo.

atuaram como produtores/descobridores, outros indivíduos consumiram mais atuando como usurpadores (Figura 30). Ao compararmos a quantidade de alimento ingerido pelos indivíduos de cada grupo em relação ao total de alimento ingerido pelo grupo, podemos observar que os indivíduos que produziram mais foram os que tiveram maiores porcentagens de ingestão alimentar. Este padrão foi observado em relação a todos os grupos de estudo, com exceção do grupo D, onde os indivíduos também não diferiram na adoção das estratégias, na latência e na ordem de chega às CRs, e, no grupo G, onde a fêmea dominante ROLA, que atuou principalmente como usurpadora, consumiu cerca de 40% das rodela de banana que foram disponibilizadas no decorrer da pesquisa (Figura 30).

A “parte do descobridor” nos experimentos com uma CR variou de 0,5 a 1 nos grupos A, E, H, K e L e 0 a 1 nos demais grupos. Já no experimento com duas CRs, a parte do descobridor foi de 0,33 a 1 nos grupos A e J e 0 a 1 nos grupos restantes. A parte do descobridor foi significativamente maior no experimento com duas CRs em seis grupos (grupo A:  $t=4,0024$ ,  $g.l.=212$ ,  $p=0,0001$ ; grupo B:  $t=3,1819$ ,  $g.l.=53$ ,  $p=0,0024$ ; grupo E:  $t=3,6487$ ,  $g.l.=48$ ,  $p=0,0006$ ; grupo F:  $t=6,3571$ ,  $g.l.=56$ ,  $p<0,0001$ ; grupo G:  $t=2,1520$ ,  $g.l.=52$ ,  $p=0,0361$ ; grupo J:  $t=6,1682$ ,  $g.l.=57$ ,  $p<0,0001$ ; Figura 31). Apenas no grupo C a parte do descobridor foi significativamente maior nos experimentos com uma CR devido ao fato das duas fêmeas do grupo normalmente consumirem apenas uma rodela de banana da(s) CR(s) ( $t=3,2045$ ,  $g.l.=40$ ,  $p=0,0026$ ). A parte do descobridor nos grupos D, K e L não diferiu significativamente entre os experimentos com uma e duas CR(s) (grupo D:  $t=1,5770$ ,  $g.l.=66$ ,  $p=0,1195$ ; grupo K:  $t=0,4726$ ,  $g.l.=53$ ,  $p=0,6384$ ; grupo L:  $t=1,2948$ ,  $g.l.=212$ ,  $p=0,1978$ ; Figura 31).

Enquanto os indivíduos de quatro grupos diferiram em relação à proporção de alimento disponível que foi consumido pelo descobridor somente nos experimentos com uma CR (grupo A: 1 CR –  $Z(U)=2,6469$ ,  $p=0,0081$ , 2 CRs –  $Z(U)=1,4552$ ,  $p=0,1456$ ; grupo J: 1 CR –  $H=45,6231$ ,  $p<0,0001$ , 2 CRs –  $H=5,8670$ ,  $p=0,0532$ ; grupo K: 1 CR –  $Z(U)=2,9524$ ,  $p=0,0032$ , 2 CRs –  $Z(U)=0,1135$ ,  $p=0,9096$ ; grupo L: 1 CR –  $Z(U)=7,0912$ ,  $p<0,0001$ , 2 CRs –  $Z(U)=0,8035$ ,  $p=0,4217$ ), os indivíduos de dois outros grupos diferiram quanto à parte do descobridor apenas no experimento com duas CRs (grupo F: 1 CR –  $H=3,5688$ ,  $p=0,1679$ , 2 CRs –  $H=43,1255$ ,  $p<0,0001$ ; grupo G: 1 CR –  $H=4,5092$ ,  $p=0,2115$ , 2 CRs –  $H=17,6252$ ,  $p=0,0001$ ; Figura 32). Em ambos os grupos, os indivíduos que atuaram principalmente como produtores apresentaram uma menor proporção de alimento ingerido em relação aos demais indivíduos. No grupo F, tal resultado deveu-se ao fato dos indivíduos BRAM e ROVM inspecionaram apenas a CR com uma rodela de banana, enquanto BRAZ inspecionou, na maioria dos casos, a CR com três rodela de banana, o que resultou em uma menor

*Callithrix penicillata*

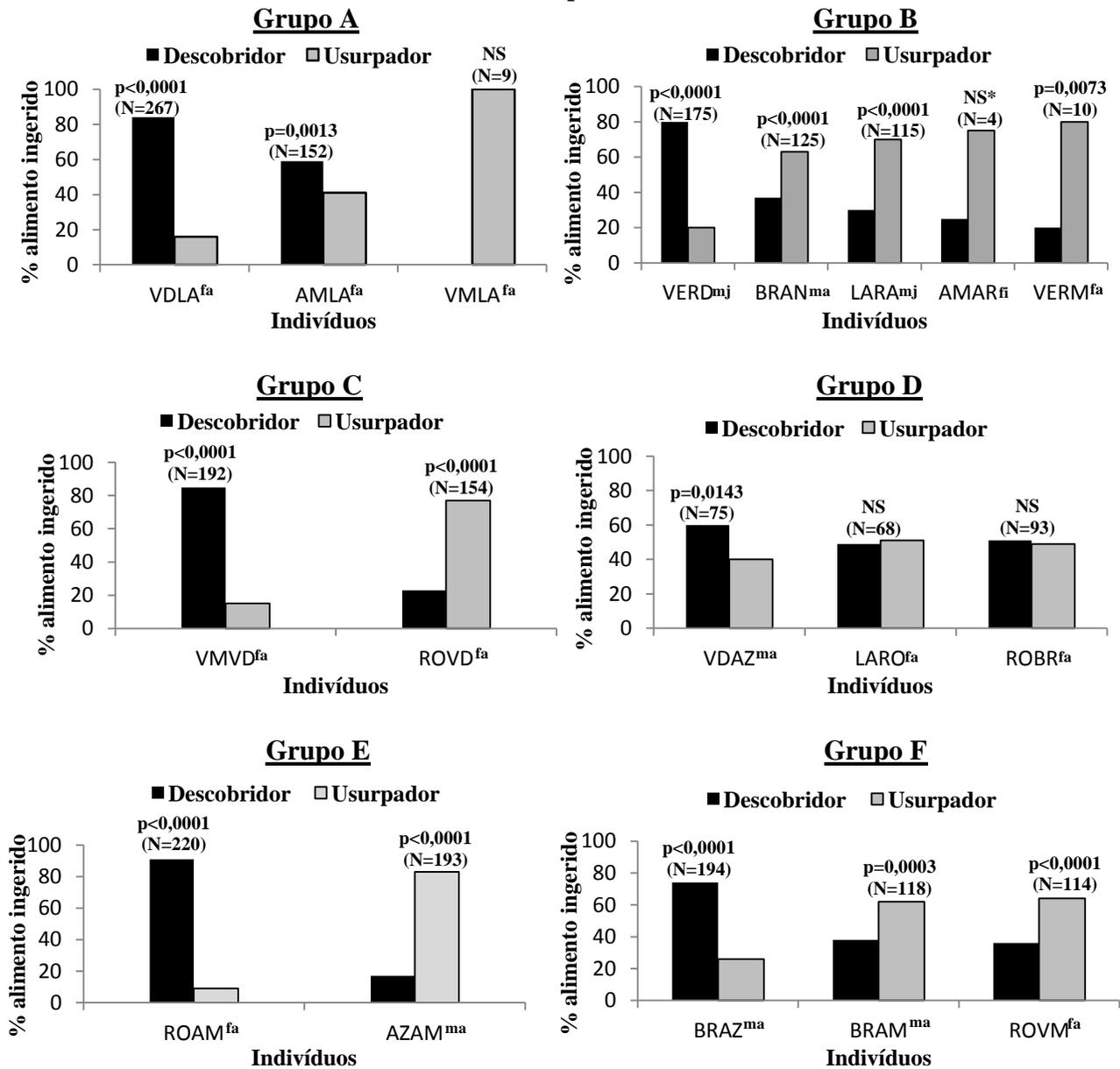
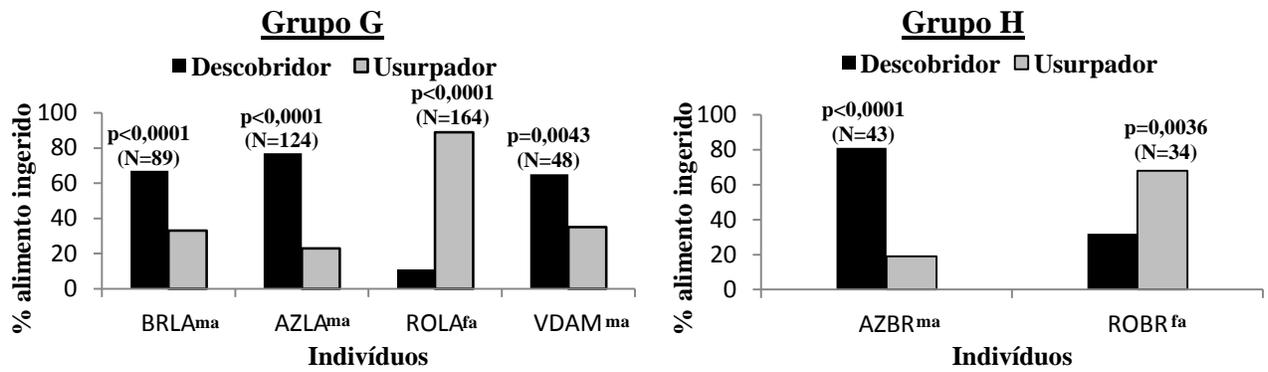
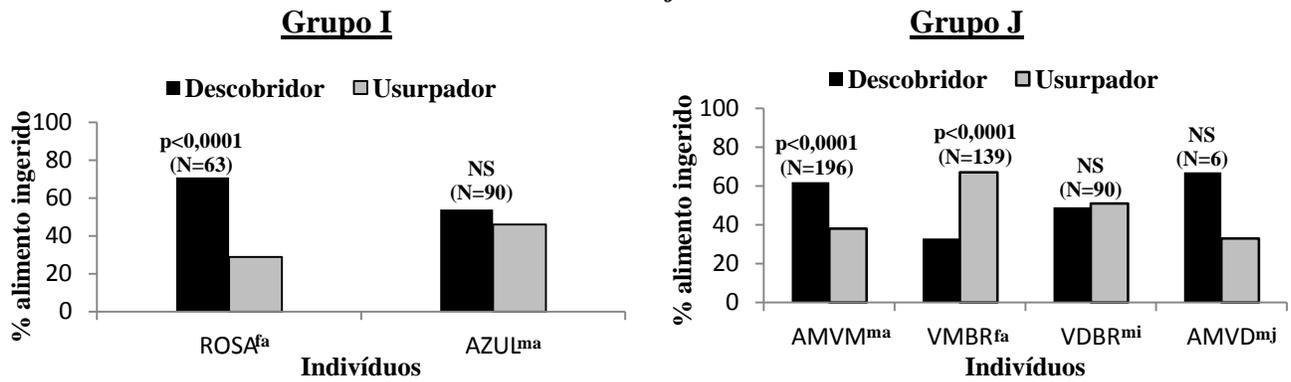


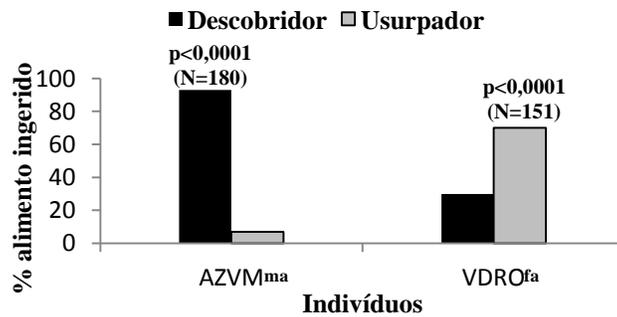
Figura 30. Porcentagem individual de alimento ingerido durante a adoção das estratégias de forrageio de produtor (descobridor) e usurpador. O número total de rodela de banana ingeridas e os níveis de significância pelo teste binomial para duas amostras independentes ou pelo Teste Exato de Fisher (\*quando o tamanho das amostras foi pequeno) também são mostrados (NS=não significativo). <sup>ma</sup>=macho adulto, <sup>fa</sup>=fêmea adulta, <sup>mj</sup>=macho jovem, <sup>mi</sup>=macho infante, <sup>fi</sup>=fêmea infante.



*Callithrix jacchus*



**Grupo K**



*Callithrix penicillata x C. kuhlii*

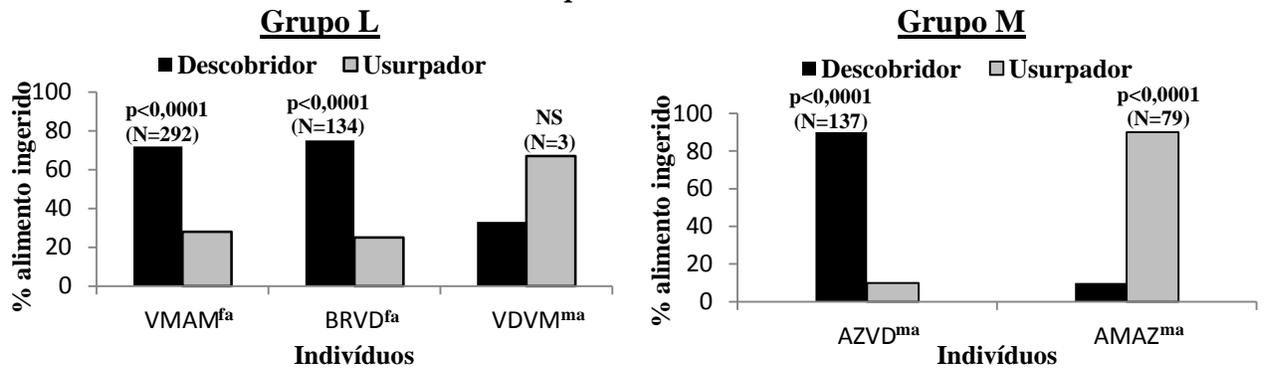


Figura 30. (continuação)

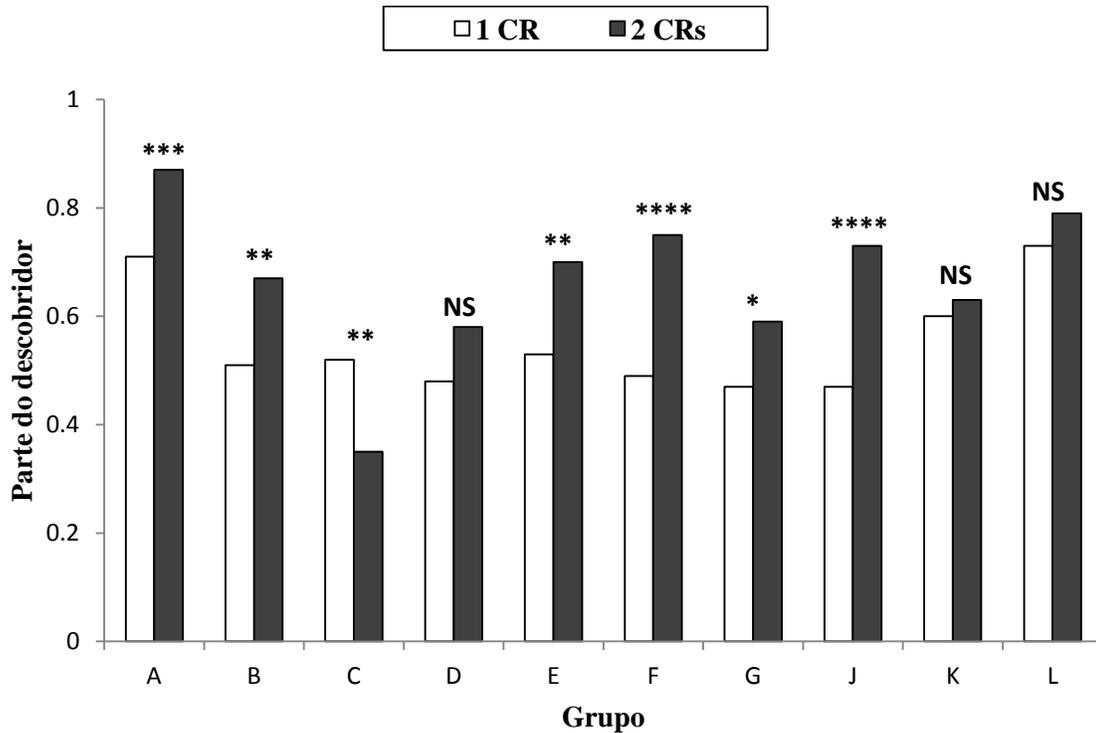


Figura 31. Média da parte do descobridor (proporção de alimento disponível na(s) CR(s) que foi consumido pelo descobridor) dos grupos de estudo durante os experimentos com uma CR e durante o experimento com duas CRs. Os níveis de significância pelo teste t também são mostrados (\*= $p < 0,05$ ; \*\*= $p < 0,005$ ; \*\*\*= $p = 0,0001$ ; \*\*\*\*= $p < 0,0001$ ; NS=não significativo). (Obs.: os grupos H e I não participaram do experimento com duas CRs e no grupo M havia apenas um indivíduo no recinto durante este experimento).

*Callithrix penicillata*

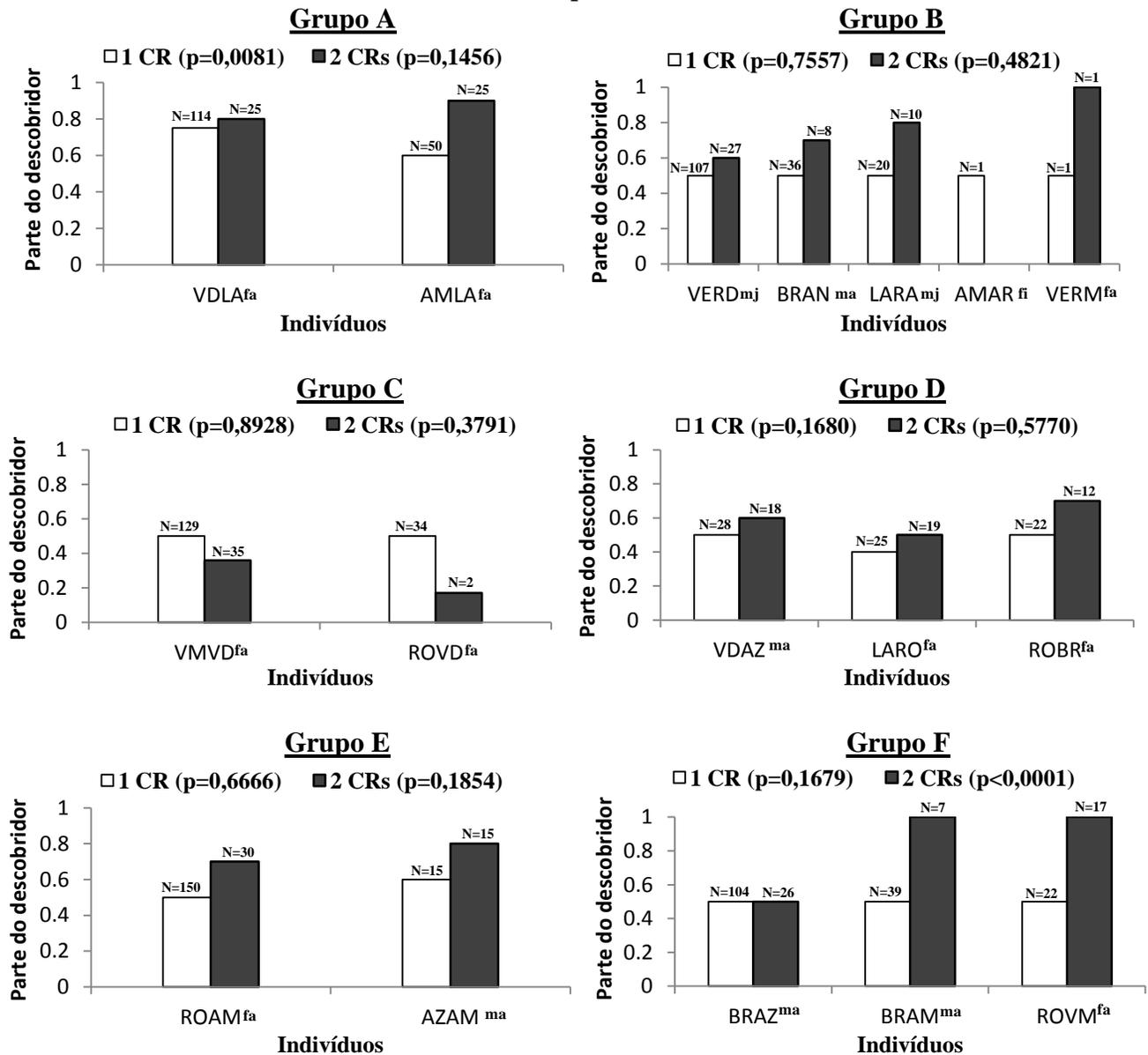


Figura 32. Média individual da “parte do descobridor” durante o(s) experimento(s) com uma CR e duas CRs. O número total de inspeções individuais em CRs com ocorrência de alimentação e os níveis de significância pelo teste de variância de Kruskal-Wallis ou pelo teste de Mann-Whitney nas duas condições também são mostrados. <sup>ma</sup>=macho adulto, <sup>fa</sup>=fêmea adulta, <sup>mj</sup>=macho jovem, <sup>mi</sup>=macho infante, <sup>fi</sup>=fêmea infante.

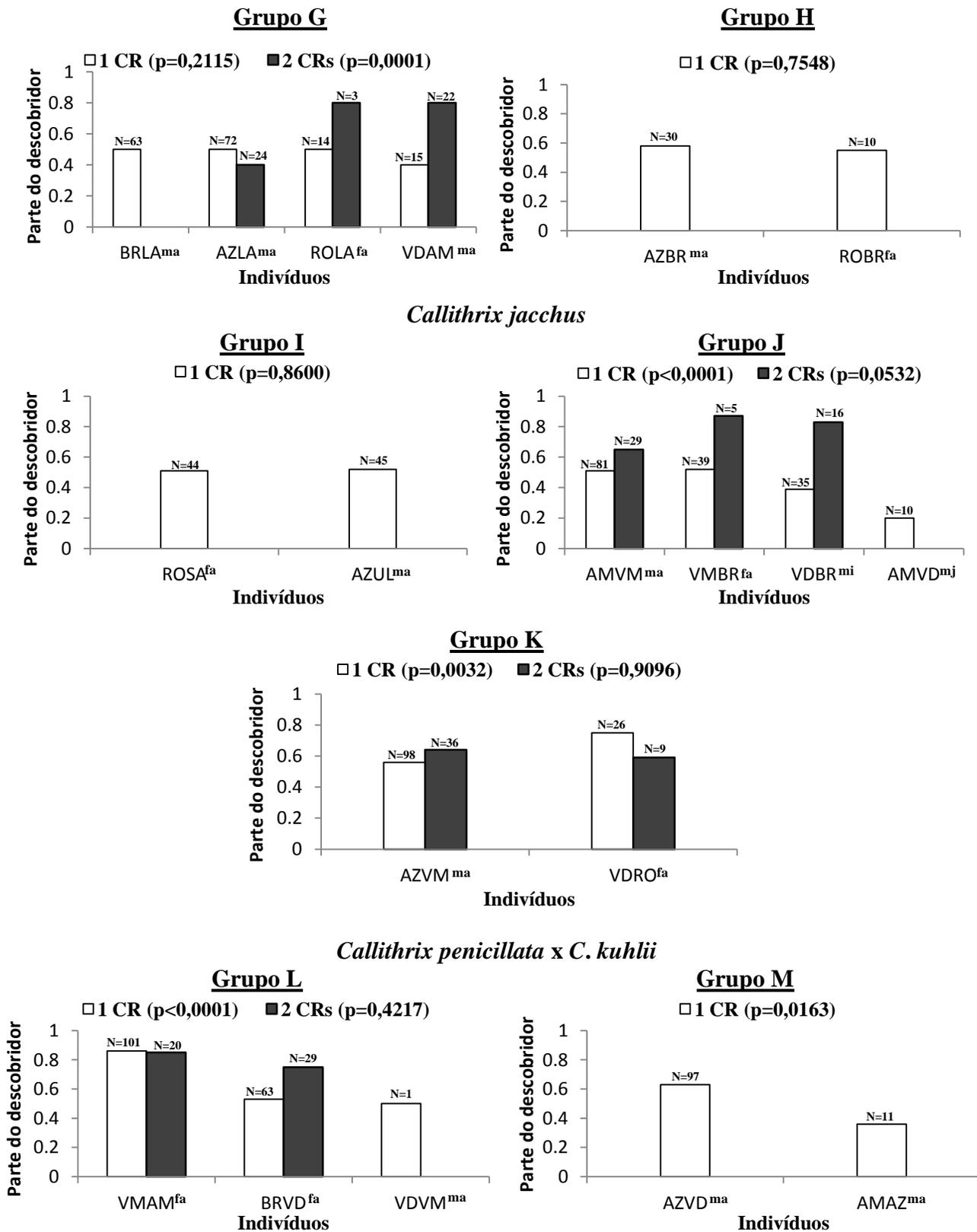


Figura 32. (continuação)

proporção da parte do descobridor para BRAZ, visto que ele não consumiu em nenhuma ocasião as três rodela de banana em uma única inspeção. No grupo G, o mesmo padrão foi observado, tendo AZLA inspecionado a CR com três rodela de banana com maior frequência que os demais. Já nos grupos B, C, D e E, no entanto, os indivíduos não apresentaram diferenças significativas em nenhuma das condições testadas (grupo B: 1 CR -  $H=0,5602$ ,  $p=0,7557$ , 2 CRs -  $H=1,4592$ ,  $p=0,4821$ ; grupo C: 1 CR -  $Z(U)=0,1348$ ,  $p=0,8928$ , 2 CRs -  $H=0,7735$ ,  $p=0,3791$ ; grupo D: 1 CR -  $H=3,5675$ ,  $p=0,1680$ , 2 CRs -  $H=1,0997$ ,  $p=0,5770$ ; grupo E: 1 CR -  $Z(U)=0,4308$ ,  $p=0,6666$ , 2 CRs -  $Z(U)=1,3242$ ,  $p=0,1854$ ; Figura 32). No grupo A, VMLA não participou das análises por não ter inspecionado nenhuma CR no decorrer da pesquisa, enquanto no grupo G, BRLA não participou do experimento com duas CRs. Para os grupos H, I e M não foram realizadas as análises comparando a “parte do descobridor” entre as duas condições (1 CR x 2 CRs) e entre os indivíduos no experimento com duas CRs, pois os indivíduos dos grupos H e I não participaram do experimento com duas CRs e no grupo M havia apenas um indivíduo no recinto durante este experimento. Enquanto nos grupos H e I a “parte do descobridor” não diferiu entre os indivíduos nos experimentos com uma CR (grupo H: 1 CR -  $Z(U)=0,3123$ ,  $p=0,7548$ ; grupo I: 1 CR -  $Z(U)=0,1764$ ,  $p=0,8600$ ), no grupo M, AZVD consumiu significativamente mais rodela de banana que descobriu em relação a AMAZ ( $Z(U)=2,4023$ ,  $p=0,0163$ ; Figura 32).

### **Rotas individuais de forrageio**

Os indivíduos que atuaram principalmente como produtores, em geral, mostraram uma tendência em visitar as plataformas seguindo uma determinada sequência. O maior número de transições significativas dos principais produtores comparado aos indivíduos usurpadores foi observado tanto nos experimentos onde a localização do alimento era constante quanto nos experimentos com localização imprevisível do alimento. Enquanto nos grupos B, F, I, G e J os machos, em geral, realizaram um maior número de transições significativas, nos grupos D, E e L as fêmeas foram as responsáveis pela maioria das sequências de visitas significativas entre as caixas de alimentação (Anexo IV).

Quando a localização do alimento era constante, no experimento onde apenas uma caixa continha alimento, todos os indivíduos visitaram a CR com uma frequência significativamente acima do acaso pelo menos em uma de suas transições entre a CR e as CRs (Anexo IV). Já no experimento onde duas caixas continham alimento, enquanto alguns animais de alguns grupos mostraram uma

tendência em visitar as CRs em sequência, indo diretamente de uma para outra (C: VMVD; D: VDAZ, LARO; E: ROAM; G: AZLA; J: AMVM, VMBR, VDBR; K: AZVM; L: BRVD), outros mantiveram o mesmo padrão de visita utilizado durante os demais experimentos (grupos B e F), e outros alternaram a utilização das caixas no decorrer dos experimentos (Anexo IV). No caso da fêmea adulta VMVD (grupo C), a qual teve um desempenho significativo durante o experimento da informação quantitativa, tais resultados referentes às transições entre as caixas reforçam a utilização da informação. Isto porque, na maioria dos experimentos restantes onde a informação espacial era indisponível, ela apresentou uma sequência de visitas significativa entre plataformas adjacentes.

Nos demais experimentos, nos quais a localização do alimento era imprevisível, enquanto alguns indivíduos apresentaram uma sequência de visitas da esquerda para a direita ou vice-versa de acordo com a sua chegada na plataforma na maioria dos experimentos (grupo B: VERD, grupo E, grupo F), outros apresentaram sequências de transições entre caixas específicas, mostrando uma preferência em visitar determinadas caixas (Anexo IV).

Além disso, alguns indivíduos de alguns grupos (C, F, G, J, K e L) que agiram principalmente como usurpadores apresentaram uma sequência de visitas muito semelhante ao do principal produtor do grupo. Isto mostra como o comportamento de forrageio de um indivíduo é afetado pelo comportamento dos outros membros do grupo, especialmente quando os animais estão em cativeiro e explorando um número limitado de locais de alimentação com uma pequena quantidade de recompensas alimentares.

### **Prioridade de acesso ao alimento**

A existência de prioridade de acesso ao alimento pelas fêmeas adultas foi avaliada para os dez grupos que continham indivíduos adultos de ambos os sexos. Nos grupos B, F, H e J não houve evidência de que o(s) macho(s) adulto(s) tenha(m) dado prioridade de acesso ao alimento para alguma fêmea adulta, visto que não houve nenhum evento de partilha de alimento, eles inspecionaram na maioria dos casos um maior número de caixas de alimentação por sessão, apresentaram uma menor latência de inspeção/visita às caixas (Tabela 13) e normalmente foram os primeiros indivíduos a inspecionar as CRs quando comparados às fêmeas adultas (Figura 28). Além disso, os machos adultos da maioria destes grupos ingeriram uma maior quantidade de alimento do que as fêmeas adultas (grupo B:  $BRAN^{ma}=125$  rodela de banana,  $VERM^{fa}=10$  rodela de banana,  $Z=13,9974$ ,  $p<0,0001$ ; grupo F:  $BRAZ^{ma}=194$  rodela de banana,  $ROVM^{fa}=114$  rodela de banana,  $Z=6,4466$ ,  $p<0,0001$ ; grupo J:

AMVM<sup>ma</sup>=196 rodela de banana, VMBR<sup>fa</sup>=139 rodela de banana,  $Z=4,4042$ ,  $p<0,0001$ ). No grupo G, por sua vez, a fêmea adulta dominante (ROLA) inspecionou/visitou praticamente o mesmo número de caixas que alguns dos machos do grupo, apresentou uma maior latência que os machos AZLA e BRLA (Tabela 13) e na maioria dos casos, não foi a primeira a inspecionar as CRs (Figura 28). Desta forma, para este grupo (G) os resultados também não sugerem a existência de prioridade de acesso ao alimento pelos machos adultos à fêmea.

Por outro lado, nos grupos D, E, I e L os machos demonstraram dar acesso prioritário ao alimento para as fêmeas, uma vez que as fêmeas em geral apresentaram em média latências de inspeções/visitas menores, em alguns casos visitaram mais caixas de alimentação do que os machos (Tabela 13) e foram normalmente as primeiras a inspecionar as CRs (Figura 28). Além disso, as fêmeas adultas em geral também apresentaram maiores quantidades de rodela de banana ingeridas do que os machos adultos (grupo D: ROBR=93 rodela de banana, VDAZ=75 rodela de banana,  $Z=1,9640$ ,  $p=0,0248$ ; grupo E: ROAM=221, AZAM=194,  $Z=1,8744$ ,  $p=0,0304$ ; grupo L: VMAM=292, VDVM= 3,  $Z=23,7959$ ,  $p<0,0001$ ), exceto no grupo I (ROSA=63, AZUL=72,  $Z=1,0954$ , NS), onde o macho adulto foi responsável por um maior número de caixas visitadas (Tabela 13). Em relação ao grupo K, o qual não teve nenhum caso de interação agonística registrado, apesar do macho adulto AZVM apresentar uma latência de inspeção/visita às caixas menor e normalmente ser o primeiro a inspecionar as CRs, os indivíduos não diferiram em relação ao número de caixas visitadas por sessão. Porém, neste grupo foram observados 28 casos de partilha de alimento, onde o macho, principal produtor do grupo, normalmente encontrava o alimento e logo após a fêmea pegava o alimento dele sem haver qualquer interação agonística. Como o macho foi quem produziu mais e partilhou o alimento com a fêmea deixando que ela levasse o alimento em todas as tentativas, ele deu uma prioridade de acesso ao alimento à fêmea, resultando em uma maior quantidade de alimento ingerido por ela (VDRO=179 rodela de banana, AZVM=152 rodela de banana,  $Z=2,0988$ ,  $p=0,0179$ ). Assim, dos dez grupos avaliados, em cinco grupos os machos mostraram evidências de dar acesso prioritário ao alimento às fêmeas.

## DISCUSSÃO

Nesta pesquisa se obteve evidências de que os saguis (*Callithrix penicillata*, *C. jacchus* e híbridos de *C. penicillata* x *C. kuhlii*) são capazes de localizar o alimento com base no uso da informação espacial, pois vários sujeitos do estudo aprenderam a localização da(s) caixa(s) com recompensa e aplicaram uma regra “win-return” para voltar à(s) caixa(s) com recompensa naqueles experimentos onde a localização do alimento era previsível ao longo do tempo. Eles também parecem ter integrado a informação espacial com a informação de quantidade de alimento disponível nas caixas na tomada de decisões de forrageio. Enquanto a informação visual foi a dica sensorial mais utilizada pelos saguis, as dicas associativas e a informação olfativa foram pouco utilizadas.

Apesar do pequeno número de caixas de alimentação e de sua proximidade provavelmente terem impossibilitado a adoção de uma estratégia de produtor por alguns indivíduos subordinados, os indivíduos em geral alternaram o uso das estratégias durante os diferentes desafios. Na maioria dos grupos foi observado que os indivíduos que inspecionaram as CRs (produtores) ingeriram uma maior quantidade de alimento do que aqueles que visitaram as CRs posteriormente (usurpadores). As transições individuais entre as caixas durante os experimentos mostraram que enquanto alguns indivíduos utilizaram rotas de forrageio mais constantes, visitando-as em uma determinada sequência conforme sua chegada à plataforma, outros variaram a ordem das visitas em diferentes experimentos, e outros apresentaram uma forte tendência em visitar plataformas específicas. A prioridade de acesso ao alimento pelas fêmeas adultas foi observada em cinco dos dez grupos estudados.

Embora o desenho experimental tenha sido bem controlado, fatores como a formação dos grupos, a pequena quantidade de alimento disponível e a distância entre as caixas podem ter interferido nos resultados referentes ao uso das informações. Desta forma, o fato dos saguis não terem respondido a alguns experimentos ou mostrarem comportamentos diferentes dos encontrados na natureza pode estar relacionado a fatores do ambiente de cativeiro em que vivem. Na natureza eles normalmente deparam-se com diferentes desafios diários, como a procura e seleção de uma variedade de itens alimentares de acordo com as suas mudanças sazonais, os quais acabam por exigir mais de suas habilidades cognitivas (veja Redshaw & Mallinson, 1991). Além disso, estudos mostram que animais cativos podem apresentar comportamentos estereotipados e anormais não observados em grupos de vida livre devido à falta de estímulo ambiental necessária para prover seu bem estar fisiológico, visto que vivem em ambientes restritos, altamente previsíveis e estruturados e muitas vezes possuem mais

habilidades do que aquelas que podem exercitar em cativeiro (veja Clark, 2011). Quanto ao ambiente social em cativeiro, os níveis de competição e estresse podem ser maiores devido à formação de grupos com indivíduos não aparentados e estranhos. É possível também que as alterações na composição de alguns grupos no decorrer da pesquisa tenham gerado níveis mais elevados de estresse para os animais. Além disso, o fato de muitos grupos serem compostos por um par ou um trio de indivíduos pode não ter fornecido um ambiente favorável para avaliar determinados comportamentos sociais como nos estudos experimentais de campo. Estudos com ênfase no enriquecimento ambiental salientam a importância da qualidade dos recintos do ponto de vista alimentar, ocupacional, estrutural, sensorial e social, visto que a oportunidade de interação com coespecíficos gera um aumento do bem-estar (veja Clark, 2011). Outro fator que pode ser considerado uma limitação do desenho experimental é a influência do possível estresse decorrente dos animais terem ficado presos na caixa-ninho do anoitecer ao amanhecer durante os períodos experimentais. Além dos animais manterem altos níveis de inatividade, a limitação de espaço pode ter aumentado a ansiedade e o estresse (veja Clark, 2011; Maple & Perkins, 1996). Da mesma forma, a proximidade dos recintos e o isolamento de alguns animais são fatores que também podem ter influenciado o bem-estar fisiológico dos sujeitos do estudo (veja Redshaw & Mallinson, 1991).

Já o fato das plataformas terem as caixas dispostas muito próximas umas das outras e a pouca quantidade de banana disponibilizada pode ter influenciado os animais a visitarem as caixas sucessivamente devido a pouca demanda energética exigida e à quantidade de alimento insuficiente para saciar todos os indivíduos do grupo. Um fator que reforça a quantidade insuficiente de alimento disponível nas caixas para alimentar todos os indivíduos do grupo são os dados referentes ao número de indivíduos participantes por sessão juntamente com os dados do número de indivíduos que se alimentaram por sessão (Tabela 2). Estes resultados mostram que, quando os grupos eram compostos por dois indivíduos, normalmente ambos os indivíduos se alimentavam na caixa em uma mesma sessão. Porém, nos grupos compostos por mais de dois indivíduos, o acesso ao alimento normalmente continuou sendo limitado a dois indivíduos, o que algumas vezes resultou em até três indivíduos sem acesso ao alimento e aumentou os níveis de competição, visto que na maioria dos grupos não houve partilha de alimento entre os indivíduos.

No decorrer dos experimentos os saguis se mostraram interessados no aparato experimental, visto que em 2088 sessões ocorreram 9450 inspeções às caixas, onde normalmente mais de um indivíduo inspecionou as caixas. Os resultados das análises quanto à latência mostram que os animais

não perderam o interesse pelo aparato experimental ao longo de todo o estudo, visto que a mesma permaneceu baixa (normalmente menos de 100 segundos) e praticamente constante. Ainda em relação ao desenho experimental, é importante salientar que o tempo de coleta estipulado para cada grupo (10 minutos/sessão) foi adequado para avaliar a resposta dos saguis aos desafios, visto que os resultados do tempo sem visita até o final da sessão (TSV), em geral, se manteve constante ao longo da pesquisa. Desta forma, estes resultados sugerem que sessões de maior duração provavelmente não resultariam em um maior número de inspeções e/ou visitas dos saguis às caixas.

### **Desempenho dos grupos e dos indivíduos quanto ao uso das informações ecológicas**

Como nenhum grupo ou indivíduo obteve um desempenho significativo durante o experimento controle, os resultados deste estudo são fortalecidos, indicando que os animais não utilizaram nenhum outro tipo de informação ambiental não controlada pelo desenho experimental, à semelhança do observado por Bicca-Marques & Garber (2004). Na maioria dos grupos geralmente apenas um indivíduo utilizou eficientemente a informação testada, visto que havia apenas uma caixa com recompensa (exceto no experimento da informação quantitativa) e que normalmente apenas um indivíduo atuou como principal produtor. Com isso, na maioria dos grupos geralmente foram os mesmos indivíduos que utilizaram as informações, quando significativas. Desta forma, este trabalho mostra que estudos cognitivos com grupos sociais devem levar em consideração a possível influência da competição pelos mesmos recursos (no caso, as recompensas alimentares). Aspectos do desenho experimental, tais como a quantidade de alimento disponível e a distância entre os locais de alimentação (caixas) podem ter afetado a identificação de algumas habilidades dos saguis, uma vez que resultados negativos não necessariamente indicam a incapacidade dos animais em utilizar as informações testadas (veja Kamil, 1994).

Apesar de vários estudos, tanto na natureza (entre áreas ou dentro de parcelas de alimentação com diferentes escalas espaciais) quanto em cativeiro, evidenciarem a capacidade do uso da informação espacial por diferentes espécies de primatas (Bicca-Marques & Garber, 2004 - *Saguinus imperator imperator* e *Saguinus fuscicollis weddelli*; De Lillo *et al.*, 1997 - *Cebus apella*<sup>1</sup>; Garber, 1989 – *Saguinus mystax* e *Saguinus fuscicollis*; Garber & Dolins, 1996 - *Saguinus mystax*; Garber & Paciulli, 1997 - *Cebus capucinus*; Gaudio & Snowdon, 2008 - *Saguinus oedipus*; Gibeault &

---

<sup>1</sup>Como *Cebus apella* foi dividido em sete espécies e *Saimiri sciureus*, em cinco espécies, não é possível identificar a espécie-alvo de estudos em cativeiro.

MacDonald, 2000 - *Gorilla gorilla gorilla*; Janmaat *et al.*, 2006 - *Cercocebus atys atys* e *Lophocebus albigena johnstoni*; Janson, 1996, 1998 - *Cebus nigrurus*; MacDonald, 1994 - *Gorilla gorilla gorilla*; MacDonald & Agnes, 1999 - *Pongo pygmaeus abelii*; MacDonald & Wilkie, 1990 - *Cercopithecus ascanius whitesidei*; MacDonald *et al.*, 1994 - *Callithrix jacchus*; Menzel, 1973 - *Pan troglodytes*; Menzel, 1991 - *Macaca fuscata*; Menzel & Juno, 1985 - *Saguinus fuscicollis*; Nunes, 2006 - *Callithrix penicillata* x *Callithrix jacchus*; Platt *et al.*, 1996 - *Leontopithecus rosalia* e *Callithrix kuhlii*), no presente estudo, apenas quatro grupos de *C. penicillata* utilizaram a informação referente à localização dos recursos alimentares durante o forrageio. A não utilização da informação pela maior parte dos grupos deste estudo pode ter sido influenciada pelo uso de estratégias de forrageio individuais alternativas. É importante lembrar ainda que o desenho experimental utilizado neste estudo simula um tempo de retenção de memória (intervalos entre as sessões) de 24 horas e, segundo Platt *et al.* (1996), os saguis apresentam uma maior habilidade de armazenar a informação espacial em curtos intervalos de tempo (5 min.). Desta forma, visto que os saguis apresentam uma memória de curto prazo, o desempenho destes animais em intervalos maiores, tais como o deste estudo, tende a ser menor. Roberts *et al.* (1993) em um estudo com macacos-de-cheiro (*Saimiri sciureus*<sup>1</sup>) em cativeiro, também não encontraram evidência do uso da informação espacial. No entanto, tal estudo, apesar de ser realizado em laboratório, também utilizou escalas espaciais maiores (24 horas) entre as parcelas de alimentação. Já em relação ao uso da informação espacial em nível de indivíduo, cinco saguis, de diferentes grupos, apresentaram um desempenho significativamente acima do acaso para localizar o local com alimento.

Dos quatro grupos que utilizaram a informação espacial, apenas três aplicaram uma regra “win-return” para retornar às caixas com recompensa. Vários estudos, tanto na natureza quanto em cativeiro e em diferentes escalas espaciais, sugerem o uso desta regra por diferentes espécies de primatas, nos casos onde a informação espacial é confiável ao longo do tempo (Azevedo, 2006; Bicca-Marques, 2005; Garber & Dolins, 1996; Garber & Paciulli, 1997; Gomes, 2006; Gomes & Bicca-Marques, 2012; MacDonald, 1994; MacDonald & Agnes, 1999; MacDonald & Wilkie, 1990; MacDonald *et al.*, 1994; Menzel & Juno, 1982; Nunes, 2006). MacDonald *et al.* (1994) sugerem que os primatas podem ter preferência pela adoção de regras particulares, sendo que para os saguis (*Callithrix jacchus*), a regra “win-return” pode ser mais adotada. Bicca-Marques (2005) também observou a adoção da regra “win-return” em saúins (*Saguinus imperator imperator* e *S. fuscicollis weddelli*) e zogue-zogues (*Callicebus cupreus*) devido a esta regra ser mais adaptada ao padrão de frutificação das espécies exploradas por

estes macacos. Por outro lado, a adoção de uma regra “win-shift” foi observada em *Saguinus* na natureza (Garber, 1989) e em *Cercopithecus* em um estudo em cativeiro (MacDonald & Wilkie, 1990), quando os recursos eram escassos e com taxa de renovação lenta. Desta forma, tem sido sugerido que a escolha das regras de forrageio é influenciada pelas características das árvores de alimentação utilizadas pelas diferentes espécies de primatas (veja Bicca-Marques, 2005).

Estudos com diferentes espécies de primatas em cativeiro sugerem que os animais apresentam uma tendência em utilizar uma regra que minimiza a distância total percorrida entre os locais de alimentação (estratégia da mínima distância) e, conseqüentemente, diminui os gastos energéticos da locomoção (De Lillo *et al.*, 1997 – *Cebus apella*; Garber, 1989 – *Saguinus mystax* e *S. fuscicollis*; Gibeault & MacDonald, 2000 – *Gorilla gorilla gorilla*; MacDonald, 1994 – *Gorilla gorilla gorilla*; MacDonald & Agnes, 1999 – *Pongo pygmaeus abelii*; MacDonald & Wilkie, 1990 – *Cercopithecus ascanius whitesidei*; MacDonald *et al.*, 1994 – *Callithrix jacchus*; Menzel, 1973 – *Pan troglodytes*). Nestes estudos, os autores observaram que os animais se deslocavam entre os locais de alimentação adjacentes, independente do arranjo ser reto ou circular. No caso dos grupos de saguis do presente estudo, as caixas de alimentação eram dispostas uma ao lado da outra e a distância entre elas era de apenas 5 cm, cujo gasto energético necessário para se deslocar entre as caixas era provavelmente insignificante. Desta forma, a ordem de visitação das caixas pode ter sido influenciada pelo arranjo espacial das caixas na plataforma, favorecendo os animais a utilizarem rotas individuais de transição consistentes entre as caixas. Isto foi observado em indivíduos de alguns grupos, os quais visitaram as caixas em sequência conforme a sua chegada à plataforma.

Quanto à utilização da dica visual para a localização de alimentos próximos, resultados similares foram observados em estudos realizados com diferentes espécies de primatas (Azevedo, 2006 – *Saguinus bicolor*; Bicca-Marques & Garber, 2004 – *Saguinus imperator imperator* e *Saguinus fuscicollis weddelli*; Gomes, 2006 – *Cebus nigrurus*; Janson, 1998 – *Cebus nigrurus*; Menzel, 1996 – *Macaca fascicularis*; Menzel & Juno, 1982 – *Saguinus fuscicollis*; Nunes, 2006 – híbridos de *Callithrix penicillata* x *Callithrix jacchus*). Apenas um grupo de *C. penicillata* não obteve um desempenho significativo no uso desta dica, e cinco indivíduos pertencentes a diferentes grupos mostraram uma habilidade na utilização da visão para identificar o local com alimento. No entanto, o desenho experimental pode ter facilitado o uso desta dica, uma vez que os animais necessitavam apenas identificar a caixa que continha o alimento, visível fora do copo, pois as bananas inacessíveis nas CSRs estavam dentro do copo. Com isso, os saguis não precisavam diferenciar entre algo comestível e

não comestível, utilizando a visão apenas para identificar a presença do alimento. Na natureza, tal dica tem sido utilizada tanto para identificar locais de alimentação em distâncias limitadas, devido ao dossel das árvores, quanto para identificar itens comestíveis ou não e a maturidade dos mesmos, além de servir para a identificação de predadores e ser utilizada na vigilância. Desta forma, o desenho experimental permitiu a análise apenas da identificação dos locais com alimento durante este experimento.

Os três experimentos testando o uso de dicas associativas também exploraram o uso da informação visual, uma vez que os animais necessitavam identificar a presença ou não do(s) bloco(s) e associá-la visualmente às caixas com ou sem recompensa. Nenhum grupo associou a presença de uma dica associativa (bloco verde) ao local com alimento. Resultados semelhantes foram observados por Bicca-Marques (2000) em dois grupos de *Saguinus imperator imperator*, dois grupos de *S. fuscicollis weddelli* e um grupo de *Callicebus cupreus* de vida livre, os quais não mostraram evidências consistentes em associar a presença de um bloco branco (7,0x4,5x4,5 cm) à presença de alimento em plataformas de alimentação. Porém, em outro experimento onde o autor fixou um bloco amarelo maior (18,0x7,0x7,0 cm) nas plataformas com recompensa, um grupo de *S. imperator* mostrou um desempenho significativo para localizar o alimento com base nesta dica. O esperado, tendo como base as características morfológicas e ecológicas das espécies, era que *S. fuscicollis* tivesse uma maior capacidade em utilizar esta dica, devido ao fato deles serem mais manipulativos durante o forrageio por insetos. Porém, resultados contraditórios foram observados, ressaltando a possibilidade da influência de outros fatores ecológicos durante a exploração dos recursos (Bicca-Marques, 2000). Garber & Paciulli (1997), por sua vez, observaram a utilização de dicas sinalizando os locais com alimento em *Cebus capucinus*, e atribuíram o desempenho significativo dos animais ao comportamento de forrageio extrativo característico desta espécie.

As análises de desempenho individual mostram que apenas um sagui (grupo I: ROSA) parece ter usado o bloco verde como dica da presença de alimento na CR. Devido ao fato de *C. jacchus* e *C. penicillata* serem altamente exsudatívoros (Rylands & Faria, 1993), era esperado que os animais dos grupos de estudo utilizassem as dicas indicando os locais de alimento. Isto porque na natureza estes animais que vivem em áreas consideravelmente pequenas (0,5 a 3,5 ha; Faria, 1986; Rylands & Faria, 1993; Stevenson & Rylands, 1988) retornam às árvores para a extração de goma várias vezes ao dia (veja Platt *et al.*, 1996), e possivelmente, usam os buracos deixados nas árvores como uma dica da ocorrência de alimento no local (Stevenson & Rylands, 1988). Porém, os resultados não evidenciaram

essa relação. Um fator que pode ter influenciado a não utilização desta dica diz respeito ao desenho experimental. Primeiro, porque o tamanho do bloco (7x4x4 cm), apesar de pequeno, pode ter sido grande quando comparado à entrada das caixas. Assim, como os blocos eram fixos na plataforma muito próximos à entrada das caixas, os animais podem ter evitado a inspeção na CR no início das sessões, devido ao acesso às outras caixas (CSRs) ser mais fácil.

Por outro lado, os resultados obtidos no experimento testando a ausência de um sinal podem ser interpretados da mesma forma. O desempenho significativo na análise da primeira inspeção de sete grupos pode ser devido ao fato dos animais estarem visitando a CR por ser de mais fácil acesso, não tendo nenhum obstáculo dificultando a sua entrada, ou porque a ausência da dica representa uma informação mais saliente e ecologicamente relevante em algumas situações de forrageio. Durante este experimento, cinco indivíduos selecionaram a caixa sem bloco (CR) com um desempenho acima do acaso.

Quanto ao experimento testando a diferença na cor dos sinais indicando o local com alimento, os resultados mostram que dois grupos (um de *C. penicillata* e outro de *C. jacchus*) parecem ter utilizado eficientemente esta dica. Resultados semelhantes quanto ao uso de cores para a seleção de locais de alimento foram observados em *Saguinus midas* e *Cebus capucinus* (Garber *et al.*, 1993). Savage *et al.* (1987) observaram que *Saguinus oedipus* pode diferenciar a coloração de frutos maduros e imaturos comuns à sua dieta em ambiente natural. Por outro lado, Platt *et al.* (1996) observaram que *Callithrix kuhlii* e *Leontopithecus rosalia* não tiveram um desempenho significativo para localizar o alimento quando a tarefa era baseada apenas na cor. Visto que apenas dois grupos apresentaram um desempenho significativo, o qual foi confirmado em apenas um grupo na análise da primeira inspeção, os resultados do presente estudo sugerem que diferenças na coloração podem ser dicas menos salientes e/ou que a habilidade para relacionar a coloração dos blocos e as diferenças entre as tonalidades com a presença/ausência de alimento pode requerer um tempo de aprendizado mais longo para os saguis. As análises das rotas individuais de forrageio ao longo do estudo reforçam isto, uma vez que os saguis dos grupos que tiveram um desempenho significativo neste experimento mantiveram um padrão similar ao utilizado em outros experimentos nos quais as dicas não foram utilizadas (veja Anexo IV). Nas análises individuais nenhum indivíduo utilizou esta dica. Apesar de apenas um macho ter apresentado desempenho significativo considerando um acaso de 5%, o desempenho deste indivíduo passa a ser ao acaso ao se considerar um p-crítico corrigido. A comparação desta habilidade entre os sexos não evidenciou diferenças.

Em relação ao uso da outra dica sensorial testada, o olfato, apenas um grupo de *Callithrix penicillata* apresentou um desempenho significativamente acima do esperado em ambas as análises. Tal resultado significativo corrobora os achados de alguns estudos com primatas diurnos em diferentes escalas de distância (Azevedo, 2006 – *Saguinus bicolor*; Hübener & Laska, 1998 – *Macaca nemestrina*; Hudson *et al.*, 1992; Laska *et al.*, 1996 – *Saimiri sciureus*), os quais mostram uma utilização eficiente desta dica durante o forrageio. Porém, o desempenho ao acaso da maioria dos grupos e indivíduos neste experimento está de acordo com os resultados de outros estudos com diferentes espécies de primatas diurnos (Bicca-Marques, 2000 - *Saguinus fuscicollis weddelli* e *Callicebus cupreus*; Garber & Dolins, 1996 – *Saguinus mystax*; Gomes, 2006 – *Cebus nigritus*; Janmaat *et al.*, 2006 – *Cercocebus atys atys* e *Lophocebus albigena johnstoni*; Nunes, 2006 – híbridos de *Callithrix penicillata* x *Callithrix jacchus*; Platt *et al.*, 1996 – *Callithrix kuhlii*). Tem sido sugerido que o uso da informação olfativa pode ter sido uma adaptação para o forrageio noturno, visto que as moléculas de cheiro dos alimentos são mais salientes que as dicas visuais sob condições de baixa luminosidade, devido às diferenças de temperatura e umidade. Desta forma, devido à diminuição das estruturas olfativas nos primatas diurnos, alguns estudos sugerem que o olfato apresenta uma menor importância para os primatas diurnos durante o forrageio (Bicca-Marques & Garber, 2004; Bolen & Green, 1997; Garber & Dolins, 1996). No entanto, Hudson *et al.* (1992) enfatizaram, em um estudo com macacos-de-cheiro, que devido ao alto desempenho destes animais e as capacidades olfativas bem desenvolvidas, o olfato pode ter um papel significativo até então subestimado no comportamento de forrageio desta espécie. Contudo, é importante salientar que a escala de distância utilizada pelos autores foi muito pequena (inspeção de alimento em um único local; micro-escala), ainda menor que a metodologia utilizada neste estudo (escolha de alimento em uma parcela alimentar; pequena escala). Segundo Gomes & Bicca-Marques (2012), as diferentes escalas espaciais (grande escala – procura de alimento entre parcelas de alimentação, pequena escala e micro-escala) utilizadas durante as tarefas de forrageio representam desafios cognitivos variáveis, uma vez que a utilidade das informações ecológicas e dicas perceptivas variam com a distância do alimento. Assim, enquanto alguns estudos relatam a utilidade da informação espacial em grande e em pequena escala, outros estudos mostram a utilização eficiente das dicas visuais em pequena e em micro-escala, e das dicas olfativas, por sua vez, apenas em micro-escala. Conseqüentemente, o olfato parece desempenhar um papel secundário no forrageio dos saguis, uma vez que os resultados sugerem que ele não é uma dica saliente, mesmo para a identificação de locais de alimento próximos como as caixas de alimentação utilizadas neste estudo.

A capacidade de diferenciar quantidades de alimento foi comprovada em dois grupos de *Callithrix penicillata*, corroborando os achados de vários estudos com diferentes espécies de primatas que sugerem uma utilização eficiente desta informação durante o forrageio (Andrews, 1988 – *Callicebus moloch*, *Saimiri sciureus*; Azevedo, 2006 – *Saguinus bicolor*; Beran *et al.*, 2008 – *Pan troglodytes*; Garber & Dolins, 1996 – *Saguinus mystax*; Garber & Paciulli, 1997 – *Cebus capucinus*; Janson, 1996 – *Cebus nigrinus*; MacDonald & Agnes, 1999 - *Pongo pygmaeus abelii*). Apesar de grande parte dos grupos de estudo mostrar apenas uma habilidade em integrar a informação espacial com a informação de quantidade de alimento nas caixas, a sequência de primeiras inspeções dos grupos mostra uma tendência crescente quanto à seleção da CR com maior quantidade de alimento (três rodela de banana). Esta análise torna-se importante para entendimento do desempenho dos animais, pois complementa a análise anterior refletindo também que o tempo necessário para o aprendizado para cada animal pode variar. Tendo como base os resultados do grupo F, por exemplo, o qual não obteve um desempenho significativo nem na seleção da CR dentre as demais caixas (probabilidade de 20%), pode-se concluir previamente que estes animais não utilizaram esta dica. Porém, a sequência de inspeções destes animais mostra que as inspeções à CR com maior quantidade de alimento se concentraram no final do experimento, o que permite inferir que eles estariam aprendendo, porém, necessitavam de um maior período de tempo para a realização da tarefa ou o desafio em questão apresentava uma maior dificuldade para estes animais.

### **Hierarquia de dominância**

Conforme esperado, nos grupos compostos por mais indivíduos a frequência de comportamentos agonísticos foi maior, principalmente em relação à competição pelo alimento. Apenas em um grupo de *Callithrix penicillata* foram observadas perseguições, as quais ocorreram em situações onde o macho adulto tentava roubar o alimento da fêmea adulta. Lopes (2002) também observou alguns casos de comportamentos agonísticos onde um indivíduo perseguia outro e afugentava-o. Estes resultados corroboram os achados de alguns estudos que mostram que quanto maior o número de indivíduos no grupo, maior é a competição e os níveis de agressão em contexto alimentar (Lopes, 2002; Tardif & Richter, 1981), visto que muitas vezes um indivíduo pode monopolizar o acesso a um recurso comum através da utilização de comportamentos agressivos (Silk, 1987). Além disso, a pouca disponibilidade de alimento durante os experimentos provavelmente

aumentou os níveis de agressão e competição nos grupos compostos por mais de dois indivíduos, visto que geralmente apenas dois animais conseguiam se alimentar por sessão (Tabela 2).

Outro fator que deve ser considerado quanto aos comportamentos agonísticos dos animais é em relação ao ambiente do cativeiro. Visto que os saguis de vida livre vivem em grupos com alto grau de parentesco onde os níveis de tolerância social são altos e os comportamentos agressivos são relativamente raros (Digby *et al.*, 2010; Stevenson & Rylands, 1988), a ocorrência de comportamentos agressivos em alguns grupos pode ter decorrido da sua composição, pois os grupos em cativeiro muitas vezes são compostos por indivíduos estranhos e não aparentados. Durante o estudo, para evitar a ocorrência de lesões sérias, e mesmo, o óbito, alguns indivíduos foram retirados de dois grupos pelos responsáveis técnicos do criadouro devido às agressões que vinham recebendo. Como os animais eram mantidos em recintos cúbicos e os animais conseguiam manter contato com grupos adjacentes, o arranjo dos recintos também pode ter favorecido a ocorrência de comportamentos agressivos, uma vez que os animais não tinham para onde fugir durante as brigas, ficando na maioria das vezes encurralados.

### **Estratégias individuais de forrageio e sua relação com o uso das informações**

Em geral, os indivíduos alternaram a utilização das estratégias de produtor e usurpador durante o forrageio, apresentando diferenças quanto ao investimento na procura por alimento. A flexibilidade quanto ao uso das informações ecológicas e sociais foi observada em grande parte dos indivíduos dos grupos, onde, dependendo da condição testada, um mesmo indivíduo alternava o uso das estratégias. Estes resultados corroboram os resultados de Bicca-Marques & Garber (2005) e Garber *et al.* (2009), os quais mostram que, dependendo da informação disponível, o investimento na procura por alimento pelos indivíduos pode variar.

Segundo Bicca-Marques (2003) e Bicca-Marques & Garber (2005), a posição hierárquica dos indivíduos também influencia o comportamento de forrageio, onde em *Saguinus* spp. os indivíduos dominantes tendem a adotar uma estratégia de usurpador, ao contrário dos indivíduos subordinados, que mostram uma maior tendência em produzir. Corroborando estes achados, um grupo de *Callithrix penicillata* mostrou uma maior utilização da estratégia de usurpador pelos indivíduos dominantes do grupo, enquanto os subordinados adotaram uma estratégia de produtor na maior parte dos experimentos. Resultados contrastantes foram encontrados em alguns grupos de *C. penicillata* e em um grupo híbrido de *C. penicillata* x *C. kuhlii*, onde os indivíduos dominantes normalmente adotaram

uma estratégia de produtor, enquanto a maioria dos subordinados alternou bastante o uso destas estratégias ou, preferencialmente, adotou uma estratégia de usurpador. Nunes (2006), em um trabalho com híbridos de *Callithrix penicillata* x *Callithrix jacchus* introduzidos de vida livre, também observou os indivíduos dominantes agindo como produtores e os subordinados adotando uma estratégia de usurpador.

No entanto, alguns indivíduos que adotaram principalmente uma estratégia de usurpador não necessariamente usurparam o alimento de outros, sendo classificados como usurpadores devido à maior latência das visitas em relação aos demais membros do grupo, muitas vezes por terem uma menor posição hierárquica. Isto pode ser observado, por exemplo, em relação a alguns indivíduos dos grupos A, G e L. No caso do grupo A, a fêmea adulta VMLA, que agiu principalmente como usurpadora em todos os experimentos separadamente, apresentou uma latência significativamente maior e era subordinada em relação aos demais membros do grupo. No grupo G, o mesmo pode ser observado em relação ao macho adulto VDAM. No grupo L, o baixo status social do macho adulto VDVM, que usurpou em todos os experimentos que participou, refletiu também em uma menor quantidade de visitas e inspeções às caixas, pois muitas vezes quando ele tentava visitar a plataforma, era suplantado pelas fêmeas adultas. É possível que a quantidade de alimento insuficiente para saciar todos os indivíduos do grupo tenha resultado em um maior investimento na procura ativa por alimento pelos indivíduos dominantes dos grupos. No entanto, nos grupos B, E e G, alguns indivíduos de menor classe social normalmente chegaram primeiro à plataforma para inspecionar as CRs, comportamento que reflete o uso de uma estratégia que garantia o acesso ao alimento antes dos indivíduos dominantes chegarem.

Para grande parte dos grupos foi comprovada a existência da “vantagem do descobridor”, onde os indivíduos que inspecionaram as CRs tiveram um maior sucesso no forrageio em relação à quantidade de alimento obtida quando comparados aos indivíduos que visitaram as CRs posteriormente (usurpadores). Tais resultados corroboram os de Bicca-Marques & Garber (2005) e Gomes (2006). A adoção de uma estratégia de procura ativa por alimento afetou positivamente o sucesso dos indivíduos, porém, isto não foi observado em todos os grupos e indivíduos. Em geral, a parte do alimento consumido pelo descobridor foi maior no experimento com duas CRs, devido à monopolização do recurso pelos indivíduos dominantes que muitas vezes visitavam a CR com maior quantidade de alimento e consumiam mais de uma rodela de banana. Porém, apesar da quantidade absoluta de alimento ingerido ter sido maior, a proporção de alimento encontrado e ingerido pelos

produtores (“parte do descobridor”) normalmente foi menor no experimento da informação quantitativa (duas CRs) quando comparado aos demais, resultando muitas vezes em uma maior ingestão de alimento por alguns indivíduos subordinados. Tal resultado era esperado devido à maior quantidade de alimento e menor chance de monopolização dos recursos, mesmo considerando a pequena quantidade de alimento (quatro rodela de banana) oferecida nas caixas. Estes resultados corroboram os de Vickery *et al.* (1991), Ranta *et al.* (1996) e Barta & Giraldeau (1998) os quais salientam que quanto menor é a parte do descobridor, maior é a chance dos usurpadores terem acesso aos recursos. No entanto, nos experimentos restantes, nos quais havia apenas uma CR, os indivíduos dominantes apresentaram maiores proporções de ingestão alimentar quando comparados aos subordinados, devido à maior chance de monopolização dos recursos.

### **Prioridade de acesso ao alimento**

Os resultados obtidos neste estudo sugerem a existência de prioridade de acesso ao alimento pela fêmea adulta em relação ao macho em cinco grupos de estudo (dois grupos de *Callithrix penicillata*, dois grupos de *C. jacchus* e um grupo híbrido de *C. penicillata* x *C. kuhlii*), três dos quais eram representados por casais. Nos grupos maiores, por sua vez, esta prioridade não foi observada, possivelmente por um aumento na competição pelos recursos escassos disponibilizados em cada sessão. Por outro lado, Cirne & Bezerra (1997) observaram que ambos os indivíduos de casais adultos de *C. jacchus* cativos e sem filhotes podem apresentar níveis maiores de comportamentos agressivos e gastar mais tempo se alimentando. Lopes (2002) em um estudo com *C. jacchus* e Box (1997) com *Callithrix* spp. e *Saguinus* spp., observaram que as fêmeas adultas tem acesso preferencial ao alimento durante todo o período reprodutivo, devido aos gastos energéticos da reprodução. Tardif & Richter (1981) também observaram uma prioridade de acesso ao alimento pelas fêmeas adultas em *C. jacchus* e *Saguinus oedipus*.

### **Considerações Finais**

Estudos sobre o comportamento de forrageio de primatas contribuem tanto para a conservação e manejo das espécies, quanto para o esclarecimento dos processos de aprendizado e memória relacionados à adaptação ao meio ambiente em que vivem. Tem sido sugerido que os saguis possuem habilidades cognitivas avançadas em relação à capacidade de armazenar as informações ecológicas e sociais durante a tomada de decisões de forrageio, salientando suas habilidades devido ao tipo de dieta

(que inclui uma grande quantidade de exsudados) e a capacidade adaptativa a ambientes extremos, a qual muitas vezes é associada à gomivoria. Desta forma, muitos estudos com *Calitriquíneos*, tanto na natureza quanto em cativeiro, têm sido realizados por estas espécies representarem bons modelos para o estudo dos processos cognitivos.

No presente estudo, o desenho experimental se mostrou adequado para testar o uso das informações ecológicas e sociais e das estratégias e rotas pelos saguis durante o forrageio. Os resultados da latência e do TSV sugerem a habituação dos animais à plataforma de alimentação e sua associação como local de alimentação. Porém, o fato de alguns indivíduos não terem respondido adequadamente aos desafios apresentados nesta pesquisa sinaliza a necessidade de mudanças no desenho experimental, entre elas a eliminação da manutenção dos animais nas caixas-ninho durante a noite visando reduzir uma possível influência do estresse em seu desempenho. Além disso, para um melhor entendimento do comportamento dos saguis, sugere-se uma maior atenção para a composição dos grupos e o manejo dos animais em cativeiro. O tamanho relativo dos recintos em relação ao número de animais é outro fator relevante, visto que os comportamentos agressivos e competitivos foram maiores em grupos com mais indivíduos, o que também pode resultar em um aumento nos níveis de estresse dos animais.

Em geral, os indivíduos de *C. penicillata* e os híbridos de *C. penicillata* x *C. kuhlii* se mostraram capazes em utilizar a informação espacial e adotaram uma regra “win-return” para localizar o(s) local(is) com alimento. Já a informação visual foi utilizada pelas diferentes espécies estudadas tanto em nível de grupo quanto de indivíduo, mostrando ser uma dica eficiente utilizada por esses animais durante o forrageio. Quanto ao uso de dicas associativas, apesar de alguns grupos apresentarem desempenhos significativos em pelo menos um dos três experimentos testados, novos estudos necessitam ser realizados a fim de inferir a utilização destas associações pelos saguis, uma vez que foram poucos os indivíduos que utilizaram tais dicas. O olfato, assim como para outras espécies, parece desempenhar um papel secundário durante o forrageio, visto que apenas um indivíduo da espécie *C. penicillata* utilizou de forma eficiente esta dica. Por fim, há evidência de que os saguis foram capazes de selecionar os locais de alimentação com base na quantidade de alimento disponível.

Os resultados obtidos quanto à dominância da fêmea adulta e sua potencial prioridade de acesso ao alimento salientam a variabilidade existente nas espécies estudadas, uma vez que em apenas três grupos foi comprovada a dominância da fêmea adulta em relação aos machos, e em cinco grupos a fêmea mostrou ter acesso preferencial ao alimento. O investimento na procura por alimento variou

entre os indivíduos, não sendo possível identificar um padrão consistente de adoção das estratégias de produtor e usurpador em relação ao sexo, à idade ou à posição hierárquica. A ordem de chegada dos indivíduos às caixas com recompensa influenciou a quantidade de alimento ingerida, salientando a vantagem do descobridor e o benefício da adoção da estratégia de produtor. Quanto ao uso de rotas individuais de forrageio, a maioria dos animais repetiu as rotas ou visitou as caixas em sequência de acordo com a sua chegada na plataforma. No entanto, tal resultado pode ter sido influenciado pelo arranjo e proximidade das caixas de alimentação, os quais não exigiam um gasto energético considerável dos animais para visitar todas as opções.

Em suma, este estudo permitiu confirmar a saliência de algumas habilidades cognitivas dos saguis durante o forrageio e indicar a importância do desenho experimental para evitar que fatores do ambiente de cativeiro, tais como a proximidade dos recintos, as limitações de espaço, a formação e as alterações na composição dos grupos e os níveis de competição e estresse, possam interferir no desempenho dos animais em testes cognitivos. Trabalhos futuros que apresentem um maior controle da influência destes fatores externos são necessários para confirmar ou desvendar as habilidades cognitivas empregadas pelos saguis (*Callithrix* spp.) durante o forrageio e, desta forma, contribuir para o entendimento da evolução da inteligência nos primatas.

## Referências Bibliográficas:

- Abbott DH (1984) Behavioral and physiological suppression of fertility in subordinate marmoset monkeys. *American Journal of Primatology* 6(3): 169-186.
- Abbott DH, Barrett J & George LM (1993) Comparative aspects of the social suppression of reproduction in female marmosets and tamarins. In: Rylands AB (ed.) *Marmosets and Tamarins: Systematics, Behaviour and Ecology*. Oxford University Press, Oxford, pp. 152-163.
- Andrews MW (1988) Selection of food sites by *Callicebus moloch* and *Saimiri sciureus* under spatially and temporally varying food distribution. *Learning and Motivation* 19: 254-268.
- Anzenberger G (1985) How strangers encounters of common marmosets (*Callithrix jacchus jacchus*) are influenced by family members: the quality of behavior. *Folia Primatologica* 45(3-4): 204-224.
- Ayres M, Ayres Jr M, Ayres DL & Santos AS (2007) *Bio Estat 5.0 – Aplicações Estatísticas nas Áreas das Ciências Biológicas e Médicas*. Instituto de Desenvolvimento Sustentável Mamirauá, MCT, CNPq, Belém, Pará.
- Azevedo RB (2006) *Ecologia cognitiva e forrageio social em Saguinus bicolor (Spix, 1823)*. Dissertação de Mestrado, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS, Brasil.
- Barnard CJ & Sibly RM (1981) Producers and scroungers: A general model and its application to captive flocks of house sparrows. *Animal Behaviour* 29: 543-550.
- Barta Z & Giraldeau LA (1998) The effect of dominance hierarchy on the use of alternative foraging tactics: a phenotype limited producing-scrounging game. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 42: 217-223.
- Barton RA (1996) Neocortex size and behavioural ecology in primates. *Proceedings of the Royal Society of London B* 263: 173-177.
- Barton RA (1998) Visual specialization and brain evolution in primates. *Proceedings of the Royal Society of London B* 265: 1933-1937.
- Barton RA (2004) Binocularity and brain evolution in primates. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 101(27): 10113-10115.
- Beran MJ, Evans TA & Harris EH (2008) Perception of food amounts by chimpanzees based on the number, size, contour length and visibility of items. *Animal Behaviour* 75: 1793-1802.
- Bicca-Marques JC (2000) *Cognitive aspects of within-patch foraging decisions in wild diurnal and nocturnal New World monkeys*. PhD thesis, University of Illinois, Urbana.

- Bicca-Marques JC (2003) Sexual selection and the evolution of foraging behavior in male and female tamarins and marmosets. In: Jones CB (ed) *Sexual Selection and Reproductive Competition in Primates: New Perspectives and Directions*. American Society of Primatologists, Norman, pp. 455-475.
- Bicca-Marques JC (2005) The win-stay rule in within-patch foraging decisions in free-ranging titi monkeys (*Callicebus cupreus cupreus*) and tamarins (*Saguinus imperator imperator* and *S. fuscicollis weddelli*). *Journal of Comparative Psychology* 119(3): 343-351.
- Bicca-Marques JC & Garber PA (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 JC & Garber PA (2005) Use of social and ecological information in tamarin foraging decisions. *International Journal of Primatology* 26: 1321-1344.
- Bicca-Marques JC & Nunes AM (2007) Regras individuais de forrageio em batedores de *Saguinus imperator imperator* e *Saguinus fuscicollis weddelli*. In: Bicca-Marques JC (ed.) *A Primatologia no Brasil*, vol. 10. Sociedade Brasileira de Primatologia, Porto Alegre, RS, pp. 547-563.
- Bicca-Marques JC, Silva VM & Gomes DF (2006) Ordem Primates. In: Reis NR, Peracchi, AL, Pedro WA & Lima IP (eds.) *Mamíferos do Brasil*. Londrina, Paraná, pp. 101-148.
- Bolen RH & Green SM (1997) Use of olfactory cues in foraging by owl monkeys (*Aotus nancymai*) and capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Journal of Comparative Psychology* 111(2): 152-158.
- Box HO (1997) Foraging strategies among male and female marmosets and tamarins (Callitrichidae): News perspectives in an underexplored area. *Folia Primatologica* 68(3-5): 296-306.
- Box H, Yamamoto ME & Lopes FA (1999) Gender differences in marmosets and tamarins: Responses to food tasks. *International Journal of Primatology* 12(2): 59-70.
- Byrne RW (1995) Primate cognition: Comparing problems and skills. *American Journal of Primatology* 37: 127-141.
- Byrne RW (2000) Evolution of primate cognition. *Cognitive Science* 24: 543-570.
- Byrne RW & Corp N (2004) Neocortex size predicts deception rate in primates. *Proceedings of the Royal Society of London B* 271(1549): 1693-1699.
- Byrne RW & Whiten A (1992) Cognitive evolution in primates: Evidence from tactical deception. *Man, New Series* 27(3): 609-627.
- Cirne MFC & Bezerra HM (1997) O comportamento agonista intersexos em função do acesso ao alimento em pares de saguis (*Callithrix jacchus*). In: Sousa MBC & Menezes AAL (eds.) *A Primatologia no Brasil*, vol. 6. EDUFRN/SBPr, Natal, pp: 109-122.

- Clark FE (2011) Great ape cognition and captive care: Can cognitive challenges enhance well-being? *Applied Animal Behaviour Science* 135: 1-12.
- Clutton-Brock TH & Harvey PH (1976) Evolutionary rules and primate societies. In: Bateson PPG & Hinde RA (eds.) *Growing Points in Ethology*. Cambridge University Press, Cambridge, pp: 195-237.
- Clutton-Brock TH & Harvey PH (1980) Primates, brains and behaviour. *Journal of Zoology* 190(3): 309-323.
- Cunningham E & Janson CH (2007) A socioecological perspective on primate cognition, past and present. *Animal Cognition* 10: 273-281.
- De Lillo C, Visalberghi E & Aversano M (1997) The organization of exhaustive searches in a patchy space by capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Journal of Comparative Psychology* 111(1): 82-90.
- Deaner RO, van Schaik CP & Johnson V (2006) Do some taxa have better domain-general cognition than others? A meta-analysis of nonhuman primate studies. *Evolutionary Psychology* 4: 149-196.
- Di Bitetti MS & Janson CH (2001) Social foraging and the finder's share in capuchin monkeys, *Cebus apella*. *Animal Behaviour* 62: 47-56.
- Digby LJ & Barreto CE (1993) Social organization in a wild population of *Callithrix jacchus*. *Folia Primatologica* 61: 123-134.
- Digby LJ & Ferrari SF (1994) Multiple breeding females in free-ranging groups of *Callithrix jacchus*. *International Journal of Primatology* 15(3): 389-397.
- Digby LJ, Ferrari SF & Saltzman W (2010) Callitrichines: The role of competition in cooperatively breeding species. In: Campbell CJ, Fuentes A, MacKinnon KC, Bearder SK & Stumpf RM (eds.) *Primates in Perspective*, 2<sup>nd</sup> ed. Oxford University Press, New York, pp. 91-107.
- Dominy NJ, Garber PA, Bicca-Marques JC & Azevedo-Lopes MAO (2003a) Do female tamarins use visual cues to detect fruit rewards more successfully than do males? *Animal Behaviour* 66: 829-837.
- Dominy NJ & Lucas PW (2001) Ecological importance of trichromatic vision to primates. *Nature* 410: 363-366.
- Dominy NJ & Lucas PW (2004) Significance of color, calories, and climate to the visual ecology of Catarrhines. *American Journal of Primatology* 62: 189-207.
- Dominy NJ, Lucas PW, Osorio D & Yamashita N (2001) The sensory ecology of primate food perception. *Evolutionary Anthropology* 10: 171-186.
- Dominy NJ, Svenning J & Li W (2003b) Historical contingency in the evolution of primate color vision. *Journal of Human Evolution* 44: 25-45.

- Drapier M, Ducoing AM & Thierry B (1999) An experimental study of collective performance at a foraging task in Tonkean macaques. *Behaviour* 136(1): 99-117.
- Dunbar RIM (1992) Neocortex size as a constraint on group-size in primates. *Journal of Human Evolution* 22: 469-493.
- Dunbar RIM (1998) The social brain hypothesis. *Evolutionary Anthropology* 6: 178-190.
- Faria DS (1986) Tamanho, composição de um grupo social e área de vivência (home-range) do sagui *Callithrix jacchus penicillata* na mata ciliar do córrego Capetinga, Brasília, DF. In: Mello MT (Ed.) *A Primatologia no Brasil*, vol. 2. Sociedade Brasileira de Primatologia, Brasília, pp. 87-105.
- Feistner ATC & Price EC (1990) Food-sharing in cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*). *Folia Primatologica* 54(1-2): 34-45.
- Galef BG & Giraldeau LA (2001) Social influences on foraging in vertebrates: Causal mechanisms and adaptive functions. *Animal Behaviour* 61: 3-15.
- Garber PA (1989) Role of spatial memory in primate foraging patterns: *Saguinus mystax* and *Saguinus fuscicollis*. *American Journal of Primatology* 19: 203-216.
- Garber PA (2000) The ecology of group movement: Evidence for the use of spatial, temporal, and social information by some primate foragers. In: Boinski S & Garber PA (eds.) *On the Move: How and Why Animals Travel in Groups*. The University of Chicago Press, Chicago, pp. 261-298.
- Garber PA, Bicca-Marques, JC & Azevedo-Lopes MAO (2009) Primate cognition: Integrating social and ecological information in a foraging decision-making context. In: Garber PA, Estrada A, Bicca-Marques JC, Heymann EK & Strier KB (eds.) *South American Primates: Comparative Perspectives in the Study of Behavior, Ecology, and Conservation*. Springer, New York, pp. 365-385.
- Garber PA, Bolen RH & Evans S (1993) The use of color, odor, and spatial cues in primate decision-making. *American Journal of Primatology* 30(4): 312.
- Garber PA & Dolins FL (1996) Testing learning paradigms in the field: Evidence for use of spatial and perceptual information and rule-based foraging in wild moustached tamarins. In: Norconk M, Rosenberger AL & Garber PA (eds.) *Adaptive Radiations of Neotropical Primates*. Plenum Press, New York, pp. 201-216.
- Garber PA & Hannon B (1993) Modeling monkeys: A comparison of computer-generated and naturally occurring foraging patterns in two species of Neotropical primates. *International Journal of Primatology* 14: 827-852.
- Garber PA & Lavallee A (1999) Experimental approaches to the study of primate cognition in natural and near-to-wild field settings. In: Garber PA & Leigh S (eds.) *Readings in the Biological Bases of Human Behavior*. Pearson Custom, Needham Heights, pp. 71-98.

- Garber PA & Paciulli LM (1997) Experimental field study of spatial memory and learning in wild capuchin monkeys (*Cebus capucinus*). *Folia Primatologica* 68: 236-253.
- Gaudio JL & Snowdon CT (2008) Spatial cues more salient than color cues in cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*) reversal learning. *Journal of Comparative Psychology* 122(4): 441-444.
- Gibeault S & MacDonald SE (2000) Spatial memory and foraging competition in captive western lowland gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*). *Primates* 41(2): 147-160.
- Gibson KR (1986) Cognition, brain size and the extraction of embedded food resources. In: Else JG & Lee PC (eds.) *Primate Ontogeny, Cognition and Social Behaviour*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 93-103.
- 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 LA & Caraco T (2000) *Social Foraging Theory*. Princeton University Press, Princeton.
- Goldizen AW (1987) Facultative polyandry and the role of infant-carrying in wild saddle-back tamarins (*Saguinus fuscicollis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 20(2): 99-109.
- Gomes DF (2006) Ecologia cognitiva e forrageio social em macacos-prego, *Cebus nigritus* (Goldfuss, 1809). Dissertação de Mestrado, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS, Brasil.
- Gomes DF & Bicca-Marques JC (2012) Capuchin monkeys (*Cebus nigritus*) use spatial and visual information during within-patch foraging. *American Journal of Primatology* 74: 58-67.
- Hare B (2001) Can competitive paradigms increase the validity of experiments on primate social cognition? *Animal Cognition* 4: 269-280.
- Harvey PH, Clutton-Brock TH & Mace GM (1980) Brain size and ecology in small mammals and primates. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 77(7): 4387-4389.
- Hiramatsu C, Tsutsui T, Matsumoto Y, Aureli F, Fedigan LM & Kawamura S (2005) Color vision polymorphism in wild capuchins (*Cebus apella*) and spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) in Costa Rica. *American Journal of Primatology* 67: 447-461.
- Hirsch A, Dias LG, Martins LO, Campos RF, Landau EC & Resende NAT (2002) BDGEOPRIM – Database of geo-referenced localities of Neotropical primates. *Neotropical Primates* 10(2): 79-84.
- Hübener F & Laska M (1998) Assessing olfactory performance in an Old World primate, *Macaca nemestrina*. *Physiology & Behavior* 64(4): 521-527.
- Hudson R, Laska M & Ploog D (1992) A new method for testing perceptual and learning capacities in unrestrained small primates. *Folia Primatologica* 59(1): 56-60.

- Jacobs GH (2007) New World monkeys and color. *International Journal of Primatology* 28:729-759.
- Janmaat KRL, Byrne RW & Zuberbühler K (2006) Evidence for a spatial memory of fruiting states of rainforest trees in wild mangabeys. *Animal Behaviour* 72: 797-807.
- Janson CH (1985) Aggressive competition and individual food consumption in wild brown capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Behav Ecol Sociobiol* 18: 125-138.
- Janson CH (1988) Intra-specific food competition and primate social structure: A synthesis. *Behaviour*, 105(1-2): 1-17.
- Janson CH (1996) Toward an experimental socioecology of primates: Examples for Argentine brown capuchin monkeys (*Cebus apella nigritus*). In: Norconk M, Rosenberger AL & Garber PA (eds.) *Adaptive Radiations of Neotropical Primates*. Plenum Press, New York, pp. 309-325.
- Janson CH (1998) Experimental evidence for spatial memory in foraging wild capuchin monkeys, *Cebus apella*. *Animal Behaviour* 55: 1229-1243.
- Janson CH & Di Bitetti MS (1997) Experimental analysis of food detection in capuchin monkeys: Effects of distance, travel speed, and resource size. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 41(1): 17-24.
- Kamil AC (1984) Adaptation and cognition: Knowing what comes naturally. In: Roitblat HL, Bever TG & Terrace HS (eds.) *Animal Cognition*. Lawrence Erlbaum, Hillsdale, pp. 533-544.
- Kamil AC (1994) A synthetic approach to the study of animal intelligence. In: Real LA (ed.) *Behavioral Mechanisms in Evolutionary Ecology*. The University of Chicago Press, Chicago, pp. 11-45.
- Kirk EC (2006) Eye morphology in catemeral lemurids and other mammals. *Folia Primatologica* 77: 27-49.
- Koops MA & Giraldeau LA (1996) Producer-scronger foraging games in starlings: A test of rate-maximizing and risk-sensitive models. *Animal Behaviour* 51: 773-783.
- Kudo H & Dunbar RIM (2001) Neocortex size and social network size in primates. *Animal Behaviour* 62: 711-722.
- Laska M, Alicke T & Hudson R (1996) A study of long-term odor memory in squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*). *Journal of Comparative Psychology* 110(2): 125-130.
- Lehner PN (1996) *Handbook of Ethological Methods*. 2<sup>nd</sup> ed. Cambridge University Press, Cambridge.
- Lopes FA (1998) A influência do estado reprodutivo da fêmea na prioridade de acesso ao alimento em sagüi comum (*Callithrix jacchus*). Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Natal, RN. 49p.

- Lopes FA (2002) Competição alimentar em grupos cativos de sagui comum (*Callithrix jacchus*). Tese de Doutorado, Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Natal, RN. 135p.
- Lucas PW, Dominy NJ, Riba-Hernandez P, Stoner KE, Yamashita N, Loría-Calderón E, Petersen-Pereira W, Rojas-Durán Y, Salas-Pena R, Solis-Madrigal S, Osorio D & Darvell BW (2003) Evolution and function of routine trichromatic vision in primates. *Evolution* 57(11): 2636-2643.
- MacDonald, SE (1994) Gorillas' (*Gorilla gorilla gorilla*) spatial memory in a foraging task. *Journal of Comparative Psychology* 108(2) 107-113.
- MacDonald SE & Agnes MM (1999) Orangutan (*Pongo pygmaeus abelii*) spatial memory and behavior in a foraging task. *Journal of Comparative Psychology* 113(2): 213-217.
- MacDonald SE, Pang JC & 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.
- MacDonald SE & Wilkie DM (1990) Yellow-nosed monkeys' (*Cercopithecus ascanius whitesidei*) spatial memory in a simulated foraging environment. *Journal of Comparative Psychology* 104: 382-387.
- Maier W, Alonso C & Langguth A (1982) Field observations on *Callithrix jachhus jacchus*. *Zeitschrift Fuer Saeugetierkunde* 47(6): 334-346.
- Maple TL & Perkins LA (1996) Enclosure furnishings and structural environmental enrichment. In: Kleiman DG, Allen ME, Thompson KV, Lumpkin S, Harris H (eds.) *Wild Mammals in Captivity: Principles and Techniques*. University of Chicago Press, Chicago, pp. 212-222.
- Martin P & Bateson P (1993) *Measuring Behaviour: An Introductory Guide*. 2nd ed., Cambridge University Press, Cambridge.
- Matias E (2001) A dinâmica do acesso ao alimento em casais de saguis (*Callithrix jacchus*) e sua relação com o cuidado parental. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Natal, 75 p.
- Melin AD, Fedigan LM, Hiramatsu C, Hiwatashi T, Parr N & Kawamura S (2009) Fig foraging by dichromatic and trichromatic *Cebus capucinus* in a tropical dry forest. *International Journal of Primatology* 30: 753-775.
- Melin AD, Fedigan LM, Young HC & Kawamura S (2010) Can color vision variation explain sex differences in invertebrate foraging by capuchin monkeys? *Current Zoology* 56(3): 300-312.
- Menzel CR (1991) Cognitive aspects of foraging in Japanese monkeys. *Animal Behaviour* 41: 397-402.

- Menzel CR (1996) Spontaneous use of matching visual cues during foraging by long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *Journal of Comparative Psychology* 110(4): 370-376.
- Menzel EW (1973) Chimpanzee spatial memory organization. *Science* 182: 943-945.
- Menzel EW & Juno C (1982) Marmosets (*Saguinus fuscicollis*): Are learning sets learned? *Science* 217: 750-752.
- Menzel EW & Juno C (1985) Social foraging in marmoset monkeys and the question of intelligence. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 308(1135): 145-158.
- Michels AM (1998) Sex differences in food acquisition and aggression in captive common marmosets (*Callithrix jacchus*). *Primates* 39(4): 549-556.
- Milton K (1981) Distribution patterns of tropical plant foods as an evolutionary stimulus to primate mental development. *American Anthropologist* 83: 534-548.
- Milton K (1988) Foraging behaviour and the evolution of primate intelligence. In: Byrne RW & Whiten A (eds.) *Machiavellian Intelligence: Social Expertise and the Evolution of Intellect in Monkeys, Apes, and Humans*. Clarendon Press, Oxford, pp. 285-305.
- Moura ACA, Nunes HG & Langguth A (2010) Food sharing in Lion tamarins (*Leontopithecus chrysomelas*): Does foraging difficulty affect investment in young by breeders and helpers? *International Journal of Primatology* 31(5): 848-862.
- Nunes AM (2006) *Ecologia cognitiva e forrageio social em híbridos de Callithrix penicillata x Callithrix jacchus* (Primates: Cebidae: Callithrichinae) introduzidos na ilha de Santa Catarina. Dissertação de Mestrado, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS, Brasil.
- Pearce JM (2008) *Animal Learning & Cognition: An Introduction*. 3<sup>rd</sup> edition. Psychology Press, New York. 420 p.
- Pessoa DMA, Cunha JF, Tomaz C & Pessoa VF (2005) Colour discrimination in the Black-tufted-ear marmoset (*Callithrix penicillata*): Ecological implications. *Folia Primatologica* 76: 125-134.
- Petto AJ & Devin M (1988) Food choices in captive common marmosets (*Callithrix jacchus*). *Laboratory Primate Newsletter* 27(3): 7-9.
- Platt ML, Brannon EM, Briese TL & French JA (1996) Differences in feeding ecology predict differences in performance between golden lion tamarins (*Leontopithecus rosalia*) and Wied's marmosets (*Callithrix kuhlii*) on spatial and visual memory tasks. *Animal Learning & Behavior* 24(4): 384-393.
- Price EC & Feistner ATC (1993) Food sharing in lion tamarins: Tests of three hypotheses. *American Journal of Primatology* 31(3): 211-221.

- Ranta E, Peuhkuri N, Laurila A, Rita H & Metcalfe NB (1996) Producers, scroungers and foraging group structure. *Animal Behaviour* 51:171-175.
- Ranta E, Rita H & Lindström K (1993) Competition versus cooperation: Success of individuals foraging alone and in groups. *The American Naturalist* 142(1): 42-58.
- Redshaw ME & Mallinson JJC (1991) Learning from the wild: Improving the psychological and physical well-being of captive primates. *Dodo, Journal of the Jersey Wildlife Preservation Trust* 27: 18-26.
- Regan BC, Julliot C, Simmen B, Vienot F, Charles-Dominique P & Mollon JD (2001) Fruits, foliage and the evolution of primate colour vision. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B* 356: 229–283.
- Roberts WA, Mitchell S & Phelps MT (1993) Foraging in laboratory trees: Spatial memory in squirrel monkeys. In: Zentall TR (ed.) *Animal Cognition: A tribute to Donald A. Riley*. Lawrence Erlbaum Assoc., Hillsdale, NJ, pp. 131-151.
- Ross C & MacLarnon A (2000) The evolution of non-maternal care in anthropoids primates: A test of the hypotheses. *Folia Primatologica* 71(1-2): 93-113.
- Rylands AB (1989) Evolução do sistema de acasalamento em Callitrichidae. In: Ades C (Ed.) *Etologia de animais e de homens*. Edicon, São Paulo, pp. 87-108.
- Rylands AB & Faria DS (1993) Habitats, feeding ecology, and home range size in the genus *Callithrix*. In: Rylands AB (ed.) *Marmosets and Tamarins: Systematics, Behaviour and Ecology*. Oxford University Press, Oxford, pp. 262-272.
- Rylands AB & Mittermeier RA (2009) The diversity of the New World primates (Platyrrhini): An annotated taxonomy. In: Garber PA, Estrada A, Bicca-Marques JC, Heymann EW & Strier KB (eds.) *South American Primates: Comparative Perspectives in the Study of Behavior, Ecology and Conservation*. Springer, New York, pp. 23-54.
- Savage A, Dronzek LA & Snowdon CT (1987) Colour discrimination by the cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus oedipus*) and its relation to fruit colouration. *Folia Primatologica* 49 (2): 57–69.
- Sawaguchi T (1992) The size of the neocortex in relation to ecology and social structure in monkeys and apes. *Folia Primatologica* 58(3): 131-145.
- Shepherdson D (2010) Principles of and research on environmental enrichment for mammals. In: Kleiman DG, Thompson KV & Baer CK (eds.) *Wild Mammals in Captivity: Principles and Techniques for Zoo Management*, 2<sup>nd</sup> ed. The University of Chicago Press, Chicago, pp. 62-67.
- Silk JB (1987) Social behavior in evolutionary perspective. In: Smuts BB, Cheney DL, Seyfarth RM, Wrangham RW & Struhsaker TT (eds.) *Primate Societies*. University of Chicago Press, Chicago, pp. 318-329.

- Smith AC, Buchanan-Smith HM, Surridge AK, Osorio D & Mundy NI (2003) The effect of colour vision status on the detection and selection of fruits by tamarins (*Saguinus* spp.). *The Journal of Experimental Biology* 206: 3159-3165.
- Stevenson MF & Rylands AB (1988) The marmosets: Genus *Callithrix*. In: Mittermeier RA, Rylands AB, Coimbra-Filho A & Fonseca GAB (eds.) *Ecology and Behaviour of Neotropical Primates*. Littera Maciel Ltda, Washington, D.C, pp. 131-222.
- Surridge AK, Osorio D & Mundy NI (2003) Evolution and selection of trichromatic vision in primates. *Trends in Ecology and Evolution* 18(4): 198-205.
- Sussman RW (2000) *Primate Ecology and Social Structure, vol. 2: New World Monkeys*. Pearson Custom, Needham Heights, 207 p.
- Sussman RW & Kinzey WG (1984) The ecological role of the Callitrichidae: A review. *American Journal of Physical Anthropology* 64(4): 419-449.
- Sutcliffe AG & Poole TB (1984) Intragroup agonistic behavior in captive groups of the common marmoset *Callithrix jacchus jacchus*. *International Journal of Primatology* 5(5): 473-489.
- Talebi MG, Pope TR, Vogel ER, Neitz M & Dominy NJ (2006) Polymorphism of visual pigment genes in the muriqui (Primates, Atelidae). *Molecular Ecology* 15(2): 551-558.
- Tardif SD & Richter CB (1981) Competition for a desired food in family groups on the common marmoset (*Callithrix jacchus*) and the cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus*). *Laboratory Animal Science* 31: 52-55.
- Vickery WL, Giraldeau LA, Templeton JJ, Kramer DL & Chapman CA (1991) Producers, scroungers, and group foraging. *The American Naturalist* 137(6): 847-863.
- Vilela SL (1999) Aspectos ecológicos e comportamentais de dois grupos de *Callithrix penicillata* (Primates, Callitrichidae) em fisionomia de Cerrado Denso e Cerradão e comparação entre estação seca e chuvosa, incluindo dados fenológicos, Brasília – DF. Dissertação de Mestrado, Universidade de Brasília, DF, 58p.
- Yamamoto ME (1993) From dependence to sexual maturity: The behavioural ontogeny of Callitrichidae. In: Rylands AB (ed.) *Marmosets and Tamarins: Systematics, Behaviour and Ecology*. Oxford University Press, Oxford, pp. 235-254.
- Yamamoto ME & Box HO (1997) The role of non-reproductive helpers in infant care in captive *Callithrix jacchus*. *Ethology* 103(9): 760-771.



## ANEXO II

### Variáveis utilizadas nas análises do desempenho do grupo

- A = Experimento  
B = Dia do experimento  
C = Dia do experimento em que realmente ocorreu visita  
D = Data  
E = Caixa com recompensa 1  
F = Caixa com recompensa 2  
G = Horário do início da coleta  
H = Horário do fim da coleta  
I = Número da visita no experimento (sessão)  
J = Número da visita no dia  
K = Esta foi a última visita do dia? (S/N)  
L = Número de indivíduos do grupo  
M = Número de indivíduos do grupo que visitaram as caixas  
N = Número de indivíduos que comeram  
O = Diferença entre o horário do início da coleta e o 1º evento de alimentação (1ª visita em uma CR)  
P = Diferença entre o horário do último evento de alimentação e o horário do fim da coleta  
Q = Tempo total de coleta (em minutos)  
R = Tempo total de alimentação na sessão (entre o primeiro e o último evento de alimentação)  
S = Número de CRs visitadas (0 ou 1 escolha correta); experimento de quantidade = 0, 1 ou 2 escolhas corretas  
T = Número total de caixas visitadas (0 a 5)  
U = Na 1ª visita as caixas durante a sessão, quantas CRs foram visitadas (0, 1); experimento de quantidade = 0, 1 ou 2  
V = O grupo visitou pelo menos 1 caixa; experimento de quantidade = 1 ou 2 caixas  
W = Somente para o experimento de quantidade: 1ª caixa visitada (0 = CSR; 1 = CR com 1 rodela; 3 = CR com 3 rodelas)  
X = Somente para o experimento de quantidade: número total de 1ª caixa visitada (sempre 1)  
Y = Número total de indivíduos que visitaram as CRs  
Z = Número total de visitas individuais (CR ou CSR, exceto as visitadas mais de uma vez pelo mesmo indivíduo)  
AA = Número de escolhas certas (CRs) incluindo repetições  
AB = Todas as caixas visitadas (incluindo repetições)  
AC = Win/return (0, 1); experimento de quantidade = 0, 1 ou 2  
AD = Visita anterior – 1 CR (0 ou 1); experimento de quantidade – 2 CRs (0, 1 ou 2)  
AE = Visita anterior – 1 CR (0 ou 1)  
AF = A sessão anterior ocorreu no mesmo dia (= S); se ocorreu em dia anterior (p ou 2p, 3p, ...)  
Ordem de visita as caixas de alimentação:  
AG = Primeira caixa visitada pelo grupo nesta sessão  
AH = Segunda caixa visitada pelo grupo nesta sessão  
AI = Terceira caixa visitada pelo grupo nesta sessão

AJ = Quarta caixa visitada pelo grupo nesta sessão  
AK = Quinta caixa visitada pelo grupo nesta sessão  
AL = Número máximo de indivíduos visitando uma caixa de alimentação ao mesmo tempo  
Número de visitas individuais as caixas de alimentação:  
AM = Caixa de alimentação n° 1  
AN = Caixa de alimentação n° 2  
AO = Caixa de alimentação n° 3  
AP = Caixa de alimentação n° 4  
AQ = Caixa de alimentação n° 5  
Número de caixas de alimentação visitadas por cada indivíduo (0 a 5)  
AR = Identidade do indivíduo 1  
AS = Identidade do indivíduo 2  
AT = Identidade do indivíduo 3  
AU = Identidade do indivíduo 4  
AV = Identidade do indivíduo 5  
AW = Latência do indivíduo 1  
AX = Latência do indivíduo 2  
AY = Latência do indivíduo 3  
AZ = Latência do indivíduo 4  
BA = Latência do indivíduo 5  
BB = Tempo (em segundos) da última caixa visitada antes do término da sessão  
BC = Observações

## ANEXO III

### Variáveis utilizadas nas análises do desempenho dos indivíduos

- A = Experimento
- B = Dia do experimento
- C = Dia do experimento em que realmente ocorreu visita
- D = Número da caixa com recompensa 1
- E = Número da caixa com recompensa 2 (somente para o experimento de quantidade)
- F = Indivíduo
- G = A primeira caixa visitada por este indivíduo durante esta sessão ocorreu quanto tempo depois do início da sessão (latência em segundos)
- H = Este indivíduo estava carregando filhotes? (+ ou ++)
- I = A primeira caixa visitada por este indivíduo era uma CR? (número da CR; 1 a 5)
- J = A primeira caixa visitada por este indivíduo era uma CSR? (número da CSR; 1 a 5)
- K = Este indivíduo comeu nesta caixa durante a sessão anterior? (Y/N)
- L = Este indivíduo foi o primeiro a visitar a CR durante esta sessão? (número da CR; 1 a 5)
- M = Este indivíduo foi o primeiro a visitar a CSR durante esta sessão? (número da CSR; 1 a 5)
- N = Esta caixa era uma CR? (número da CR; 1 a 5)
- O = Este indivíduo comeu nesta CR durante esta sessão? (Y/N)
- P = Se não comeu, este indivíduo comeu mais tarde nesta caixa durante esta sessão? (Y/N)
- Q = Quanto tempo este indivíduo permaneceu nesta CR? (em segundos)
- R = Este indivíduo comeu nesta CR junto com outros membros do seu grupo? (Y/N)
- S = Com quem 1 (identidade do indivíduo)
- T = Com quem 2 (identidade do indivíduo)
- U = Com quem 3 (identidade do indivíduo)
- V = Com quem 4 (identidade do indivíduo)
- W = Número de indivíduos do grupo que visitaram as caixas
- X = Esta caixa era uma CSR? (número da CSR; 1 a 5)
- Y = Posição deste indivíduo na visita a esta CR (1 a 5)
- Z = Posição deste indivíduo na visita a esta CSR (1 a 5)
- AA = Se este indivíduo não foi o 1<sup>o</sup> a visitar esta CR, quem ele estava seguindo?
- AB = Se este indivíduo não foi o 1<sup>o</sup> a visitar esta CSR, quem ele estava seguindo?
- Qual foi a rota feita por este indivíduo nesta sessão (ordem de visita as caixas):
- AC = Número da 1<sup>a</sup> caixa visitada
- AD = Número da 2<sup>a</sup> caixa visitada
- AE = Número da 3<sup>a</sup> caixa visitada
- AF = Número da 4<sup>a</sup> caixa visitada
- AG = Número da 5<sup>a</sup> caixa visitada
- AH = Este indivíduo foi finder ou joiner na visita a esta caixa? (F/J)
- AI = Qual a quantidade de alimento disponível nesta CR quando o indivíduo a visitou?
- AJ = Qual a quantidade de alimento consumido pelo indivíduo? (0, 1, 2 ou 3)
- AK = “Sharing” (partilhou o alimento?)
- AL = Com quem?

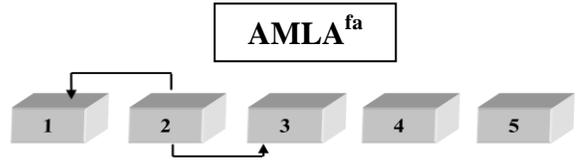
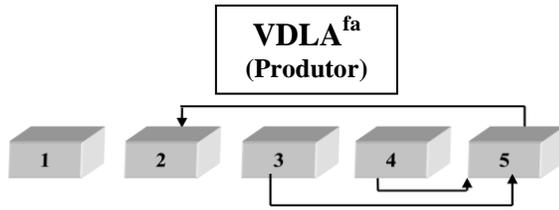
AM = Tempo que o indivíduo ficou na caixa  
AN = Tempo que o indivíduo ficou sozinho na caixa  
AO = Tempo que o indivíduo ficou com outro(s) na caixa  
AP = Com quem este indivíduo ficou na caixa (identidade do indivíduo 1)  
AQ = Com quem este indivíduo ficou na caixa (identidade do indivíduo 2)  
AR = Com quem este indivíduo ficou na caixa (identidade do indivíduo 3)  
AS = Tempo que a caixa ficou sem nenhum indivíduo logo após o início da sessão (latência)  
AT = Tempo que a caixa ficou sem nenhum indivíduo (entre visitas)  
AU = Suplantou algum indivíduo? (Y/N)  
AV = Quem foi suplantado (identidade do indivíduo 1)  
AW = Quanto tempo depois do início da visita a esta caixa ele foi suplantado  
AX = Quem foi suplantado (identidade do indivíduo 2)  
AY = Quanto tempo depois do início da visita a esta caixa ele foi suplantado  
AZ = Outras interações (p. ex.: competição, visita junto com outro e briga)  
BA = Com quem interagiu?  
BB = Observações (interações)  
BC = Mão que usou para pegar o alimento  
BD = Mão que usou para inspecionar o copo  
BE = Número de visitas posteriores a esta caixa  
BF = Tempo (em segundos) da 2ª visita a esta caixa  
BG = Tempo (em segundos) da 3ª visita a esta caixa  
BH = Tempo (em segundos) da 4ª visita a esta caixa  
BI = Tempo (em segundos) da 5ª visita a esta caixa  
BJ = Tempo (em segundos) da 6ª visita a esta caixa  
BK = Tempo (em segundos) da 7ª visita a esta caixa  
BL = Observações

ANEXO IV

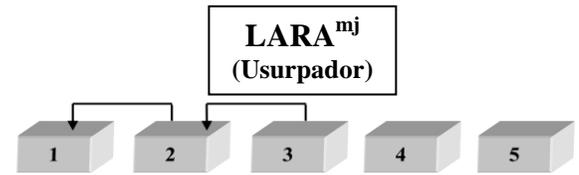
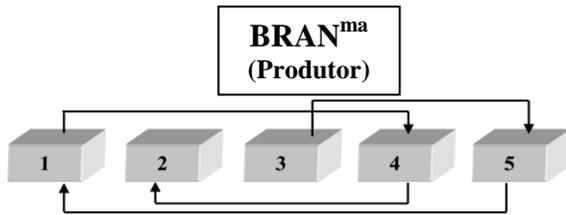
Sequência individual de transições realizadas entre as caixas de alimentação com frequência significativamente acima do esperado

CONTROLE  
*Callithrix penicillata*

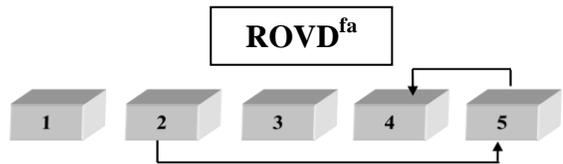
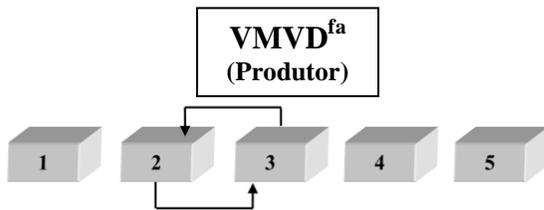
Grupo A



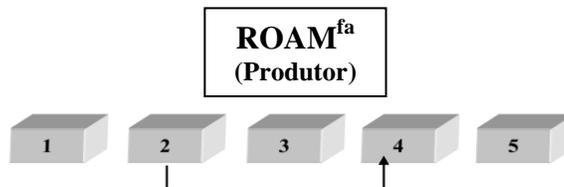
Grupo B



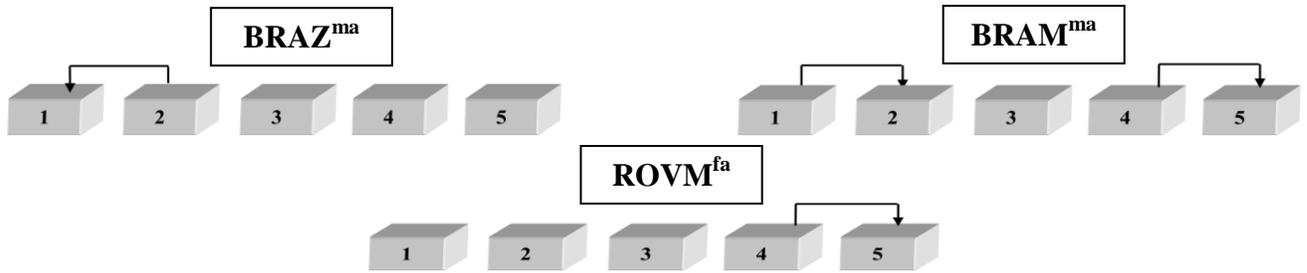
Grupo C



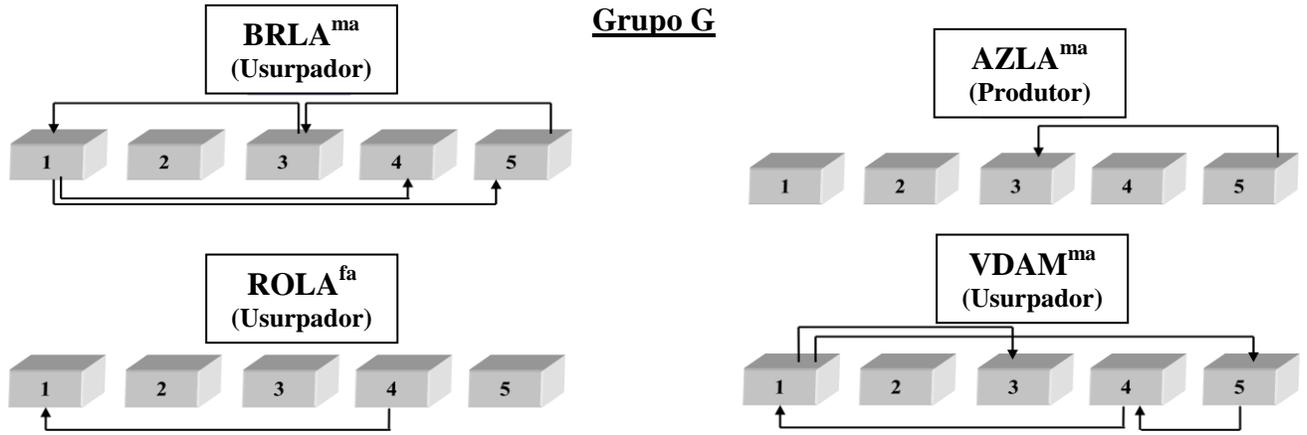
Grupo E



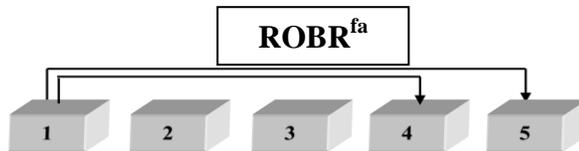
**Grupo F**



**Grupo G**

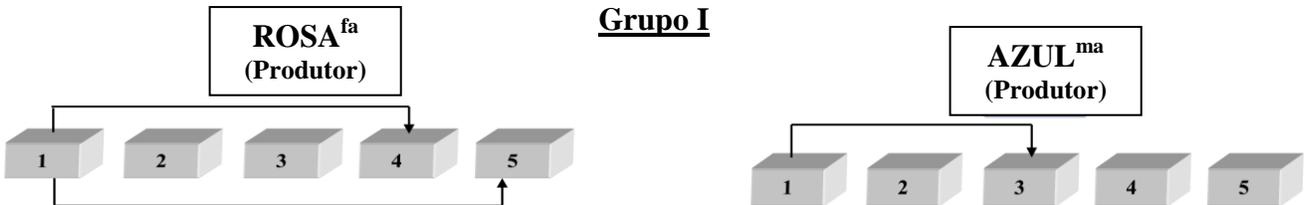


**Grupo H**

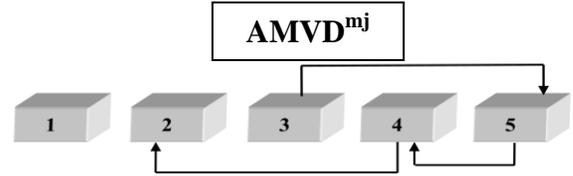
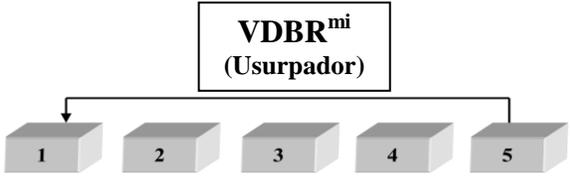
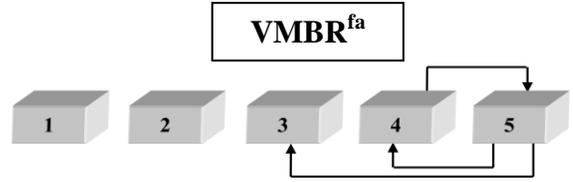
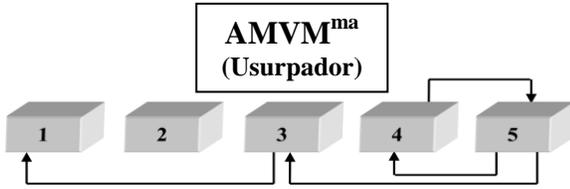


*Callithrix jacchus*

**Grupo I**

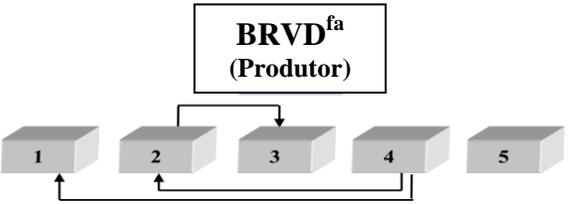
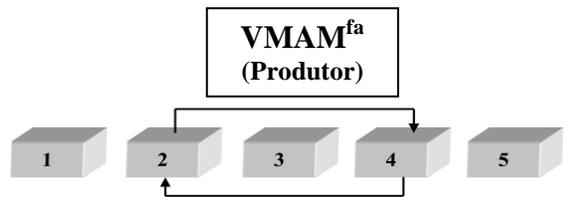


**Grupo J**

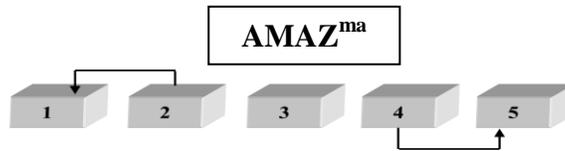


*Callithrix penicillata* x *C. kuhlii*

**Grupo L**



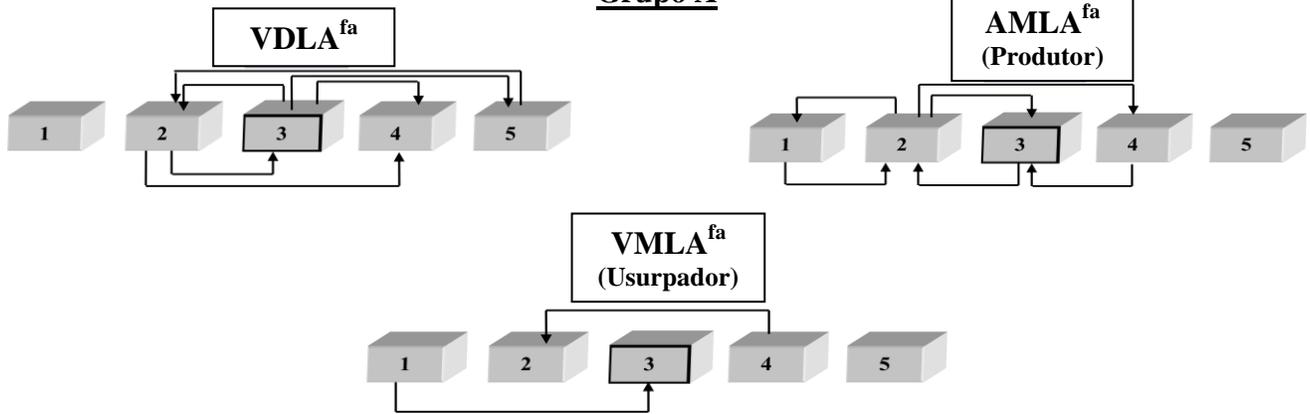
**Grupo M**



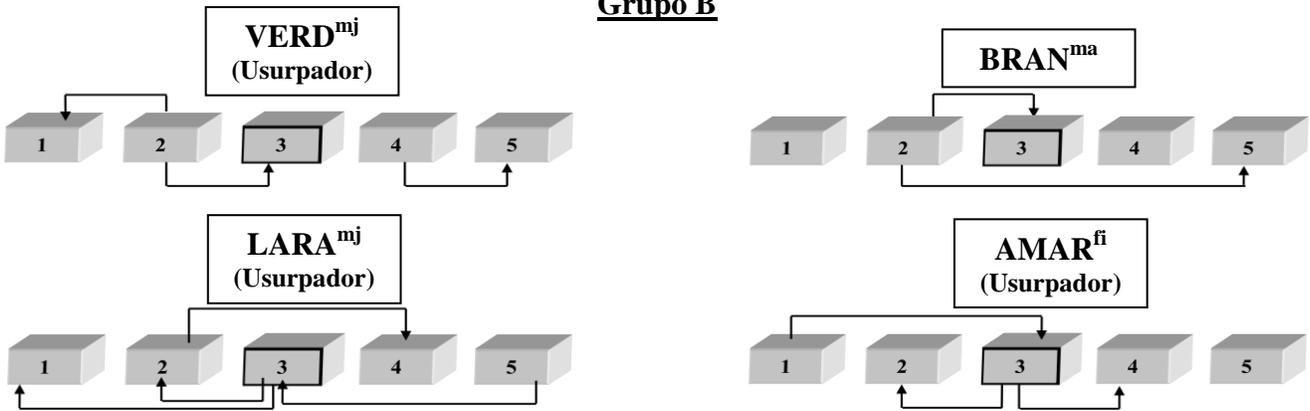
# INFORMAÇÃO ESPACIAL

## *Callithrix penicillata*

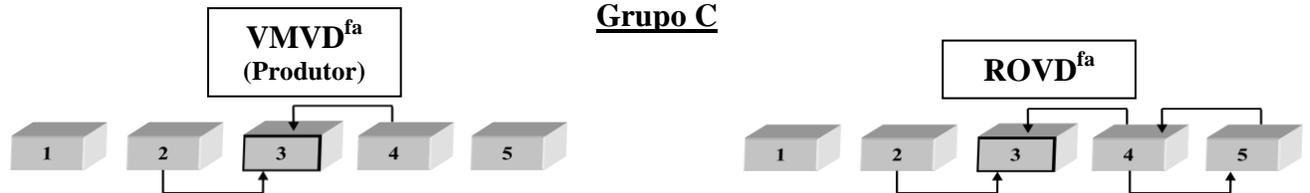
### Grupo A



### Grupo B



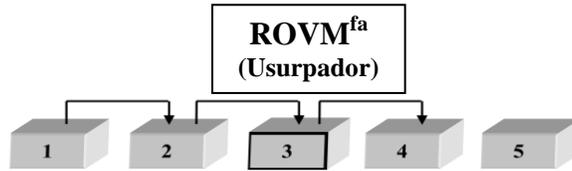
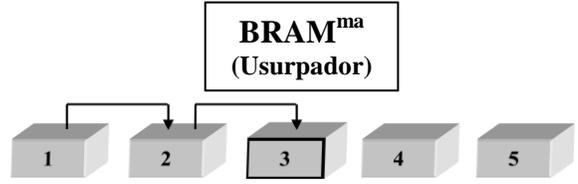
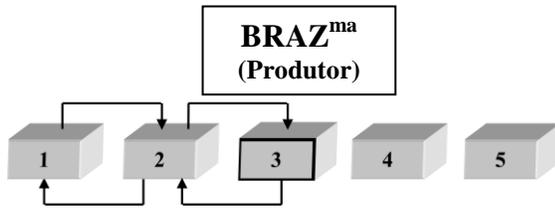
### Grupo C



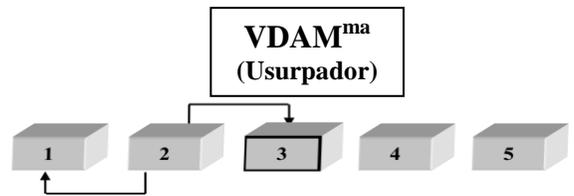
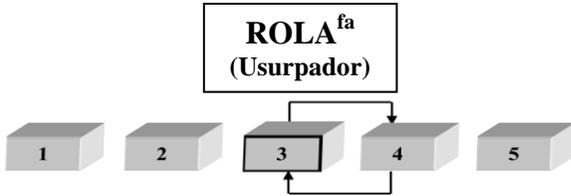
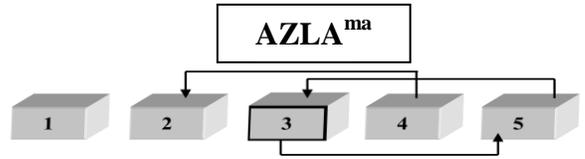
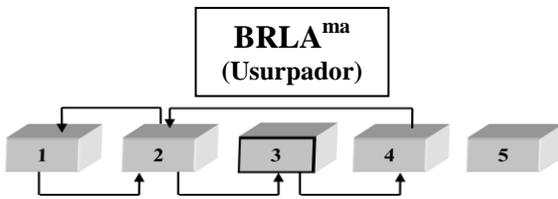
### Grupo E



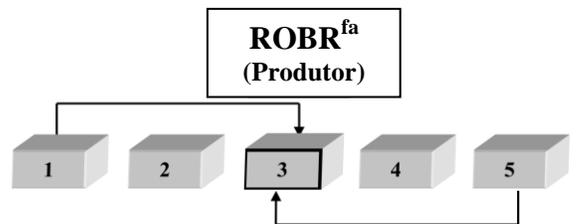
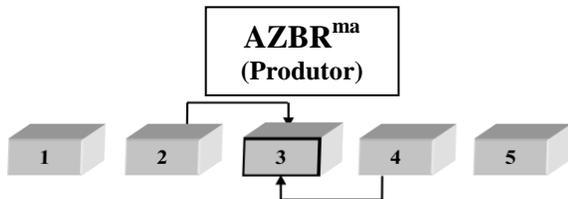
**Grupo F**



**Grupo G**

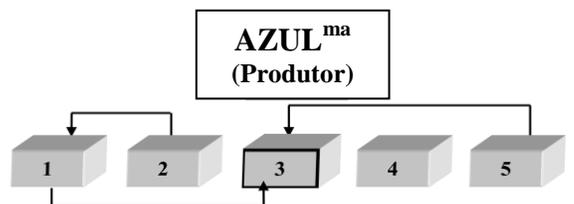
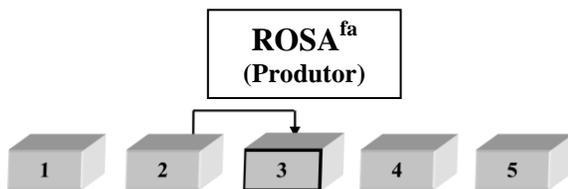


**Grupo H**

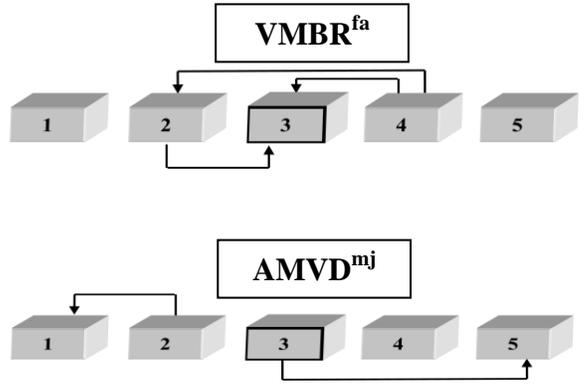
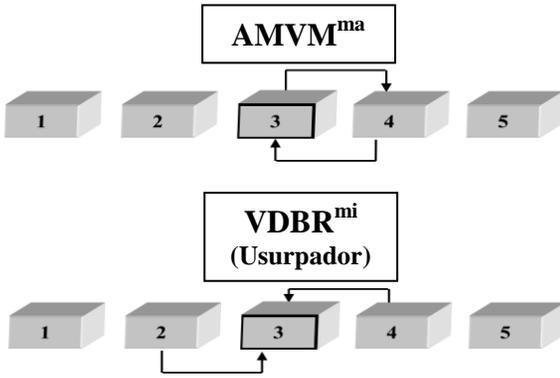


*Callithrix jacchus*

**Grupo I**

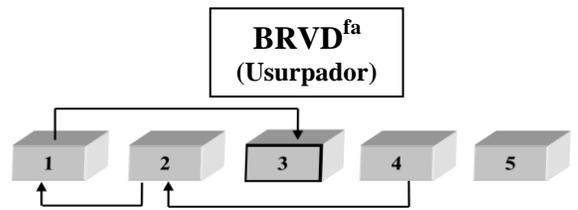
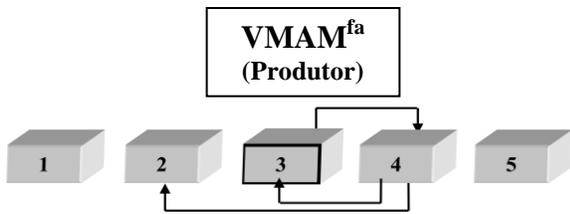


**Grupo J**

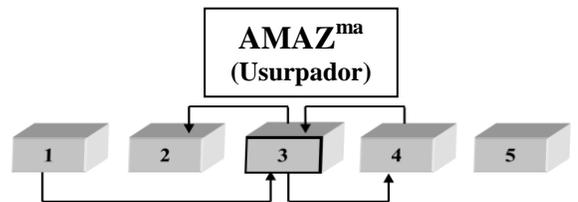
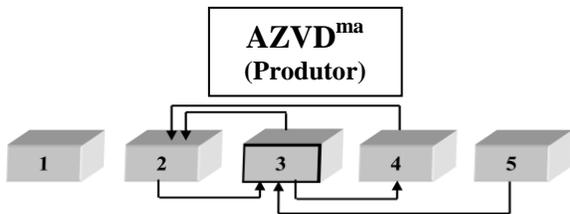


*Callithrix penicillata* x *C. kuhlii*

**Grupo L**

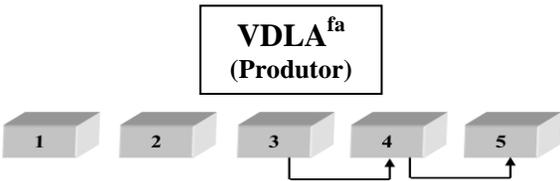


**Grupo M**

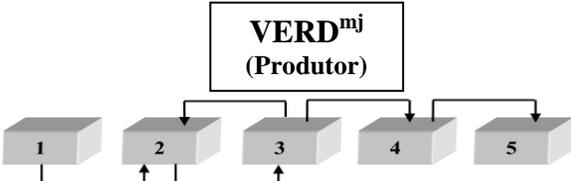
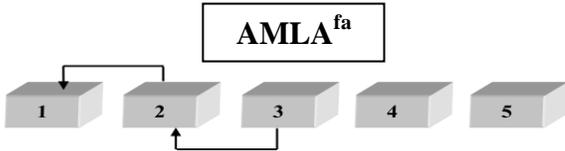


PRESENÇA DE UM SINAL INDICANDO A CAIXA COM RECOMPENSA

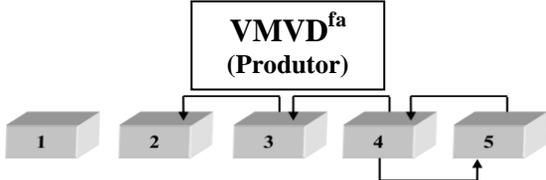
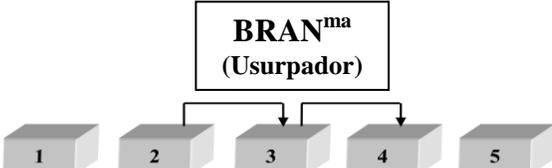
*Callithrix penicillata*



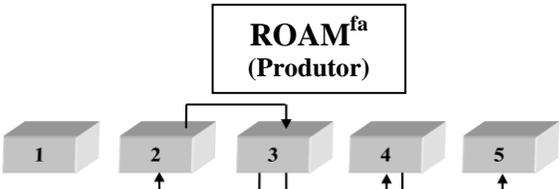
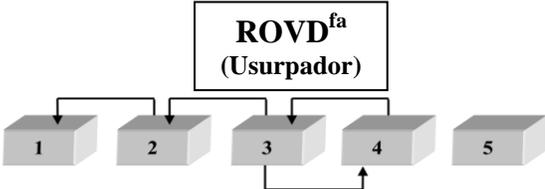
Grupo A



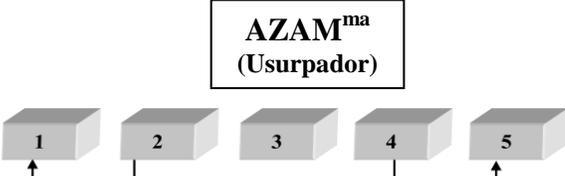
Grupo B

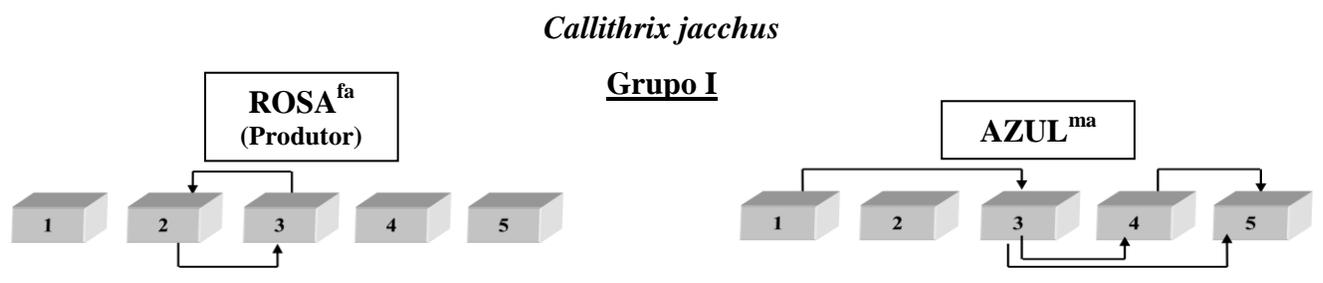
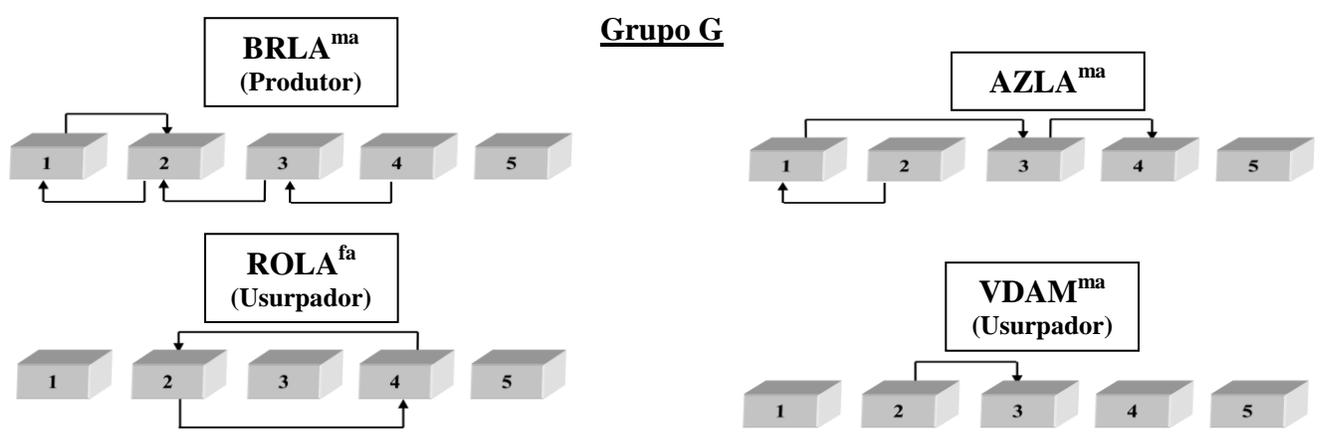
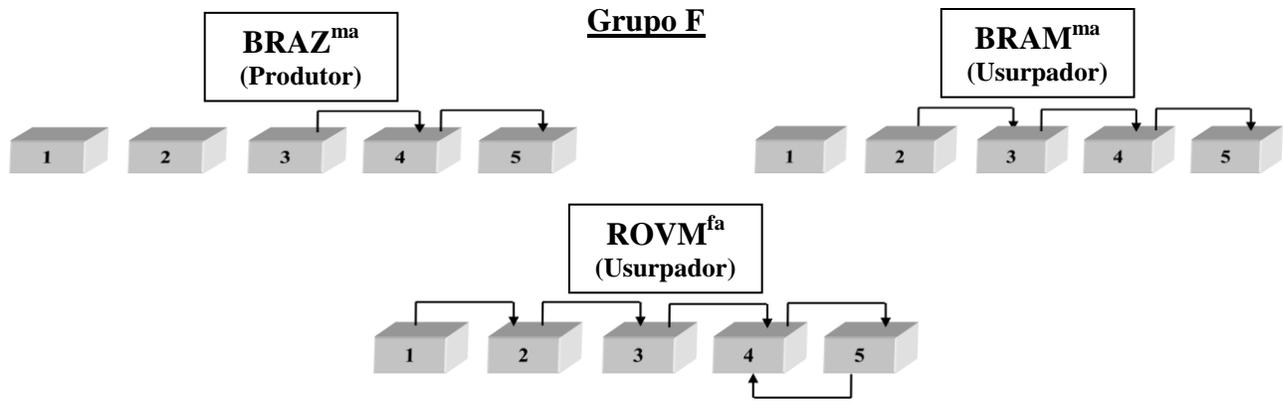


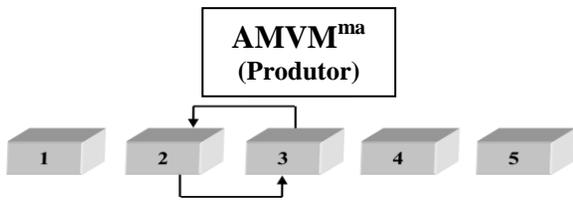
Grupo C



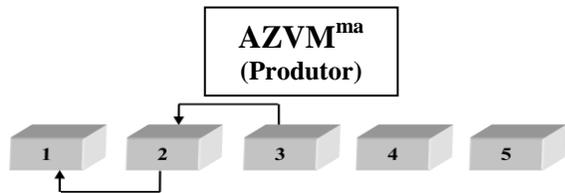
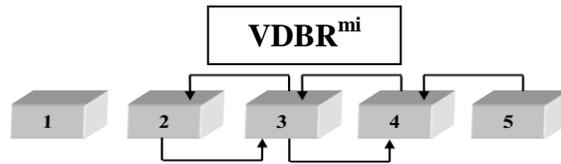
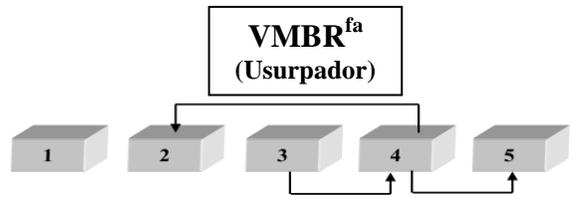
Grupo E



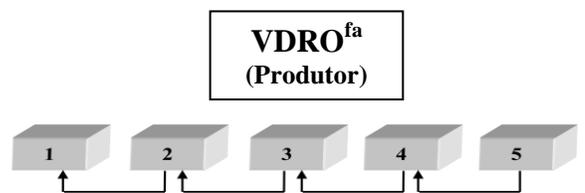




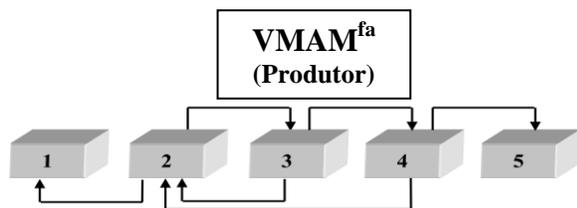
**Grupo J**



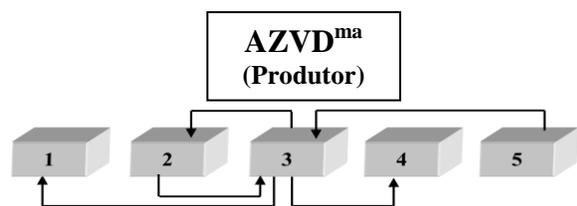
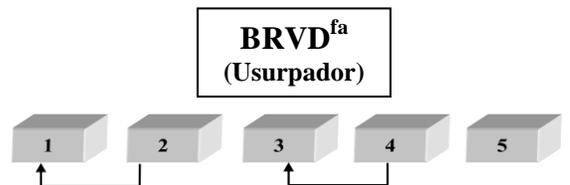
**Grupo K**



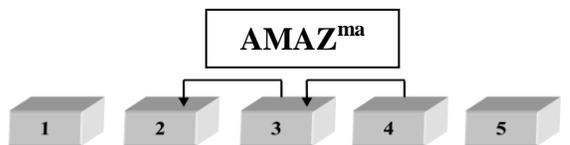
*Callithrix penicillata* x *C. kuhlii*



**Grupo L**



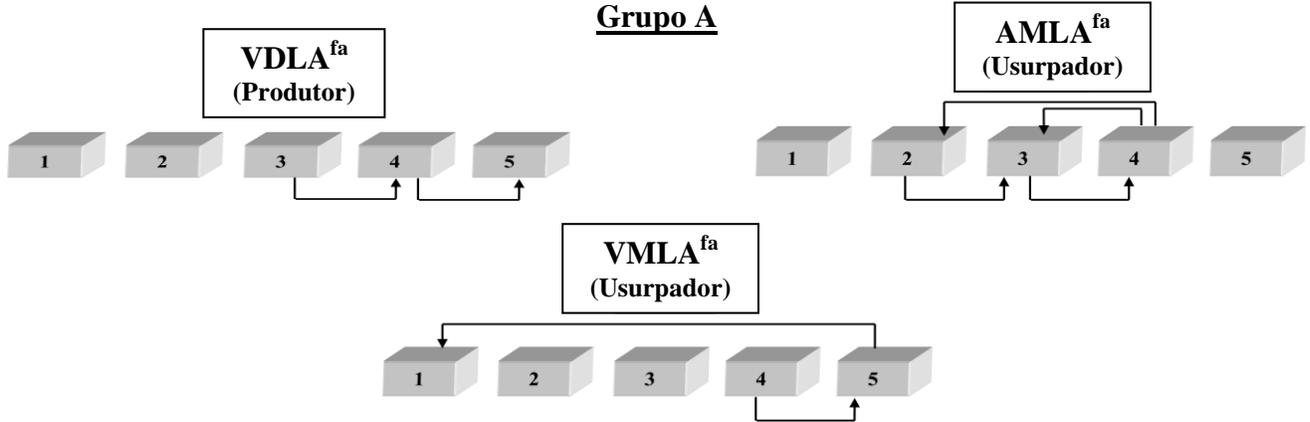
**Grupo M**



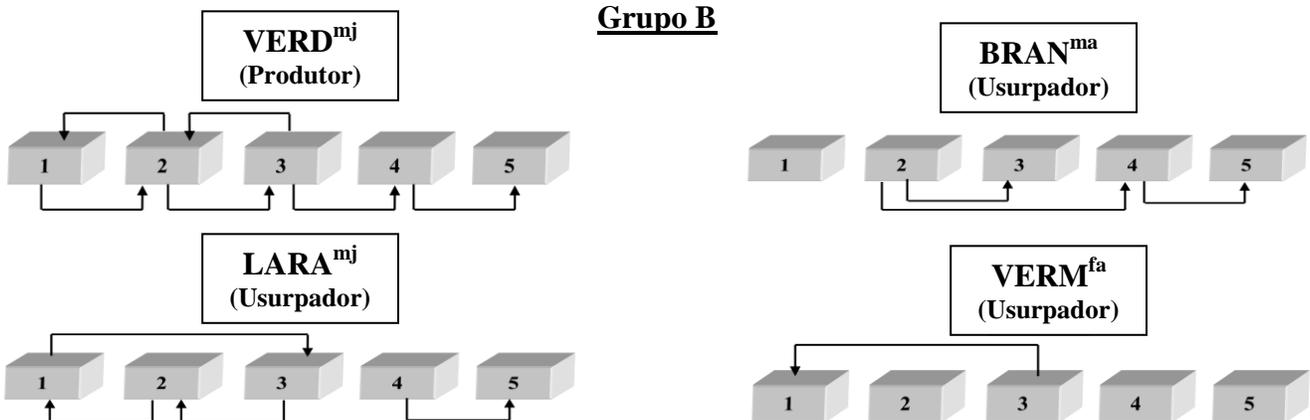
DIFERENÇAS NA COR E TONALIDADE DOS BLOCOS SINALIZANDO OS LOCAIS COM E SEM ALIMENTO

*Callithrix penicillata*

Grupo A

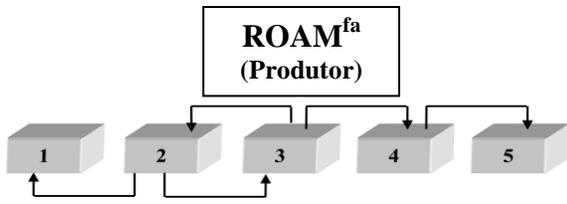


Grupo B

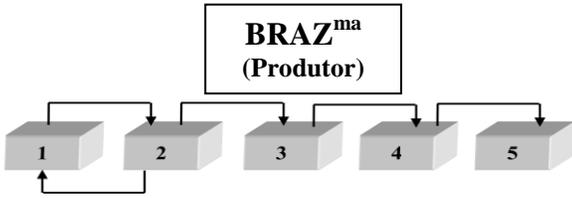
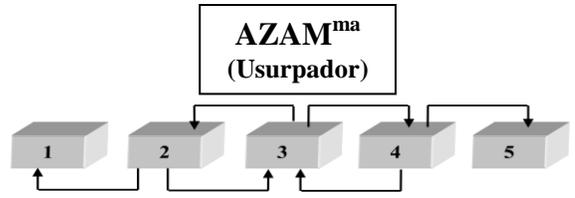


Grupo C

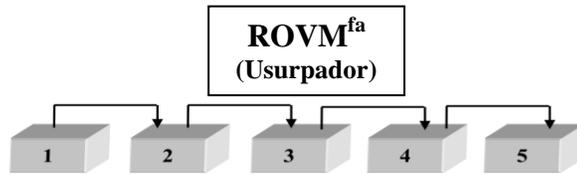
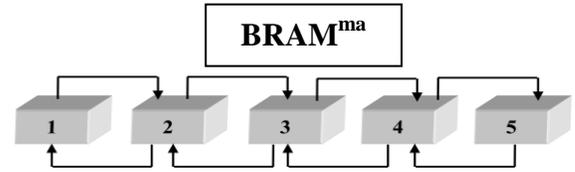




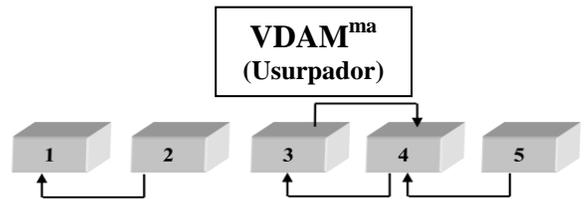
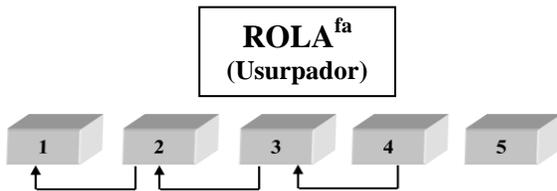
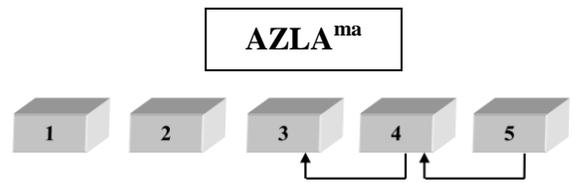
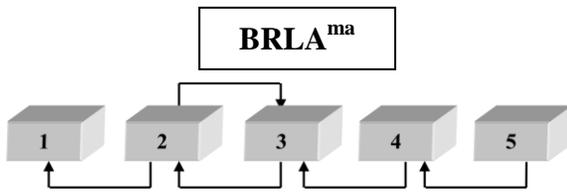
**Grupo E**



**Grupo F**

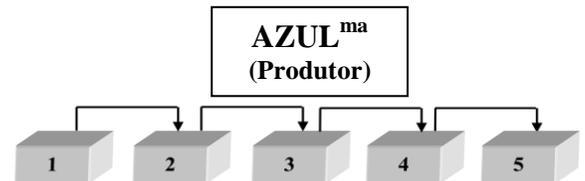
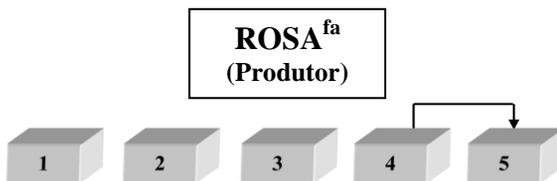


**Grupo G**

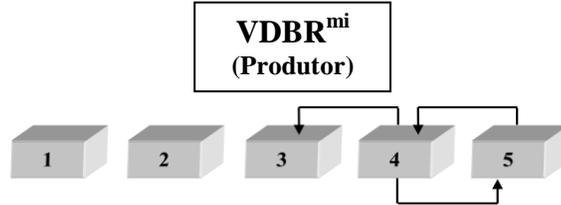
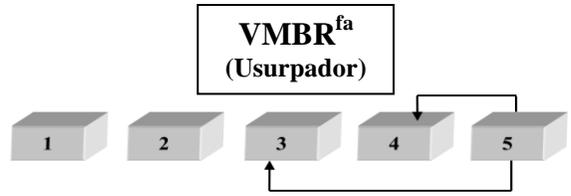
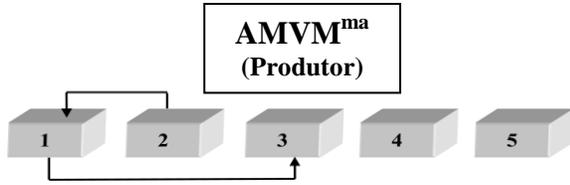


*Callithrix jacchus*

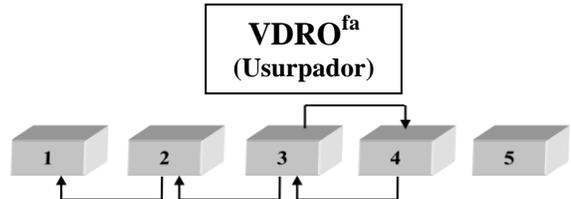
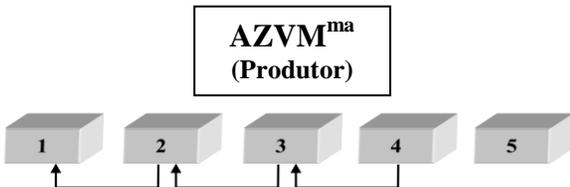
**Grupo I**



**Grupo J**

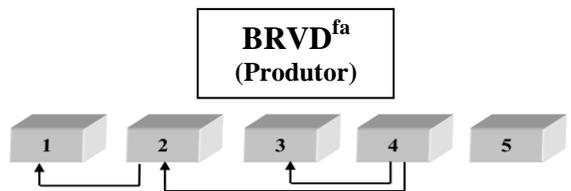
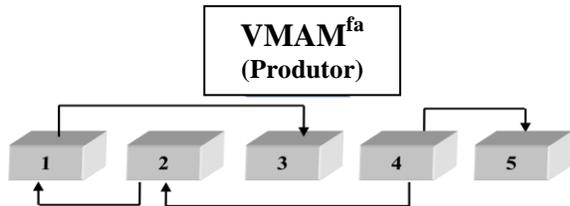


**Grupo K**

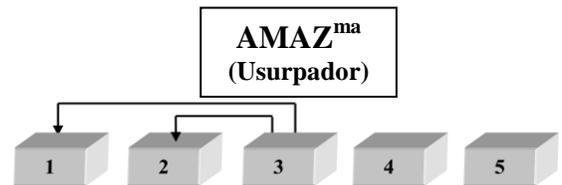
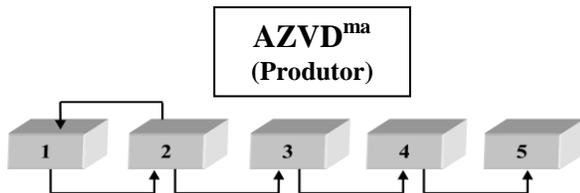


*Callithrix penicillata* x *C. kuhlii*

**Grupo L**



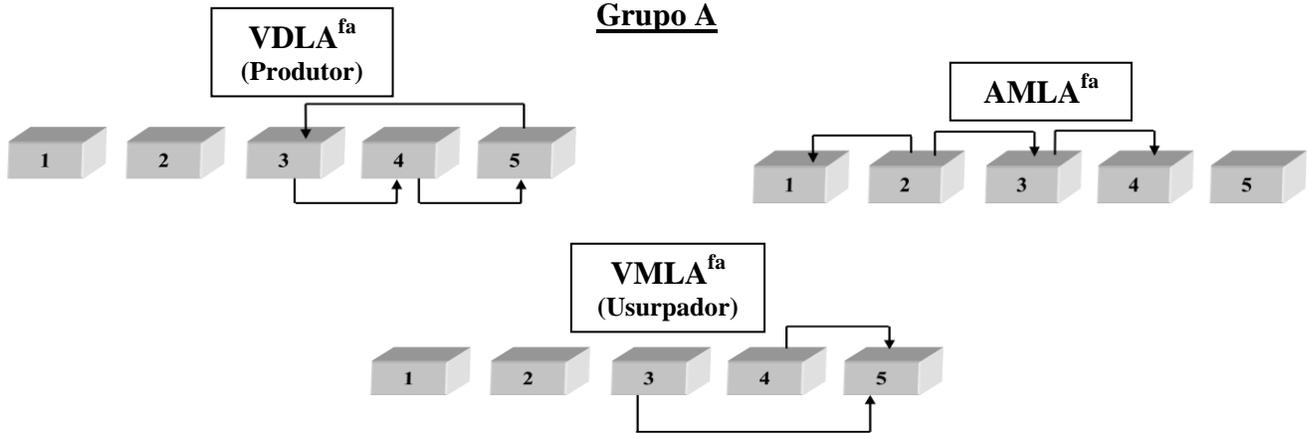
**Grupo M**



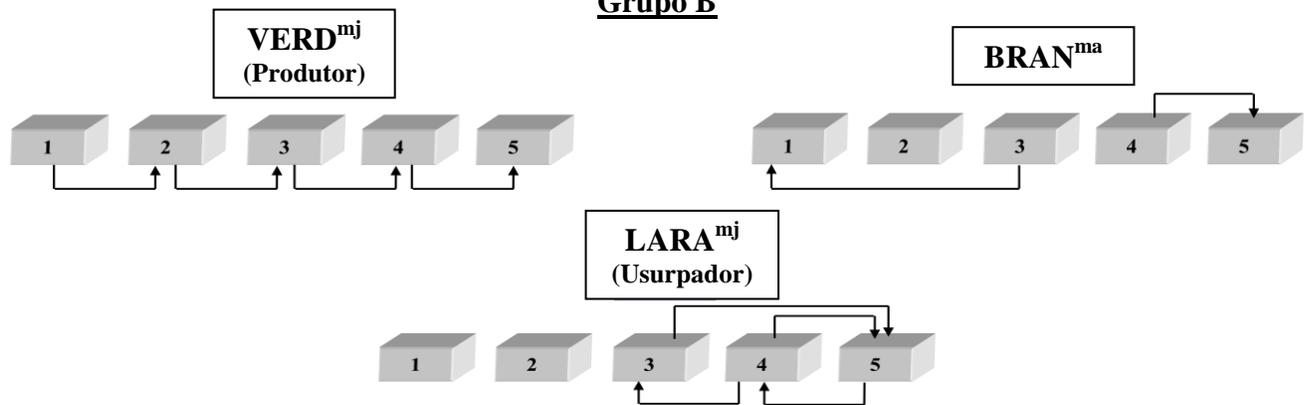
# AUSÊNCIA DE UM SINAL (BLOCO ROXO) INDICANDO O LOCAL COM ALIMENTO

## *Callithrix penicillata*

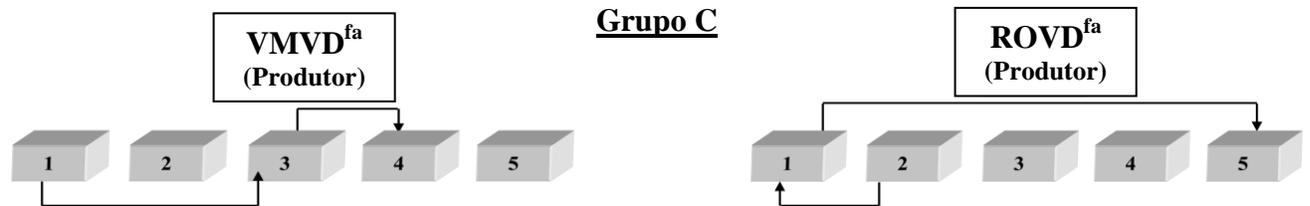
### Grupo A



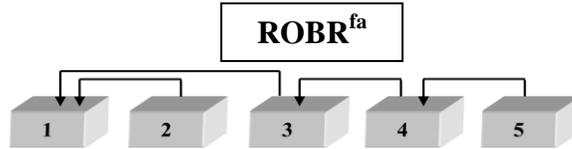
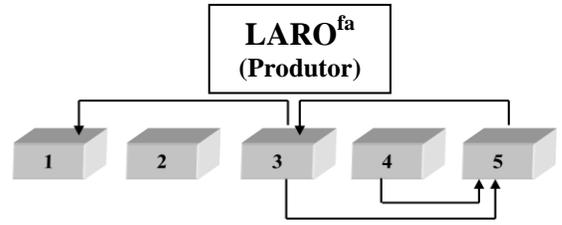
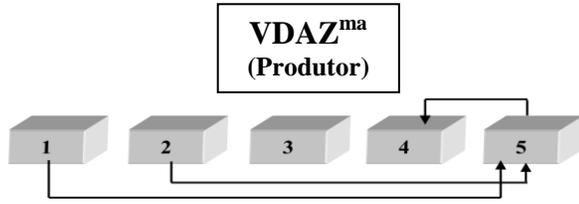
### Grupo B



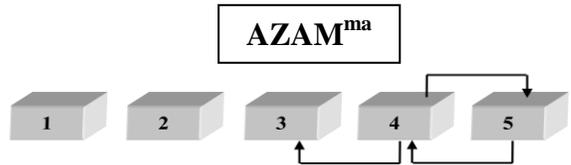
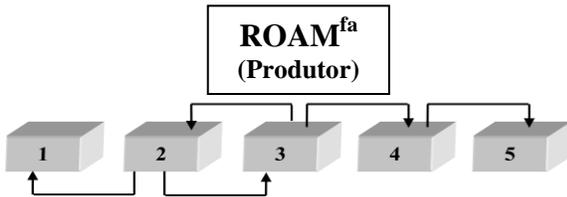
### Grupo C



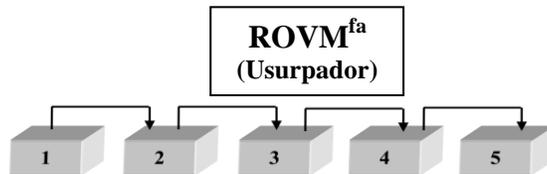
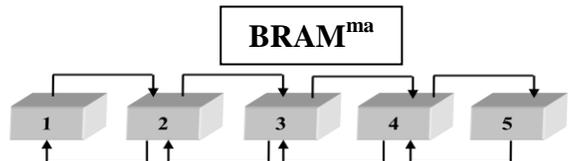
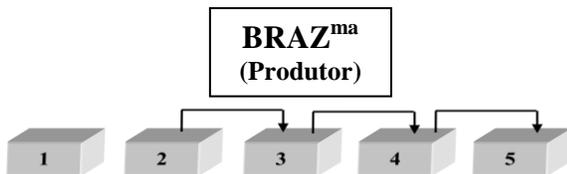
**Grupo D**



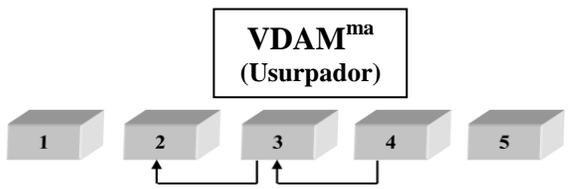
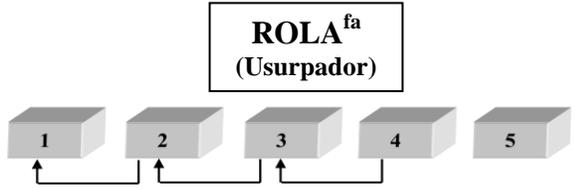
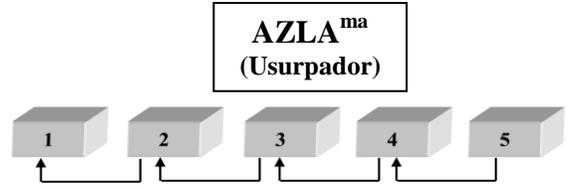
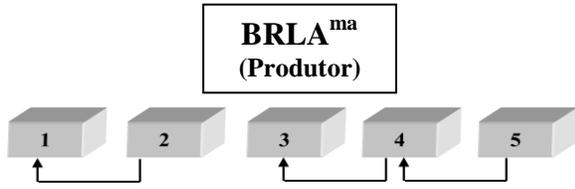
**Grupo E**



**Grupo F**

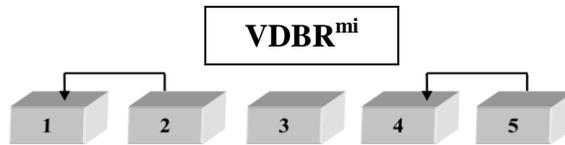
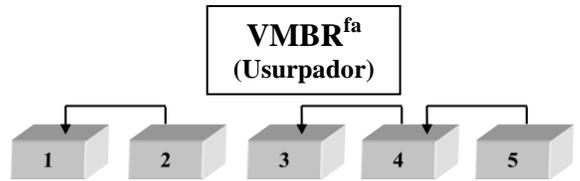
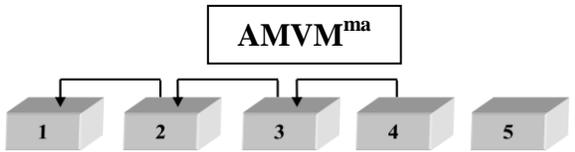


**Grupo G**

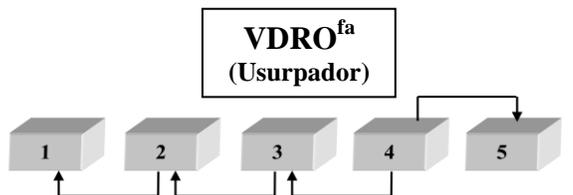
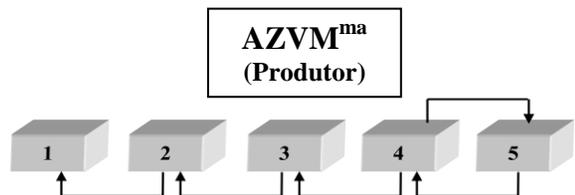


*Callithrix jacchus*

**Grupo J**

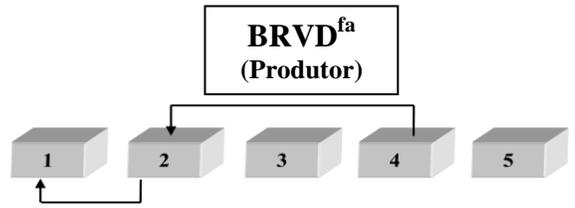
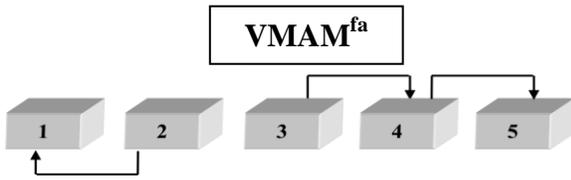


**Grupo K**

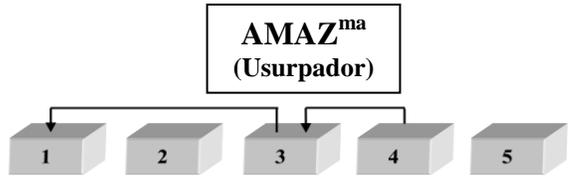
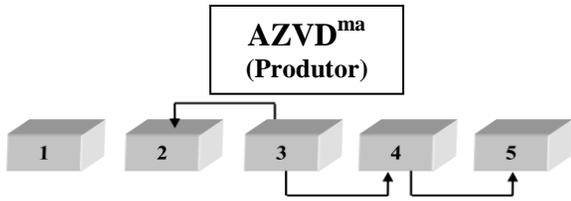


*Callithrix penicillata* x *C. kuhlii*

Grupo L

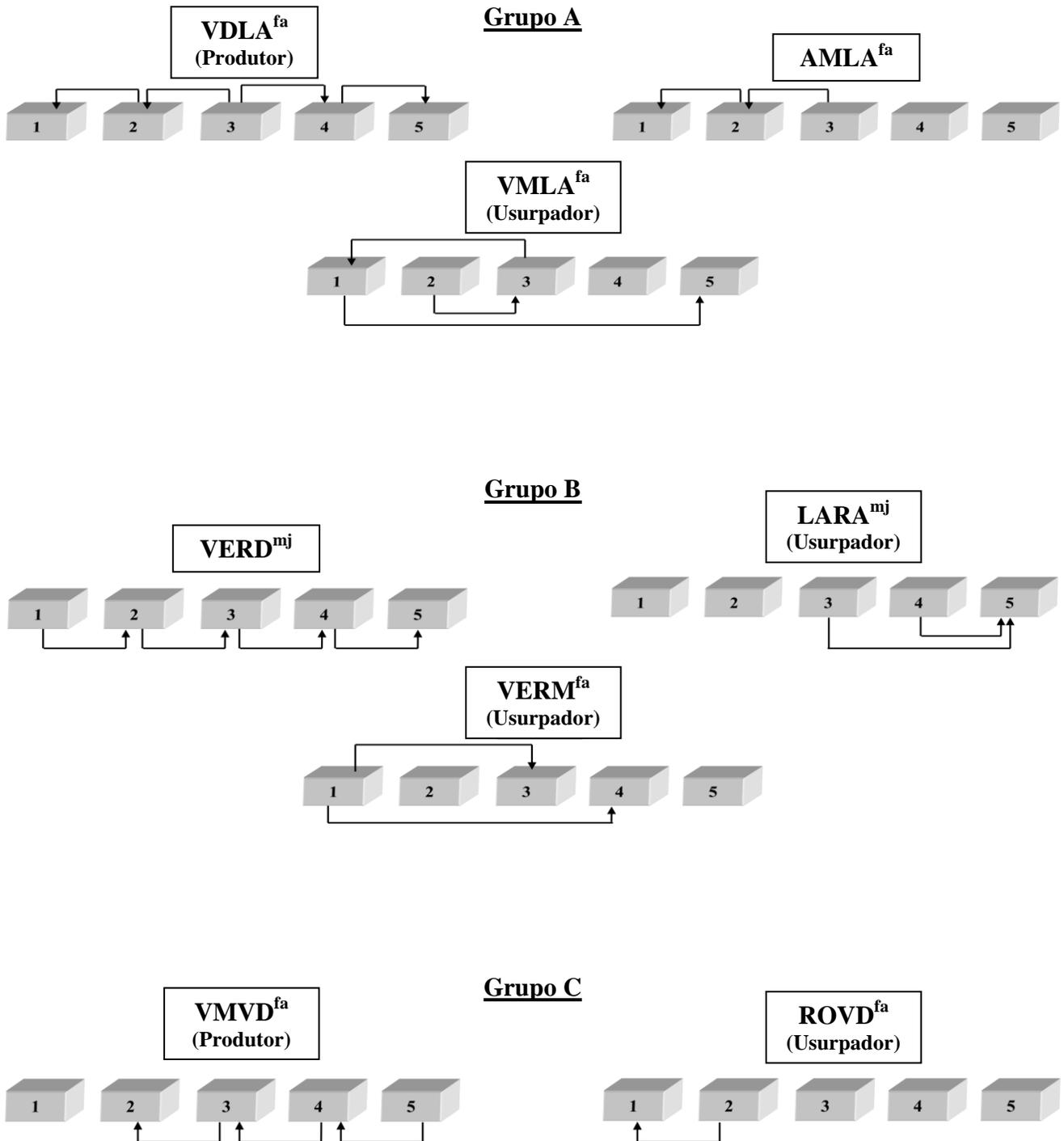


Grupo M

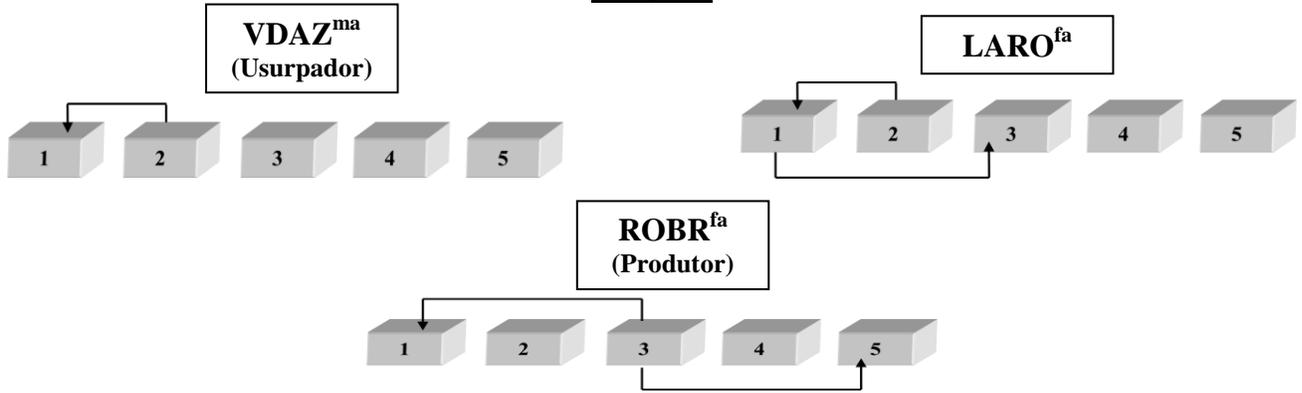


# INFORMAÇÃO VISUAL DO ALIMENTO

## *Callithrix penicillata*



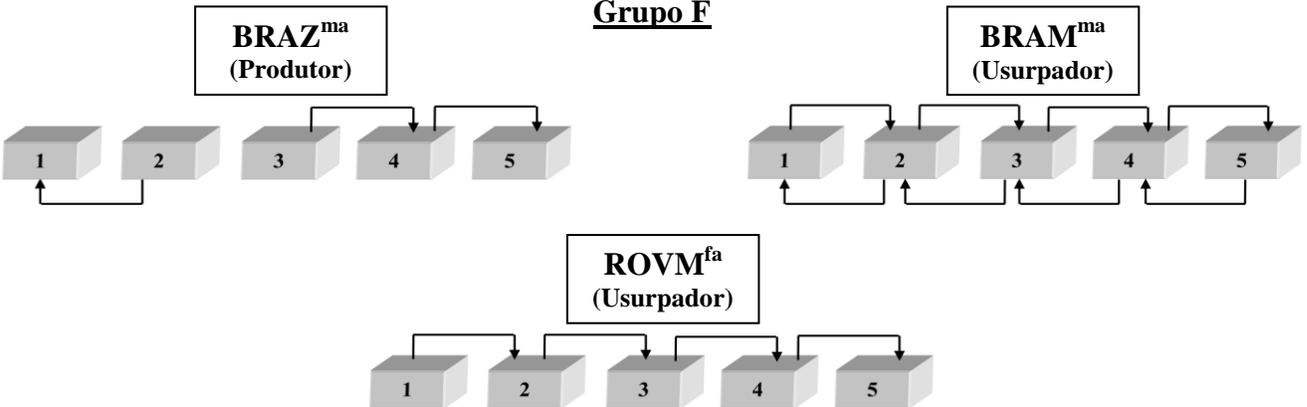
**Grupo D**



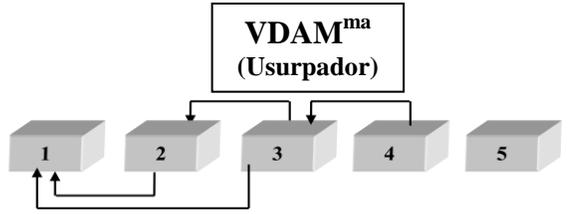
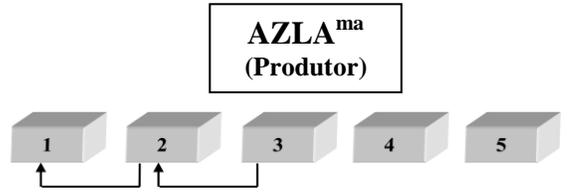
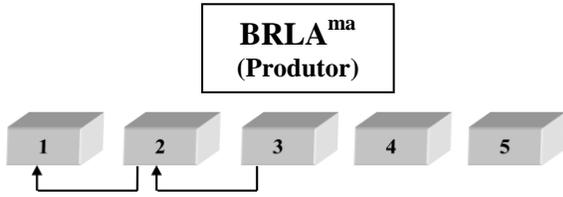
**Grupo E**



**Grupo F**

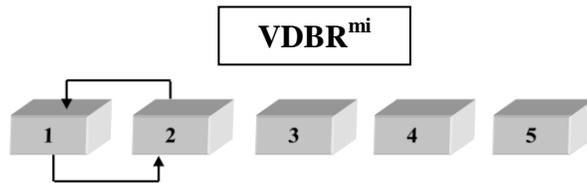
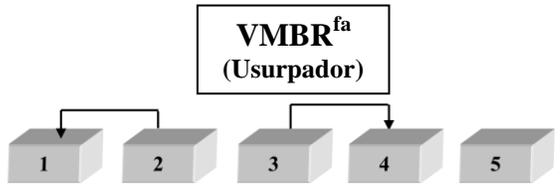
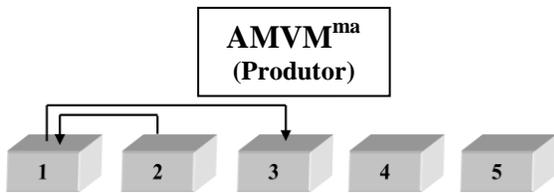


**Grupo G**

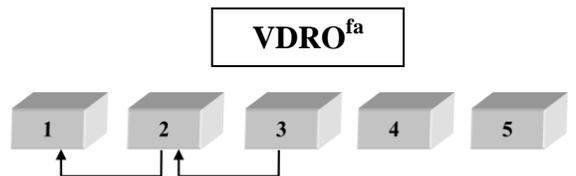
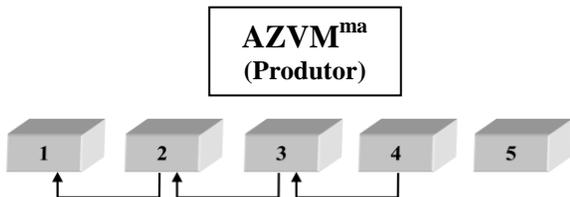


*Callithrix jacchus*

**Grupo J**

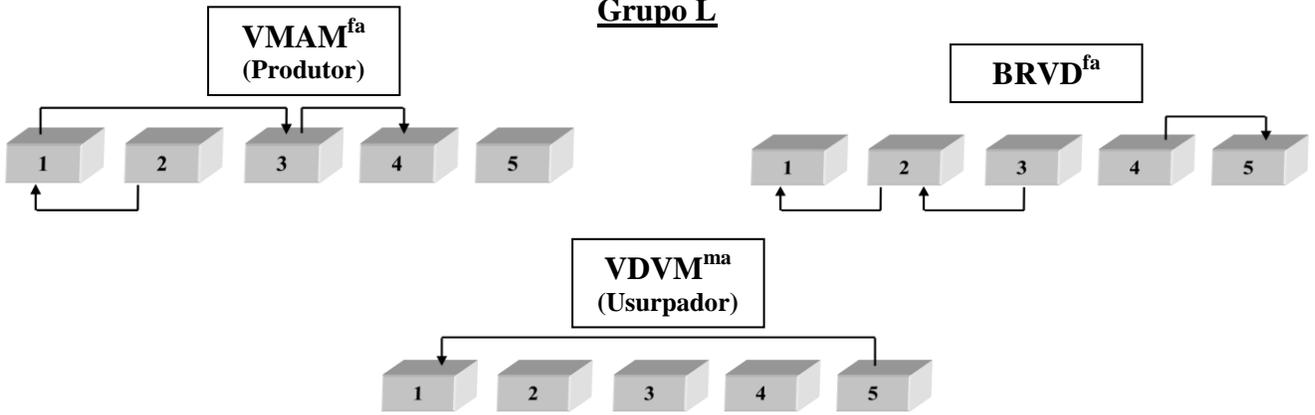


**Grupo K**

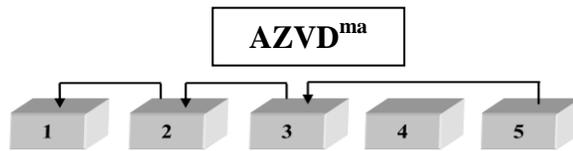


*Callithrix penicillata* x *C. kuhlii*

Grupo L



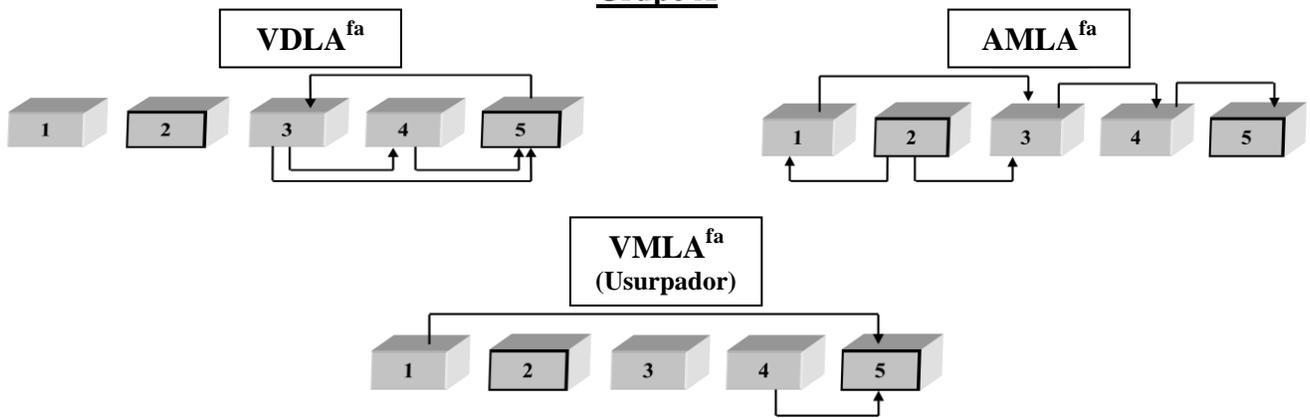
Grupo M



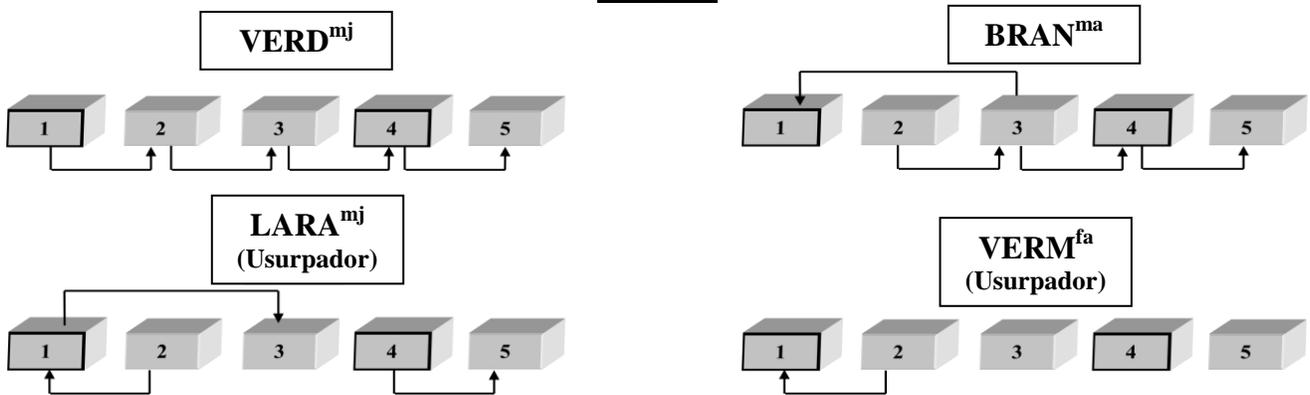
# INFORMAÇÃO QUANTITATIVA

## *Callithrix penicillata*

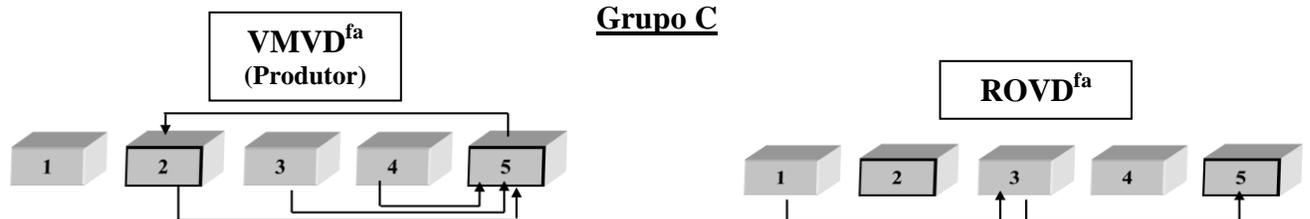
### Grupo A



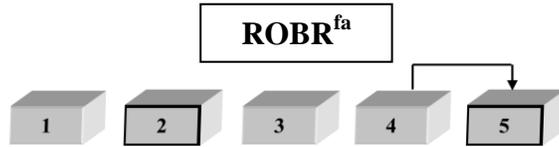
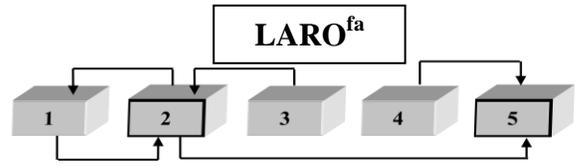
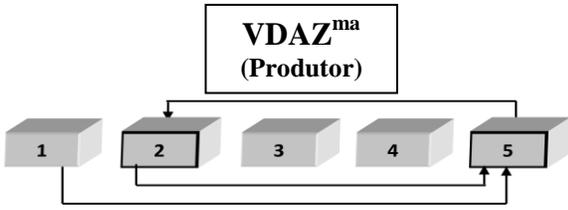
### Grupo B



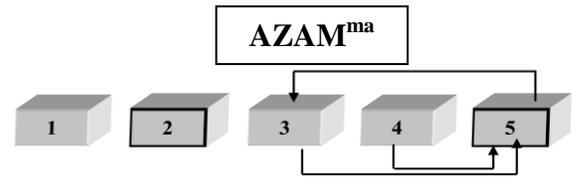
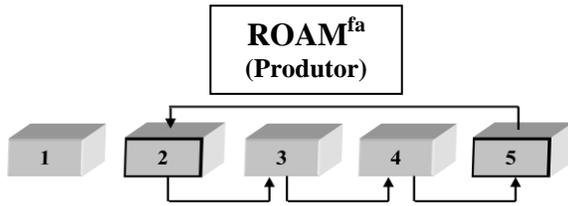
### Grupo C



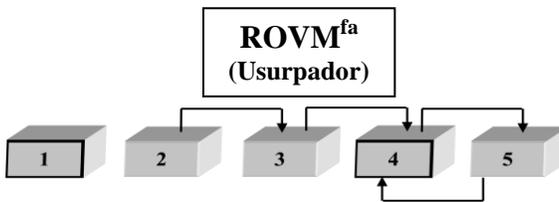
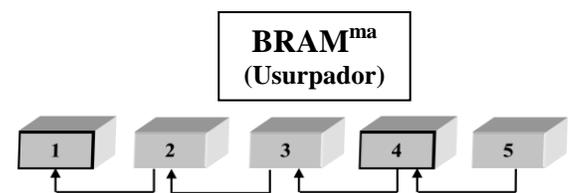
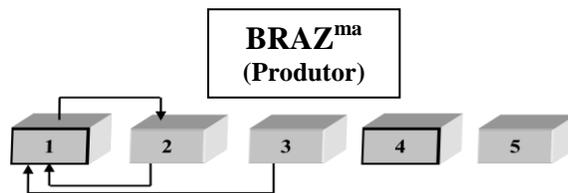
**Grupo D**



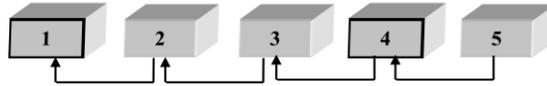
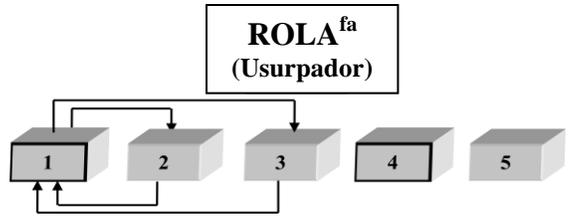
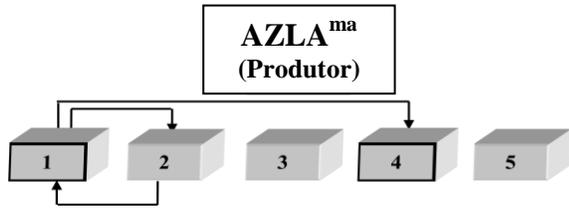
**Grupo E**



**Grupo F**

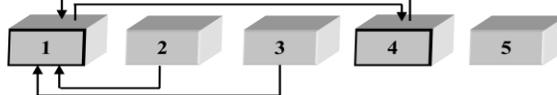
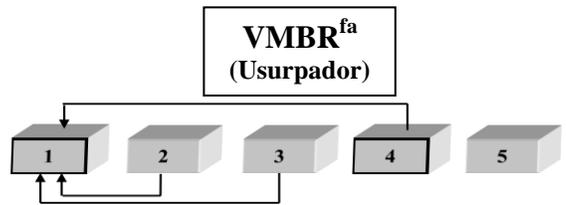
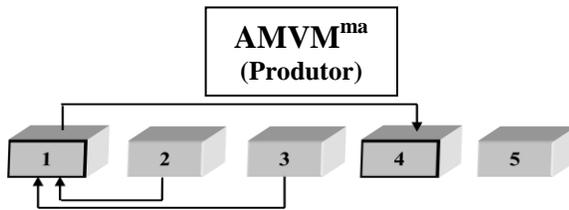


**Grupo G**

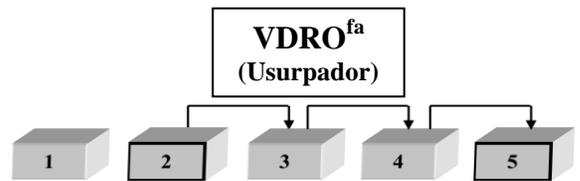
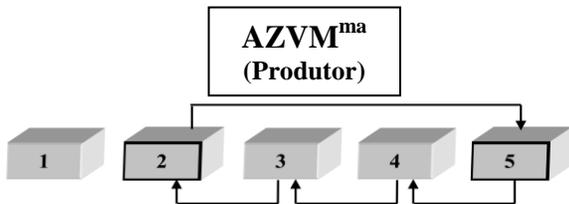


*Callithrix jacchus*

**Grupo J**

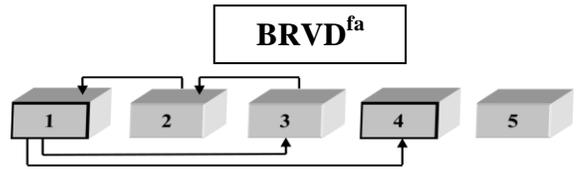
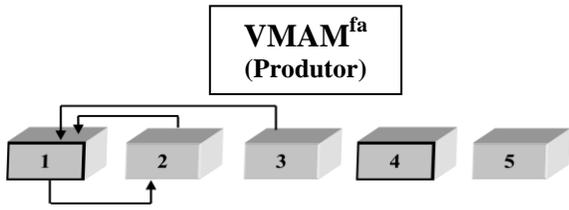


**Grupo K**

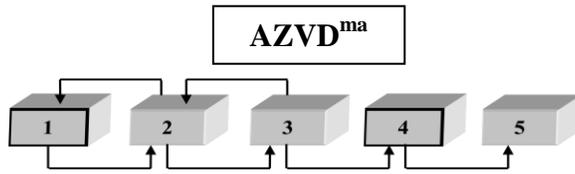


*Callithrix penicillata* x *C. kuhlii*

Grupo L



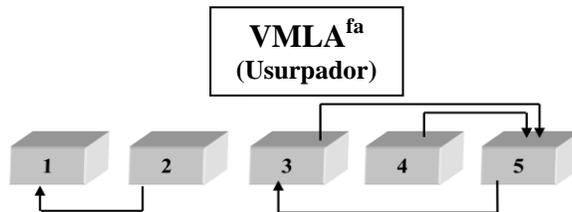
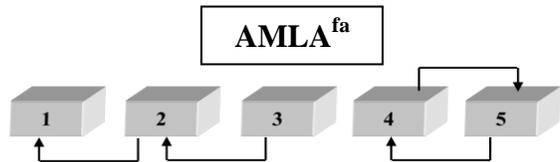
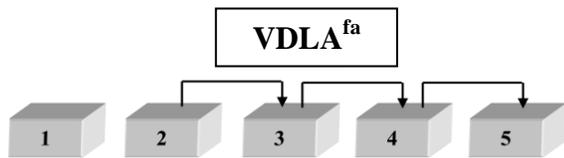
Grupo M



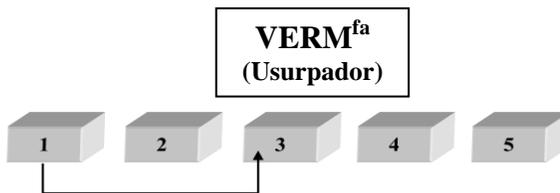
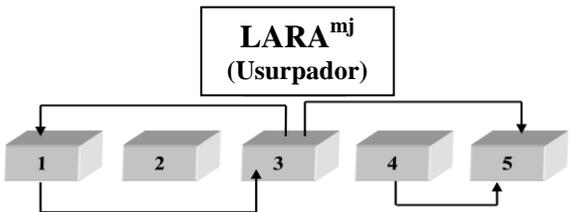
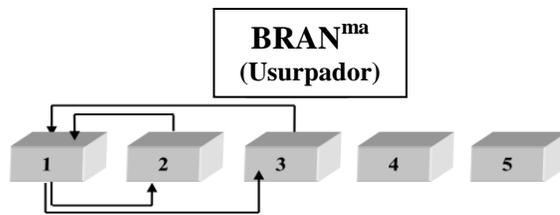
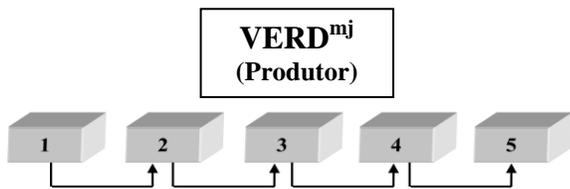
# INFORMAÇÃO OLFATIVA DO ALIMENTO

## *Callithrix penicillata*

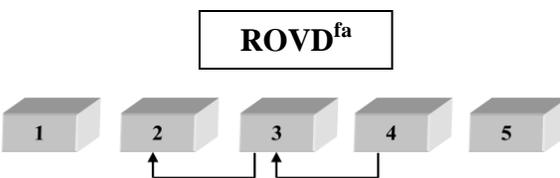
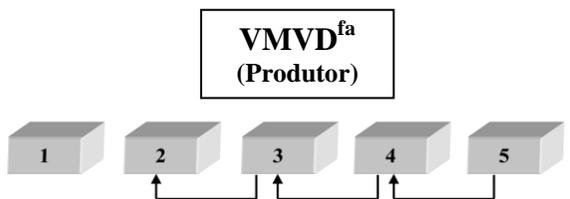
### Grupo A



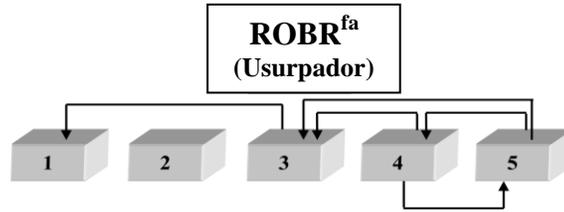
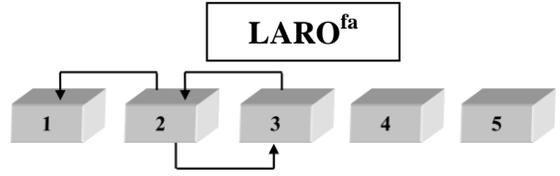
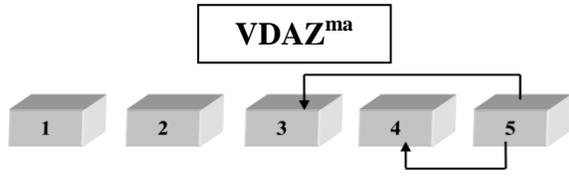
### Grupo B



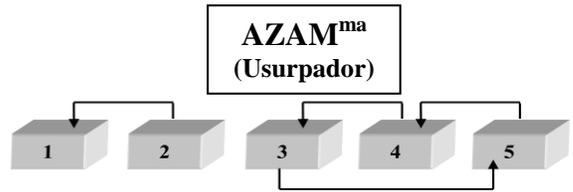
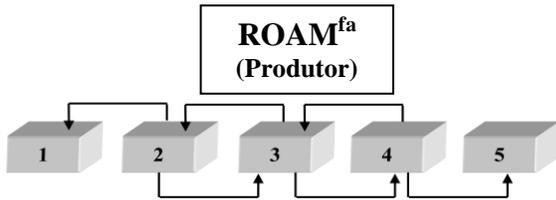
### Grupo C



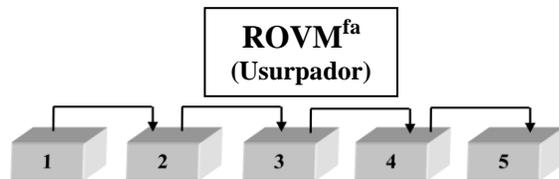
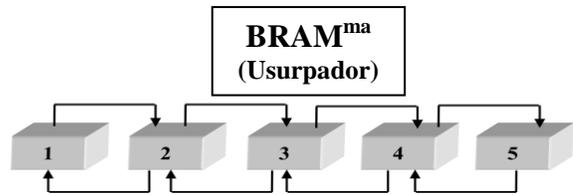
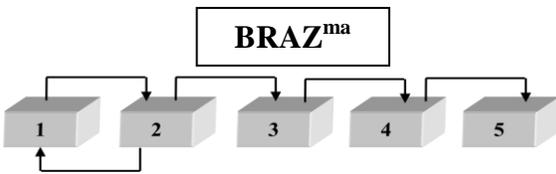
**Grupo D**



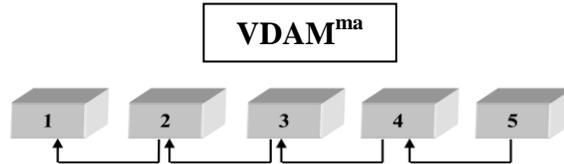
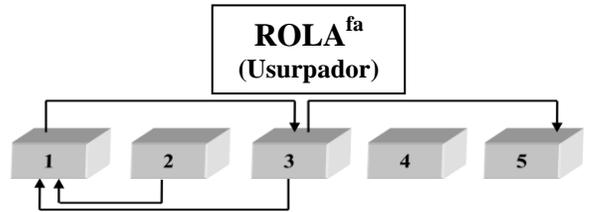
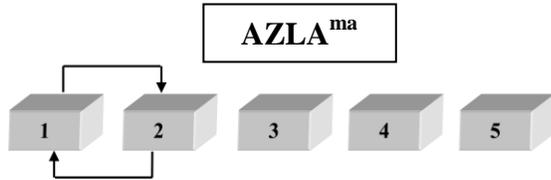
**Grupo E**



**Grupo F**

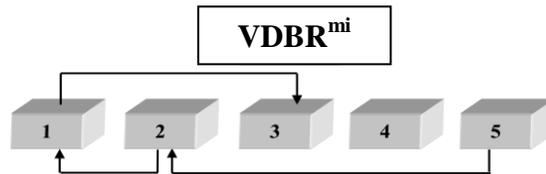
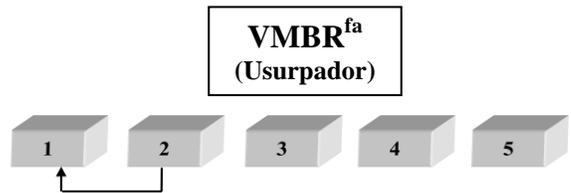
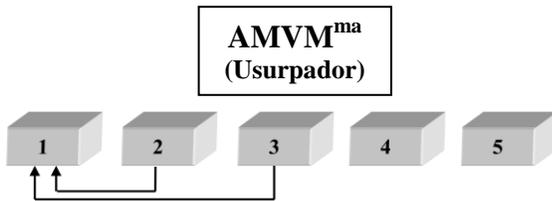


**Grupo G**

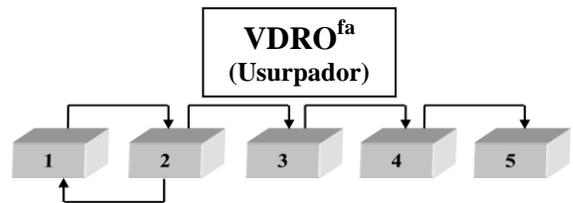
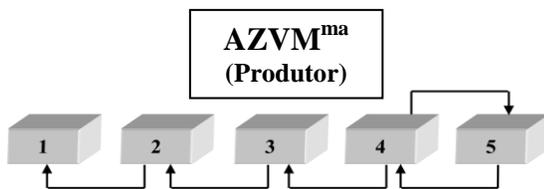


*Callithrix jacchus*

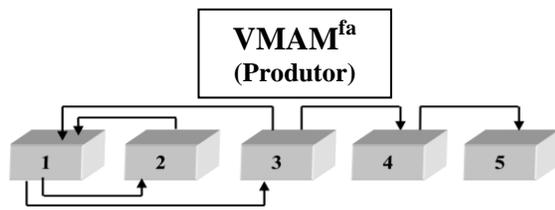
**Grupo J**



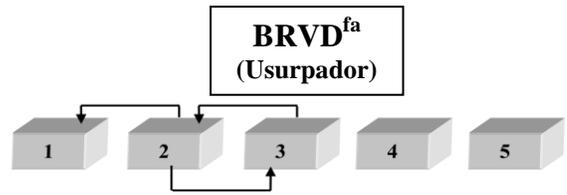
**Grupo K**



*Callithrix penicillata* x *C. kuhlii*



**Grupo L**



**Grupo M**

