

Francisco Edvaldo de Oliveira Terceiro

Cuidado parental diferencial em *Callithrix jacchus* em ambiente natural

Natal

2016

Francisco Edvaldo de Oliveira Terceiro

Cuidado parental diferencial em *Callithrix jacchus* em ambiente natural

Dissertação apresentada ao
Programa de Pós-Graduação em
Psicobiologia da Universidade
Federal do Rio Grande do Norte,
como parte dos requisitos para
obtenção do título de Mestre em
Psicobiologia

Orientador: Arrilton Araújo

Coorientador: Maria de
Fátima Arruda

Natal

2016

Catalogação da Publicação na Fonte
Universidade Federal do Rio Grande do Norte - UFRN
Sistema de Bibliotecas - SISBI
Catalogação de Publicação na Fonte. UFRN - Biblioteca Setorial do Centro de Biociências - CB

Oliveira Terceiro, Francisco Edvaldo de.

Cuidado parental diferencial em *Callithrix jacchus* em ambiente natural / Francisco Edvaldo de Oliveira Terceiro. - Natal, 2016.

64 f: il.

Orientador: Prof. Dr. Arrilton Araújo.

Coorientadora: Profa. Maria de Fátima Arruda.

Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal do Rio Grande do Norte. Centro de Biociências. Programa de Pós-Graduação em Psicobiologia.

1. Saguís - Dissertação. 2. Investimento parental - Dissertação. 3. Reprodutor cooperativo - Dissertação. I. Araújo, Arrilton. II. Arruda, Maria de Fátima. III. Universidade Federal do Rio Grande do Norte. IV. Título.

RN/UF/BSE-CB

CDU 599.821

Francisco Edvaldo de Oliveira Terceiro

Cuidado parental diferencial em Callithrix jacchus em ambiente natural

Banca examinadora

Prof. Arrilton Araújo (orientador)

(Universidade Federal do Rio Grande do Norte)

Prof. Dra. Maria Emilia Yamamoto

(Universidade Federal do Rio Grande do Norte)

Prof. Dr. Wallisen Tadashi Hatori

(Universidade Federal de Uberlândia)

AGRADECIMENTOS

Agradeço em primeiro lugar ao professor Arrílton Araújo por todo o conhecimento e experiência compartilhado, tantas conversas enriquecedoras e pela coragem em me aceitar em seu laboratório de porta abertas.

Realizar este trabalho não seria de forma alguma possível sem a ajuda da professora Fátima Arruda e toda a sua paciência e companherismo nas atividades de campo bem como em quaisquer dúvidas extras que aparecessem no caminho das nossas várias viagens.

Indispensável para todo o trabalho de campo através de seu apoio e ensinamentos, agradeço a Josilene Soares. Companherismo imprescindível para manter os olhos no objetivo durante os meses mais complicados deste trabalho.

Agradeço também a todos os companheiros de laboratório, Dina Lillia, Priscila Fernandes, Deisy Garcia e Jennifer Medeiros que compartilharam suas ideias, escutaram aflições e trocaram experiências e com isso engrandeceram a produção deste trabalho.

Não existiria a pessoa que hoje escreve este trabalho sem o apoio e amizade irrestrita de Pablo Araújo, Waldemar Alves e Ingrid Araújo. Pessoas que serviram como grupo de fuga em todos os momentos tristes e felizes destes dois anos de mestrado, que me acolheram e me fizeram acreditar novamente que existem pessoas boas em quem podemos confiar. A eles muitíssimo obrigado.

Agradeço também a todos os amigos que fiz e que reencontrei em Natal durante esta maravilhosa experiência do Mestrado. Foi engrandecedor poder conhecer pessoas de tantos locais diferentes desse Brasil e por isso agradeço todos os aprendizados e momentos inesquecíveis vívidos com Jaqueline Pinheiro, Vinicius Fonseca, Phiética

Rodrigues, Clarissa Almeida, Bárbara Araújo, Luana Santos, Annara Soares, Carla Sales, Nara Pavan, Daniel Polari, Agnes Rosa, Thamires Casagrande, Davi Zalder, Silvana Sita, Larissa da Mata, Paulo Leonardo e Felipe Fiuza. Encontrar todos vocês no mesmo lugar ao mesmo tempo foi uma sorte que não sei se terei de novo. Sucesso a todos nós.

Obrigado à Capes, ao CNPq e à UFRN pelo financiamento desta pesquisa.

Bem difícil foi à adaptação ao trabalho em campo e por isso agradeço aos funcionários da Flona de Assu que tão gentilmente me receberam em seu local de trabalho e facilitaram minha adaptação à novidade do trabalho em campo.

Gostaria de finalizar agradecendo à minha família que me apoiou integralmente nesta decisão de fazer o mestrado longe de casa. Às minhas tias Elizete e Eloisa com tão valiosos conselhos. A todo o carinho e amor do meu pai e minha mãe, Obrigado mais uma vez. Finalmente agradeço à minha irmã Eliza Oliveira que foi de uma força assombrosa no momento em que mais precisei de apoio. A ela dedico este trabalho. Muito obrigado, mana.

RESUMO

O cuidado parental é muito importante para aumentar a chance de sobrevivência da prole. Porém, esse comportamento causa custos aos pais implicando em um conflito entre pais e prole. Trivers (1974) enfatizou que pais devem otimizar o seu investimento para serem capazes de garantir a sobrevivência da prole atual e ainda serem capazes de ter mais proles no futuro. Por outro lado, infantes tentariam maximizar seus ganhos. Em espécies que são reprodutores cooperativos e possuem uma reprodução custosa, está presente entre os membros do grupo. Como exemplo, temos *Callithrix jacchus*, primatas que vivem em grupos de cinco a dezessete indivíduos, incluindo machos e fêmeas adultos assim como animais imaturos. Uma de suas características mais notáveis é que membros não reprodutores do grupo contribuem para o cuidado da prole. O comportamento de cuidado parental parece ser influenciado por uma variedade de fatores tais como idade, sexo e experiência, mas ainda não é claro como estes fatores interagem e determinam quando cada indivíduo irá contribuir. Portanto, foi nosso objetivo estudar o investimento feito pelos cuidadores para os infantes em *C.jacchus* e analisar se existe cuidado parental diferencial em condições naturais. Nós estudamos uma grupo na Floresta Nacional de Assu durante doze meses e registramos comportamentos de cuidado tais como transporte, transferência de alimento, catação e amamentação realizados todos os indivíduos do grupo. Nós analisamos esses comportamentos de várias proles deste grupo familiar. Nós encontramos que o sexo dos cuidadores e dos filhotes só é relevante para o comportamento de catação. A competição entre fêmeas em diferentes proles muda diretamente a alocação de cuidado para todos os comportamentos registrados além de afetar a alocação de cuidado de todos os membros do grupo. Os resultados nos levam a concluir que não existe cuidado parental diferencial ao nível de indivíduo. Por outro lado, o cuidado parental e aloparental refletem a dinâmica social do grupo de *C.jacchus* e por essa razão podem ser usados com esse propósito como uma alternativa aos comportamentos agressivos e afiliativos.

Palavras-chave: ***Saguís*. Investimento parental. Conflito pais-prole. Reprodutor cooperativo.**

ABSTRACT

Parental care is very important to increase the offspring's chance of survival but this behavior produces costs for the parents. This implies a conflict between parents and offspring. Trivers (1974) emphasized that parents should optimize their investment to be able to guarantee the survival of the current brood and still be able to have more litters in the future. On the other hand, infants would try to maximize their gains. In species that are cooperative breeders and have a costly reproduction this conflict will be distributed across group members. For instance *Callithrix jacchus* are primates that live in groups which vary from five to seventeen individuals, including adult males and females, as well as immature animals. One of their most remarkable features is that helpers contribute to care for the offspring. Care-taking behavior seems to be influenced by a variety of factors such as age, sex, and rearing experience, but it is not entirely clear how these factors interact in determining how much each individual contributes. Therefore, it is our objective to study the investment made by the care-takers towards the infants in *C. jacchus* groups and analyze if exists differential parental care in natural conditions. We studied a group at the Floresta Nacional de Assu during twelve months and recorded care-taking behaviours such as carrying, food sharing, grooming and nursing from all the individuals in the group. We analyzed this behavior across various litters in one family group. We founded that the sex of care-takers and offspring is only relevant for grooming behavior and that competition between female among litters direct changes the allocation of care for all behaviors recorded and affects the allocation of care of all the members of the group. These results lead us to conclude that there is no evidence of differential parental care at the individual level. In the other hand, parental and alloparental behavior of *C.jacchus* reflects the social dynamics of the group and for that matter can be used to do so as an alternative for aggressive and affiliative behavior.

Keywords: *Callithrix jacchus*. **Parental care. Parent-offspring conflict. Cooperative breeder.**

LISTA DE FIGURAS

Figura 1	Número de amamentações rejeitadas Média (\pm DP) pelas duas fêmeas reprodutoras para cada prole de <i>Callithrix jacchus</i>	29
Figura 2	Média (\pm DP) da rejeição de partilha de todos os cuidadores por prole de <i>Callithrix jacchus</i>	29
Figura 3a	Duração de carregamento Média (\pm DP) de cada prole por todos os cuidadores em <i>Callithrix jacchus</i>	30
Figura 3b	Taxa de carregamento Média (\pm DP) de cada prole por todos os cuidadores em <i>Callithrix jacchus</i>	30
Figura 4a	Duração de catação Média (\pm DP) realizado por todos os cuidadores para cada prole em <i>Callithrix jacchus</i>	31
Figura 4b	Duração de catação Média (\pm DP) em função do sexo do filhote realizado por todos os cuidadores para cada prole em <i>Callithrix jacchus</i>	31
Figura 5	Duração de carregamento Média (\pm DP), para cada prole separado pelo status do realizador do cuidado em <i>Callithrix jacchus</i>	32
Figura 6a	Frequência de início de eventos de carregamento Média (\pm DP) para cada prole organizado pelo status do realizador do comportamento em <i>Callithrix jacchus</i>	33
Figura 6b	Frequência de rejeição Média (\pm DP) para cada prole organizado pelo status do realizador do comportamento em <i>Callithrix jacchus</i>	33
Figura 7	Duração da catação Média (\pm DP) em cada prole em função do realizador do comportamento em <i>Callithrix jacchus</i>	34
Figura 8	Duração da catação Média (\pm DP) em cada prole em função do sexo realizador do comportamento em <i>Callithrix jacchus</i>	35
Figura 9a	Frequência de início de eventos de partilha Média (\pm DP) para cada prole organizado pelo status do realizador do comportamento em <i>Callithrix jacchus</i>	36
Figura 9b	Frequência de rejeição Média (\pm DP) para cada prole organizado pelo status do realizador do comportamento em <i>Callithrix jacchus</i>	36

Figura 10 Duração de amamentação Média (\pm DP) realizado pelas fêmeas reprodutoras para cada par de filhotes das proles simultâneas de *Callithrix jacchus*.....37

Figura 11 Frequência de início de eventos de partilha Média (\pm DP) realizado pelos reprodutores para cada par de filhotes das proles concorrentes em *Callithrix jacchus*.....38

Figura 12 Média (\pm DP) dos eventos de partilha realizados por fêmea reprodutora para cada par de filhotes das proles simultâneas distribuído pelos cinco meses de infância do filhote.....39

LISTA DE TABELAS E QUADROS

Quadro 1	Dinâmica social de um grupo de <i>Callithrix jacchus</i>	25
-----------------	--	-----------

ÍNDICE

INTRODUÇÃO.....	12
OBJETIVOS.....	22
Objetivo geral.....	22
Objetivos específicos.....	22
Hipóteses.....	23
MÉTODOS.....	23
Registro comportamental.....	25
Análise estatística.....	27
RESULTADOS.....	28
Investimentos dependente do filhote.....	28
Investimentos dependente do cuidador.....	31
Investimentos dependente de parentesco.....	36
DISCUSSÃO.....	40
Investimentos dependente do filhote.....	40
Investimentos dependente do cuidador.....	44
Investimentos dependente de parentesco.....	51
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	55
ANEXO.....	65

O estudo do comportamento nos dá a capacidade de
olhar para a natureza e aproveitá-la, ao mesmo
tempo, como espelho e como telescópio.

INTRODUÇÃO

A teoria da evolução através da seleção natural de Darwin (1859) previra que a competição por recursos e as diferenças entre os competidores seriam a matriz necessária para que ocorresse uma seleção de indivíduos de acordo com sua capacidade de sobrevivência e reprodução com mudança da população através do tempo. O raciocínio lançado por Darwin sofreu críticas advindas da comunidade científica bem como da população em geral. Uma destas críticas se referia a comportamentos considerados altruístas e que à primeira vista prejudicava a sobrevivência do indivíduo.

Os trabalhos de Fisher (1958) e Hamilton (1964) foram essenciais para o desenvolvimento das bases genéticas da teoria da evolução, em especial o trabalho de Hamilton no qual ele utilizou o desenvolvimento do estudo de genética populacional para demonstrar como características encontradas nos seres vivos, vistas como contraditórias à explicação darwiniana, não só podem ser elucidadas por esta nova ferramenta, como apoiam a teoria da evolução moderna

Trivers (1972) explica que estas dificuldades de Darwin eram decorrentes da falta de conhecimentos de variáveis importantes que viriam a desenvolver a estrutura teórica que formaria a teoria da evolução moderna. Dentre estas variáveis Trivers (1972) cita herança ligada ao sexo, proporção dos sexos no nascimento, mortalidade diferencial, sistema de reprodução e cuidado parental como os principais tópicos que faltavam à ideia inicial de Darwin.

Cuidado parental pode ser definido como qualquer investimento, oriundo dos pais, focado nos indivíduos da prole e que aumente a chance de sobrevivência deste, bem como sua futura capacidade reprodutiva em detrimento da habilidade parental de investir em outra prole (Trivers, 1972). Este investimento pode ocorrer de formas

extremas desde o nível de energia empregado na célula reprodutora até casos de matrifagia, passando por casos variados tais como proteção dos ovos, enfrentamento de predadores, transporte, proteção e alimentação da prole. Esta definição de Trivers (1972) sobre cuidado parental foi ampliada com a identificação do conflito pais-prole, também por Trivers (1974). Este tipo de conflito pode ser expresso em duas formas: Conflito intra-prole (Lack, 1968) e conflito inter-prole (Williams, 1966). O primeiro é a relação custo-benefício entre quantidade e qualidade de recursos entre os filhotes em uma mesma prole. O último explica o custo benefício entre a prole atual *versus* proles futuras.

Contudo, o cuidado parental é influenciado por fatores ecológicos, que influenciarão a tomada de decisão dos pais em relação a quanto investimento deve ser aplicado pelos cuidadores e qual o direcionamento deste cuidado, tendo que levar em conta os benefícios advindos do cuidado bem como das restrições imediatas que a ação carrega (Krebs e Davies, 1997). Vale notar que a partir do momento em que um dos reprodutores toma a decisão de cuidar ou desertar da prole ele imediatamente impacta a tomada de decisão do parceiro.

Entretanto, a competição relacionada ao cuidado parental pode aparecer, não somente no nível individual, como também através de outras formas, como o conflito sexual (Maynard Smith, 1977) ou pelo conflito pais-prole (Trivers, 1974). Este pode acontecer de duas formas: Conflito intra-prole (Lack, 1968) e conflito inter-prole (Williams, 1966).

O conflito intra-prole é a competição entre quantidade e qualidade de recursos entre indivíduos de uma mesma prole. Este tipo de competição normalmente é caracterizada pelo aumento do esforço dos filhotes para o acesso ao alimento através de

estratégias tais como vocalizações mais frequentes e mais intesas, luta por proximidade do alimento e maior sucção de leite (Mock e Parker, 1998). O conflito inter-prole é aquele relativo à competição de uma prole atual e uma eventual futura prole. Nesse caso uma prole estimula os cuidadores a aumentar seu investimento e o cuidador mantém investimento similar entre os irmãos da prole gerando um investimento super-ótimo. Isto enfraquece a próxima prole e diminui sua possibilidade de sobrevivência (Parker et al., 2002).

Para entender as possíveis estratégias adotadas pelos reprodutores Maynard Smith (1977) organizou uma matriz de possibilidades levando em conta a tomada de decisão e o sucesso reprodutivo obtido por macho e fêmea. Ele conclui que alguns fatores serão determinantes para a escolha da estratégia, entre elas estão, a quantidade de ovos que uma fêmea pode colocar, a possibilidade do macho acasalar novamente e se o cuidado parental em conjunto pode conseguir, no mínimo, o dobro de sucesso na sobrevivência dos filhotes. Todos estes fatores devem ser levados em conta para que os indivíduos consigam otimizar seu investimento.

Espécies com cuidado biparental e famílias com mais de um filhote terão essencialmente três tipos de variações em relação ao investimento uniforme que seria esperado pelos pais (Stamps et al. 1987; Lessells 1998). (1) O investimento parental pode variar entre os cuidadores e não em relação aos filhotes; (2) o investimento parental pode variar em relação aos filhotes e não entre os cuidadores; e (3) pode existir uma interação entre os dois tipos previamente citados. Adicionalmente, o favoritismo parental pode estar relacionado com variações entre os infantes em características como sexo, tamanho ou idade (Lessells, 2002).

As estratégias acima citadas podem ser entendidas em um contínuo explicado por Parker et al., (2002). Em um extremo do contínuo está o total controle do investimento parental pela prole. Neste caso, os pais não tem controle sobre a alocação de cuidado e o simples ato dos filhotes de pedir por mais alimento será recompensado pelos pais. No outro extremo do contínuo está o total controle pelos pais. Este caso permite o monitoramento do comportamento dos filhotes pelos pais e a alocação de investimento de acordo com os interesses dos pais. Esta visão é embasada na hipótese de sinalização honesta de Godfray (1991, 1995) e na teoria dos sinais biológicos (Grafen, 1990).

A necessidade de otimizar o investimento parental gerou uma estratégia comum no reino animal, a presença de cuidado parental diferencial, ou seja, investir preferencialmente em um dos indivíduos da prole em detrimento de outros da mesma ninhada. Como exemplo de favoritismo parental podemos citar a ave *Melospittacus undulatus*, onde percebemos que o pai regurgita alimento preferencialmente para os filhotes que mais pedem por comida, enquanto as mães irão partilhar alimento preferencialmente com os menores filhotes (Stamps et al. 1985)

Estudos com aves mostram quatro manifestações diferentes de favoritismo parental. O primeiro exemplo citado por Slagsvold et al. (1994) mostra que os pais de *Parus caeruleus* alimentam diferentemente infantes com tamanhos diferentes. Na segunda manifestação possível os pais de *Sialia sialis* alimentam diferentemente filhotes de sexos diferentes (Gowaty e Droge 1991). A terceira forma de apresentação de favoritismo ocorre quando ambos os pais de *Parus major* alimentam diferentemente certos indivíduos (Kolliker et al. 1998), normalmente esta situação ocorre quando os cuidadores dividem o cuidado por áreas do ninho e acabam investindo de forma diferente nos filhotes de acordo com a sua posição no ninho. A última forma de

manifestação ocorre quando os pais usam regras diferentes de alimentação para cada filhote de *Serinus canaria* (Kilner e Johnstone 1997). Apesar destes trabalhos possuírem foco no cuidado através da partilha alimentar, estas variações podem ser esperadas em outras formas de cuidado visto que os pais não são indiferentes à natureza do cuidado que eles fornecem (Lessells, 2002).

Ao focar na importância do sexo, seja dos pais ou dos filhotes, Lessells (1998) desenvolve modelos através da teoria dos jogos usando os efeitos da dependência de frequência Fisheriana (DFF), do balanço entre a aptidão da prole com a aptidão residual dos pais e o conflito entre os pais. Os modelos preveem que: (1) filhotes, machos ou fêmeas, receberão diferentes quantidades de cuidado quando um dos dois sexos tiver um saldo positivo entre aptidão acumulada e cuidado parental recebido. (2) cuidadores machos e fêmeas darão quantidades diferentes de cuidado se um dos sexos possuir ganho de aptidão quando levado em conta a perda de aptidão residual ou caso o saldo do cuidador seja diretamente proporcional ao ganho de aptidão de um dos sexos dos filhotes; e (3) ocorrerá uma interação entre a prole e sexo dos pais na quantidade de cuidado investida quando o saldo de aptidão dos pais for diferente em relação a um dos sexos, podendo gerar casos extremos onde um dos sexos dos pais nunca cuida de um dos sexos dos filhotes ou quando o saldo de aptidão, tanto de pais quanto de filhotes, varia de acordo com a proporção dos sexos em um grupo familiar.

Percebemos que em uma grande quantidade dos fatores citados existe um viés competitivo, seja entre os pais ou entre os filhotes e até mesmo dos pais com os próprios filhotes. A existência dessa competição exercerá forte influência em como os agentes envolvidos irão interagir.

Os calitriquídeos são cuidadores cooperativos tanto em grupos monogâmicos (Kleiman 1977), poliândricos (Sussman e Kinzey 1984) ou poligínicos (Digby 1995). Dentro deste grupo encontramos a espécie *C. jacchus* que apresentam sistema reprodutivo normalmente composto por uma fêmea e um macho reprodutores e com o cuidado à prole é dividido entre os reprodutores e demais membros do grupo, caracterizando assim o cuidado aloparental deste grupo (Yamamoto e Box, 1997).

O cuidado aloparental presente nessa espécie pode ser entendido de acordo com as quatro potenciais benefícios citados por Emlen (1991) : (1) aumento de sobrevivência devido o aumento do tamanho do grupo e do acesso físico e social aos recursos do grupo natal; (2) aumento da probabilidade de uma cópula futura; (3) aumento da fecundidade devido à exposição a habilidades de cuidado parental; e (4) aumento da aptidão inclusiva. O cuidado aloparental é tão importante que o estudo de Koenig (1995) mostra uma correlação positiva entre a taxa de sobrevivência de filhotes e o número de ajudantes no grupo.

A competição reprodutiva em calitriquídeos é mais intensa entre fêmeas como indicado pela supressão hormonal de subordinadas (Abbott, 1984) e por agressão e expulsão de fêmeas adultas de grupos selvagens (Arruda et al. 2005; Yamamoto et al. 2008; Yamamoto et al., 2014) frequentemente envolvendo agonismo proveniente da fêmea dominante o que torna o cuidado provindo do pai e dos ajudantes essenciais

Em espécies que possuem cuidado comunal e reproduções custosas, a presença de cuidadores não reprodutivos como em *Callithrix jacchus* é essencial, como exemplo temos Albuquerque (1999) onde machos adultos carregam os infantes por mais tempo que fêmeas adultas. Esta importância do cuidado proveniente dos machos não ocorre sem custos associados. Goldzien (1987) cita que saguis e micos passam menos tempo

forrageando e se locomovendo enquanto carregam filhotes. Já de acordo com Price (1992) e Tardif (1997) os cuidadores ficam mais suscetíveis a predadores e possuem mobilidade reduzida, custos esses que podem aumentar se os recursos estiverem escassos. Haydon e Chalmers (1983) já haviam citado que os infantes de *C. jacchus* atingem independência dos pais, mães e irmãos mais velhos em épocas diferentes e desenvolvem relações diferentes com cada um deles.

Os custos citados acima, causados pelo cuidado à prole, variam em função de diversos fatores. Isto trás à tona a otimização de investimento por parte dos cuidadores. Thorogood (2011) mostrou que a quantidade de cuidado parental se modifica em resposta às demandas da prole atual. Através de um experimento de enriquecimento de carotenóides na alimentação de pais e filhotes de pássaros (*Notiomystis cincta*), o estudo propiciou que alguns adultos tentassem duas cópulas por estação reprodutiva e também que os filhotes fossem mais chamativos ao pedir por alimento. O resultado mostrou que adultos que copulavam duas vezes respondiam menos ao pedido dos filhotes do que os adultos que tinham apenas uma cópula na estação. À partir disso Thorogood (2011) conclui que os pais podem variar sua sensibilidade à suplica por alimentos dos filhotes com base no potencial reprodutivo futuro. Existem várias evidências experimentais para esse tipo de otimização em lagartos (Miles et al., 2000); peixes (Jones e Reynolds, 1999); insetos (Ward et al., 2009); pássaros (Gustafsson e Sutherland, 1988) e primatas (Saito, 2008) mas a forma em que essa otimização ocorre varia entre as espécies.

Fêmeas de mamíferos, incluindo primatas, não disponibilizam cuidado parental de forma indiscriminada e nem irrestrita para seus filhotes (Clutton-Brock, 1991). Ao invés, elas parecem ter sido moldadas pela seleção natural para ser “oportunistas flexíveis” (Hrady, 1999). Todas as fêmeas de primatas possuem custos energéticos

associados com produzir e cuidar da prole (Altmann, 1983), mas fêmeas de macacos do novo mundo pertencentes à família Callitrichidae, saguis e micos, parecem enfrentar ainda maiores demandas energéticas uma vez que elas são as menores (Fleagle, 1999) e mais fecundas (Tardif, 1997).

Yamamoto et al., (2008) mostraram que para o comportamento de carregar, os machos cuidam mais das infantas fêmeas do que dos machos e as fêmeas carregam mais os pares de machos do que de fêmeas. Contudo este trabalho se concentrou nos pares de infantas durante as primeiras oito semanas. Para explicar este resultado foram utilizadas as ideias provenientes dos modelos de Lessels (1998) e as evidências de agressividade das fêmeas relatadas em Albuquerque (1999) e Arruda et al., (2005), todos citados acima.

Yamamoto et al. (2010) também sugeriram que o sistema de reprodução bem-sucedido de *C. jacchus* é baseado no equilíbrio entre competição e cooperação. O primeiro reforça o monopólio reprodutivo pelas fêmeas evitando os altos custos de criar mais de uma prole simultaneamente e o último ao prover melhores oportunidades reprodutivas para os machos através de três dos cinco tipos de cooperação indicados por Diaz-Muñoz et al. (2014).

Entre as formas de cooperação estão as coalizões competitivas, poliandria cooperativa e cuidado parental cooperativo. O benefício da aptidão abrangente pode ser um importante fator em promover o desenvolvimento da cooperação entre machos, especialmente em espécies com alto grau de filopatria destes machos (van Hoof e van Schaik, 1994). Embora machos e fêmeas possam manter suas posições reprodutivas através de estratégias bem diferentes, como por exemplo a possibilidade de cópula extra-grupo e infantícidio pelas fêmeas (Arruda et al., 2005) e pelos altos níveis de

comportamento afiliativo apresentados pelos machos (Digby, 1995), ambos miram o prolongamento de seu domínio, o que é em última instância a melhor forma de produzir um maior número de descendentes (Yamamoto et al., 2014).

Adicionalmente, Fite et al. (2005) demonstraram que fêmeas de saguis são equipadas com a habilidade de ceder o cuidado dos infantes para outros cuidadores. Elas reduzem seu investimento na prole quando devem (período pós-parto) e também quando podem (presença de cuidadores aloparentais experientes). Não obstante, Zahed (2010) demonstrou que a expressão individual de cuidado ao infante mudou para acomodar as necessidades dos infantes e também de acordo com mudanças da dinâmica social em cada prole.

Vale notar que o comportamento cooperativo pode servir diferentes funções, tais como aumento da aptidão do infante ou a necessidade de ganho de experiência pelos cuidadores (Burkart, 2015). Foi registrado por Zahed (2010), Mills et al. (2004); Albuquerque (1999) e Yamamoto e Box (1997) que membros do grupo frequentemente competem pelo acesso aos infantes e fêmeas ajudantes específicas são impedidas de estabelecer contato com os infantes ou carregá-los, apesar de suas intensas tentativas de fazê-lo.

A extensa lista de fatores que podem gerar favoritismo parental não poderá exercer seu impacto se os cuidadores não reconhecerem sua prole e se não forem sensíveis aos seus chamados e necessidades. Os estímulos sensoriais existentes na relação entre pais e prole podem ser dos mais variados, tendo como mais marcantes, em primatas, os estímulos visuais e auditivos além de uma forte motivação para contato com os infantes (Tardif, Layne e Smucny, 2002). Harper (1981) propôs que devem existir limites superiores e inferiores para a frequência e intensidade da estimulação por

parte da prole, o que poderia servir como fronteiras confiáveis para determinar quando seria desvantajoso investir.

Estimulação auditiva e olfativa por filhotes de *C. jacchus* foi o motivo de estudo de Sánchez et al., (2014). Este trabalho mostrou que machos e fêmeas de saguis tiveram resultados semelhantes em todos os testes aplicados e que os cuidadores respondem mais a pistas vocais do que a pistas olfativas. Além disso os pais mostraram maior responsividade a infantes dependentes do que a infantes independentes, indicando capacidade de diferenciação do desenvolvimento do filhote através da pista auditiva. Contudo o trabalho também mostrou que machos e fêmeas responderam de forma similar ao chamado de filhotes dependentes sem alteração em relação ao parentesco do indivíduo, mostrando que os sujeitos do estudo não conseguiam diferenciar seus próprios filhotes de outros quando ambos estavam na fase mais dependente. À medida que os filhotes se tornavam independentes a responsividade dos pais mudava em favor dos seus próprios filhotes.

Os limites de resposta perante estímulo existentes em machos e fêmeas de *C. jacchus* com os seus infantes ocorrem de outras formas além do exposto acima. Em casos de mães com ninhadas com três filhotes foi verificado por Tardif, Layne e Smucny (2002) que estas não investem mais no carregar e na amamentação do que mães com ninhadas com dois filhotes. Na verdade as mães com mais filhotes investem menos sugerindo que apesar da forte atração que muitos primatas sentem por seus filhotes, as fêmeas de sagui devem possuir uma situação limítrofe para cuidado dos filhotes que não aumenta devido a uma tolerância limitada que pode estar relacionada com seu pequeno tamanho corporal e suas estratégias de evitação de predadores. Ainda no trabalho de Tardif, Layne e Smucny (2002) foi observado um nível de atividade dos filhotes mais

intenso e mais cedo na prole com três filhotes em comparação às proles de dois filhotes, indicando um aumento de competição entre os infantes.

Os trabalhos de Sánchez et al (2014) e Tardif, Layne e Smucny (2002) mostram resultados que impõe limites à plasticidade de cuidado em machos e fêmeas de saguis. Uma vez que a resposta dos saguis adultos ao chamado de filhotes dependentes oriundos de outros reprodutores parece chocar-se com a informação de que as mães não aumentam, em média, o cuidado com o aumento da prole. Portanto, utilizamos os comportamentos de catação, carregamento, amamentação e transferência de alimento para averiguar se existe cuidado parental diferencial e quantificá-lo. Com isso analisamos estes comportamentos em relação às diferentes proles e a relação entre o sexo dos cuidadores e dos filhotes. Buscando assim obter informações sobre a plasticidade e otimização do cuidado parental em *C.jacchus*.

OBJETIVOS

Objetivo geral

Verificar a existência de cuidado parental e/ou aloparental diferencial em *C.jacchus* em ambiente natural.

Objetivos específicos

1 Verificar se existe relação entre os sexos dos cuidadores e dos infantes no investimento do cuidado à prole.

2 Verificar se existe relação entre o status dos cuidadores e o cuidado direcionado aos infantes.

3 Verificar se existe variação de investimento entre proles consecutivas.

Hipóteses

- 1 Os cuidadores investirão de forma diferente de acordo com o sexo do filhote.
- 2 Os cuidadores investirão de forma diferente de acordo com o próprio status.
- 3 Os cuidadores modificaram seu investimento de acordo com as demandas de cada prole

METODOS

O trabalho foi realizado com a espécie *C. jacchus* (Primates, Cebidae) durante o período de maio de 2014 até junho de 2015, período correspondente ao nascimento e desenvolvimento de pelo menos duas proles. O grupo acompanhado habita a Floresta nacional de Assu-ICMBio (5° 34' 37" S, 36° 54' 32" O), Natal, RN. Brasil.

Todos os indivíduos de uma família de *C. jacchus* foram capturados utilizando armadilhas acionadas à distância e identificados. Após a captura foi ministrado uma dose de Ketamina, Sendo 0,1 ml para infantes, 0,2 ml para juvenis, 0,3 ml para sub-adultos e 0,4 ml para adultos. Com os indivíduos devidamente sedados, eles foram pesados, medidos e tiveram o sexo identificado. Os indivíduos foram marcados com ácido pícrico, que foi aplicada em regiões diferentes do corpo para cada individuo. Todos os indivíduos foram classificados em faixas etárias baseado em Yamamoto (1993): Infante (0-5 meses), juvenil (6-10 meses) subadulto (11-18 meses) e adulto (acima de 18 meses).

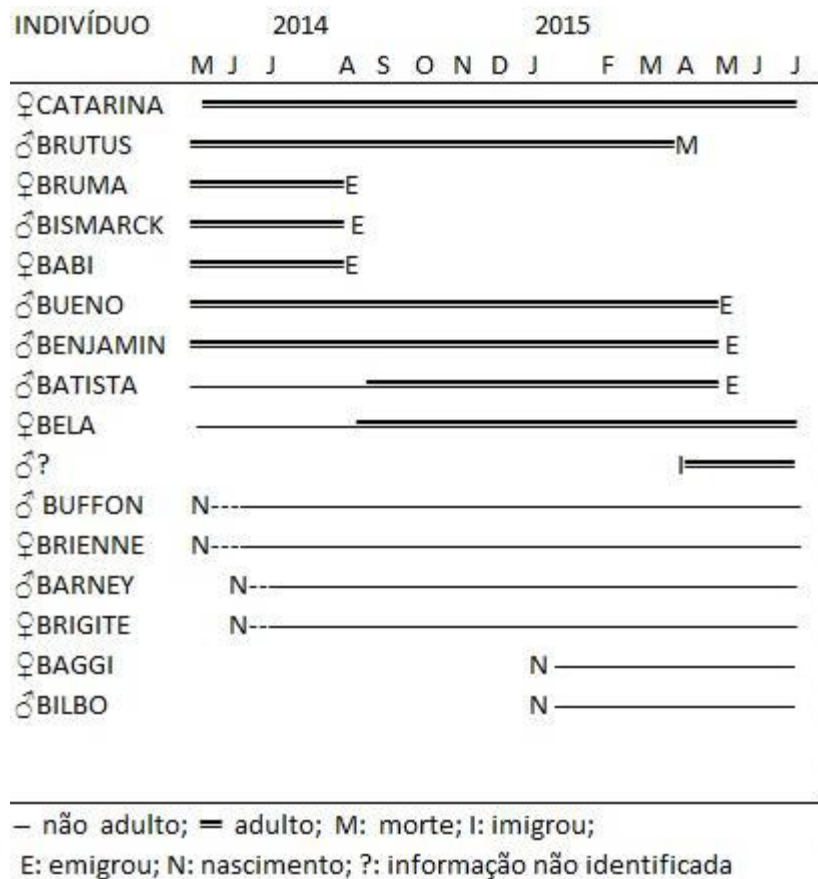
Uma vez que as marcações e medições foram realizadas, os indivíduos foram acondicionados nas jaulas pelo tempo necessário para que o anestésico deixasse de fazer efeito. Neste momento os indivíduos foram levados de volta ao ambiente para serem libertados. Buscando a segurança dos indivíduos, os filhotes foram capturados juntos

com, no mínimo, um cuidador e todos foram acompanhados até o fim do dia após a liberação. No dia da captura não são feitas observações para coleta de dados, impedindo assim a interferência da captura no registro comportamental.

O trabalho foi marcado pela presença de duas proles simultâneas nos primeiros cinco meses de observação. Uma prole advinda do casal reprodutor e outra de uma das fêmeas subordinadas. O acompanhamento regular desse grupo pelo Laboratório de Biologia Comportamental leva-nos a crer que os filhotes da fêmea subordinada são resultado de uma cópula extra-grupo.

O grupo variou em três ocasiões sua composição (Quadro 1). Em setembro de 2014, com a saída de um macho e duas fêmeas, sendo uma destas a fêmea subordinada que tivera filhotes. Em janeiro de 2015 com o nascimento de outra prole e em abril de 2015 com a morte do macho reprodutor, seguida da entrada de um novo macho dominante o que ocasionou a saída de três machos subordinados.

Decorrente do acompanhamento continuado deste grupo possuímos registros de cópula extra grupo entre a segunda fêmea reprodutora e um macho de grupo vizinho e não possuímos registros de cópula entre o macho reprodutor do grupo acompanhado e a segunda fêmea reprodutora. Estes acompanhamentos suportam a ideia de que a segunda fêmea reprodutora é filhote do macho reprodutor e que não houve caso de incesto no grupo observado.



Quadro 1: Dinâmica social de um grupo de *Callithrix jachus*.

Registro comportamental

O processo de coleta de dados consiste no acompanhamento semanal do grupo onde, após o devido período de ambientação, dois pesquisadores submetidos a teste de concordância (80% mínimo) dos registros acompanharam, durante um dia/semana cada um dos seis filhotes. Registrando o investimento recebido por indivíduo cuidador durante o período de infante. Os pesquisadores utilizaram gravadores de áudio para registrar as seguintes formas de cuidados parentais e suas correspondentes formas de registro:

1. Carregamento – Ato de se locomover carregando consigo um ou mais filhotes, normalmente na região dorsal do carregador.

- a. Tempo de carregamento – Média do tempo em que cada filhote observado foi transportado por um cuidador.
 - b. Taxa de carregamento – Quantidade de tentativas realizadas pelo filhote para ser carregado por um cuidador dividido pelo número de vezes que o evento de carregamento aconteceu.
2. Transferência de alimento – Ato de permitir a aproximação do infante durante a ingestão de alimentos e ceder porção parcial ou total do alimento para o filhote.
 - a. Início de partilha – Quantidade de partilhas realizadas com sucesso.
 - b. Rejeição de partilha – Quantidade de partilhas rejeitadas pelo cuidador.
 3. Catação – Ato de manipular pelo de outros com a boca ou a mão.
 - a. Tempo de catação – Média do tempo em que cada filhote recebeu catação por um cuidador.
 4. Amamentação – Alimentação do filhote através da lactação.
 - a. Tempo de amamentação – Média do tempo em que cada filhote foi amamentado.
 - b. Início de amamentação – Quantidade de eventos de amamentação iniciadas com sucesso.
 - c. Rejeição de amamentação – Quantidade de eventos de amamentação rejeitados pelo cuidador.

Os registros seguiram o método de amostragem de animal focal (Martin & Bateson, 1993), acompanhando o dia completo com registros intervelados a cada 3 minutos e amostragem comportamental para registro de frequência dos comportamentos listados acima. Além disso, foram realizados registros de duração para os comportamentos de catação, amamentação e carregamento dos filhotes.

Análise estatística

A análise estatística ocorreu em quatro grupos de testes, após serem aferidos os pressupostos de normalidade e utilizando margem de confiança de 5%:

1. O primeiro grupo de testes buscou identificar se algum dos filhotes recebeu maior investimento em cada um dos cuidados analisados, amamentação, carregar, catação e partilha de alimentos. Para esta etapa foi utilizado um General Linear Mixed Model (GLMM).
2. O segundo grupo de testes investigou a relação entre os cuidadores e cada uma das proles observadas. Para esta etapa foi realizada um GLMM para avaliação geral e testes de Kruskal-Wallis com *post-hoc* Games-Howel para determinar todas as comparações dentro de cada parâmetro observado na avaliação geral.
3. O terceiro grupo de testes investigou a relação entre o sexo dos cuidadores e o sexo dos filhotes no investimento do conjunto de cuidados citados anteriormente. Para esta etapa foi realizada um GLMM para avaliação geral e testes de Kruskal-Wallis com *post-hoc* Games-Howel para determinar todas as comparações dentro de cada parâmetro observado na avaliação geral.
4. O último grupo de testes comparou o nível de partilha e amamentação com base no parentesco entre reprodutores e filhotes com o decorrer dos meses de observação. Para esta etapa foi realizado um teste de kruskal-wallis com *post-hoc* games-howel para determinar a comparação entre todos os meses observados.

RESULTADOS

Apresento os resultados organizados em três abordagens, respectivamente: Investimentos dependentes do filhote, investimentos dependentes do cuidador e investimentos dependentes de parentesco. Estas abordagens foram construídas levando em conta quatro parâmetros: Prole a qual o filhote pertencia, relação entre sexo do filhote e do cuidador, status dos cuidadores e o grau de parentesco entre reprodutores e filhotes. A análise dos parâmetros citados foi feita com os dados sobre amamentação, catação, carregamento e partilha de alimento.

- Investimentos dependentes do filhote.

Foi avaliada a atividade advinda de todos os cuidadores em relação a cada um dos seis filhotes acompanhados. Analisando individualmente, não houve cuidado parental ou aloparental diferenciado dos cuidadores perante qualquer um dos filhotes nos comportamentos de carregamento ($F= 0,75$; $gl=78$; $p= 0,584$), amamentação ($F= 0,29$; $gl=78$; $p= 0,917$) e partilha ($F= 1,86$; $gl=84,774$; $p= 0,110$). O comportamento de catação apresentou diferença entre indivíduos ($F= 6,79$; $gl=90,591$; $p= 0,001$), com destaque para o filhote fêmea da primeira prole da fêmea dominante (FFD1) que recebeu mais catação que qualquer outro filhote ($F= 6,79$; $gl=90,591$; $p= 0,001$).

O tempo de amamentação foi maior para filhotes machos do que para fêmeas ($F= 0,29$; $gl= 4,084$; $p= 0,616$) e maior para a segunda prole da fêmea dominante (FFD2) em relação às demais (FFD1 $F= 1,97$; $gl= 4,084$; $p= 0,406$; (FFS $F= 1,97$; $gl= 4,084$; $p= 0,342$). Contudo, ao levarmos em conta frequência de rejeição em relação às proles (Fig 1) encontramos uma menor frequência para FFD2 em relação às outras duas ($H= 28,72$; $gl= 2$; $p= 0,0001$), algo que não se repetiu na rejeição em relação ao sexo dos filhotes ($H= 0,72$; $gl= 1$; $p= 0,789$).

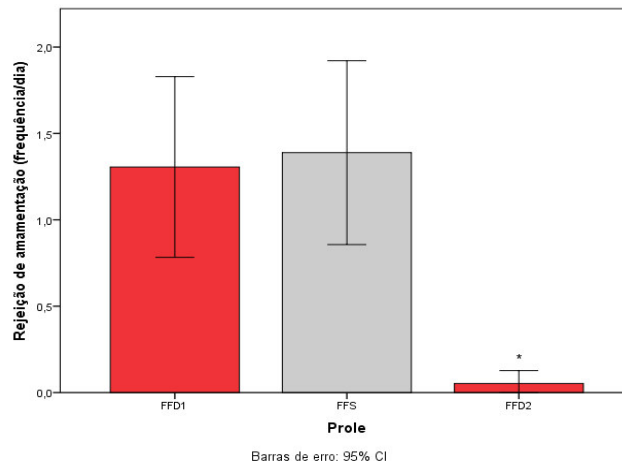


Figura 1: Número de amamentações rejeitadas (média±DP) pelas duas fêmeas reprodutoras para cada prole de *Callithrix jacchus*. * $p < 0,05$.

Em partilha de alimentos, o nível de sucesso de partilha entre as proles foi semelhante ($H = 0,89$; $gl = 2$; $p = 0,638$). Contudo, a prole FFD2 foi a menos rejeitada em situações de partilha do alimento quando comparada com FFD1 ($H = 8,34$; $gl = 2$; $p = 0,014$) e FFS ($H = 8,34$; $gl = 2$; $p = 0,071$) (Fig 2).

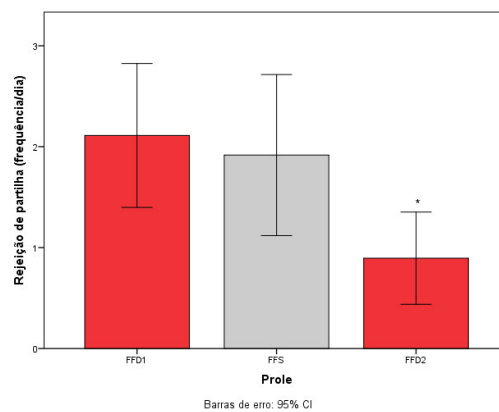


Figura 2: Média (±DP) da rejeição de partilha de todos os cuidadores por prole de *Callithrix jacchus*. * $p < 0,05$.

Com relação à duração do carregamento da prole (Fig 3a), quando considerado o período de dependência do filhote, a prole FFD2 foi mais carregada que a prole FFD1 ($F = 8,41$; $gl = 42$; $p = 0,015$) e do que a prole FFS ($F = 8,41$; $gl = 42$; $p = 0,001$). Ainda com relação ao carregamento da prole, FFD 2 teve maior taxa de aceite de carregamento

em relação a FFD1 ($F= 13,64$; $gl= 22$; $p= 0,001$) e FFS ($F= 13,64$; $gl= 22$; $p= 0,137$) (Fig 3b).

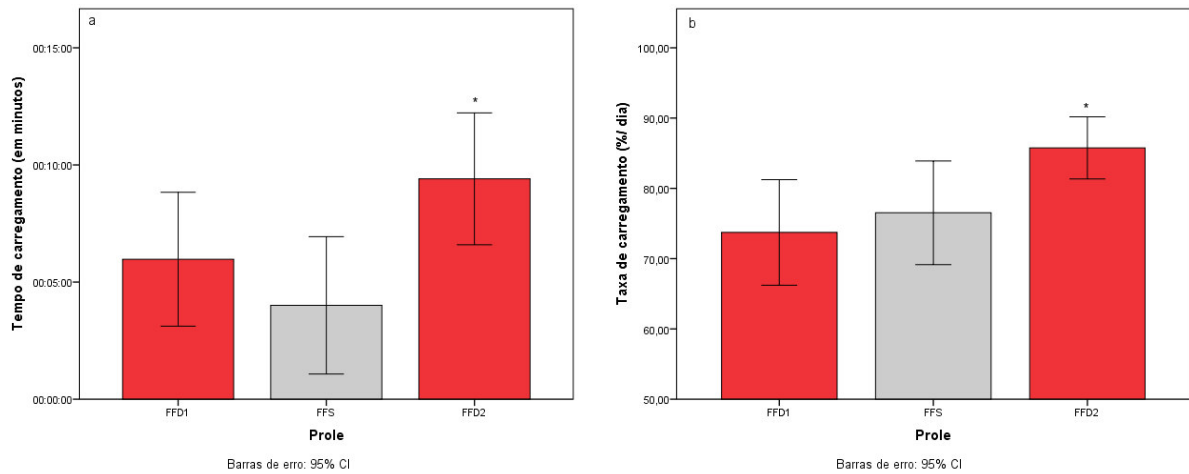


Figura 3: Duração de carregamento (a) (Média \pm DP) e taxa de carregamento (b) (média \pm DP) de cada prole por todos os cuidadores em *Callithrix jacchus*. * $p<0,05$.

Ao avaliar o efeito do sexo dos filhotes para o tempo de carregamento e para a taxa de aceite do carregamento encontramos que fêmeas são mais carregadas que machos ($F= 0,40$; $gl= 42$; $p= 0,529$) e menos aceitas do que os machos ($F= 1,38$; $gl= 22$; $p= 0,253$).

Em relação à catação (Fig 4a), a prole FFD1 recebeu mais tempo de catação do que FFS ($F= 7,94$; $gl= 54$; $p= 0,059$) e do que FFD2 ($F= 7,94$; $gl= 54$; $p= 0,001$). E ao considerarmos o fator sexo para o cuidado de catação (Fig 4b) encontramos que fêmeas são mais catadas do que os machos ($F= 8,55$; $gl= 54$; $p= 0,005$).

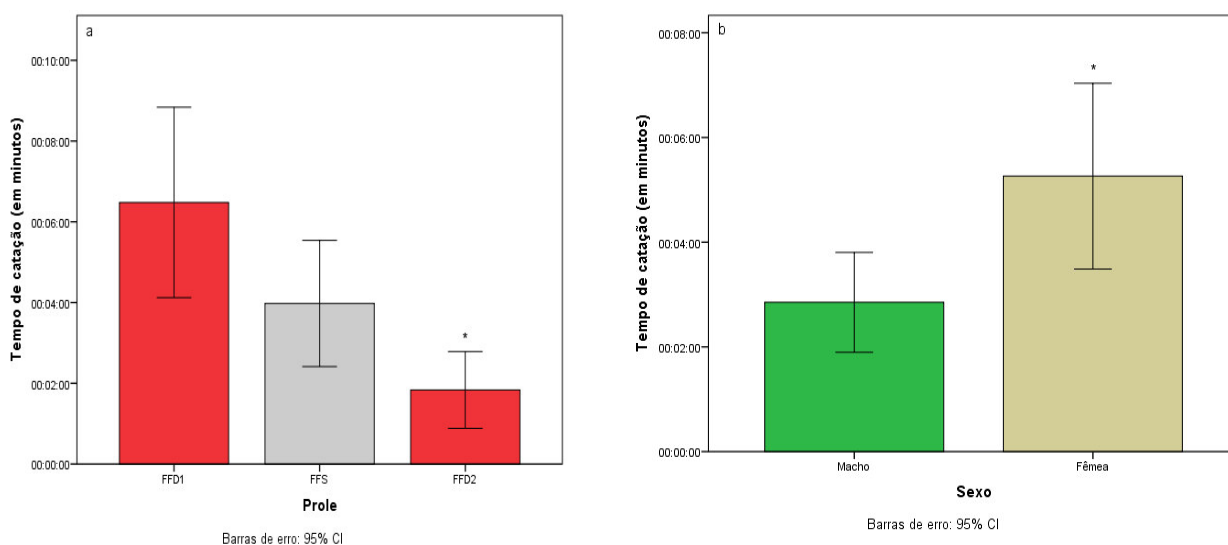


Figura 4: Duração de catação (a) (média±DP) e duração de catação em função do sexo do filhote b) (média(±DP) realizado por todos os cuidadores para cada prole em *Callithrix jacchus*. *p<0,05

- Investimentos dependentes do cuidador .

A análise do investimento organizando os dados para status de cada cuidador apresentou resultados marcantes para carregamento, catação e partilha. O Tipo de cuidador do cuidador é dividido em duas categorias: Reprodutores e ajudantes, esta é dividida em duas sub categorias: Juvenis e ajudantes com experiência (de agora em diante referenciada apenas como ajudantes). O comportamento amamentação não é analisado neste momento visto que é um comportamento oriundo de apenas um dos sexos e apenas um dos status apresentados.

A prole FFD2 teve os ajudantes como os principais carregadores desta prole, superando tanto reprodutores (H= 4,56; gl= 2; p= 0,022) como juvenis (H= 4,56; gl= 2;

$p= 0,044$) (Fig 5). Importante notar que houve uma mudança na distribuição do tempo de carregamento entre proles. O nível de investimento dos reprodutores foi diminuindo a cada prole ($H= 1,46$; $gl= 2$; $p= 0,481$). Enquanto isso, ajudantes ($H= 7,98$; $gl= 2$; $p= 0,018$) e juvenis ($H= 13,19$; $gl= 2$; $p= 0,001$) aumentaram seu tempo de carregamento com o passar do tempo (Fig 5).

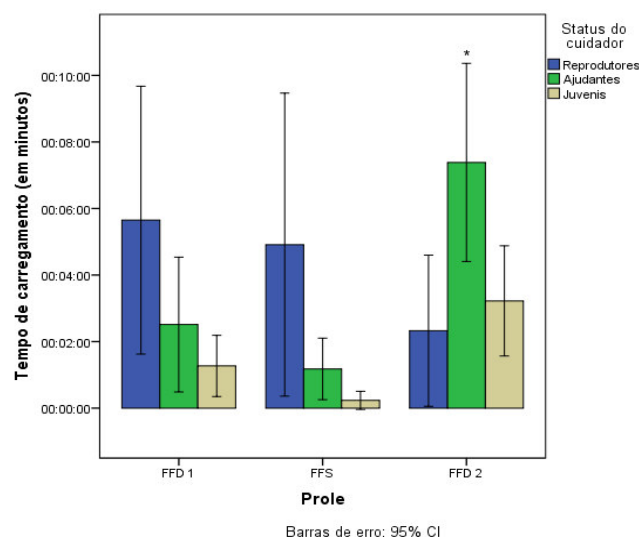


Figura 5: Duração de carregamento (média±DP), para cada prole separado pelo status do realizador do cuidado em *Callithrix jacchus*. * $p<0,05$.

Foi encontrado que os reprodutores iniciaram mais eventos desse comportamento na prole FFD1 do que na prole FFD2 ($H= 5,78$; $gl= 2$; $p= 0,049$) (Fig 6a). Já os ajudantes iniciaram mais eventos de carregamento na prole FFD2 do que na prole FFS ($H= 1,01$; $gl= 2$; $p= 0,004$). Os juvenis mantiveram o nível de investimento entre proles ($H= 1,13$; $gl= 2$; $p= 0,568$).

Nos resultados dentro de cada prole destaco que nas proles FFD1 e FFS os reprodutores superam apenas os juvenis ($H= 2,99$; $gl= 2$; $p= 0,028$) e ($H= 4,50$; $gl= 2$; $p= 0,007$) respectivamente. A prole FFD2, por outro lado, possui os ajudantes como

maiores iniciadores de carregamento, superando tanto juvenis ($H= 5,19$; $gl= 2$; $p= 0,001$) quanto reprodutores ($H= 5,19$; $gl= 2$; $p= 0,004$).

À partir da figura 6b verificamos que a rejeição de carregamento dos reprodutores em comparação aos ajudantes na prole FFD 1 foi maior ($H= 5,39$; $gl= 2$; $p= 0,046$). Já na prole FFD 2 os reprodutores rejeitaram menos que os ajudantes ($H= 4,51$; $gl= 2$; $p= 0,034$) e menos que os juvenis ($H= 4,51$; $gl= 2$; $p= 0,014$). A prole FFS não possui diferença de cuidado, neste quesito, levando em conta os status dos cuidadores ($H= 0,64$; $gl= 2$; $p= 0,724$).

O aumento de rejeição também foi marcante entre proles. Nesse âmbito, ajudantes aumentaram a rejeição na prole FFD2 comparada à prole FFD1 ($H= 6,68$; $gl= 2$; $p= 0,022$) e ajudantes aumentaram a rejeição de carregamento da prole FFD2 para a prole FFS ($H= 4,69$; $gl= 2$; $p= 0,042$).

Para catação, quando o investimento foi agrupado por status do cuidador (Fig 7), os resultados foram que os reprodutores catavam mais que os juvenis ($H= 7,13$; $gl= 2$; $p= 0,004$) e que os ajudantes ($H= 7,13$; $gl= 2$; $p= 0,303$) na prole FFS. Já na prole FFD 2 os ajudantes catavam mais que os reprodutores ($H= 7,32$; $gl= 2$; $p= 0,013$) e que os juvenis ($H= 7,32$; $gl= 2$; $p= 0,078$).

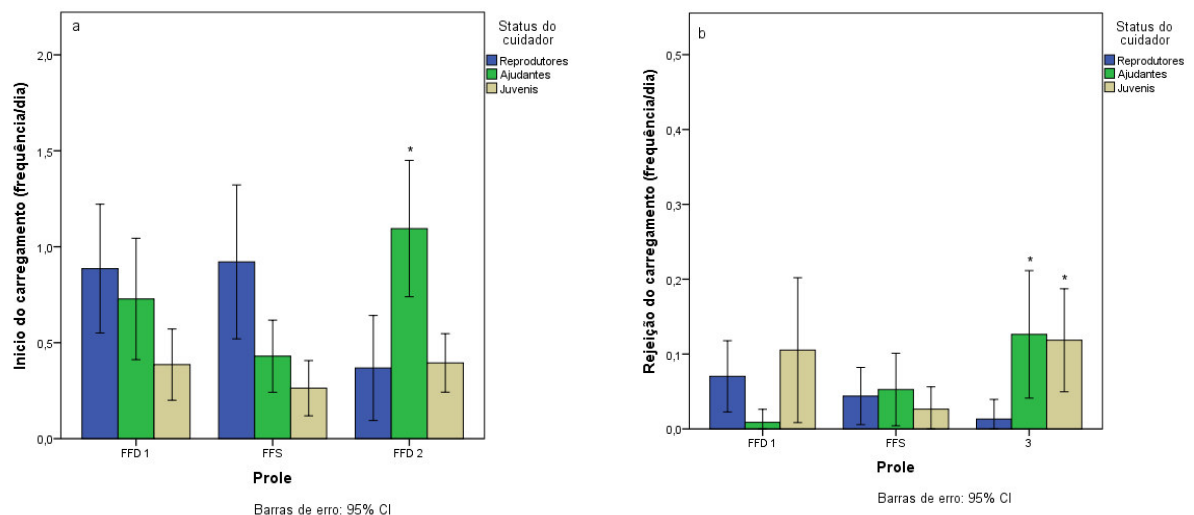


Figura 6: Frequência de início de eventos de carregamento (a) e de rejeição (b) (Média±DP) para cada prole organizado pelo status do realizador do comportamento em *Callithrix jacchus*. * $p < 0,05$.

Ao analisarmos as variações entre proles encontramos que os reprodutores tiveram menor tempo de catação na prole FFD2 quando comparados às proles FFD1 e FFS (H= 18,96; gl= 2; $p = 0,001$), Enquanto os ajudantes tiveram maior tempo de catação na prole FFD1, quando comparado com as demais proles (H= 9,22; gl= 2; $p = 0,010$) (Fig 7).

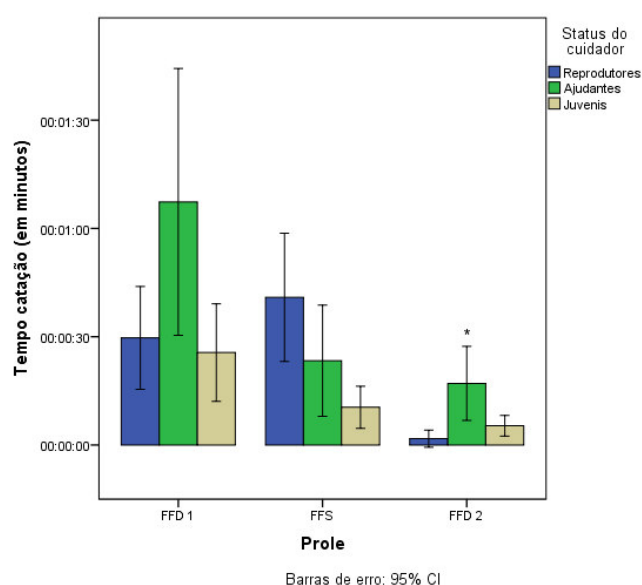


Figura 7: Duração da catação (média±DP) em cada prole em função do realizador do comportamento em *Callithrix jacchus*. * $p < 0,05$.

Neste mesmo comportamento, porém ao utilizar como variável independente o sexo de cuidadores e de filhotes, é a prole FFD 1 que recebe destaque pois encontramos que a relação fêmea cuidadora-filhote fêmea foi superior às demais especialmente quando comparada à relação entre machos (H= 9,39; gl= 3; $p = 0,030$) (Fig 8). Ainda na figura 8, se levarmos em consideração a variação entre as proles os resultados suportam uma variação mais acentuada nos pares fêmea-macho (H= 3,55; gl= 2; $p = 0,030$) e fêmea-fêmea (H= 6,50; gl= 2; $p = 0,002$) do que nos pares macho-fêmea (H= 1,40; gl= 2; $p = 0,248$) e macho-macho (H= 2,90; gl= 2; $p = 0,056$) (Fig. 8).

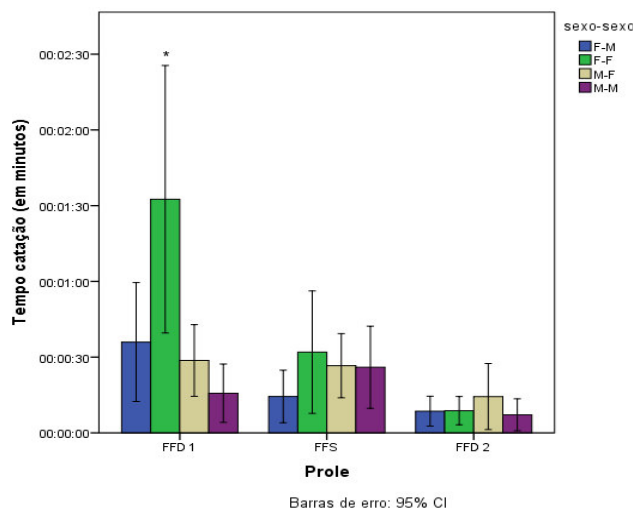


Figura 8: Duração da catação (média±DP) em cada prole em função do sexo do cuidador em *Callithrix jacchus*. * $p < 0,05$ (A primeira letra da legenda representa o sexo do cuidador e a segunda letra o sexo do filhote).

Em relação ao comportamento de partilha do alimento, quando organizados os dados de início de partilha por status do cuidador, os reprodutores foram os que mais partilharam na prole FFD1 em comparação a ajudantes ($H = 33,57$; $gl = 2$; $p = 0,001$) e juvenis ($H = 33,57$; $gl = 2$; $p = 0,001$) (Fig 9a). Com padrão semelhante na prole FFS, os reprodutores iniciaram mais partilhas que os ajudantes ($H = 18,329$; $gl = 2$; $p = 0,027$) e mais partilhas que os juvenis ($H = 18,32$; $gl = 2$; $p = 0,001$). Já a prole FFD2 recebeu partilhas de forma semelhante em relação a cada status do cuidador ($H = 5,19$; $gl = 2$; $p = 0,075$) (Fig 9a). O nível de partilha dos reprodutores na prole FFD1 foi menor em relação a FFD2 ($H = 7,70$; $gl = 2$; $p = 0,011$). Enquanto em juvenis aumentou ($H = 18,79$; $gl = 2$; $p = 0,003$). Diferentemente, ajudantes mantiveram seu nível de partilhas independente da prole ($H = 4,63$; $gl = 2$; $p = 0,099$) (Fig. 9a). A rejeição de partilha para cada status (Fig 9b) teve como resultados principais a prole FFD1 com pouca variação de rejeição de partilha de acordo com os status ($H = 1,28$; $gl = 2$; $p = 0,526$). Na prole

FFS os reprodutores rejeitaram mais que os ajudantes ($H= 14,98$; $gl= 2$; $p= 0,002$) e mais que os juvenis ($H= 6,60$; $gl= 2$; $p= 0,005$).

A rejeição de partilha, quando analisada a variação entre proles (Fig 9b) , suporta uma rejeição menor dos reprodutores para a prole FFD2 quando comparados à prole FFD1 ($H= 10,50$; $gl= 2$; $p= 0,005$) e FFS ($H= 10,50$; $gl= 2$; $p= 0,001$). De forma similar, os ajudantes rejeitaram mais a prole FFD1 do que a prole FFD2 ($H= 15,20$; $gl= 2$; $p= 0,011$). O status que manteve os níveis de rejeição constante, independente da prole, foi o grupo dos juvenis ($H= 0,94$; $gl= 2$; $p= 0,625$).

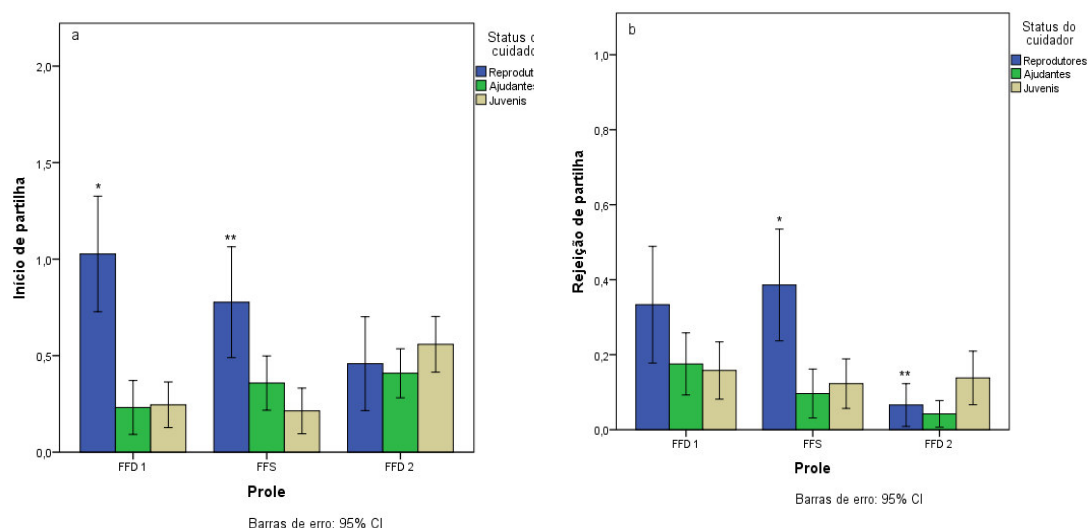


Figura 9: Frequência de início de eventos de partilha (a) e de rejeição (b) (Média±DP) para cada prole organizado pelo status do realizador do comportamento em *Callithrix jacchus*. * $p<0,05$.

- Investimento dependente de parentesco

O tempo de amamentação da fêmea dominante para os próprios filhotes foi superior ao tempo dedicado pela fêmea subordinada aos seus próprios filhotes ($F= 4,51$; $gl= 47$; $p= 0,031$) e o tempo que a fêmea dominante dedicou amamentando os filhotes da fêmea subordinada foi superior ao tempo que a própria fêmea subordinada dedicou aos seus próprios filhotes ($F= 4,51$; $gl= 47$; $p= 0,015$) (Fig 10).

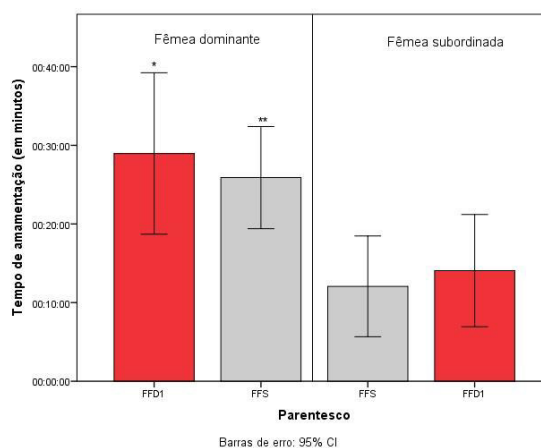


Figura 10: Duração de amamentação (média±DP) realizado pelas fêmeas reprodutoras para cada par de filhotes das proles simultâneas de *Callithrix jacchus*. * $p < 0,05$.

Já a partilha de alimentos teve a fêmea subordinada como a principal investidora. O nível de partilhas da fêmea subordinada para os filhotes da fêmea dominante foi maior do que desta para os próprios filhotes ($F = 4,72$; $gl = 132$; $p = 0,002$) e foi superior ao nível da fêmea dominante para os filhotes da fêmea subordinada ($F = 4,72$; $gl = 132$; $p = 0,010$) (Fig 11). A fêmea subordinada iniciou mais partilhas para os filhotes do macho reprodutor que o próprio macho reprodutor ($F = 4,72$; $gl = 132$; $p = 0,002$) e mais partilhas para os próprios filhotes em comparação com as partilhas realizadas pelo macho reprodutor para os filhotes que supomos não serem dele ($F = 4,72$; $gl = 132$; $p = 0,012$).

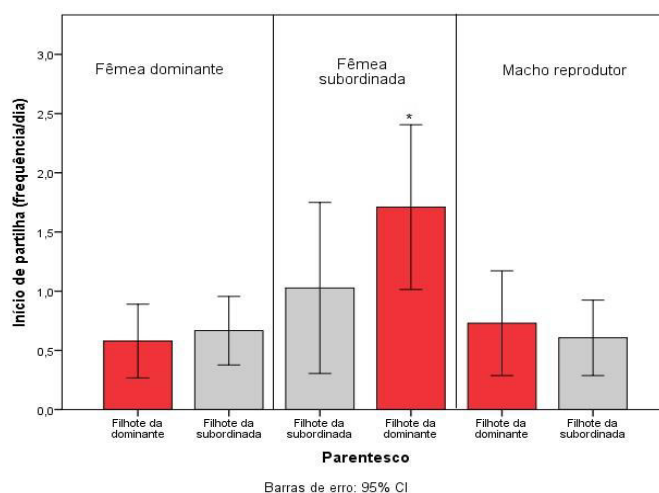


Figura 11: Frequência de início de eventos de partilha (Média±DP) realizado pelos reprodutores para cada par de filhotes das proles concorrentes em *Callithrix jacchus*. * $p < 0,05$.

Ao aprofundar a análise sobre o resultado de partilhas vinculando a distribuição deste cuidado com o tempo, encontramos variações importantes para a relação entre fêmea dominante e filhotes da fêmea subordinada e para a relação entre fêmea subordinada e filhotes da fêmea dominante (Fig 12).

A relação entre fêmea dominante e filhotes da fêmea subordinada possui como primeiro marco a forte diminuição do segundo para o quarto mês de observação ($H = 37,09$; $gl = 4$; $p = 0,030$) e o terceiro mês de observação como ápice, sendo superior ao quarto ($H = 37,09$; $gl = 4$; $p = 0,021$) e quinto meses observados ($H = 37,09$; $gl = 4$; $p = 0,033$).

Na relação entre fêmea subordinada e filhotes da fêmea dominante foi registrada uma superioridade do segundo mês em relação ao quinto mês de observações ($H = 37,09$; $gl = 4$; $p = 0,045$) e uma superioridade do terceiro mês em relação ao primeiro ($H = 37,09$; $gl = 4$; $p = 0,016$) e quinto meses observados ($H = 37,09$; $gl = 4$; $p = 0,012$).

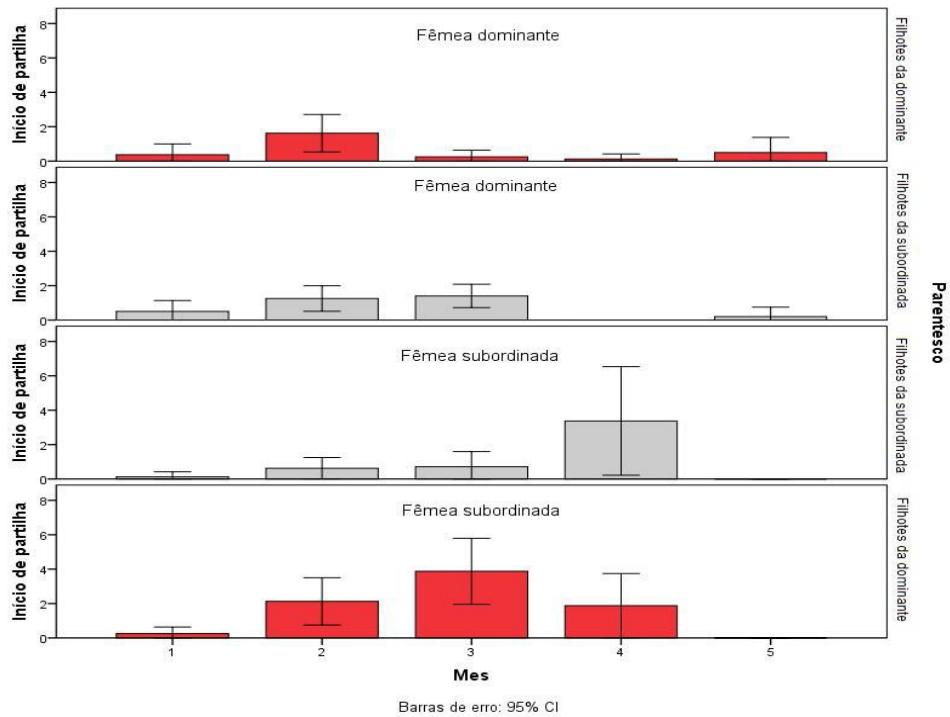


Figura 12: Média (\pm DP) dos eventos de partilha realizados por fêmea reprodutora para cada par de filhotes das proles simultâneas distribuído pelos cinco meses de infância do filhote. * $p < 0,05$.

DISCUSSÃO

Investimentos dependentes do filhote, investimentos dependentes do cuidador e investimentos dependentes de parentesco. Com esta organização identificamos os principais fatores que alteram a alocação de cuidado parental e como estes fatores se relacionam com várias características presentes em *C. jacchus*.

- *Investimentos dependentes do filhote*

Os nossos dados não apoiaram o cuidado parental diferencial ao nível de indivíduo. Este resultado, encontrado em ambiente natural, pode ser explicado pelo trabalho em cativeiro realizado por Sánchez et al. (2014). O trabalho em questão afirma que machos e fêmeas reprodutores de *C. jacchus* não conseguem diferenciar os próprios filhotes de outros infantes através de estímulos auditivos e olfativos, quando os filhotes estão na fase dependente e esta fase é a fase com maior incidência dos comportamentos analisados.

Foi marcante o nível de rejeição em amamentação para as duas proles simultâneas superior ao nível de rejeição da prole FFD2. Contudo, o tempo total de amamentação para as três proles não possuiu diferença. Parker et al. (2002) já apontava que o direcionamento de cuidado no conflito pais-prole encaixa-se em um contínuo. Em um lado deste contínuo encontra-se o controle completo do filhote sobre a oferta de cuidado dos pais e no outro extremo o completo controle dos pais, através do monitoramento do comportamento do filhote.

Ao combinarmos o tempo de amamentação similar entre todas as proles com a maior taxa de rejeição durante o período de competição das proles simultâneas, os dados apoiam a interpretação de que para amamentação, em *C. jacchus*, o padrão de

investimento encontra-se posicionado mais próximo do controle parental. Esta resposta das mães relaciona-se com as ideias de Godfray (1991, 1995) sobre “sinalização honesta” na qual a alocação de cuidado é adaptada às variações nas condições da prole. Esta hipótese entende uma menor força da competição intra-prole na alocação de cuidado.

Alternativamente à ideia de “sinalização honesta”, o alocamento de cuidado pode estar mais ao controle da mãe decorrente de dois outros fatores: falta de diferenciamento na percepção dos sinais pelos pais (Sánchez et al., 2014) e pela restrição de cuidado suportada pela teoria do gene egoísta de Dawkins (1976). Estes dois fatores acontecendo juntos forneceriam uma espécie de falso positivo para as ideias de Godfray (1991) sobre sinalização, quando aplicadas a *C. jacchus*.

Visto que o ato de amamentação ocorre principalmente nos três primeiros meses de vida dos filhotes, as afirmações de Sánchez et al. (2014) parecem explicar a baixa rejeição recebida pela prole FFD2 e elucidam a falta de diferença no cuidado entre proles, desde que o ambiente permaneça suprindo as demandas energéticas dos cuidadores.

Análise similar pode ser feita para o baixo nível de rejeição de partilha sofrido pela prole FFD2. Neste comportamento também houve sucesso de partilha similar entre todas as proles, assim como tempo de amamentação, mas a prole FFD2 também foi a menos rejeitada para partilha de alimento. Contudo, partilha de alimentos é um comportamento que possui frequência relativamente constante durante a transição para o período de alimentação independente do filhote (Feistner e Price, 2000; Price e Feistner, 2001). Isto reforça a hipótese de Godfray (1991), sobre sinalização honesta, citada acima, mas apenas para os últimos dois meses de infância do filhote.

Interpretando em conjunto o baixo de nível de rejeição sofrido pela prole FFD2 tanto em amamentação quanto em partilha parece ser possível afirmar que as explicações evocadas acima, para estes resultados, não são mutuamente excludentes.

A prole FFD2 foi mais carregada que as demais proles e também teve maior taxa de aceitação (razão da quantidade de inícios de carregamento sobre o número total de tentativas pelos filhotes). Estes dados podem ser explicados levando em conta inicialmente que carregamento, diferentemente de amamentação, é um cuidado realizado por todos os indivíduos do grupo (Ligon e Burt, 2004; Wilson, 1975) e que estes indivíduos disputam o acesso aos filhotes (Zahed 2010; Mills et al., 2004; Albuquerque, 1999 e Yamamoto e Box, 1997). Unindo estas duas características de *C. jacchus* à presença de quatro filhotes ao mesmo tempo nos cinco primeiros meses de observação, o aumento de investimento do grupo na prole FFD2 pode ser entendido dentro da ótica de teoria dos jogos aplicada à evolução baseado em Chase (1980) e Houston e Davies (1985). No qual os comportamentos aconteceram de acordo as possíveis estratégias dos indivíduos envolvidos, bem como das recompensas que cada conjunto de estratégias pode oferecer. Esta mudança na tomada de decisão ocorreu quando a fêmea dominante permitiu o acesso dos ajudantes aos filhotes. Uma vez que tínhamos uma maior proporção de ajudantes, o aumento do investimento dos ajudantes aconteceu naturalmente.

Soma-se a estes fatores o fato de que a composição do grupo gerou uma razão de 2,25 cuidadores por filhote nas duas primeiras proles. Enquanto a última prole desenvolveu-se sob uma razão de 5 cuidadores por filhote, durante o período dependente de ambas. Portanto, a distribuição de tempo e a taxa de aceitação dos filhotes para o comportamento de carregamento deve ser limitada por tomadas de decisões flexíveis, similares às que Hrdy (1999) levantou para explicar o

comportamento das fêmeas de *C. jacchus*. Logo, os custos individuais do cuidado à prole, nesse caso em particular, devem sobrepor as motivações pró-sociais dos ajudantes de *C. jacchus* advindas dos benefícios evolutivos da reprodução cooperativa em *C. jacchus* (Burkart, 2015b) e dos impulsos decorrentes dos altos níveis de oxitocina pós-parto (Burkart, 2016).

Este fenômeno pode estar ligado aos limites de custo-benefício na relação entre cuidadores e filhotes. Yamamoto (2005) delineou uma razão de 2,5 cuidadores por filhote, com uma fêmea reprodutora, como um limite mínimo para sobrevivência dos filhotes. As condições deste estudo sugerem que um limite de 2,25 cuidadores por filhote, com duas fêmeas reprodutoras, durante o período dependente de desenvolvimento do filhote, é possível sem afetar a sobrevivência dos mesmos. Vale ressaltar que as duas primeiras proles passaram as últimas seis semanas de observação sob uma razão de 1,5 cuidadores por filhote e com 100% de sobrevivência, mesmo que nesse período ainda ocorra intensa partilha de alimentos.

Os trabalhos de Albuquerque (1999) e Arruda et al. (2005) explicaram como a dinâmica de grupo em *C. jacchus* é bastante influenciada pela competição entre as fêmeas. Esses trabalhos mostraram que uma das formas em que essa competição é expressa é no controle da fêmea reprodutora sobre o acesso aos filhotes.

Este parece ser o motivo para que a prole FFD1 tenha sido a mais catada. Já o fato das proles simultâneas terem sido mais catadas que a prole FFD2 deve estar relacionada com a alta responsividade que cuidadores em *C. jacchus* tem em relação ao número de filhotes (Tardif, Layne e Smucny, 2002). Existe uma predominância de catação em direção às fêmeas. Contudo, como veremos na próxima sessão, este resultado parece estar mais relacionado com o intenso processo competitivo entre as

proles simultâneas, presente neste trabalho, do que propriamente com o sexo dos filhotes em questão.

- Investimentos dependentes do cuidador

Os custos energéticos e ecológicos do cuidado à prole em *C. jacchus* é sugerida como a razão para existência de reprodução cooperativa desta espécie, onde todos os membros participam do cuidado à prole (Kleiman, 1977; Emlen, 1991; Yamamoto, 2005).

A reprodução cooperativa é um sistema onde cada indivíduo, além dos pais, coopera com o cuidado dos filhotes (Ligon e Burt, 2004; Wilson, 1975). Contudo, esta distribuição de cuidado parental não é indiscriminada. Burkart (2015a) encontrou uma correlação positiva entre idade e experiência com atividade pró-social e Yamamoto e Box (1997) afirmaram que idade, mais do que gênero, é um fator de importância para a expressão de cuidado à prole. Vale notar que o comportamento pode servir diferentes funções tais como ganho de aptidão pelos filhotes e ganho de experiência pelos cuidadores (Burkart, 2015a). Isto aponta para diferentes padrões de cuidado parental dependentes de vários fatores tais como sexo, idade e status do cuidador.

Os nossos resultados de carregamento não apontam influência do sexo do cuidador e do par dos filhotes, em acordo com parte dos resultados de Yamamoto et al. (2008). Neste trabalho todas as proles foram compostas de um macho e uma fêmea, enquanto os resultados que mostram influência do sexo relatados por Yamamoto et al. (2008) foram para duplas de filhotes com o mesmo sexo pareadas com cuidadores do sexo oposto e não nos pares de filhotes macho e fêmea. A preferência de carregamento em decorrência do sexo de filhotes e pais havia sido relatada para *Saguinus mystax* por Garber et al., (1984) e para *C. jacchus* por Ingram (1977). Contudo, este trabalho de

Ingram também mostrou favoritismo no carregamento apenas para pares de filhotes do mesmo sexo.

Yamamoto et al. (2008) entendem que o resultado para carregamento diferencial baseado no sexo dos filhotes é decorrência inicialmente de uma maior intolerância das fêmeas em relação aos pares de fêmeas, principalmente às filhas adultas (Albuquerque 1999; Arruda et al. 2005). Conseqüentemente, os machos carregariam mais estas fêmeas rejeitadas. Evolutivamente este esforço dos machos seria recompensado com a possibilidade de garantir maior sucesso reprodutivo futuro ao investir em fêmeas.

Uma vez que filhotes de saguis são preferencialmente carregados juntos (Albuquerque, 1999) os resultados do atual trabalho poderiam ser decorrência da falta de rejeição das fêmeas reprodutoras perante os filhotes fêmeas. Isto pode ocorrer por dois motivos: Filhotes fêmeas se aproveitavam da tolerância da mãe em relação aos filhotes machos ou devido a intensa competição presente entre as fêmeas reprodutoras durante este trabalho.

Price (1992) já havia afirmado que idade, sexo e status reprodutivo influenciavam a quantidade de cuidado investido em *Saguinus oedipus*. Além disso Yamamoto et al. (1996) encontraram que em ambiente natural, os principais responsáveis pelo comportamento de carregamento eram os ajudantes. Contudo unido o maior tempo e número de carregamento proveniente dos reprodutores podemos afirmar que houve maior cuidado comparado ao cuidado fornecido por ajudantes e juvenis. A prole FFD 2 seguiu o padrão esperado, baseado em Yamamoto et al. (1996).

A principal diferença entre as duas primeiras proles e a última foi a existência de proles provenientes de duas fêmeas ao mesmo tempo. Considerando os dados de intensa agressividade entre fêmeas (Alencar et al., 1995) e os relatos de expulsão e

infanticídio causados pela fêmea dominante (Arruda et al., 2005; Bezerra et al., 2007; Lazaro-Perea et al., 2000; Melo et al., 2003) podemos indicar que estas diferenças na distribuição do tempo de carregamento entre os cuidadores é consequência de uma proteção decorrente da intensa competição envolvendo as duas fêmeas reprodutoras nos primeiros quatro meses de observação.

Uma mudança no padrão de distribuição do carregamento é percebido com uma diminuição do tempo de carregamentos dos reprodutores na prole na prole FFD2 e do número de inícios de carregamento, respectivamente. Esse resultado vai ao encontro de Hrdy (1999) que chamou *C. jacchus* de “oportunistas flexíveis”, cuja motivação de prover cuidado para a prole parece estar relacionada com interações complexas, relações de custo-benefício e suas habilidades de investir na prole atual ou na próxima. Esta ideia é reforçada com os resultados de Fite et al. (2005) que mostram que fêmeas de *C. jacchus* reduzem o cuidado quando podem (presença de ajudantes com experiência) e quando devem (período pós-parto).

Zahed (2010), Mills et al. (2004), Albuquerque (1999) e Yamamoto e Box (1997) afirmam que os membros do grupo competem com frequência para ter acesso aos filhotes e algumas fêmeas podem ser impedidas de fazer contato com filhotes apesar de várias tentativas. A contraposição entre esta ideia de impedimento seletivo e a proposição de “oportunismo flexível” parece ser essencial para o entendimento da tomada de decisão feita pelos cuidadores de *C. jacchus*. Este raciocínio é reforçado por Yamamoto (2005) ao afirmar que o sistema de controle incompleto, definido por Clutton-Brock (1998), é o melhor modelo para explicar este padrão comportamental embasado por dez anos de monitoramento de uma população de *C. jacchus* em área de mata atlântica (Arruda et al, 2005). Este modelo propõe que a competição entre as

fêmea dominante e subordinada determina a frequência com que a subordinada reproduz.

Também houve uma mudança de padrão quando comparadas as altas taxas de rejeição de carregamento para as proles FFD1 e FFS em relação à baixa taxa para FFD2. Inicialmente esta taxa de rejeição dos reprodutores aparenta ser um desdobramento das estratégias de competição entre fêmeas de *C. jacchus* (Yamamoto et al. 2014).

Contudo Tardif, Layne e Smucny (2002) relatam que mães de trigêmeos carregam por menos tempo seus filhotes do que mãe de gêmeos e que as mães de trigêmeos rejeitam mais seus filhotes que as mães de gêmeos. No entanto, ao analisarmos o tempo de carregamento das fêmeas, e o início de carregamento e a rejeição dos carregamentos como um todo, encontramos que as fêmeas reprodutoras tiveram o comportamento descrito apenas para a rejeição (Tardif, Layne e Smucny 2002). Isso pode indicar que as fêmeas respondem ao excesso de estímulos provenientes dos filhotes através das rejeições, mas devido a presença de competição entre elas, permanecem carregando a prole por mais tempo para protegê-los.

Harper (1981) propõe que devem haver limites inferiores e superiores para a frequência ou intensidade da estimulação proveniente da prole que, em média, serviriam como fronteiras para investimentos desfavoráveis. Já que o descrito por Tardif, Layne e Smucny (2002) nos faria esperar a diminuição do carregamento pelos reprodutores e neste trabalho ocorreu o oposto, provavelmente a intensa competição entre fêmeas de *C. jacchus* tenha alterado tais limites de estímulo provenientes da prole e percebidos pelos cuidadores (Harper 1981). Uma hipótese alternativa seria que a disputa entre as fêmeas pode gerar um equilíbrio entre os custos do cuidado parental e os custos da competição entre fêmeas, onde a competição é um estímulo independente que compete com os

estímulos provenientes dos filhotes. Particularmente neste trabalho a resposta tenderia em favor dos filhotes com os estímulos provenientes da competição superando os custos percebidos pelo cuidado parental. Os resultados suportam a ideia de que, para fêmeas de *C. jacchus*, o conflito pais-prole é menos significativo que o conflito entre fêmeas para a tomada de decisão destas. E como explicado por Arruda et al. (2005) e Sousa et al. (2009) a emigração da fêmea reprodutora subordinada e a cópula extra grupo são indicativos da competição intensa por causa da prontidão reprodutiva. Tal característica não seria esperada para machos, uma vez que estes mostram altos níveis de comportamento afiliativo e baixos níveis de agressão dentro do grupo (Digby, 1995). Adicionalmente, o benefício da aptidão inclusiva pode ser um importante fator promovendo a cooperação macho-macho em maiores níveis do que entre as fêmeas (van Hooff e van Schaik, 1994; Baker et al. 1999). Uma vez que estes machos normalmente possuem parentesco entre si. (Rothe et al., 1993)

Não obstante, podemos analisar as tomadas de decisão, referentes aos resultados de tempo de carregamento, início de carregamento e rejeição de carregamento, pelo viés dos cuidadores. Emlen (1991) listou os quatro benefícios em potencial do cuidado aloparental em *C. jacchus*: aumento da sobrevivência devido ao aumento do tamanho do grupo e maior acesso a recursos; aumento da chance de reprodução por possível vaga dentro do grupo; aumento da sobrevivência dos filhotes acarretando maior aptidão indireta e maior fertilidade como reprodutor devido ao ganho de experiência e possível recrutamento dos indivíduos do grupo.

O aumento do tempo de carregamento dos ajudantes na prole FFD2 mais o aumento do início de carregamentos na prole FFD2 pelos ajudantes e o aumento da taxa de rejeição dos ajudantes na prole FFD2 servem de suporte para o último dos benefícios ao relatar um aumento significativo de cuidado proveniente dos ajudantes

assim que a estes foi permitido acesso aos filhotes, apesar do tamanho do grupo ter diminuído. Os resultados também suportam a ideia de que irmãos mais velhos carregam mais do que os irmãos mais novos como afirmado por Locke-Haydon e Chalmers (1983) e conseqüentemente, vai contra as afirmações de Mills et al. (2004) de que não a idade não influencia no carregamento. Esta contraposição é reforçada já que o atual trabalho também foi realizado com uma família grande e bem estabelecida, assim como em Mills et al. (2004).

Em relação ao tempo de catação podemos perceber que o decréscimo no tempo de catação dos reprodutores segue caminho parecido com o tempo de carregamento. Mais uma vez o processo de competição citado por Yamamoto et al. (2014) parece nortear o tempo dedicado ao cuidado parental, já que na prole FFD2, onde não havia concorrência entre proles, o nível de catação pelos reprodutores é quase inexistente. Em alternativa à hipótese de competição, nós testamos a possibilidade de correlação entre as rejeições em carregamento, amamentação e partilha com o tempo de catação mas os resultados não suportaram tal explicação.

O comportamento de catação foi o único cuidado que possuiu resultados de destaque quando analisados os sexos de cuidadores e filhotes como parâmetro de agrupamento. Esse resultado dá suporte a duas afirmações. Maior tempo de catação para a prole da fêmea dominante e mostra as fêmeas como principais responsáveis pela catação, especialmente direcionada à fêmea da prole FFD1. O trabalho de Price (1992) relacionava idade como inversamente proporcional à partilha de alimento e sexo e status com carregamento, onde fêmeas carregavam mais que machos e cuidadores mais velhos superavam cuidadores mais novos. Nossos resultados avançam estas relações ao confirmar que catação também é influenciada por idade e sexo. Uma vez que o tempo

de catação aumenta com a idade do ajudante e também aumenta quando o cuidador é uma fêmea.

Nossos resultados sobre quantidade de partilha e quantidade de rejeição de partilha de alimentos, possuem várias semelhanças. Em ambos, os reprodutores são os indivíduos que mais partilharam e mais rejeitaram as proles FFD1 e FFS. Enquanto na prole FFD2 os reprodutores dividiram o protagonismo com os juvenis. Outra similaridade entre os resultados diz respeito a atividade de partilha dos ajudantes. Uma vez que estes mantiveram seu nível de partilha e rejeição basicamente constante entre as três proles. Este resultado pode ser entendido se nos baseamos em Yamamoto e Box (1997) que afirmaram que idade é fator de alto valor para a expressão do cuidado parental, e em Roush e Snowdon (2001) e Price (1992) que enfatizaram os reprodutores como os principais responsáveis pelo processo de partilha.

De forma proximal o aumento de partilhas pode ser decorrência do excesso de estimulação recebida pelos pais. Uma vez que este trabalhou contou com a presença de quatro filhotes das proles simultâneas FFD1 e FFS, enquanto que normalmente os cuidadores criam dois filhotes por vez (Yamamoto et al., 1993). Tardif, Layne e Smucny (2002) afirmam que o cuidado parental em primatas em sua maioria inclui intensa responsividade para sinais auditivos e visuais emitidos por infantes além de uma forte motivação por contato com os infantes.

Em resposta ao aumento no número de partilhas, os níveis de rejeição também aumentam devido a existência de limites superiores e inferiores para resposta à estimulação advinda dos filhotes (Harper, 1981) que fazem com que os custos individuais presentes na partilha de alimento limitem a pré-disposição ao aumento de partilhas decorrentes da maior estimulação proveniente dos quatro filhotes. Este

controle realizado pelos reprodutores faz sentido à luz do conflito pais-prole definido por Trivers (1974) Uma vez que este trabalho já previa tal tipo de conflito onde a prole tenta maximizar o ganho e os cuidadores tentam fornecer apenas o necessário para garantir a sobrevivência da prole.

- Investimentos dependentes de parentesco

O comportamento de amamentação realizado pelas fêmeas dominante e subordinada mostraram níveis de investimento diferenciados entre elas. A fêmea dominante amamentou ambos os pares de filhotes indiscriminadamente e de forma superior à amamentação realizada pela fêmea subordinada para as proles. O investimento indiferenciado para os próprios filhotes e aos filhotes da fêmea subordinada podem ser explicados pela hipótese proposta por Sánchez et al. (2014). Estes autores demonstraram que fêmeas e machos de *C. jacchus* respondem igualmente a sinais vocais e olfativos de infantes no período dependente, sejam eles filhotes dos reprodutores ou não. Logo, a amamentação indiscriminada realizada tanto pela fêmea dominante quanto pela fêmea subordinada pode ser entendido como uma evidência em ambiente natural desta hipótese de Sánchez et al. (2014). Vale fazer a ressalva que o comportamento diferenciado da fêmea dominante pode ter sido influenciado pela sua melhor condição física. A fêmea dominante, durante o período observado, era maior e mais pesada que a fêmea subordinada, além de possuir ter acesso preferencial a uma fonte de alimento sobre a fêmea subordinada. Outra hipótese alternativa para estes resultados leva em conta os trabalhos de Fite et al. (2005) e Tardif, Layne e Smucny (2002) e nos levam a supor que a fêmea dominante deveria diminuir seu tempo de amamentação em relação ao tempo da fêmea subordinada. Segundo Fite et al. (2005)

fêmeas de *C. jacchus* diminuem seu investimento quando podem e quando devem. Logo, considerando que as proles em questão ocorreram em um período de seca, e existindo uma outra fêmea para transferir o custo da amamentação ambos os critérios do trabalho de Fite et al. (2005) poderiam estar satisfeitos.

A terceira hipótese foi lançada por Tardif, Layne e Smucny (2002), demonstrando que as fêmeas reprodutoras de *C. jacchus* diminuem seu investimento quando confrontadas com a necessidade de cuidar de três filhotes ao mesmo tempo. Nossos resultados não dão suporte a esta hipótese visto que as fêmeas continuam cuidando dos filhotes sem discriminação entre eles não evidenciando a existência de limites de tolerância da fêmea reprodutora para a estimulação proveniente dos filhotes.

Ainda, através de uma análise distal, Yamamoto et al. (2014) afirmam que fêmeas de *C. jacchus* utilizam estratégias competitivas para estabelecer as chances de sucesso reprodutivo. Para isso a fêmea pode se envolver em eventos de agressão que podem culminar com expulsão do grupo, aborto e infanticídio (Arruda et al., 2005; Sousa et al., 2009). A fêmea dominante como principal responsável pela amamentação das proles pode ser uma evidência de que a estratégia competitiva presente em fêmeas de *C. jacchus* também pode ser expressa através dos comportamentos vinculados ao cuidado parental e não somente através de comportamentos de afiliação e agressão.

Tendo em vista que os resultados de amamentação indiscriminada e superioridade da fêmea dominante, contradizem os resultados esperados sob a interpretação dos trabalhos de Fite et al. (2005) e Tardif, Layne e Smucny (2002) podemos supor que a presença de competição ocorrida neste trabalho supera a possibilidade de otimização e diminuição do investimento materno e modificam os limites de sensibilização da fêmea perante seus filhotes como explicado pelos trabalhos

acima citados. Esta interpretação reforça o poder que a competição entre fêmeas de *C. jacchus* detalhada por Arruda et al., (2005); Sousa et al., (2009) e Yamamoto et al., (2014) exerce sobre as tomadas de decisões das fêmeas bem como em suas estratégias reprodutivas.

O comportamento de partilha mostrou, mais uma vez, um investimento dos reprodutores de forma indiscriminada em relação ao filhotes. O que pode ser explicado novamente pelo trabalho de Sánchez et al., (2014). A fêmea subordinada foi a principal responsável pela partilha de alimento entre os indivíduos reprodutores. Estes resultados estão em acordo com Price (1992) para *Saguinus oedipus* onde as fêmeas ajudantes adultas possuíam a maior proporção de partilhas. Adiciona-se a este raciocínio o trabalho de Yamamoto e Box (1997) que afirmam a importância da idade e não do sexo como fator para a expressão de cuidado em *C. jacchus*. Ao mesmo tempo é contrário as afirmações de Feistner e Price (1990) de que os machos são os principais responsáveis pela partilha uma vez que as fêmeas alocam os esforços para a amamentação dos filhotes.

Portanto, a predominância de partilhas pela fêmea subordinada investindo de forma similar a um não reprodutor pode ser, juntamente com os resultados sobre amamentação indiscriminada das fêmeas e superior investimento pela dominante, evidencia de que o modelo de controle incompleto (Clutton-Brock, 1998) explica de forma satisfatória a competição entre fêmeas de *C. jacchus*. Adicionando este trabalho aos dez anos de dados coletadas em campo (Arruda et al., 2005) que suportam o modelo de controle incompleto citado acima. Esta interpretação dos dados serve de suporte para afirmar que o modelo de controle incompleto (Clutton-Brock, 1998) é o mais apropriado para entender a relação entre fêmeas dominantes e subordinadas em *C. jacchus*.

Finalmente, o comportamento de partilha das fêmeas reprodutoras foi distribuído durante o período de cinco meses de infância. Os dados do nosso estudo são evidências fortes da confirmação da hipótese de Sánchez et al., (2014) de igual responsividade durante o período de dependência do filhote. Na imagem percebemos um nível de investimento semelhante das fêmeas para ambas as proles nos três primeiros meses de cuidado parental.

Contudo, ao compararmos a variação do terceiro mês para o quarto mês, percebemos um decréscimo do número de partilhas no pareamento entre fêmea dominante e filhotes da subordinada, chegando a uma redução a zero e similarmente no pareamento entre fêmea subordinada e filhotes da fêmea dominante houve redução acentuada. No caso da fêmea subordinada ainda houve um aumento de partilha para os próprios filhotes no quarto mês.

A distribuição da partilha ao longo dos meses de desenvolvimento, juntamente com a partilha indiscriminada realizada tanto por fêmea dominante, quanto por fêmea subordinada e por macho reprodutor, indicam que reprodutores de *C. jacchus* respondem e cuidam indiscriminadamente sua própria prole e filhotes de outros desde que estes estejam com até três meses de vida e respondem e cuidam diferencialmente à partir do quarto mês.

O conjunto de dados e análises apresentados neste trabalho reforçam o valor de *C. jacchus* como importante modelo no estudo de estratégias reprodutivas, reprodução cooperativa, otimização de investimentos e resposta sensorial através da análise do cuidado parental e aloparental desta espécie.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abbott, D. H. (1984). Behavioral and physiological suppression of fertility in subordinate marmoset monkeys. *American Journal of Primatology* 6(3), 169–186. <http://doi.org/10.1002/ajp.1350060305>
- Albuquerque, F.S. (1999). *Cuidado cooperativo à prole em Callithrix jacchus: Dinâmica em ambiente natural*. Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Alencar, A. I., Yamamoto, M. E., Oliveira, M. S., Lopes, F. A., Sousa, M. B., & Silva, N. G. (1995). Behavior and progesterone levels in *Callithrix jacchus* females. *Brazilian Journal of Medical and Biological Research = Revista Brasileira De Pesquisas Médicas E Biológicas / Sociedade Brasileira De Biofísica ... [et Al.]*, 28(5), 591–595.
- Altmann, J. (1983). Costs of reproduction in baboons. In Behavioral Energetics *The Cost of Survival in Vertebrates* (pp. 67–88). Columbus: Wayne P. Aspey & Sheldon I. Lustick.
- Arruda, M. F., Araújo, A., Sousa, M. B. C., Albuquerque, F. S., Albuquerque, A. C. S. R., & Yamamoto, M. E. (2005). Two breeding females within free-living groups may not always indicate polygyny: alternative subordinate female strategies in common marmosets (*Callithrix jacchus*). *Folia Primatologica; International Journal of Primatology*, 76(1), 10–20. <http://doi.org/10.1159/000082451>
- Baker, J. V., Abbott, D. H., & Saltzman, W. (1999). Social determinants of reproductive failure in male common marmosets housed with their natal family. *Animal Behaviour*, 58(3), 501–513. <http://doi.org/10.1006/anbe.1999.1200>
- Bezerra, B. M., Silva Souto, A., & Schiel, N. (2007). Infanticide and cannibalism in a free-ranging plurally breeding group of common marmosets (*Callithrix Jacchus*). *American Journal of Primatology*, 69(8), 945–952. <http://doi.org/10.1002/ajp.20394>

- Burkart, J. M. (2015a). Opposite effects of male and female helpers on social tolerance and proactive prosociality in callitrichid family groups. *Scientific Reports*, 5, 9622. <http://doi.org/10.1038/srep09622>
- Burkart, J. M., & Finkenwirth, C. (2015b). Marmosets as model species in neuroscience and evolutionary anthropology. *Neuroscience Research*, 93, 8–19. <http://doi.org/10.1016/j.neures.2014.09.003>
- Finkenwirth, C., Martins, E., Deschner, T., & Burkart, J. M. (2016). Oxytocin is associated with infant-care behavior and motivation in cooperatively breeding marmoset monkeys. *Hormones and Behavior*, 80, 10–18. <http://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2016.01.008>
- Chase, I. D. (1980). Cooperative and Noncooperative Behavior in Animals. *The American Naturalist*, 115(6), 827–857.
- Clutton-Brock, T. H. (1991). *The Evolution of Parental Care*. Princeton University Press.
- Clutton-Brock, T. H. (1998). Reproductive skew, concessions and limited control. *Trends in Ecology & Evolution*, 13(7), 288–292. [http://doi.org/10.1016/S0169-5347\(98\)01402-5](http://doi.org/10.1016/S0169-5347(98)01402-5)
- Darwin, C. (1859). *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, Or, The Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. J. Murray.
- Dawkins, R. (2006). *The Selfish Gene*. Oxford.
- Díaz-Muñoz, S. L., DuVal, E. H., Krakauer, A. H., & Lacey, E. A. (2014). Cooperating to compete: altruism, sexual selection and causes of male reproductive cooperation. *Animal Behaviour*, 88, 67–78. <http://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.11.008>
- Digby, L. (1995). Infant care, infanticide, and female reproductive strategies in polygynous groups of common marmosets (*Callithrix jacchus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 37(1), 51–61. <http://doi.org/10.1007/BF00173899>
- Emlen, S.T. (1991) Evolution of cooperative breeding In birds and mammals. In *Behavioural Ecology* (pp. 301-337). London: Blackwell.

- Feistner, A. T., & Price, E. C. (2000). Food sharing in black lion tamarins (*Leontopithecus chrysopygus*). *American Journal of Primatology*, 52(1), 47–54. [http://doi.org/10.1002/1098-2345\(200009\)52:1<47::AID-AJP4>3.0.CO;2-D](http://doi.org/10.1002/1098-2345(200009)52:1<47::AID-AJP4>3.0.CO;2-D)
- Fisher, R. A. (1930). *The Genetical Theory Of Natural Selection*. At The Clarendon Press. Retrieved from <http://archive.org/details/geneticaltheoryo031631mbp>
- Fite, J. E., Patera, K. J., French, J. A., Rukstalis, M., Hopkins, E. C., & Ross, C. N. (2005). Opportunistic mothers: female marmosets (*Callithrix kuhlii*) reduce their investment in offspring when they have to, and when they can. *Journal of Human Evolution*, 49(1), 122–142. <http://doi.org/10.1016/j.jhevol.2005.04.003>
- Fleagle, J. G. (1999). *Primate Adaptation and Evolution*. Academic Press.
- Garber, P. A., Moya, L., & Malaga, C. (1984). A Preliminary Field Study of the Moustached Tamarin Monkey (*Saguinus mystax*) in Northeastern Peru: Questions Concerned with the Evolution of a Communal Breeding System. *Folia Primatologica*, 42(1), 17–32. <http://doi.org/10.1159/000156141>
- Godfray, H. C. J. (1991). Signalling of need by offspring to their parents. *Nature*, 352(6333), 328–330. <http://doi.org/10.1038/352328a0>
- Godfray, H. C. J. (1995). Evolutionary theory of parent-offspring conflict. *Nature*, 376(6536), 133–138. <http://doi.org/10.1038/376133a0>
- Goldizen, A. (1987). Tamarins and marmosets: Communal care of offspring. In *Primate Societies* (pp. 34-43). Chicago: Chicago University Press: B. Smuts, D. Cheney, R. Seyfarth, & R. & Wrangham.
- Gowaty, P.A, and Droge, D.L. Sex Ratio Conflict and the Evolution of Sex Biased Provisioning in Birds. In *20th International Ornithology Congress*, 932–945, 1991.
- Grafen, A. (1990). Biological signals as handicaps. *Journal of Theoretical Biology*, 144(4), 517–546. [http://doi.org/10.1016/S0022-5193\(05\)80088-8](http://doi.org/10.1016/S0022-5193(05)80088-8)

- Gustafsson, L., & Sutherland, W. J. (1988). The costs of reproduction in the collared flycatcher *Ficedula albicollis*. *Nature*, 335(6193), 813–815. <http://doi.org/10.1038/335813a0>
- Hamilton, W. D. (1964). The genetical evolution of social behaviour. II. *Journal of Theoretical Biology*, 7(1), 17–52. [http://doi.org/10.1016/0022-5193\(64\)90039-6](http://doi.org/10.1016/0022-5193(64)90039-6)
- Harper, L. V. (1981). Offspring Effects upon Parents. In D. J. Gubernick & P. H. Klopfer (Eds.), *Parental Care in Mammals* (pp. 117–177). Springer US. Retrieved from http://link.springer.com/chapter/10.1007/978-1-4613-3150-6_4
- Hooff, J. A. R. A. M. V., & Schaik, C. P. V. (1994). Male Bonds: Affiliative Relationships Among Nonhuman Primate Males. *Behaviour*, 130(3), 309–337. <http://doi.org/10.1163/156853994X00587>
- Houston, A. & Davies, N. (1985) The evolution of cooperation and life history in the dunnock *Prunella modularis*. In *Behavioral Ecology. Ecological Consequences of Adaptive Behavior*. Blackwell Scientific Publications. Oxford, UK.
- Hrdy, S. (1999) *Mother Nature: A history of mothers, infants, and natural selection*. Pantheon, New York.
- Ingram, J. C. (1977). Interactions between parents and infants, and the development of independence in the common marmoset (*Callithrix jacchus*). *Animal Behaviour*, 25, Part 4, 811–827. [http://doi.org/10.1016/0003-3472\(77\)90035-5](http://doi.org/10.1016/0003-3472(77)90035-5)
- Jones, J. C., & Reynolds, J. D. (1999). Costs of egg ventilation for male common gobies breeding in conditions of low dissolved oxygen. *Animal Behaviour*, 57(1), 181–188. <http://doi.org/10.1006/anbe.1998.0939>
- Keast, A. (1970). Review of *Review of Ecological Adaptations for Breeding in Birds*, by D. Lack. *Journal of Animal Ecology*, 39(3), 782–784. <http://doi.org/10.2307/2874>

- Kilner, R., & Johnstone, R. A. (1997). Begging the question: are offspring solicitation behaviours signals of need? *Trends in Ecology & Evolution*, 12(1), 11–15. [http://doi.org/10.1016/S0169-5347\(96\)10061-6](http://doi.org/10.1016/S0169-5347(96)10061-6)
- Kleiman, D. G. (1977). Monogamy in Mammals. *The Quarterly Review of Biology*, 52(1), 39–69.
- Koenig, A. (1995). Group size, composition, and reproductive success in wild common marmosets (*Callithrix jacchus*). *American Journal of Primatology*, 35(4), 311–317. <http://doi.org/10.1002/ajp.1350350407>
- Kölliker, M., Richner, H., Werner, I., & Heeb, P. (1998). Begging signals and biparental care: nestling choice between parental feeding locations. *Animal Behaviour*, 55(1), 215–222. <http://doi.org/10.1006/anbe.1997.0571>
- Krebs, J. R., & Davies, N. B. (1997). *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*. Wiley.
- Lazaro-Perea, C., Castro, C. S. S., Harrison, R., Araujo, A., Arruda, M. F., & Snowdon, C. T. (2000). Behavioral and Demographic Changes following the Loss of the Breeding Female in Cooperatively Breeding Marmosets. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 48(2), 137–146.
- Lessells, C. M. (2002). Parentally biased favouritism: why should parents specialize in caring for different offspring? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 357(1419), 381–403. <http://doi.org/10.1098/rstb.2001.0928>
- Lessells, null. (1998). A theoretical framework for sex-biased parental care. *Animal Behaviour*, 56(2), 395–407. <http://doi.org/10.1006/anbe.1998.0764>
- Ligon, J.D., Burt, D.B., 2004. Evolutionary origins. In *Ecology and Evolution of Cooperative Breeding Birds* (pp. 5-34). Cambridge: Koenig, W., Dickinson, J. University Press

- Locke-Haydon, J., & Chalmers, N. R. (1983). The development of infant-caregiver relationships in captive common marmosets (*Callithrix jacchus*). *International Journal of Primatology*, 4(1), 63–81. <http://doi.org/10.1007/BF02739360>
- Martin, P., Bateson, P. P. G., & Bateson, P. (1993). *Measuring Behaviour: An Introductory Guide*. Cambridge University Press.
- Melo, L., Mendes Pontes, A. R., & Monteiro da Cruz, M. a. O. (2003). Infanticide and cannibalism in wild common marmosets. *Folia Primatologica; International Journal of Primatology*, 74(1), 48–50. <http://doi.org/68389>
- Miles, D. B., Sinervo, B., & Anthony Frankino, W. (2000). Reproductive burden, locomotor performance, and the cost of reproduction in free ranging lizards. *Evolution; International Journal of Organic Evolution*, 54(4), 1386–1395.
- Mills, D. A., Windle, C. P., Baker, H. F., & Ridley, R. M. (2004). Analysis of infant carrying in large, well-established family groups of captive marmosets (*Callithrix jacchus*). *Primates*, 45(4), 259–265. <http://doi.org/10.1007/s10329-004-0095-7>
- Mock, D. W., & Parker, G. A. (1998). *The Evolution of Sibling Rivalry*. Oxford: Oxford University Press. Retrieved from <https://global.oup.com/academic/product/the-evolution-of-sibling-rivalry-9780198577447>
- Parker, G. A., Royle, N. J., & Hartley, I. R. (2002). Begging scrambles with unequal chicks: interactions between need and competitive ability. *Ecology Letters*, 5(2), 206–215. <http://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2002.00301.x>
- Poole, T. B., & Evans, R. G. (1982). Reproduction, infant survival and productivity of a colony of common marmosets (*Callithrix jacchus*). *Laboratory Animals*, 16(1), 88–97. <http://doi.org/10.1258/002367782780908760>

- Price, E. C. (1992). Contributions to infant care in captive cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*): The influence of age, sex, and reproductive status. *International Journal of Primatology*, *13*(2), 125–141. <http://doi.org/10.1007/BF02547838>
- Price, E. C., & Feistner, A. T. C. (2001). Food Sharing in Pied Bare-Faced Tamarins (*Saguinus bicolor bicolor*): Development and Individual Differences. *International Journal of Primatology*, *22*(2), 231–241. <http://doi.org/10.1023/A:1005671514814>
- Rothe, H., Darms, K., Koenig, A., Radespiel, U., & Juenemann, B. (1993). Long-term study of infant-carrying behavior in captive common marmosets (*Callithrix jacchus*): Effect of nonreproductive helpers on the parents' carrying performance. *International Journal of Primatology*, *14*(1), 79–93. <http://doi.org/10.1007/BF02196504>
- Roush, R. S., & Snowdon, C. T. (2001). Food Transfer and Development of Feeding Behavior and Food-Associated Vocalizations in Cotton-Top Tamarins. *Ethology*, *107*(5), 415–429. <http://doi.org/10.1046/j.1439-0310.2001.00670.x>
- Saito, A., Izumi, A., & Nakamura, K. (2008). Food transfer in common marmosets: parents change their tolerance depending on the age of offspring. *American Journal of Primatology*, *70*(10), 999–1002. <http://doi.org/10.1002/ajp.20593>
- Sánchez, S. M., Ziegler, T. E., & Snowdon, C. T. (2014). Both parents respond equally to infant cues in the cooperatively breeding common marmoset, *Callithrix jacchus*. *Animal Behaviour*, *97*, 95–103. <http://doi.org/10.1016/j.anbehav.2014.09.002>
- Slagsvold, T., Amundsen, T., & Dale, S. (1994). Selection by sexual conflict for evenly spaced offspring in blue tits. *Nature*, *370*(6485), 136–138. <http://doi.org/10.1038/370136a0>
- Smith, J. M. (1977). Parental investment: A prospective analysis. *Animal Behaviour*, *25*, Part 1, 1–9. [http://doi.org/10.1016/0003-3472\(77\)90062-8](http://doi.org/10.1016/0003-3472(77)90062-8)

- Sousa, M. B. C. de, Albuquerque, A. C. S. da R., Yamamoto, M. E., Araújo, A., & Arruda, M. de F. (2009). Emigration as a Reproductive Strategy of the Common Marmoset (*Callithrix jacchus*). In S. M. Ford, L. M. Porter, & L. C. Davis (Eds.), *The Smallest Anthropoids* (pp. 167–182). Springer US. Retrieved from http://link.springer.com/chapter/10.1007/978-1-4419-0293-1_9
- Stamps, J., Clark, A., Arrowood, P., & Kus, B. (1985). Parent-Offspring Conflict in Budgerigars. *Behaviour*, *94*(1/2), 1–40.
- Stamps, J., Clark, A., Kus, B., & Arrowood, P. (1987). The Effects of Parent and Offspring Gender on Food Allocation in Budgerigars. *Behaviour*, *101*(1/3), 177–199.
- Sussman, R. W., & Kinzey, W. G. (1984). The ecological role of the callitrichidae: a review. *American Journal of Physical Anthropology*, *64*(4), 419–449. <http://doi.org/10.1002/ajpa.1330640407>
- Tardif, S. D. (1996). The Bioenergetics of Parental Behavior and the Evolution of Alloparental Care in Marmosets and Tamarins. In *Cooperative Breeding in Mammals*. Cambridge University Press. Retrieved from <http://dx.doi.org/10.1017/CBO9780511574634.003>
- Tardif, S. D., Layne, D. G., & Smucny, D. A. (2002). Can Marmoset Mothers Count to Three? Effect of Litter Size on Mother–Infant Interactions. *Ethology*, *108*(9), 825–836. <http://doi.org/10.1046/j.1439-0310.2002.00815.x>
- Thorogood, R., Ewen, J. G., & Kilner, R. M. (2011). Sense and sensitivity: responsiveness to offspring signals varies with the parents' potential to breed again. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, rspb20102594. <http://doi.org/10.1098/rspb.2010.2594>
- Trivers, R. (1972) Parental investment and sexual selection: Sexual selection and the descent of man. Aldine, Chicago, IL.

- Trivers, R. L. (1974). Parent-Offspring Conflict. *American Zoologist*, 14(1), 249–264.
<http://doi.org/10.1093/icb/14.1.249>
- Ward, R. J. S., Cotter, S. C., & Kilner, R. M. (2009). Current brood size and residual reproductive value predict offspring desertion in the burying beetle *Nicrophorus vespilloides*. *Behavioral Ecology*, 20(6), 1274–1281.
<http://doi.org/10.1093/beheco/arp132>
- Williams, G. (1966) *Adaptation and natural selection*. Princeton University Press. Princeton, NJ.
- Wilson, E. O. (1975). *Sociobiology: The New Synthesis*. Belknap Press of Harvard University Press.
- Yamamoto ME. 1993. From dependence to sexual maturity: the behavioural ontogeny of Callitrichidae. In: *Marmosets and tamarins: systematics, behaviour, and ecology* (pp. 235-54) Oxford (England): Oxford Univ Press: Rylands A.B.
- Yamamoto, M. E. (2005). Infant care in callitrichids: cooperation and competition. *ARBS Annu. Rev. Biomed. Sci*, 7, 149–160.
- Yamamoto, M. E., Albuquerque, F. S., Lopes, N. A., & Ferreira, E. S. (2008). Differential infant carrying in captive and wild common marmosets (*Callithrix jacchus*). *Acta Ethologica*, 11(2), 95–99. <http://doi.org/10.1007/s10211-008-0046-1>
- Yamamoto, M. E., Araujo, A., Arruda, M. de F., Lima, A. K. M., Siqueira, J. de O., & Hattori, W. T. (2014). Male and female breeding strategies in a cooperative primate. *Behavioural Processes*, 109 Pt A, 27–33. <http://doi.org/10.1016/j.beproc.2014.06.009>
- Yamamoto, M. E., Araújo, A., de Sousa, M. B. C., & Arruda, M. de F. (2010). Chapter 8 - Social Organization in *Callithrix jacchus*: Cooperation and Competition. In R. Macedo (Ed.), *Advances in the Study of Behavior* (Vol. 42, pp. 259–273). Academic Press. Retrieved from <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0065345410420082>

- Yamamoto, M. E., Box, H. O., Albuquerque, F. S., & Arruda, M. de F. (1996). Carrying behaviour in captive and wild marmosets (*Callithrix jacchus*): A comparison between two colonies and a field site. *Primates*, 37(3), 297–304. <http://doi.org/10.1007/BF02381861>
- Yamamoto, M. E., & O. Box, H. (1997). The Role of Non-reproductive Helpers in Infant Care in Captive *Callithrix jacchus*. *Ethology*, 103(9), 760–771. <http://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1997.tb00184.x>
- Zahed, S. R., Kurian, A. V., & Snowdon, C. T. (2010). Social dynamics and individual plasticity of infant care behavior in cooperatively breeding cotton-top tamarins. *American Journal of Primatology*, 72(4), 296–306. <http://doi.org/10.1002/ajp.20782>

ANEXO I



Autorização para atividades com finalidade científica

Número: 26253-2	Data da Emissão: 12/09/2012 17:25	Data para Revalidação*: 12/10/2013
* De acordo com o art. 33 da IN 154/2009, esta autorização tem prazo de validade equivalente ao previsto no cronograma de atividades do projeto, mas deverá ser revalidada anualmente mediante a apresentação do relatório de atividades a ser enviado por meio do Sisbio no prazo de até 30 dias a contar da data do aniversário de sua emissão.		

Dados do titular

Nome: Arrilton Araújo de Souza	CPF: 315.687.694-15
Título do Projeto: Taxa de alimentação e composição nutricional da dieta em um grupo de <i>Callithrix jacchus</i> : relação com recursos alimentares e comportamento animal.	
Nome da Instituição : UFRN - UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO G. NORTE	CNPJ: 24.365.710/0001-83

Cronograma de atividades

#	Descrição da atividade	Início (mês/ano)	Fim (mês/ano)
1	Coleta de Dados Comportamentais	11/2010	12/2012
2	Coleta de Dados sobre Dieta	11/2010	12/2012
3	Coleta de Dados sobre Recursos Alimentares	11/2010	12/2013
4	Análise Nutricional	01/2011	12/2012

Observações e ressalvas

1	As atividades de campo exercidas por pessoa natural ou jurídica estrangeira, em todo o território nacional, que impliquem o deslocamento de recursos humanos e materiais, tendo por objeto coletar dados, materiais, espécimes biológicos e minerais, peças integrantes da cultura nativa e cultura popular, presente e passada, obtidos por meio de recursos e técnicas que se destinem ao estudo, à difusão ou à pesquisa, estão sujeitas a autorização do Ministério de Ciência e Tecnologia.
2	Esta autorização NAO exige o pesquisador titular e os membros de sua equipe da necessidade de obter as anuências previstas em outros instrumentos legais, bem como do consentimento do responsável pela área, pública ou privada, onde será realizada a atividade, inclusive do órgão gestor de terra indígena (FUNAI), da unidade de conservação estadual, distrital ou municipal, ou do proprietário, arrendatário, posseiro ou morador de área dentro dos limites de unidade de conservação federal cujo processo de regularização fundiária encontra-se em curso.
3	Este documento somente poderá ser utilizado para os fins previstos na Instrução Normativa IBAMA nº 154/2007 ou na Instrução Normativa ICMBio nº 10/2010, no que especifica esta Autorização, não podendo ser utilizado para fins comerciais, industriais ou esportivos. O material biológico coletado deverá ser utilizado para atividades científicas ou didáticas no âmbito do ensino superior.
4	A autorização para envio ao exterior de material biológico não consignado deverá ser requerida por meio do endereço eletrônico www.ibama.gov.br (Serviços on-line - Licença para importação ou exportação de flora e fauna - CITES e não CITES). Em caso de material consignado, consulte www.icmbio.gov.br/sisbio - menu Exportação.
5	O titular de licença ou autorização e os membros da sua equipe deverão optar por métodos de coleta e instrumentos de captura direcionados, sempre que possível, ao grupo taxonômico de interesse, evitando a morte ou dano significativo a outros grupos; e empregar esforço de coleta ou captura que não comprometa a viabilidade de populações do grupo taxonômico de interesse em condição in situ.
6	O titular de autorização ou de licença permanente, assim como os membros de sua equipe, quando da violação da legislação vigente, ou quando da inadequação, omissão ou falsa descrição de informações relevantes que subsidiaram a expedição do ato, poderá, mediante decisão motivada, ter a autorização ou licença suspensa ou revogada pelo ICMBio e o material biológico coletado apreendido nos termos da legislação brasileira em vigor.
7	Este documento não dispensa o cumprimento da legislação que dispõe sobre acesso a componente do patrimônio genético existente no território nacional, na plataforma continental e na zona econômica exclusiva, ou ao conhecimento tradicional associado ao patrimônio genético, para fins de pesquisa científica, bioprospecção e desenvolvimento tecnológico. Veja maiores informações em www.mma.gov.br/cgen .
8	Em caso de pesquisa em UNIDADE DE CONSERVAÇÃO, o pesquisador titular desta autorização deverá contactar a administração da unidade a fim de CONFIRMAR AS DATAS das expedições, as condições para realização das coletas e de uso da infra-estrutura da unidade.
9	As atividades contempladas nesta autorização NAO abrangem espécies brasileiras constante de listas oficiais (de abrangência nacional, estadual ou municipal) de espécies ameaçadas de extinção, sobreexplotadas ou ameaçadas de sobreexplotação.

Equipe

#	Nome	Função	CPF	Doc. Identidade	Nacionalidade
1	Audra Regina Colombo	Colaboradora	315.637.238-24	337657373 SSP-SP	Brasileira
2	Waldemar Alves da Silva Neto	Colaborador	060.587.864-10	6367024 SSP-PE	Brasileira
3	Ingrid Araújo de Medeiros	Colaboradora	068.350.224-77	2580299 ssp-RN	Brasileira
4	Dina Lillia Oliveira de Azevedo	Colaboradora	912.551.554-34	1439532 SSP-RN	Brasileira
5	Jeniffer da Câmara Medeiros	Colaboradora	058.848.114-97	1753311 SSP-RN	Brasileira
6	Maria de Fátima Arruda de Miranda	Colaboradora	094.539.974-04	145352 ITEP/RN-RN	Brasileira
7	JOSILENE SOARES CARVALHO SANTOS	Colaboradora	061.165.094-01	002473885 ITEP-RN	Brasileira

Este documento (Autorização para atividades com finalidade científica) foi expedido com base na Instrução Normativa nº154/2007. Através do código de autenticação abaixo, qualquer cidadão poderá verificar a autenticidade ou regularidade deste documento, por meio da página do Sisbio/ICMBio na Internet (www.icmbio.gov.br/sisbio).

Código de autenticação: 53217899





Autorização para atividades com finalidade científica

Número: 26253-2	Data da Emissão: 12/09/2012 17:25	Data para Revalidação*: 12/10/2013
* De acordo com o art. 33 da IN 154/2009, esta autorização tem prazo de validade equivalente ao previsto no cronograma de atividades do projeto, mas deverá ser revalidada anualmente mediante a apresentação do relatório de atividades a ser enviado por meio do Sisbio no prazo de até 30 dias a contar da data do aniversário de sua emissão.		

Dados do titular

Nome: Arrilton Araújo de Souza	CPF: 315.687.694-15
Título do Projeto: Taxa de alimentação e composição nutricional da dieta em um grupo de <i>Callithrix jacchus</i> : relação com recursos alimentares e comportamento animal.	
Nome da Instituição : UFRN - UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO G. NORTE	CNPJ: 24.365.710/0001-83

Atividades X Táxons

#	Atividade	Táxons
1	Captura de animais silvestres in situ	<i>Callithrix jacchus</i> , Insecta
2	Coleta/transporte de material botânico, fúngico ou microbiológico	Angiospermae (*Qtde: 1), Gimnospermae (*Qtde: 1)
3	Marcação de animais silvestres in situ	<i>Callithrix jacchus</i>
4	Observação e gravação de imagem ou som	<i>Callithrix jacchus</i>

* Qtde. de indivíduos por espécie/localidade/unidade de conservação, a serem coletados durante um ano.

Material e métodos

1	Amostras biológicas (Plantas)	Frutos/estróbilos, Seiva
2	Método de captura/coleta (Invertebrados Terrestres)	Captura manual, Guarda-chuva entomológico
3	Método de captura/coleta (Plantas)	Outros métodos de captura/coleta(coleta de frutos), Coleta manual
4	Método de captura/coleta (Primatas)	Armadilha tipo gaiola com atração por iscas ("Box Trap/Tomahawk/Sherman")
5	Método de marcação (Primatas)	Tatuagem (tinta), Tatuagem, Descoloração de pêlos, Colar

Destino do material biológico coletado

#	Nome local destino	Tipo Destino
1	UFRN - UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO G. NORTE	Laboratório de Biologia Comportamental

Este documento (Autorização para atividades com finalidade científica) foi expedido com base na Instrução Normativa nº154/2007. Através do código de autenticação abaixo, qualquer cidadão poderá verificar a autenticidade ou regularidade deste documento, por meio da página do Sisbio/ICMBio na Internet (www.icmbio.gov.br/sisbio).

Código de autenticação: 53217899





Autorização para atividades com finalidade científica

Número: 26253-2	Data da Emissão: 12/09/2012 17:25	Data para Revalidação*: 12/10/2013
* De acordo com o art. 33 da IN 154/2009, esta autorização tem prazo de validade equivalente ao previsto no cronograma de atividades do projeto, mas deverá ser revalidada anualmente mediante a apresentação do relatório de atividades a ser enviado por meio do Sisbio no prazo de até 30 dias a contar da data do aniversário de sua emissão.		

Dados do titular

Nome: Arrilton Araújo de Souza	CPF: 315.687.694-15
Título do Projeto: Taxa de alimentação e composição nutricional da dieta em um grupo de <i>Callithrix jacchus</i> : relação com recursos alimentares e comportamento animal.	
Nome da Instituição : UFRN - UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO G. NORTE	CNPJ: 24.365.710/0001-83

Registro de coleta imprevista de material biológico

De acordo com a Instrução Normativa nº154/2007, a coleta imprevista de material biológico ou de substrato não contemplado na autorização ou na licença permanente deverá ser anotada na mesma, em campo específico, por ocasião da coleta, devendo esta coleta imprevista ser comunicada por meio do relatório de atividades. O transporte do material biológico ou do substrato deverá ser acompanhado da autorização ou da licença permanente com a devida anotação. O material biológico coletado de forma imprevista, deverá ser destinado à instituição científica e, depositado, preferencialmente, em coleção biológica científica registrada no Cadastro Nacional de Coleções Biológicas (CCBIO).

Táxon*	Qtde.	Tipo de amostra	Qtde.	Data





Autorização para atividades com finalidade científica

Número: 26253-2	Data da Emissão: 12/09/2012 17:25	Data para Revalidação*: 12/10/2013
* De acordo com o art. 33 da IN 154/2009, esta autorização tem prazo de validade equivalente ao previsto no cronograma de atividades do projeto, mas deverá ser revalidada anualmente mediante a apresentação do relatório de atividades a ser enviado por meio do Sisbio no prazo de até 30 dias a contar da data do aniversário de sua emissão.		

Dados do titular

Nome: Arrilton Araújo de Souza	CPF: 315.687.694-15
Título do Projeto: Taxa de alimentação e composição nutricional da dieta em um grupo de <i>Callithrix jacchus</i> : relação com recursos alimentares e comportamento animal.	
Nome da Instituição : UFRN - UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO G. NORTE	CNPJ: 24.365.710/0001-83

* Identificar o espécime no nível taxonômico possível.

Este documento (Autorização para atividades com finalidade científica) foi expedido com base na Instrução Normativa nº154/2007. Através do código de autenticação abaixo, qualquer cidadão poderá verificar a autenticidade ou regularidade deste documento, por meio da página do Sisbio/ICMBio na Internet (www.icmbio.gov.br/sisbio).

Código de autenticação: 53217899

