

**ASPECTOS DO CUIDADO
COOPERATIVO EM DOIS GRUPOS DE
Callithrix jacchus SELVAGENS**

FERNANDA HELENA RIBEIRO CUTRIM



FERNANDA HELENA RIBEIRO CUTRIM

**ASPECTOS DO CUIDADO COOPERATIVO EM DOIS GRUPOS DE *Callithrix*
jacchus SELVAGENS**

Dissertação apresentada à Universidade Federal do Rio Grande do Norte, para obtenção do título de Mestre do Programa de Pós-Graduação em Psicobiologia.

NATAL

2007

FERNANDA HELENA RIBEIRO CUTRIM

**ASPECTOS DO CUIDADO COOPERATIVO EM DOIS GRUPOS DE *Callithrix*
jacchus SELVAGENS**

Dissertação apresentada à Universidade Federal do Rio Grande do Norte, para obtenção do título de Mestre do Programa de Pós-Graduação em Psicobiologia.

Orientadora: Prof^a. Dr^a. Maria de Fátima Arruda de Miranda

NATAL

2007

Divisão de Serviços Técnicos
Catalogação da Publicação na Fonte. UFRN / Biblioteca Central Zila Mamede

Cutrim, Fernanda Helena Ribeiro.

Aspectos do cuidado cooperativo em dois grupos de *Callithrix jacchus* selvagens / Fernanda Helena Ribeiro Cutrim. – Natal, RN, 2007.

108 f. : il.

Orientador : Maria de Fátima Arruda.

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

1. Comportamento animal – Dissertação. 2. *Callithrix jacchus* – Dissertação. 3. Callitrichidae - Sistema de cuidado cooperativo – Dissertação. 4. Infante - Desenvolvimento. I. Arruda, Maria de Fátima. II. Título.

RN/UF/BCZM

CDU 591.5(043.3)

Título: “Aspectos do cuidado cooperativo em dois grupos de *Callithrix jacchus* selvagens.”

Autor: **Fernanda Helena Ribeiro Cutrim**

Data da defesa: **21-09-2007**

Banca Examinadora:

Profa. Maria de Fátima Arruda de Miranda (UFRN)

Profa. Carmen Alonso Samiguel (UFPB)

Prof. Arrilton Araújo (UFRN)

**“E quando vejo,
a vida espera mais de mim
mais além, mais de mim
O eterno aprendizado é o próprio fim
Já nem sei se tem fim
De elástica, minha alma dá de si
Mais além, mais de mim
Cada ano a vida pede mais de mim
mais de nós, mais além”**

(Jorge Vercilo)

**A meus pais, Frederico e Sylvia, e irmão,
pela compreensão e apoio nas minhas
decisões.**

AGRADECIMENTOS

À meus pais, que mesmo à distância, com gestos de amor me incentivaram e estiveram sempre dispostos a contribuir para a minha formação profissional. Sem o apoio de vocês eu não teria chegado até aqui!

Ao meu irmão, Frederico, pelo companheirismo e amizade de sempre.

Aos familiares, pelo carinho.

À Prof. Dra. Maria de Fátima Arruda por me abrir as portas da primatologia, pelos conhecimentos científicos passados e pelo apoio na realização deste trabalho.

Aos professores das disciplinas do mestrado pelas informações compartilhadas que contribuíram para o meu crescimento profissional.

Aos colegas de turma: Alexandre, Bianca, Carolina, Derlan, Diego, Marina, Rose, Rodrigo, Viviane e Tomaszewski pelos bons momentos de convívio em sala de aula e atividades “extra-classe”, os quais foram muito prazerosos. Valeu, galera!!!

Aos colegas de campo Cristiane, Derlan e Marina pela companhia nos momentos mais solitários da vida em campo, que atenuou a saudade de casa, e por todo o apoio necessário para a realização do trabalho. Sem vocês, a rotina de trabalho teria sido mais árdua!

Ao amigo carioca, cheio de “ginga”, Fagner Magalhães, e à argentina mais brasileira que já conheci, Rosana Garri, pela força e companhia na difícil tarefa de dividir o mesmo espaço. Vocês foram os responsáveis pela minha alegria dentro da casa!!!

Aos amigos ludovicences, Fernanda, Guilherme e Richardson, que mesmo tão longe de Natal sempre me passaram mensagens de apoio e carinho. Vocês são os irmãos que escolhi!

À Gilda Menezes, pessoa que em tão pouco tempo ganhou espaço definitivo no meu coração, por todo o apoio de “mãe adotiva” necessário para o meu bem-estar longe dos meus entes queridos. Você foi fundamental!

À João, pela amizade, incentivo, apoio e por ser o responsável pelo melhor sentimento que há em mim. Jamais te esquecerei!

Aos sagüis, seres fundamentais para a realização deste trabalho, por me encantar a cada nova coleta de dados.

Aos funcionários da FLONA Assu e da Escola Agrícola de Jundiaí, pelo apoio durante todo o período de coleta.

Ao CNPq, pela concessão da bolsa de estudos.

SUMÁRIO

EPÍGRAFE	iv
DEDICATÓRIA	v
AGRADECIMENTOS	vi
LISTA DE ILUSTRAÇÕES	ix
RESUMO	xiii
ABSTRACT	xiv
1. INTRODUÇÃO	1
2. OBJETIVOS	17
3. HIPÓTESES E PREDIÇÕES	19
4. METODOLOGIA	21
5. RESULTADOS	32
6. DISCUSSÃO	72
7. CONCLUSÃO	89
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	92
ANEXOS	104

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Figura 1: Localização dos municípios de Assu e Macaíba no estado do Rio Grande do Norte.....	22
Figura 2: Área de uso do grupo na Floresta Nacional de Assu. Ambiente de caatinga em cima (esquerda – período seco; direita – período chuvoso) e de pomar embaixo.....	23
Figura 3: Escola Agrícola de Jundiá. Área de uso principal (original) do grupo	24
Figura 4: Indivíduo adulto do grupo de Assu com filhote no dorso, marcado com colar e com ácido pícrico no tufo esquerdo	27
Figura 5: Transporte e supervisão ao longo das semanas e análise de conglomerados do transporte nas três proles estudadas. A. Prole 1 do grupo de Assu. B. Prole 2 do grupo de Assu. C. Prole do grupo de Jundiá. D. Estágios de dependência do infante em relação ao transporte nas três proles estudadas (DT: dependência total; DFO: dependência forte; DM: dependência moderada; DFR: dependência fraca).....	37
Figura 6: Prole 1 do grupo de Assu. A. Transporte dos gêmeos e de um infante ao longo do desenvolvimento. B. Transporte dos gêmeos e de um infante nos estágios de dependência do infante	39
Figura 7: Prole 2 do grupo de Assu. A. Transporte dos gêmeos e de um infante ao longo do desenvolvimento. B. Transporte dos gêmeos e de um infante nos estágios de dependência do infante	40
Figura 8: Prole do grupo de Jundiá. A. Transporte dos gêmeos e de um infante ao longo do desenvolvimento. B. Transporte dos gêmeos e de um infante nos estágios de dependência do infante	41
Figura 9: Participação individual total dos indivíduos no transporte dos infantes do grupo de Assu nas duas proles estudadas	42
Figura 10: Participação individual total dos indivíduos no transporte das proles do grupo de Assu. A. Transporte de 2 infantes e 1 infante na prole 1. B. Transporte de 2 infantes e 1 infante na prole 2	43
Figura 11: Transporte da prole 1 do grupo de Assu. Participação individual nos estágios de dependência do infante	44
Figura 12: Prole 1 do grupo de Assu. Transporte dos infantes baseado no status, idade e sexo dos membros do grupo	44
Figura 13: Transporte da prole 2 do grupo de Assu. Participação individual nos estágios de dependência do infante	45

Figura 14: Prole 2 do grupo de Assu. Transporte dos infantes baseado no status, idade e sexo dos membros do grupo	46
Figura 15: Prole do grupo de Jundiaí. A. Participação individual total no transporte. B. Participação individual no transporte de 2 infantes e 1 infante	47
Figura 16: Transporte da prole do grupo de Jundiaí. Participação individual nos estágios de dependência do infante	48
Figura 17: Prole do grupo de Jundiaí. Transporte dos infantes baseado na classe de idade e no sexo dos indivíduos	48
Figura 18: A. Atividade do cuidador durante todo o período de transporte do (s) infante(s) nas três proles estudadas. B. Frequência do filhote em posição de amamentação e no dorso da mãe nas três proles estudadas	50
Figura 19: Participação individual total dos indivíduos na supervisão dos infantes do grupo de Assu nas duas proles estudadas	52
Figura 20: Sóciograma das substituições de supervisor na prole 1 do grupo de Assu. A seta indica a direção em que ocorreu a troca e sua largura indica quantas vezes ocorreu a troca (→: 1 vez; →: 2 vezes; →: ≥ 3 vezes). (casal reprodutor: BRU e BET; machos adultos: BTV, BON, BRE; fêmeas adultas: BTN e BRC; juvenis: BIB e BNT).....	52
Figura 21: Sóciograma das substituições de supervisor da prole 2 do grupo de Assu. A seta indica a direção em que ocorreu a troca e sua largura indica quantas vezes ocorreu a troca (→: 1 vez; →: 2 vezes; →: ≥ 3 vezes). (casal reprodutor: BRU e BET; machos adultos: BON, BRE; fêmeas adultas: BTN e BRC; sub-adultos: BIB e BNT; juvenil: BAR).....	53
Figura 22: Participação individual total dos indivíduos na supervisão dos infantes do grupo de Jundiaí	54
Figura 23: Sóciograma das substituições de supervisor da prole do grupo de Jundiaí. A seta indica a direção em que ocorreu a troca e sua largura indica quantas vezes ocorreu a troca (→: 1 vez; →: 2 vezes). (casal reprodutor: ISM e ITM; macho adulto: IVN; fêmeas sub-adultas: IRC e INS).....	54
Figura 24: Prole 1 do grupo de Assu. Participação individual na proximidade aos infantes do 1º ao 5º mês de vida	55
Figura 25: Participação individual total na fase da infância nas duas proles estudadas do grupo de Assu	56

Figura 26: Prole 2 do grupo de Assu. Participação individual na proximidade aos infantes do 1º ao 5º mês de vida	56
Figura 27: Prole do grupo de Jundiaí. A. Proximidade aos infantes do 1º ao 5º mês de vida. B. Participação individual total na proximidade aos infantes	57
Figura 28: Transferência de alimento no grupo de Assu. A. Prole 1 ao longo do desenvolvimento. B. Prole 2 ao longo do desenvolvimento. C. Tipos gerais de transferência de alimento nas duas proles estudadas. D. Classificação dos tipos de transferência de alimento ocorridos nas duas proles estudadas. E. Tipos de alimento envolvidos nas transferências. F. Ambientes em que ocorreram as transferências de alimento nas duas proles estudadas	59
Figura 29: Transferência de alimento no grupo de Jundiaí. A. Ao longo do desenvolvimento dos infantes. B. Classificação dos tipos de transferência ocorridos na infância. C. Tipos de alimento envolvidos nas transferências de alimento	61
Figura 30: Grupo de Assu. Participação individual total nos episódios de transferências de alimento ao longo do desenvolvimento dos infantes nas duas proles estudadas	62
Figura 31: Grupo de Jundiaí. Participação individual total nos episódios de transferências de alimento ao longo do desenvolvimento dos infantes	63
Figura 32: Prole 1 do grupo de Assu. Tipos de transferência de alimento em cada mês da fase da infância	64
Figura 33: Indivíduos com participação nos diferentes tipos de transferência de alimento na prole 1 do grupo de Assu. A. No 2º mês da infância. B. No 3º mês da infância. C. No 4º mês da infância. D. No 5º mês da infância	66
Figura 34: Prole 2 do grupo de Assu. Tipos de transferência de alimento em cada mês da fase da infância	67
Figura 35: Indivíduos com participação nos diferentes tipos de transferência de alimento na prole 2 do grupo de Assu. A. No 2º mês da infância. B. No 3º mês da infância. C. No 4º mês da infância. D. No 5º mês da infância	69
Figura 36: Prole do grupo de Jundiaí. Tipos de transferência de alimento em cada mês da fase da infância	70
Figura 37: Indivíduos com participação nos diferentes tipos de transferência de alimento na prole do grupo de Jundiaí. A. No 2º mês da infância. B. No 3º mês da infância. C. No 4º mês da infância. D. No 5º mês da infância	71

Tabela I: Composição do grupo de Assu ao nascimento das proles	25
Tabela II: Composição do grupo de Jundiaí ao nascimento da prole	26
Tabela III: Categorias comportamentais registradas para cuidadores e infantes	29
Tabela IV: Descrição dos diferentes tipos possíveis de transferência de alimento	31
Tabela V: Primeiro registro dos principais comportamentos dos infantes das três proles.....	38
Tabela VI: Último registro dos principais comportamentos dos infantes das três proles.....	38

RESUMO

A família Callitrichidae apresenta um sistema de cuidado cooperativo, onde os reprodutores e não reprodutores cuidam da prole. Os aspectos do cuidado à prole analisados neste estudo foram o transporte dos infantes, a supervisão, a proximidade e as transferências de alimento. Foram estudados dois grupos de *Callithrix jacchus* silvestres em ambientes de Caatinga (Grupo de Assu) e de Floresta Atlântica (Grupo de Jundiá). Os métodos utilizados foram animal focal (transporte do infante, supervisão e proximidade) e o focal contínuo (transferência de alimento). Nas duas proles observadas no grupo de Assu, o indivíduo que mais contribuiu no transporte dos filhotes e no provisionamento dos infantes foi o pai. A maior contribuição na supervisão de uma prole foi do pai e na outra de um macho adulto. Os membros mais próximos dos infantes nos dois grupos foram os animais de faixas etárias mais próximas (juvenis e sub-adultos). Na única prole do grupo de Jundiá observada, o pai e o único ajudante macho adulto do grupo foram os principais carregadores dos filhotes e uma das fêmeas sub-adultas, a principal responsável pela supervisão dos infantes. Com o desaparecimento do macho reprodutor e uma das fêmeas sub-adultas no 3º mês de vida dos infantes, o cuidado foi redistribuído e o único macho adulto foi o que mais contribuiu no provisionamento do infante. O grupo de Assu apresentava fêmeas adultas em sua composição e nele ocorreram mais interações agonísticas entre estas fêmeas adultas com os reprodutores e machos adultos, o que refletiu a baixa frequência de ajuda deste sexo-idade. A transferência de alimento inicia cedo no desenvolvimento dos filhotes como maneira de encorajar a independência nutricional. Diversos tipos de transferência de alimento (transferência ativa, roubo, tentativa de roubo, transferência passiva e manipulação do alimento) foram observados no estudo e a frequência de cada um variou de acordo com o estágio de desenvolvimento do infante e com a tolerância dos membros do grupo. Um dado relevante do estudo foi a presença de transferência ativa de alimento no grupo de Assu, já que na literatura existem poucos registros deste tipo de transferência para esta espécie. É interessante que grupos de ambientes e composição distintos sejam estudados para uma melhor compreensão da dinâmica das transferências de alimento na natureza.

ABSTRACT

The Callitrichidae family presents cooperative breeding, where breeders and non breeders take care of the offspring. The aspects of care analyzed in this study were infant carrying, supervision, proximity and food transfer. Three sets of infants from two wild groups of *Callithrix jacchus* were studied in the environments of Caatinga (Assu group) and Atlantic Forest (Jundiá group). The methods used in the study were instantaneous focal sampling (infant carrying, supervision and proximity) and continuous focal sampling (food transfer). In the two sets observed in Assu group, the father carried and transferred food to infants more than the rest of the group. The biggest contribution in supervision was from the father and from another adult male. The members that remained in proximity to the infants in both groups were the younger in the groups (juveniles and sub-adults). In the Jundiá group, the father and the adult male helper of the group were the main caregivers; one of the sub-adult females was responsible for supervision of the infants. With the disappearance of the reproductive male and one of the sub-adults females in 3^o month of infants' life, the care was redistributed and the only adult male left in the group was the animal that contributed more in provisioning of the infant. In the Assu group, there were adult females in its composition which were involved in agonistic interactions with breeders and adult males, and seemed to influence their low participation in care. Food transfer initiates early in the development of the infants, as a way to encourage nutritional independence. Different types of food transfer (active food transfer, food steal, food steal attempt, passive food transfer and food handling) were observed in the study and frequency of each one varied with developmental phase and tolerance by the members. One relevant data of the study was the presence of active food transfer in Assu group, since in literature there are very few registers of this type of transfer for this species. It is important that groups from distinct environments and composition be studied for a better understanding of the dynamics of infants development.

1. INTRODUÇÃO



1.1. FAMÍLIA CALLITRICHIDAE

A família Callitrichidae faz parte dos Primatas do Novo Mundo, os quais podem ser chamados também de Platirríneos devido ao longo intervalo entre as narinas, e habita as Américas Central e Sul (Rosenberger, 1994).

A família inclui seis gêneros: *Saguinus* (com 15 espécies), *Leontopithecus* (com 4 espécies), *Callimico* (com 1 espécie), *Callithrix* (com 6 espécies), *Mico* (com 14 espécies) e *Cebuella* (com 1 espécie) (Rylands, Schneider, Langguth, Mittermeier, Groves & Rodríguez-Luna, 2000). Embora o gênero *Callimico* venha sendo classificado como membro de uma família isolada (Callimiconidae), devido à presença do terceiro molar e a produção de apenas um filhote (Jurke & Pryce, 1994), estudos genéticos e moleculares demonstram sua posição dentro da família Callitrichidae como um grupo irmão dos sagüis (*Callithrix*, *Mico* e *Cebuella*) (von Dornum & Ruvolo, 1999; Rylands, Schneider, Langguth, Mittermeier, Groves & Rodríguez-Luna, 2000). Nesse trabalho do Rylands e colaboradores (2000), os sagüis da Amazônia foram colocados como gênero *Mico*. Esta classificação foi baseada no reconhecimento de que *Cebuella* tem uma relação mais próxima a *Mico* do que a *Callithrix*.

Os calitriquídeos apresentam características distintas do restante dos primatas neotropicais, tais como a prole de gêmeos, ausência do terceiro molar, molares superiores trituberculados, presença de garras em todos os dígitos exceto no hallux, tamanho corporal pequeno (Ford, 1980), além da supressão comportamental e fisiológica da ovulação, estro pós-parto, cuidado cooperativo dos infantes e sistema de acasalamento flexível (French, 1997).

A redução do tamanho corporal nos calitriquídeos é uma característica derivada dentro dos Platyrrhines (Ford, 1980) e confere a eles o título de menores macacos do mundo (Ferrari, 1996), sendo o menor, o gênero *Cebuella* com cerca de 100 g de peso corporal e o maior, o gênero *Leontopithecus* com 800 g em média (Rylands, Coimbra-Filho & Mittermeier, 1993). O nanismo filético entre os calitriquídeos é resultado de sua ocupação de pequenos nichos insetívoros-frugívoros (Rylands, 1996). Tal nanismo conferiu a adaptação a nichos pioneiros, logo os calitriquídeos são denominados “colonizadores”. Sendo assim, exploram habitats considerados marginais pelos demais

primatas neotropicais, incluindo matas secundárias, perturbadas e fragmentadas, além de matas de galeria típicas do cerrado, jardins e pomares (Ferrari, 1996).

Segundo Rylands e de Faria (1993), existem algumas diferenças ecológicas gerais entre os gêneros, envolvendo o tamanho do grupo, área de uso e a densidade populacional. O fator chave que determina essas diferenças entre os calitriquídeos parece ser as especializações morfológicas de *Cebuella* e *Callithrix* para a exploração dietética de exsudados das plantas (Ferrari, 1992), como a presença dos incisivos inclinados para frente e de tamanho semelhante aos caninos (Ferrari & de Ferrari, 1989; Sussman & Kinsey, 1984).

Em função das especializações morfológicas, os calitriquídeos apresentam preferência por certos habitats. Segundo Rylands (1996), *Saguinus* e *Mico* são encontrados tipicamente em áreas elevadas de florestas úmidas interceptadas por manchas da vegetação secundária, causados por distúrbios naturais (quedas de árvore). O gênero *Cebuella* é encontrado preferivelmente em florestas sazonais inundadas e fluviais; *Callimico*, em florestas com arbustos densos, tais como aquelas encontradas nas florestas de bambu, com manchas extensamente espaçadas. O gênero *Leontopithecus* ocorre em florestas úmidas litorais e nas extensões insulares freqüentemente mais secas das florestas Atlânticas do Brasil oriental. *Callithrix* vive em áreas litorais atlânticas, florestas de galeria, e em manchas de floresta dentro de habitats abertos como o Cerrado e a Caatinga (Brasil) e o Chaco (Paraguai e Bolívia).

A ocupação de determinados habitats envolve também a questão da dieta do animal. Todas as espécies da família Callitrichidae são omnívoras, alimentando-se de uma variedade de matérias de plantas (brotos, exsudados, flores, frutas, néctar, açúcar e sementes) e de animais (artrópodes, pássaros, sapos, lagartos e cobras). Apresentam um padrão comum de captura de presas e a habilidade de capturar as presas maiores é a característica chave de suas estratégias de forrageio (Sussman & Kinsey, 1984).

Os sagüis são capazes de digerir exsudado mais eficientemente do que outros calitriquídeos porque seus intestinos são comparativamente mais extensos e apresentam cecum complexo (Ferrari, Lopes & Krause, 1993). A gomivoria oportunista de *Mico*, *Saguinus*, *Leontopithecus* e *Callimico*, leva a uma redução na eficiência digestiva desse item alimentar e uma maneira de absorver melhor os nutrientes é concentrar a ingestão de

goma no final da tarde, que permite uma retenção mais longa durante a noite e uma melhor absorção dos nutrientes (Heymann & Smith, 1999).

A goma ou exsudado é extremamente importante para a nutrição, pois é uma fonte rica de cálcio. As taxas cálcio/fósforo se equilibram à medida que os calitriquídeos se alimentam de goma e insetos, respectivamente. Em se tratando de proteína, os artrópodes e vertebrados (pequenos lagartos, rãs e filhotes de pássaros) estão incluídos na dieta dos calitriquídeos (Digby & Barreto, 1998; Smith, 2000). A captura de presas provoca a solicitação dos jovens, resultando em uma variedade de interações sociais desde transferência passiva a comportamentos agonísticos (Digby & Barreto, 1998).

A aquisição de carboidratos se dá a partir da alimentação de frutas, flores e néctar, porém *Saguinus*, *Leontopithecus* e *Callimico* incluem mais frutas na sua dieta do que *Callithrix*, *Mico* e *Cebuella*. A sazonalidade pode influenciar na escolha da presa, pois a abundância e diversidade de insetos, frutos e folhas, flutuam significativamente durante o ano em resposta às mudanças climáticas (Sussman & Kinsey, 1984). Um recurso alimentar alternativo é o fungo (tipicamente fungos de bambu), o qual pode contribuir significativamente para a dieta de algumas espécies (*Callimico*, Porter, 2001; *C. aurita*, Corrêa, Coutinho & Ferrari, 2000), durante certos períodos do ano.

Um outro aspecto importante da família Callitrichidae está relacionado ao sistema social e de acasalamento. Dentre as características notáveis podemos citar o sistema de reprodução cooperativa, sistemas de acasalamento flexível (monogamia, poliginia e poliandria cooperativa) com a prevalência da monogamia e inibição reprodutiva por uma única fêmea nos grupos multimachos/multifêmeas (Rylands, 1996).

Os calitriquídeos vivem em grupos, cujo número de indivíduos pode chegar a 19, tendo mais de um adulto de cada sexo (Sussman & Kinsey, 1984). *Mico* e *Callithrix* tendem a ter grupos maiores do que *Saguinus*, *Callimico* e *Leontopithecus*; e *Cebuella* tende a ter grupos menores, muitos deles contendo apenas o casal reprodutor e sua prole (Soini, 1982; de la Torre, Snowdon & Bejarana, 2000). Algumas variáveis podem influenciar o tamanho do grupo, incluindo estratégias de história de vida, sistemas de acasalamento, adaptações de alimentação e pressão de predação. Interações entre essas variáveis correlacionam-se com o tamanho do grupo e com a complexidade dos sistemas de acasalamento, desde a monogamia (grupos pequenos) até a poliandria (grupos grandes)

sendo que *Callithrix* apresenta uma larga proporção de indivíduos adultos não-reprodutores em grupos estritamente monogâmicos (Ferrari & Digby, 1996).

O status social pode agir como um papel importante na determinação das oportunidades reprodutivas e no sucesso reprodutivo de machos e de fêmeas calitriquídeos. Indivíduos reprodutores são tipicamente aqueles que são socialmente dominantes sobre todos os outros do grupo (Baker, Dietz & Kleiman, 1993; Dietz & Baker, 1993; Digby 1995a,b; Goldizen, Mendelson, van Vlaardingen & Terborgh, 1996).

As estratégias de monopolização da reprodução da fêmea dominante variam entre as espécies da família Callitrichidae. A fêmea dominante inibe o comportamento sexual e a ovulação da fêmea subordinada em virtude do seu status social (Digby, 1995a). Embora a monogamia seja o sistema de acasalamento prevalente, com reprodução tipicamente restrita a uma única fêmea, a presença de muitas fêmeas reprodutoras em alguns grupos demonstra que a supressão reprodutiva não é absoluta. Em grupos onde as fêmeas subordinadas são capazes de conceber, a fêmea dominante irá tipicamente produzir mais filhotes e estes terão maior taxa de sobrevivência (*Callithrix jacchus*, Digby, 1995a; *Saguinus fuscicollis*, Goldizen *et al*, 1996) e, além disso, terá maior sucesso reprodutivo em relação à fêmea subordinada (*Leontopithecus rosalia*, Dietz & Baker, 1993).

Os machos calitriquídeos, assim como as fêmeas, quase não apresentam comportamento de cópula quando estão em grupos familiares monogâmicos, evitando desta forma a endogamia ou incesto (Baker, Abbott & Saltzman, 1999). A presença de mais de um macho reprodutivamente ativo (poliandria e poliginandria) vem sendo descrita em um número de espécies, mas parece ser mais prevalente em *Saguinus* e *Leontopithecus* (Baker *et al*, 1993).

Outro traço que se destaca no potencial reprodutivo de algumas fêmeas é a liberação de mais de um óvulo no ciclo reprodutivo. Todas as espécies, exceto *Callimico*, liberam múltiplos óvulos e produzem gêmeos, com 16 a 20% do peso corporal de um indivíduo adulto (Tardif, Harrison & Simek, 1993). O número de óvulos liberados correlaciona-se com a massa corporal da mãe e pode variar em resposta ao status nutricional da mesma. As fêmeas podem conceber dentro de 2 a 4 semanas após darem à luz (Tardif, Smucny, Abbott, Mansfield, Schultz-Darken & Yamamoto, 2003). Diferente de outros primatas, a ovulação nessas espécies não é inibida pela lactação (Sousa, Silva &

Vidal, 1999). Como outros platirríneos, os calitriquídeos não menstruam e não exibem sinais externos conspícuos de ovulação. O comportamento sexual ocorre ao longo do ciclo ovariano e da gravidez, mas é mais comum durante o período periovulatório (Digby, 1999; de Vleesehouwer, Heistermann, van Elsacker & Verheyen, 2000).

1.2. CUIDADO À PROLE E CUIDADO COOPERATIVO

Todo comportamento que visa aumentar a probabilidade de sobrevivência do filhote, como proteger contra predadores, alimentar, transportar, é denominado *cuidado*. Esse cuidado pode ser uniparental, biparental e aloparental. No caso dos mamíferos, a mãe é a primeira cuidadora, visto que ela é quem fornece o leite para seu filhote.

Segundo Alcock (2001), o cuidado uniparental por parte da mãe pode ter evoluído em virtude das diferenças de investimento na reprodução entre fêmeas e machos.

Os pais investem na sua prole indiretamente e diretamente (Quarnström & Price, 2001). O investimento indireto é a herança genética e os investimentos diretos são relacionados ao cuidado, como o fornecimento de nutrientes para a prole e a proteção dos filhotes de predadores (Alcock, 2001). Para espécies altamente sociais o investimento direto ainda envolve a assistência no estabelecimento de posições na hierarquia social (Alberts & Altmann, 1995).

O investimento maternal é sempre presente, porém o paternal é encontrado em aves, peixes e insetos (Perrone & Zaret, 1988, Tornhill, 1976, Wolf *et al*, 1988 *apud* Geary, 2005) e em algumas espécies de carnívoros e primatas (Dunbar, 1995; Mock & Fujioka, 1990; Albuquerque, 1999; Hattori, 2004). Porém, o nível de investimento parental varia com os potenciais benefícios para a prole, certeza de paternidade e disponibilidade de outros parceiros (Geary, 2005).

A certeza de paternidade e o melhoramento das taxas de sobrevivência da prole não são suficientes para a evolução ou expressão facultativa do investimento paternal. Tal investimento pode também ter se expandido em espécies onde as fêmeas são ecologicamente dispersas e os machos não têm a oportunidade de ter mais de uma parceira, como os macacos da família Callitrichidae (*Callithrix*, Dunbar, 1995).

Nas espécies de sagüis, o investimento paternal é relacionado a alguns fatores como: a defesa conjunta macho-fêmea do território definido, a qual limita a habilidade do macho de expandir seu território e incluir outras fêmeas; a agressão entre fêmeas que previne a formação de haréns pelo macho; a ovulação oculta, a qual prolonga as relações entre o casal para assegurar a concepção, e fêmeas que freqüentemente têm gêmeos, que aumenta os benefícios do cuidado paternal (Geary, 2005).

A reprodução cooperativa se refere a um sistema social no qual existem um casal reprodutor e outros adultos que se juntam aos reprodutores e participam no cuidado dos jovens (Bales, Dietz, Baker, Miller & Tardif, 2000; Albuquerque, 1999). Nos calitriquídeos, os pais, a prole e às vezes não parentes ajudam a mãe no cuidado dos infantes (Price, 1992a; Albuquerque, 1999; Hattori, 2004). As demandas energéticas da lactação e da nova gravidez da fêmea reprodutora, além do transporte dos filhotes, têm sido citadas como fatores que necessitam de alguma assistência por parte dos membros do grupo social (Goldizen, 1987; Wright, 1990; Price, 1992c).

O macho reprodutor e os cuidadores têm um papel ativo em muitos aspectos do cuidado do infante (Cleveland & Snowdon, 1984; Goldizen, 1987) e o tempo e/ou envolvimento deles no cuidado parece ser controlado pelas fêmeas reprodutoras (Albuquerque, 1999; Schradin & Anzenberger, 2003), como será discutido mais adiante.

A evolução do cuidado aloparental permitiu às mães ajustar a contribuição delas na produção rápida e numerosa de jovens em crescimento (Mitani & Watts, 1997). Essa evolução ocorreu devido à tolerância parental em relação aos indivíduos não reprodutores, onde esse tipo de cuidado favoreceu o aumento do sucesso reprodutivo do casal reprodutor ao elevar as taxas de sobrevivência da prole e também na redução do tempo de cuidado para investir numa futura prole (Price, 1992b).

Um outro fator que favoreceu a evolução do cuidado cooperativo foi o comportamento anti-predatório. Em lugares críticos, onde é possível se esconder de um possível predador, o forrageio para a fêmea que está investindo em uma nova reprodução e ainda está amamentando se torna mais difícil. Por isso, a ajuda no cuidado à prole dos demais membros do grupo se tornou necessária (Tardif, 1994).

Segundo Tardif (1997), o investimento dos cuidadores numa prole que não é sua vem acompanhado de custos e benefícios. Entre os custos podemos citar os gastos energéticos, o aumento de riscos de predação, a redução na eficiência de forrageio e os efeitos que esse comportamento tem no presente ou futuro sucesso reprodutivo. Entre os possíveis benefícios temos o melhoramento na habilidade de cuidado do infante (ganho de experiência), possibilidade de herança do posto reprodutivo (Tardif, 1997), além do aumento na aptidão inclusiva via seleção de parentesco (Rothe, Koenig & Darms, 1993).

1.3. TRANSPORTE DOS INFANTES

Dentro do sistema eficiente de criação cooperativa dos calitriquídeos, o aspecto mais característico é o transporte dos filhotes. Embora esse comportamento envolva todos os indivíduos do grupo social, a intensidade dessa participação depende do contexto sócio-ecológico do grupo no momento do nascimento da prole e do estágio de desenvolvimento em que se encontra o filhote (Albuquerque, 1999).

Segundo Tardif (1997), não existe um efeito consistente do sexo ou do status reprodutivo no envolvimento do transporte. Porém, alguns estudos mostram que os machos tendem a participar mais desta forma de cuidado (Koenig, 1995; Albuquerque, 1999; Bales *et al*, 2000). A idade parece exercer um efeito marcante, pois indivíduos jovens (imaturos) participam com menos frequência do transporte dos filhotes (Tardif, Carson & Gangaware, 1990). Mas, os juvenis tentam carregar os infantes demonstrando que esse comportamento é inato assim como o impulso dos filhotes de subir no dorso de qualquer membro próximo (Ferrari, 1996). Porém, em *Callimico* e em *C. jacchus* foi observado que alguns ajudantes juvenis (6 meses) carregam ativamente os infantes (Schradin & Anzenberger, 2001b; Nascimento, 1997; Albuquerque, 1999).

Segundo Yamamoto (1993), o período de infância dentro dos calitriquídeos varia, sendo que os filhotes de *Callithrix*, *Mico* e *Cebuella* apresentam período de 5 meses, *Saguinus* de 7 meses e *Leontopithecus* de 4 meses. Em *Callithrix jacchus*, o desenvolvimento do filhote ocorre em quatro estágios: estágio de dependência total (DT) que vai da 1ª à 3ª semana, o filhote dependente totalmente do cuidador, apresentando atividade motora limitada; estágio de dependência forte (DFO) que vai da 4ª à 7ª semana, o filhote ainda depende do cuidador, pois desconhece as limitações ambientais; estágio de dependência moderada (DM) que vai da 8ª à 10ª semana, o filhote apresenta maior

desenvolvimento físico e comportamental e estágio de dependência fraca (DFR) que vai da 11^a à 12^a semana, onde cessa o transporte do filhote (Albuquerque, 1999).

A partir da quarta semana, os infantes *Callithrix jacchus* aumentam o interesse pelo seu ambiente físico, deixam os carregadores espontaneamente e tocam, cheiram, lambem e roem objetos. Em cativeiro, são carregados até a décima segunda semana, sendo que a partir da quinta semana já ocorrem episódios de rejeição por parte dos ajudantes (Yamamoto, 1993). Em trabalho realizado em ambiente natural, até essa fase do desenvolvimento, o filhote foi transportado em 29% dos registros (Albuquerque, 1999). Nesse período, o filhote conseguia se deslocar e seguir o movimento do grupo até certo ponto, sem rapidez.

Como todo comportamento envolve custos e benefícios, o transporte do infante impõe altos custos para os membros, como por exemplo, a perda de peso. Em um estudo com *Saguinus oedipus*, os machos perderam peso quando participaram do transporte dos infantes (Sánchez, Peláez, Gil-Bürmann & Kaumanns, 1999). Porém, esses machos voltaram a ganhar peso a partir da sétima semana de vida dos filhotes.

Um outro custo associado ao transporte do infante é a diminuição da oportunidade de cópulas (Tardif & Bales, 1997), pois os machos quando estão transportando gastam menos tempo forrageando, se locomovendo e em atividades sociais (Goldizen, 1987; Price, 1992c). Em contraste, um caso pontual com *Saguinus oedipus* em cativeiro, mostrou que os machos tiveram maior oportunidade de cópulas quando carregaram os infantes, supondo que isso seria uma forma de cortejar a fêmea dominante (Price, 1990).

A relação custo-benefício, nesse caso, revela que os custos são provisórios, sendo superados pelos possíveis benefícios do comportamento, uma vez que o número de infantes sobreviventes é significativamente correlacionado com o número de ajudantes machos adultos (Koenig, 1995, Bales *et al*, 2000). E isto se deve à possibilidade de que os reprodutores seriam os responsáveis pela variação na distribuição do cuidado, controlando o acesso ao filhote de acordo com o papel social de cada ajudante dentro do grupo (Albuquerque, 1999).

A variação na distribuição do cuidado pode ser observada nas várias espécies da família Callitrichidae. Em *Cebuella*, *Callithrix* e *Saguinus*, durante as três primeiras

semanas de vida os infantes são carregados o tempo todo por vários membros da família ou exclusivamente pela mãe no caso de *Leontopithecus* (Yamamoto, 1993; Baker, 1991) e *Callimico* (Schradin & Anzenberger, 2001b). Em *Callimico goeldii*, a fêmea reprodutora retarda a participação do pai e dos ajudantes no transporte de seu filhote na tentativa de diminuir a taxa de mortalidade (Schradin & Anzenberger, 2003) e neste caso a mãe – e o não o pai – é a principal cuidadora do infante (Schradin & Anzenberger, 2001a).

Em um estudo feito por Koenig e Rothe (1991) com um grupo poligínico de *Callithrix jacchus*, foi registrado que o transporte dos filhotes nas duas primeiras semanas de vida foi realizado apenas pelas duas fêmeas reprodutoras e que a partir daí, a fêmea dominante permitiu o acesso aos filhotes pelos demais membros do grupo, enquanto a fêmea subordinada permaneceu restritiva ao cuidado aloparental. O mesmo foi encontrado por Digby e Ferrari (1994) com outros grupos poligínicos de *Callithrix jacchus*.

Segundo Albuquerque (1999), a restrição às fêmeas adultas seria uma estratégia preventiva para evitar o infanticídio. A mãe impediria as fêmeas de pegar o filhote diretamente, através de agressões ou ameaças, ou indiretamente, transportando mais freqüentemente o filhote para que outros cuidadores não o transferissem para essas fêmeas.

É evidente que as taxas de independência e a participação individual no transporte do infante variam entre os gêneros de calitriquídeos. Alguns fatores podem ser atribuídos a essas diferenças entre gêneros, como o tamanho da área de uso, velocidade de deslocamento, distância diária percorrida (Santos, French & Otta, 1997), tamanho do grupo, tamanho da ninhada (Price, 1992a) e motivação dos cuidadores (Tardif, Layne & Smucny, 2002). Em *Callithrix* a independência do infante é precoce em relação a *Saguinus* e a *Leontopithecus*. Esta independência pode ser relacionada a pequenas áreas de uso e a pequenas distâncias percorridas (Tardif, 1994) associada à ocorrência de rejeições dos carregadores (Tardif, Carson & Gangaware, 1986; Tardif, 1997).

1.4. TRANSFERÊNCIA DE ALIMENTO

A transferência de alimento é um comportamento que ocorre em muitas espécies animais incluindo insetos, aves, cetáceos, morcegos vampiros e outros mamíferos (Stevens & Gilby, 2004). Nos mamíferos, a provisão do filhote com leite de suas mães do

nascimento até o desmame é um padrão comum. Após o desmame, a provisão do jovem é um fenômeno variável.

Os mamíferos tipicamente experimentam taxas elevadas de mortalidade desde o nascimento até a independência nutricional completa. As taxas de sobrevivência após o desmame variam frequentemente com a disponibilidade do alimento, e a inanição pode ser a causa principal da mortalidade juvenil (Choquenot, 1991).

Por isso, a provisão é uma forma de investimento pós-natal que pode ser particularmente eficaz quando as estratégias e as dietas forem complexas. Isto porque os jovens desmamados estão protegidos dos efeitos das limitações da inexperiência de forrageio e podem ganhar em termos nutritivos e informativos ao serem provisionados (Rapaport, 2005).

Segundo Rapaport (1999), o provisionamento do jovem após o desmame é um fenômeno altamente variável. Enquanto em algumas espécies os jovens não são provisionados por todos os membros do grupo, em outras a mãe ou ambos os pais ou também outros membros adultos do grupo provisionam os jovens com alimento sólido.

A ordem dos primatas ilustra bem essa variabilidade. A provisão de alimento ocorre em espécies primatas com diferentes sistemas sociais e de cuidado parental, como, por exemplo, em *Pan troglodytes* e *Pan paniscus*, *Cebus apella*, *Hylobates lar*, *Ateles geoffroyi*, *Callicebus torquatus*, *Leontopithecus* sp., *Callithrix* sp. e *Saguinus* sp. (Ruiz-Miranda, Kleiman, Dietz, Moraes, Gravitol, Baker & Beck, 1999). A transferência de alimento já foi registrada em 27 espécies de primatas, tanto em cativeiro como em populações selvagens e transferência de alimento de adultos para os infantes não é uniformemente distribuída entre os grupos primatas. A elevada frequência de transferência de alimento de adultos para infantes pode ser observada nos calitriquídeos e nos chimpanzés devido à amplitude da dieta ou do forrageio extrativista, embora a função desta transferência seja diferente nos dois grupos (Brown, Almond & van Bergen, 2004).

Em muitos cercopithecídeos a partilha de alimento é limitada pela tolerância passiva da mãe às solicitações da sua prole dependente. Isto é, o infante pode obter alimento pegando-o diretamente da boca ou das mãos ou recuperando partes do alimento no processo de ingestão da mãe, porém a mãe não participa da alimentação de seu juvenil

(Feistner & McGrew, 1989). Nos chimpanzés, a partilha ocorre entre a mãe e o infante e entre adultos. Entretanto, o alimento que é compartilhado entre a mãe e o infante é diferente daquele entre adultos. Entre os adultos, o alimento compartilhado é limitado quase sempre ao material animal. Por outro lado, as mães compartilham item animal e uma variedade de alimentos vegetais com sua prole (Ueno & Matsuzawa, 2004).

Nos calitriquídeos, a transferência de alimento é um outro aspecto fundamental da criação cooperativa (Ferrari, 1996). Eles são excepcionais na alta frequência e na natureza das transferências de alimento para o jovem (Rapaport, 1999). Porém, mães, pais e ajudantes podem diferir na frequência e no tipo de alimento que transferem aos infantes (Stevens & Gilby, 2004). O pai pode ser selecionado a provisionar seus infantes com alimento sólido se isso permite à sua parceira destinar recursos para sua próxima prole. Assim, a mãe desempenha um papel menor na transferência de alimento, pois está sujeita aos custos da lactação e de uma nova gestação (Feistner & Price, 1990).

O importante papel exercido pelo pai calitriquídeo na transferência de alimento sólido para seus infantes vem sendo sugerido por alguns estudos, os quais relatam que os pais transferem mais alimentos que os demais membros do grupo (Roush & Snowdon, 2001; Washbaugh, Snowdon & Ziegler, 2002). Porém, outros estudos mostram que tanto o pai quanto a mãe contribuem mais na provisão quando comparados com os demais membros do grupo (Price, 1992b) e que o pai e os ajudantes são os principais responsáveis pelo provisionamento dos infantes (Hattori, 2004).

Os benefícios da transferência de alimento para os pais incluem o aumento nas chances de sobrevivência dos infantes e a antecipação do desmame, aumentando a aptidão direta (Stevens & Gilby, 2004). Porém para os ajudantes, os benefícios ainda são propostos, como por exemplo, o ganho de experiência, aumento nas chances de herdar a posição reprodutiva, entre outros. Os custos e benefícios do cuidado dos ajudantes podem depender da idade, sexo e relação com os infantes, pois indivíduos do sexo que tendem a permanecer no grupo após a maturação sexual podem ter uma participação maior nas diversas formas de cuidado à prole (Brotherton, Clutton-Brock, O’Riain, Gaynor, Sharpe, Kansky & McIlrath, 2001).

A transferência de alimento parece exercer dois aparentes benefícios potenciais para o jovem: um deles é nutricional e o outro é relacionado à aprendizagem (Brown *et al*,

2004). A aprendizagem social é benéfica porque os calitriquídeos habitam um complexo nicho de forrageio associado ao desenvolvimento rápido do jovem imaturo e é facilitadora na transmissão de preferências do alimento de adultos aos animais novos (Brown & Mack, 1978; Frigaszy, Feuerstein & Mitra, 1997).

Os sagüis infantis desenvolvem-se rapidamente: comem alimento sólido a partir da terceira e quarta semana de vida, com entrada regular e contínua de alimento sólido na dieta em 6 semanas, tentativas de capturar presas vivas nas semanas 8 e 9, e neste caso, as técnicas sofisticadas da caça são observadas nas semanas seguintes (Missler, Wolff, Rothe, Heger, Merker, Treiber, Scheid & Crook, 1992). E esta maturação rápida cria um desafio para a aprendizagem de onde achar, identificar e processar a diversidade de alimentos apropriados (Rapaport, 1999).

Um aspecto importante presente na transferência de alimento é a tolerância. Em muitas espécies de primatas, assim como em outros mamíferos, um animal frequentemente tolera outro membro de seu grupo que pega um alimento seu (Feistner & McGrew, 1989). No estudo de Voelkl e colaboradores (2006), a tolerância dos adultos em relação aos infantis foi o fator determinante no sucesso das tentativas de transferência de alimento em sagüis cativos. Esses autores também observaram que o número médio de tentativas de transferência de alimento e a proporção de alimento adquirido socialmente e ingerido foram mais elevados para alimentos novos (novos para os infantis e conhecidos dos mais velhos) do que para alimentos familiares. A aceitação dos infantis em relação ao alimento desconhecido foi facilitada pela presença dos adultos, de quem os infantis procuram obter estes itens. O mesmo foi encontrado no estudo de Yamamoto e Lopes (2004), onde a presença do grupo familiar facilitou a aceitação de itens alimentares novos por juvenis, realçando seu consumo e diminuindo sua latência para comer.

A transferência de alimento é caracterizada por padrões de comportamento e vocalizações específicos, o que leva à classificação das transferências em passiva e ativa. Na transferência passiva do alimento os adultos toleram os infantis que pegam partes do alimento. O infante interessado em qualquer alimento que esteja em poder do adulto emite gritos roucos semelhantes a um choro e quando se aproxima do possuidor do item alimentar, avança e muda a vocalização para um assobio estridente. A dinâmica da transferência passiva tem continuidade com o potencial doador ficando imóvel e permitindo a tomada do alimento pelo infante (Ferrari, 1996). Em contraste, na

transferência ativa o possuidor do item alimentar inicia a transferência com uma postura específica de oferecimento ou expressa uma vocalização específica (menos estridente ao assobio do infante). Ao ouvir essa vocalização, o infante aproxima-se rapidamente enquanto o doador permanece imóvel, estendendo o alimento em aparente gesto de caridade (Ferrari, 1996; Fragaszy *et al*, 1997; Ruiz-Miranda *et al*, 1999; Price & Feistner, 2001; Roush & Snowdon 2001).

Pode ocorrer também a resistência do possuidor de transferir o alimento, quando além de não soltar o alimento, desvia o corpo, foge, ameaça o potencial receptor ou ataca fisicamente o indivíduo que solicitou a transferência (Ruiz-Miranda *et al*, 1999; Feistner & Price, 1990; Price & Feistner, 1993). Isso pode ocorrer à medida que o filhote se desenvolve e adquire habilidades para forragear com sucesso.

Enquanto a maioria das transferências observadas vem sendo descritas como transferências passivas, a transferência ativa parece ocorrer freqüentemente nos calitriquídeos, sendo relatada em *Callithrix flaviceps*, *Leontopithecus rosalia*, *Callimico goeldii* e *Cebuella pygmaea* (Ferrari, 1987; Brown & Mack, 1978; Feistner & Price 1991). Na família Callitrichidae, os alimentos mais difíceis de obter são os mais prováveis de ser transferidos aos infantes, pois estes apresentam destreza sensório-motora ainda pouco desenvolvida (Price & Feistner, 1993; Ferrari, 1996). Por isso, na maioria dos casos, os itens envolvem insetos grandes ou vertebrados pequenos, visto que outros itens alimentares podem ser obtidos por transferência passiva, solicitação ou forrageio solitário (Voelkl *et al*, 2006).

Em cativeiro, os calitriquídeos mostram freqüências altas de transferência, em especial *Saguinus oedipus* e *Leontopithecus rosalia*, *L. chrysomelas* e *L. chrysopygus* (Brown & Mack, 1978; Feistner & Price, 1990; 1991; Price & Feistner, 1993). Porém, diferenças entre espécies e gêneros vêm sendo notadas em muitos aspectos do comportamento de partilha de alimento, incluindo a idade no qual a partilha tem o pico, a proporção do alimento que os infantes recebem de outros em determinada idade, e a freqüência da atividade de oferecimento de alimento sem solicitação do infante (Feistner & Price, 1991).

1.5. TRANSIÇÃO DO CUIDADO INTENSIVO PARA A INDEPENDÊNCIA DO INFANTE

Os primatas apresentam um período de imaturidade prolongado, representado por várias etapas, que vai da dependência total até a independência do indivíduo. A duração do período de infância varia entre as espécies (Strier, 2000). Neste período, os filhotes inicialmente dependem de suas mães e de outros membros, no caso dos calitriquídeos, para a aquisição de nutrientes (Strier, 2000) e de transporte (Albuquerque, 1999; Hattori, 2004).

Nas primeiras semanas de vida, os filhotes de *C. jacchus* são muito dependentes (Arruda *et al.*, 1986, Albuquerque, 1994, 1999). A redução acentuada do transporte e o aumento das atividades individuais e sociais marcam o desenvolvimento dos filhotes do segundo para o terceiro mês de vida (Albuquerque & Arruda, 1997). Essas primeiras interações dos filhotes podem ser importantes para as suas futuras relações, principalmente em grupos hierárquicos.

Como já enfatizado, em *C. jacchus* existe uma hierarquia, onde o casal reprodutor é dominante sobre os demais membros do grupo, e todos competem por alimento ou por parceiro e se comportam segundo a posição social que ocupam dentro do grupo. É na fase da infância que se dá o início da aprendizagem dessas relações através da interação dos filhotes com os integrantes do grupo, seja por meio da catação, proximidade, brincadeiras sociais e transferência de alimento (Albuquerque & Arruda, 1997). A brincadeira é a principal atividade social do infante, principalmente após a fase de dependência do transporte, pois neste período do desenvolvimento o filhote já apresenta maior habilidade motora (Yamamoto & Arruda, 1986) e capacidade de estabelecer relações afiliativas dentro do grupo social.

Na literatura sobre *Callithrix jacchus*, existem poucos trabalhos em campo que enfatizam a transição da fase de intenso cuidado ao infante e o surgimento de comportamentos importantes para o desenvolvimento do indivíduo, além de dados sobre as dinâmicas das transferências de alimento. Porém, existem muitos estudos em campo e em cativeiro sobre o transporte dos infantes. Por isso, fez-se necessário o presente estudo, o qual abordou juntamente todos os aspectos do cuidado à prole em calitriquídeos e foi desenvolvido desde o nascimento (fase de dependência total do infante em relação ao transporte e alimentação) até o final da infância (5 meses de idade), onde os animais já são

independentes dessas formas de cuidado. O trabalho está vinculado a uma outra dissertação de mestrado, que explora a fase juvenil dos animais, com o objetivo de acompanhar o desenvolvimento dos mesmos desde o nascimento até a fase de maturação sexual.

2. OBJETIVOS



2.1. OBJETIVO GERAL

Descrever o sistema de cuidado cooperativo, com ênfase no transporte e supervisão dos infantes e transferência de alimento, para uma melhor compreensão de como tais comportamentos influenciam o desenvolvimento e a sobrevivência dos filhotes de *Callithrix jacchus*, em ambiente natural.

2.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- 2.2.1 Descrever o transporte dos infantes, identificando os membros do grupo que participam desta forma de cuidado dos infantes.
- 2.2.2 Descrever o desenvolvimento do repertório comportamental do infante desde a fase de cuidado intenso à sua independência;
- 2.2.3 Descrever a supervisão e proximidade, identificando os indivíduos que contribuem à supervisão dos infantes e aqueles próximos a eles;
- 2.2.4 Descrever os tipos de transferência de alimento e quais alimentos são transferidos para os infantes de *Callithrix jacchus*.
- 2.2.5 Identificar quais são os animais que participam da transferência de alimento com os infantes.
- 2.2.6 Analisar a relação da participação no transporte e na supervisão de infantes com a participação nas transferências de alimento.
- 2.2.7 Comparar os padrões de transporte e transferência de alimento nos habitats caatinga e floresta atlântica.

3. HIPÓTESES E PREDIÇÕES



3.1.HIPÓTESE 1: Há uma correlação quanto à participação de cada membro do grupo nas diferentes formas de cuidado.

Predição 1: Os indivíduos que participam mais do transporte dos infantes são também aqueles que participam mais na supervisão e na transferência de alimento.

3.2.HIPÓTESE 2: O grau de dependência dos infantes influencia a expressão das diferentes formas de cuidado.

Predição 2: Os indivíduos tornam-se mais intolerantes às diferentes formas de cuidado à medida que os infantes se desenvolvem.

4. METODOLOGIA



4.1. LOCAIS DE ESTUDO

O estudo foi realizado em dois locais: no município de Assu ($5^{\circ} 34' 37''$ S e $36^{\circ} 54' 32''$ O), distante 207 km de Natal, e no município de Macaíba ($5^{\circ} 51' 28''$ S e $35^{\circ} 21' 14''$ O), distante 14 km de Natal (Figura 1).

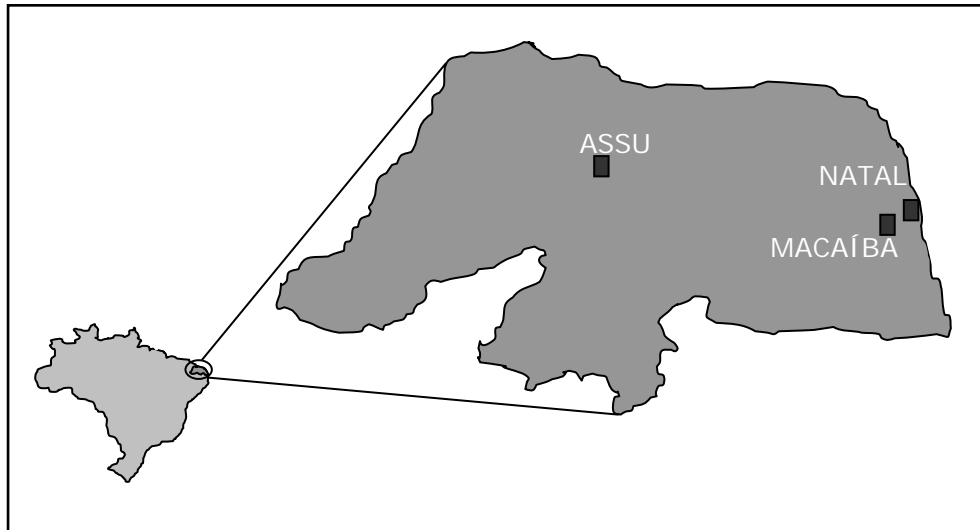


Figura 1. Localização dos municípios de Assu e Macaíba no estado do Rio Grande do Norte.

4.1.1. Floresta Nacional de Assu

A Floresta Nacional de Assu ($5^{\circ} 34' 20''$ S e $16^{\circ} 54' 33''$ W), a qual é uma unidade de conservação Federal (IBAMA), está situada no Município de Assu, no sertão semi-árido do Rio Grande do Norte. Representa um remanescente de floresta de caatinga, mantendo ainda preservada boa parte de suas características originais, com área total de 518,18 hectares. É caracterizada como um ecossistema típico de caatinga, com aspecto fisionômico marcado por uma formação vegetal do tipo arbórea-arbustiva e temperatura média anual de 30°C . O fato desta área apresentar-se preservada há aproximadamente 50 anos é notado pela exuberância de sua vegetação, sendo possível encontrar plantas de grande porte e uma ampla variedade de espécies vegetais.

Destacam-se na sua vegetação pereiro (*Aspidosperma pyrifollum*), catingueira (*Caesalpinia pyramidalis*), marmeleiro (*Croton sonderianus*), jurema preta (*Mimosa hostilis*), cumaru (*Amburana cearensis*), imburana (*Commiphora leptophloeos*), mandacaru (*Pilosocereus piauhyensis*), faxeiro (*Cereus squamosus*), juazeiro (*Zizyphus joazeiro*), angico (*Anadenanthera macrocarpa*), carnaúba (*Copernicia prunifera*). A fauna apresenta-

se tão rica quanto a flora, devido a abundância de alimentos na própria unidade de conservação, que constitui também um refúgio de animais que para ali migram devido à pressão antrópica nas áreas adjacentes. A avifauna merece destaque, com a presença de nambu (*Crypturellus parvirostris*), asa branca (*Columba picazuro*), rolinha (*Columbina* sp), galo de campina (*Paroaria dominicana*), canção (*Cyanocorax cyanopogon*) e sabiá (*Mimus* sp.). Relatos informais indicam ainda a presença de ampla variedade de répteis, tais como cobras de espécies variadas e tejo (*Tupinambis teguixin*), assim como mamíferos, a exemplo de Peba (*Euphractus sexcintus*), preá (*Cavea* sp.), veado campeiro (*Ozotoceros bezoarticus*) e sagüi do nordeste (*Callithrix jacchus*).

A área de uso do grupo estudado na Floresta Nacional (Flona) de Assu era mista, sendo composta de ambientes de caatinga e pomar (Figura 2). Consideramos o ambiente caatinga toda a área da Floresta que os animais utilizavam e o ambiente pomar toda a área próxima à administração da Flona devido à presença de árvores frutíferas constantemente irrigadas, dentre elas a mangueira (*Mangifera* sp.), fruta-pinha (*Annona squamosa*), limoeiro (*Citrus limon*), goiabeira (*Psidium jaguava*), aceroleira (*Malpighia emarginata*), pitangueira (*Eugenia uniflora*), mamoeiro (*Carica papaya*), laranjeira (*Citrus sinensis*), coqueiros (*Cocos nucifera*) e cajueiro (*Anacardium occidentale*).



Figura 2. Área de uso do grupo na Floresta Nacional de Assu. Ambiente de caatinga em cima (esquerda – período seco; direita – período chuvoso) e de pomar embaixo.

4.1.2. Escola Agrícola de Jundiáí

A Escola Agrícola de Jundiáí (5° 53' S e 35° 23" W) pertence à Universidade Federal do Rio Grande do Norte e está localizada no município de Macaíba, Rio Grande do Norte. Apresenta um fragmento florestal com cerca de 270 hectares e o clima local é uma transição entre os tipos As' (clima tropical) e BSh' (clima semi-árido quente) da classificação de Köppen, com temperaturas elevadas ao longo de todo o ano e chuvas no outono e no inverno. A temperatura média anual é de 26°C, e a temperatura média mensal é relativamente uniforme ao longo do ano (Cestaro e Soares, 2004).

O grupo estudado na Escola Agrícola de Jundiáí utilizava uma área urbanizada, próxima às salas de aula e durante o período letivo recebia um grande fluxo de pessoas e carros. A área de uso era pequena contendo poucas árvores, dentre elas, mangueiras (*Mangifera* sp.), coqueiros (*Cocos nucifera*), serigüelas (*Spondias purpurea*), cajazeiras (*Spondias mombin*), cajueiros (*Anacardium occidentale*) e castanholas (*Terminalia catappa* L.). Durante o período de coleta de dados, duas construções foram realizadas próximas à área de uso do grupo, o qual passou a utilizar adicionalmente uma área atrás da escola composta por coqueiros, cajazeiras e jamelão, conhecida como azeitona (*Zyzygium cumini*), com distância de mais ou menos 100 metros do local original. Com o término das construções, o grupo voltou a utilizar somente a área original (Figura 3).



Figura 3. Escola Agrícola de Jundiáí. Área de uso principal (original) do grupo.

4.2. GRUPOS DE ESTUDO

4.2.1. Grupo Bosque – Floresta Nacional de Assu

O grupo estudado na FLONA Assu foi denominado Bosque e os membros do grupo foram identificados através de nomes com inicial “B”. No início das observações através do método *ad libitum*, em abril de 2006, o grupo era composto por 10 indivíduos, sendo estes o casal reprodutor: BRU e BET; 3 machos adultos: BTV, BON e BRE; 2 fêmeas adultas: BTN e BRC; 1 fêmea sub-adulta: BRD e 2 juvenis: BIB e BNT. No dia 29 de abril de 2006, a subadulta BRD foi vista pela última vez no grupo. O macho adulto BTV antes do nascimento da prole 1 já estava periférico, não participando das atividades diárias do grupo por alguns dias. Sua saída do grupo foi registrada no dia 23 de junho de 2006.

A primeira prole observada (prole de gêmeos) nasceu por volta do dia 24 de maio de 2006, no período de chuva, e nesta data o grupo tinha 9 indivíduos (Tabela I). Depois da 9ª semana de vida, um dos infantes dessa prole desapareceu do grupo. O nascimento da segunda prole, também de gêmeos, foi no dia 23 de outubro de 2006 (período seco) e o grupo também estava composto por 9 indivíduos (Tabela I). Foi registrada na 16ª semana de vida dos infantes a emigração do macho adulto BRE e na 22ª semana a emigração das fêmeas adultas BTN e BRC.

Tabela I – Composição do grupo Bosque ao nascimento das proles

Nº	Nome	Sigla	Sexo	Classe de idade ¹	
				Prole 1	Prole 2
1	Bruna	BRU	F*	AD	AD
2	Beto	BET	M*	AD	AD
3	Beethoven	BTV	M**	AD	-
4	Boni	BON	M	AD	AD
5	Betânia	BTN	F**	AD	AD
6	Breno	BRE	M**	AD	AD
7	Branca	BRC	F**	AD	AD
8	Bibi	BIB	F	JU	SB
9	Bento	BNT	M	JU	SB
10	Bárbara	BAR	F	IN ²	JU
11	Infante	-	D***	IN ²	-
12	Betina	BTI	F	-	IN ³
13	Bartôzinho	BTZ	M	-	IN ³

* indivíduo reprodutor; ** emigração; *** Desaparecimento; M: macho; F: fêmea; D: sexo desconhecido;

¹ Classes de idade segundo Yamamoto (1993): AD adulto; SB sub-adulto; JU juvenil; IN infante. ² Nascimento em 24/05/2006. ³ Nascimento em 23/10/06.

*** Infante desapareceu do grupo após a 9ª semana de vida. (21/07/06)

4.2.2. Grupo da Informática - Escola Agrícola de Jundiá

O grupo estudado na Escola Agrícola de Jundiá foi denominado Informática e os membros do grupo foram identificados através de nomes com inicial “I”. A prole estudada (prole de gêmeos) nasceu por volta do dia 22 de novembro de 2006 e o grupo era composto por 7 indivíduos, sendo o casal reprodutor: ISM e ITM, 1 macho adulto: IVN, 2 fêmeas sub-adultas: IRC e INS e 2 juvenis: ITL e ISB (Tabela II). Os dados dos gêmeos foram coletados até a 9ª semana, pois um dos infantes e o macho reprodutor do grupo sumiram após esta semana. A partir daí, só houve registros do filhote que permaneceu no grupo. A sub-adulta IRC desapareceu na 11ª semana de vida dos infantes.

Tabela II- Composição do grupo da Informática ao nascimento da prole

Nº	Nome	Sigla	Sexo	Classe de idade ¹
				Prole
1	Ismênia	ISM	F*	AD
2	Itamar	ITM	M*/**	AD
3	Ivan	INV	M	AD
4	Iracema	IRC	F**	SB
5	Inês	INS	F	SB
6	Ítalo	ITL	M	JU
7	Isabelle	ISB	F	JU
8	Iago	IAG	M	IN²
9	Infante	-	D**	IN²

* indivíduo reprodutor; ** desaparecimento; M: macho; F: fêmea; D: sexo desconhecido;

¹ Classes de idade segundo Yamamoto (1993): AD adulto; SB subadulto; JU juvenil; IN infante. ² Nascimento por volta de 22/11/2006.

** O macho reprodutor e um infante desapareceram do grupo na 10ª semana de vida. A fêmea IRC desapareceu na 11ª semana de vida do infante.

4.3. CAPTURA E MARCAÇÃO DOS ANIMAIS

A captura é um processo no qual ocorre primeiramente a habituação dos animais à presença da armadilha na área de uso do grupo. A armadilha é composta por vários compartimentos individuais, nos quais são colocadas as “iscas” (frutas). Cada compartimento, no momento da captura, tem a porta fechada manualmente através de um fio de nylon. Assim que são capturados, os animais são levados para o laboratório, onde são anestesiados (Cloridrato de Ketamina, 10mg/kg), submetidos à biometria e marcação. Os infantes não são anestesiados.

A marcação consistiu de um colar com três contas coloridas, sendo a primeira obrigatoriamente a cor que indica o grupo e as demais com combinação de cores sortidas para distinguir um indivíduo do outro (Figura 4). Além do colar, tatuagem de um número nos animais adultos na parte interna da coxa direita, pintura de alguma parte do corpo com ácido pícrico e tricotomia, ou seja, a retirada de pêlos em algum lugar da cauda, também foram recursos de marcação dos animais.

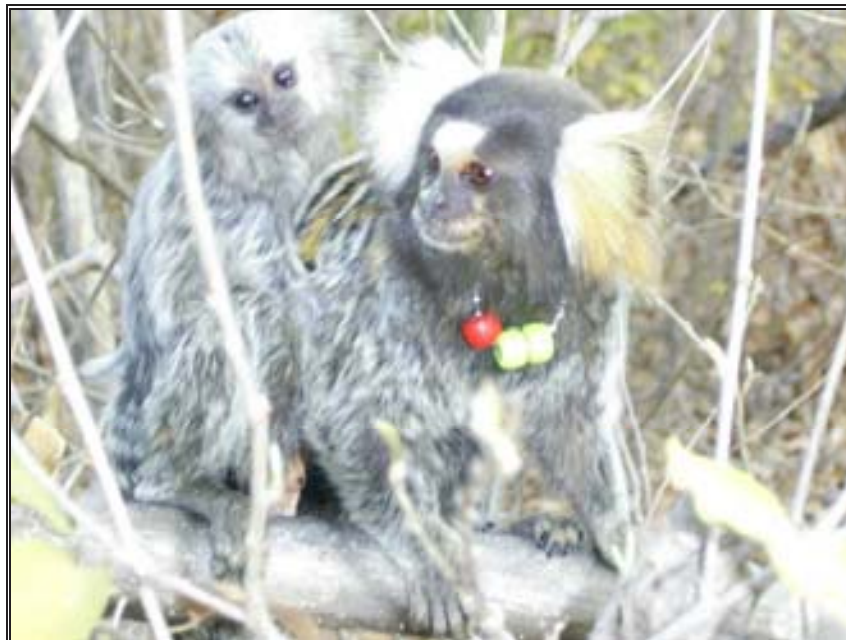


Figura 4. Indivíduo adulto do grupo de Assu com filhote no dorso, marcado com colar e com ácido pícrico no tufo esquerdo.

4.4. COLETA DOS DADOS

As coletas foram realizadas uma vez por semana em cada prole, desde o nascimento até o quinto mês de vida. No grupo de Jundiaí, a observação de dois animais não foi possível em 3 semanas aleatórias, pois eles mudavam constantemente de área de uso, não sendo possível a localização do grupo.

As observações tinham início assim que o grupo saía da árvore dormitório e se estendia até o final da tarde quando o grupo se recolhia, quando possível. Cada filhote foi observado durante quinze minutos a cada hora através do método animal focal com registro instantâneo a cada minuto. Foram registradas as formas de cuidado à prole, como o transporte e supervisão. No decorrer do dia, as transferências de alimento também foram registradas pelo método animal focal com registro contínuo.

O esforço total de 44 semanas em Assu (2 proles) e 22 semanas em Jundiaí (1 prole) totalizou 532 horas de esforço amostral e 204 horas de esforço efetivo em Assu e 198 horas de esforço amostral e 67 horas de esforço efetivo em Jundiaí, com início em abril de 2006 e término em abril de 2007.

4.4.1. Transporte, supervisão e proximidade

Para amostrar o cuidado à prole foi registrada a situação do infante em cada ponto amostral, ou seja, se estava sendo transportado ou se ele estava no substrato. Em situações em que o infante era transportado foram registrados a identidade e a atividade do cuidador, e se o transporte incluía o gêmeo. Quando o animal focal estava no substrato foi registrada a atividade que ele exercia. Os dados de transporte foram analisados também segundo os estágios de dependência do infante propostos por Albuquerque (1999), através do agrupamento de semanas com frequência de transporte semelhante.

Com a maturidade motora do infante e conseqüente redução do seu transporte, os cuidadores passam a exercer uma função de supervisão. A atividade caracteriza-se pela manutenção ativa da proximidade do infante, por parte do cuidador, geralmente mantendo-se no máximo dentro de um raio de um metro de distância. A supervisão inclui manter o foco visual constantemente ou intermitentemente no infante, acompanhar seus deslocamentos e responder imediata e rapidamente às suas vocalizações com o contato físico ou com a iniciativa do transporte.

A proximidade do (s) membro (s) do grupo em relação ao infante foi registrada quando o (s) indivíduo (s) se localizava (m) num raio de 2 metros de distância do infante. (Anexo 1).

As categorias comportamentais que foram registradas nesse estudo para verificar a atividade dos cuidadores quando estavam transportando os infantes e que também se aplicam aos infantes em desenvolvimento estão expostas na tabela III abaixo:

Tabela III - Categorias comportamentais registradas para cuidadores e infantes

Atividade	Descrição
Parado	Animal em posição estática, sem deslocamento, em descanso.
Locomoção	Animal percorrendo uma distância de dois ou mais metros.
FORAGEIO	Investigação do ambiente pelo animal em busca de alimento, seja observando a área ao redor, manipulando o substrato e deslocamento lento.
Roedura	Animal raspando com os dentes incisivos o tronco ou galho em preparação para a extração de exsudado.
Alimentação	Ingestão do alimento pelo animal e possível identificação do item alimentar que está sendo consumido: inseto, exsudado, frutos, flores e etc.
Catação	Atividade em que o animal investiga a superfície do corpo com as mãos ou a boca e retira partículas do pêlo. Essa atividade inclui a autocatação, fazer catação e receber catação.
Brincadeira	Seqüência de movimentos rápidos, repetitivos e exagerados, com participação interativa entre 2 ou mais indivíduos (brincadeira social) ou de um único indivíduo (brincadeira solitaria).
Marcação de cheiro	Animal fricciona área anogenital no substrato.

Além das categorias comportamentais citadas acima, também foram registradas somente para os cuidadores os seguintes comportamentos:

- Supervisão: estado comportamental de um indivíduo que está próximo do infante e que mantém o foco visual nele, acompanhando seus deslocamentos e respondendo às suas vocalizações com o contato físico ou com a iniciativa do transporte.

- Transferência de alimento: atividade em que ocorre a passagem do alimento do cuidador para o infante. Nessa atividade estão incluídas as solicitações de transferência, roubo, tentativa de roubo, manipulação do alimento e as transferências passiva e ativa.

- Amamentação: atividade em que a mãe tem seus filhotes posicionados de forma que facilite o acesso ao mamilo.

Para o infante em desenvolvimento também foi registrado o comportamento de exploração. A exploração é a atividade do infante no período em que ele está investigando o novo ambiente, exibida através de comportamento de investigação visual, caracterizado pela movimentação da cabeça, dos olhos ou de ambos na observação do ambiente físico, ou do comportamento manipulativo, seja quando observa-se o animal tocando, cheirando, lambendo ou mastigando itens encontrados em troncos, nas folhas ou no solo (adaptado de Moreira, 1986).

Eventos raros foram registrados através do método *ad libitum*, tais como as tentativas de cópula, cópulas e interações agonísticas.

4.4.2. Transferência de alimento

A transferência de alimento foi registrada à medida que aconteceram tais episódios, ou seja, paralelamente ao registro do transporte e da supervisão. Para a análise desse comportamento, o episódio de transferência foi seccionado em três etapas (Anexo 2):

Etapa 1. Pré-transferência: etapa em que o infante inicia a solicitação do item alimentar. É registrado o horário inicial da observação da solicitação, a identidade dos indivíduos envolvidos, a atividade anterior à solicitação do infante e do possuidor do alimento e a identificação do item alimentar, se possível.

Etapa 2. Transferência: nessa etapa é registrado se houve oferta ou não do possuidor do item alimentar; aproximação ou afastamento do infante em relação ao possuidor; vocalizações de solicitação do infante ao possuidor do item alimentar ou do possuidor ao infante, como resposta à solicitação; interferência de outros indivíduos no processo de transferência de alimento e resistência oferecida pelo possuidor (se ocorreu fuga ou afastamento, apreensão do item alimentar, mudança postural ou agressão física) em decorrência da aproximação do infante ou da tentativa de obtenção do item alimentar.

Etapa 3. Pós-transferência: etapa em que é registrada a atividade do infante após a etapa 2, como por exemplo, se ele permanece próximo ou se afasta do animal doador; se está parado próximo (menos de dois metros) ou distante (mais de dois metros) do doador; se houve ingestão do item e vocalização do receptor para o possuidor primário do item alimentar.

Os resultados das análises foram classificados baseados no que foi proposto por Ruiz-Miranda e colaboradores (1999), como segue a tabela abaixo (Tabela IV):

Tabela IV – Descrição dos diferentes tipos possíveis de transferência de alimento

Comportamento do doador		Comportamento do receptor	Tipos de Transferências
Com oferta	Com resistência	Pega e ingere o alimento	Transferência do alimento com conflito
		Pega e não ingere o alimento	Rejeição
	Sem resistência	Pega e ingere o alimento	Transferência ativa do alimento
		Pega e não ingere o alimento	Manipulação do alimento
Sem oferta	Com resistência	Pega e ingere o alimento	Roubo do alimento
		Não pega o alimento	Tentativa de roubo do alimento
	Sem resistência	Pega e ingere o alimento	Transferência passiva do alimento
		Não pega o alimento	Transferência ausente
		Pega e não ingere o alimento	Manipulação do alimento

4.5.MATERIAIS

No período de observação foram utilizadas planilhas para registro de cuidado parental e de transferência de alimento, um relógio de pulso com temporizador regressivo contínuo e um binóculo *ZENIT*.

4.6.ANÁLISE ESTATÍSTICA DOS DADOS

O teste de normalidade foi realizado para verificar quais os testes mais adequados para a análise dos dados e todos tiveram distribuição não-normal. Utilizamos então somente testes não-paramétricos com $p \leq 0,05$. Para a aplicação dos testes selecionados utilizamos o programa de computador Statistica para Windows, versão 6.1 (2003).

5. RESULTADOS



5.1. Transporte dos infantes

❖ Assu - Prole 1

Os filhotes foram transportados em todos os registros na primeira e segunda semana de vida. A partir da terceira semana, o transporte dos infantes apresentou um declínio gradual (Figura 5A1), sendo apresentada uma correlação negativa e significativa entre os registros de transporte e a idade dos infantes em semana (R de Spearman = -0,978; $p = 0,000$).

A análise de conglomerados identificou quatro agrupamentos de semanas com porcentagem semelhante: 1ª a 3ª semanas; 4ª a 6ª semanas; 7ª a 10ª semanas e 11ª a 13ª semanas (Figura 5A2). Comparamos os agrupamentos com base nos estágios de desenvolvimento do filhote que Albuquerque (1999) propôs: estágio de dependência total (DT: 1ª a 3ª sem), forte (DFO: 4ª a 7ª sem), moderada (DM: 8ª a 10ª sem) e fraca (DFR: 11ª e 12ª sem). Segundo o teste do qui-quadrado, existem diferenças significativas entre os quatro estágios de dependência do infante: DT e DFO ($\chi^2 = 6,61$; g.l. = 1; $p = 0,010$), DFO e DM ($\chi^2 = 19,99$; g.l. = 1; $p = 0,000$) e DM e DFR ($\chi^2 = 14,02$; g.l. = 1; $p = 0,000$) (Figura 5D).

No estágio de dependência total, os filhotes foram transportados próximo do total de registros. Na terceira semana, os filhotes foram vistos fora do dorso em aproximadamente 4,18% dos registros, descendo espontaneamente (sem rejeição do cuidador) e apresentando um desequilíbrio motor notável e muita vocalização.

No estágio de dependência forte, os infantes foram vistos fora do dorso com mais frequência, explorando o ambiente, caindo algumas vezes por ainda não estarem com equilíbrio motor desenvolvido, porém rejeitando ser transportado em algumas situações. A partir da 5ª semana de vida foram registradas as primeiras transferências de alimento e catações no filhote (realizadas pelo pai e pelo macho adulto BRE) e no final desse estágio (6ª semana) foram registradas as primeiras brincadeiras sociais entre os gêmeos e entre eles e o macho adulto BRE.

No estágio de dependência moderada, os registros de transporte foram menos freqüentes e os infantes se deslocavam mais rapidamente, abordando com mais eficiência um adulto com uma presa. Mesmo com certa independência em relação ao transporte,

quando um infante se encontrava sozinho no substrato e longe de um cuidador, ele vocalizava bastante até ser carregado por um adulto. Na 10ª semana, foram registrados o desaparecimento de um dos infantes, a entrada independente na árvore de dormir da infante BAR e um episódio da infante fazendo catação na fêmea reprodutora (BRU).

No último estágio de desenvolvimento, o de dependência fraca, a porcentagem do transporte foi significativamente menor do que nos demais estágios. Nesse estágio, foi registrada a primeira saída independente da infante da árvore de dormir e várias rejeições dos cuidadores. Após esse estágio, na 16ª semana, a infante vocalizou bastante ao tentar saltar de uma árvore para outra. O pai se aproximou e ficou com ela no dorso durante quatro pontos da janela focal, sendo dois pontos em deslocamento e dois pontos parado.

❖ Assu - Prole 2

A segunda prole observada do grupo de Assu apresentou o mesmo padrão de transporte dos infantes que a primeira prole. Nas duas primeiras semanas de vida, os filhotes estiveram sempre no dorso dos cuidadores. Na terceira semana foram obtidos os primeiros registros dos filhotes fora do dorso do cuidador e à medida que os gêmeos se desenvolviam, a contribuição do grupo no transporte dos infantes foi diminuindo (Figura 5B1). Nesta prole, através da correlação de Spearman também foi encontrada uma correlação significativa e negativa entre os registros de transporte e a idade dos infantes em semana (R de Spearman = -0,960; $p = 0,000$).

A análise de conglomerados identificou quatro agrupamentos de semanas com porcentagem semelhante: 1ª a 5ª semanas; 6ª a 9ª semanas; 10ª e 11ª semanas e 12ª a 14ª semanas (Figura 5B2). Esses agrupamentos diferem dos que foram encontrados para a primeira prole. Segundo o teste do qui-quadrado, existem diferenças significativas entre os estágios de dependência do infante: DFO e DM ($\chi^2 = 27,93$; g.l. = 1; $p = 0,000$) e DM e DFR ($\chi^2 = 10,96$; g.l. = 1; $p = 0,000$) (Figura 5D).

No estágio de dependência total, os filhotes foram vistos fora do dorso do cuidador em aproximadamente 6,40% dos registros, seja por rejeição do cuidador ou por interesse dos infantes em explorar o ambiente. Na terceira semana, foram observadas brincadeiras sociais entre os cuidadores (a sub-adulta BIB e a juvenil BAR) que estavam carregando os filhotes e que o pai rejeitou os gêmeos, esfregando-os no substrato. Nessa última situação,

a sub-adulta BIB e a juvenil BAR pegaram cada uma um filhote. Na quarta semana, houve novamente rejeição dos gêmeos por parte do pai e a juvenil carregou os dois filhotes. As primeiras brincadeiras sociais entre os gêmeos e entre eles e os cuidadores (a fêmea adulta BRC, o macho sub-adulto BNT e a fêmea juvenil BAR) foram registradas no final deste estágio.

No estágio de dependência forte, os infantes foram vistos fora do dorso com maior frequência, explorando o ambiente, caindo algumas vezes por ainda não estarem com equilíbrio motor desenvolvido e as rejeições por parte dos cuidadores aumentaram. Na 6ª semana foram registrados os primeiros episódios de catação nos filhotes, realizados pelo pai e pela fêmea adulta BRC. A partir da 7ª semana de vida foram registradas as primeiras transferências de alimento e no final desse estágio foram registradas disputa de alimento entre os gêmeos e também intolerância em relação à transferência de alimento por parte da fêmea adulta BTN.

No estágio de dependência moderada, assim como na primeira prole, os registros de transporte foram menos frequentes e os infantes apresentaram um maior desenvolvimento motor, mas ainda assim quando sozinhos, os infantes vocalizam para atrair a atenção de um adulto, que se aproximava e os carregava logo em seguida. No final desse estágio (11ª semana) foi registrado um episódio da infante BTI fazendo catação no gêmeo.

No último estágio de desenvolvimento, a porcentagem do transporte foi significativamente menor do que em todos os outros estágios. Só em situações de perigo ou falta de habilidade do infante em pular de uma árvore para outra, um adulto se aproximava e dava suporte ao infante. No início desse estágio, a infante BTI foi perseguida por uma ave e vocalizou bastante, sendo socorrida pela fêmea reprodutora. Após passado o perigo a mãe rejeitou BTI, mas a infante continuou vocalizando. A fêmea adulta BRC e o sub-adulto BNT vieram para perto dela, em seqüência, mas não a carregaram. Nesse estágio, foi registrada a primeira entrada e saída dos infantes sozinhos da árvore de dormir e intolerância dos cuidadores em relação ao transporte e da mãe em relação à amamentação.

❖ Jundiá

Os filhotes até a 3ª semana de vida, estiveram sempre no dorso de um cuidador. A partir daí, a frequência foi diminuindo gradualmente apresentando uma correlação negativa

entre registros de transporte e idade dos infantes em semana (R de Spearman = -0,990; $p = 0,000$). Não foi possível a realização da observação na 6ª semana devido ao desaparecimento do grupo nas áreas em que costumavam utilizar, e por isso esta semana foi descartada das análises (Figura 5C1).

A análise de conglomerados identificou quatro agrupamentos de semanas com porcentagem semelhante: 1ª a 4ª semanas; 5ª, 7ª e 8ª semanas; 9ª e 10ª semanas e 11ª e 12ª semanas (Figura 5C2). Segundo o teste do qui-quadrado, existem diferenças significativas entre os quatro estágios de dependência do infante: DT e DFO ($\chi^2 = 13,81$; g.l.= 1; $p = 0,000$), DFO e DM ($\chi^2 = 14,09$; g.l.= 1; $p = 0,000$) e DM e DFR ($\chi^2 = 8,62$; g.l.= 1; $p = 0,003$) (Figura 6D).

O primeiro estágio de dependência dos infantes desse grupo se assemelha aos do grupo de Assu, com maior frequência de transporte dos infantes, saída do filhote do dorso do cuidador (16% dos registros) e desequilíbrio motor. No final desse estágio, ocorreram os primeiros registros de atividade social como catação nos filhotes (realizada pela sub-adulta INS) e brincadeira social entre os gêmeos.

No estágio de dependência forte, os infantes foram vistos fora do dorso com maior frequência, explorando o ambiente e vocalizando bastante quando sozinho. Nesse estágio, a observação das atividades foi a mais complicada devido à mudança constante da área de uso. Na sétima semana foram registrados os primeiros episódios de rejeição advindos da mãe e do macho adulto IVN e também as primeiras transferências de alimento.

No estágio de dependência moderada, os registros de transporte foram menos frequentes e as rejeições por parte dos cuidadores foram mais intensas. Nesse estágio foi registrado também o desaparecimento de um dos infantes e do macho reprodutor ITM (10ª semana). O infante sobrevivente ficou mais “retraído”, vocalizando bastante quando se encontrava sozinho e se aproximava da mãe com maior frequência. Foi registrada também no final desse estágio a entrada independente do infante na árvore de dormir.

No último estágio de desenvolvimento, assim como nas outras duas proles observadas, o transporte obteve frequência menor e o infante só vocalizava em situações que precisava do suporte de um adulto. Foi registrado nesse estágio, a saída independente do infante da árvore de dormir e o desaparecimento da sub-adulta IRC (11ª semana).

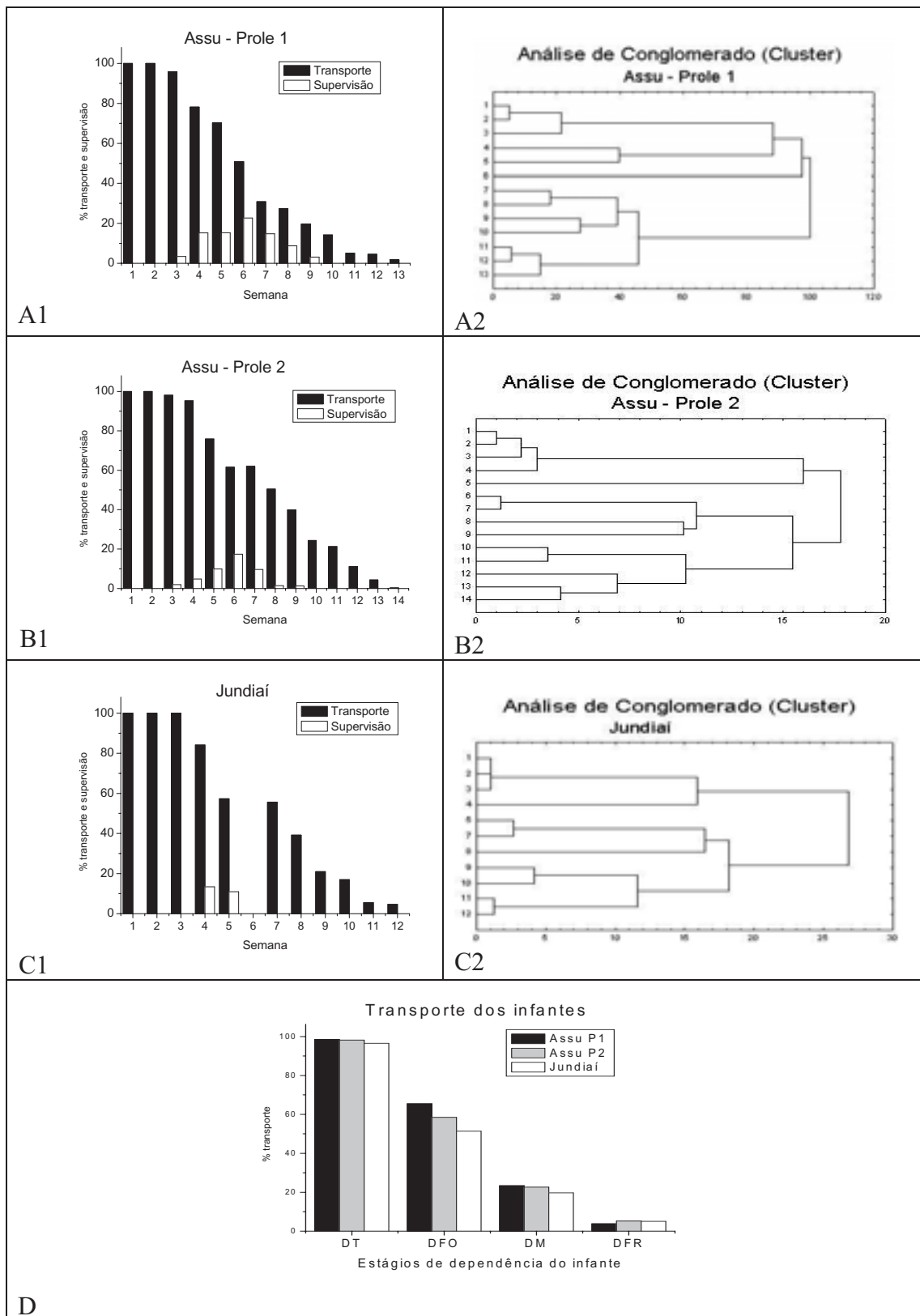


Figura 5. Transporte e supervisão ao longo das semanas e análise de conglomerados do transporte nas três proles estudadas. A. Prole 1 do grupo de Assu. B. Prole 2 do grupo de Assu. C. Prole do grupo de Jundiá. D. Estágios de dependência do infante em relação ao transporte nas três proles estudadas (DT: dependência total; DFO: dependência forte; DM: dependência moderada; DFR: dependência fraca).

5.1.1. Evolução do repertório comportamental ao longo do desenvolvimento dos infantes

Com a finalidade de acompanhar a evolução do repertório comportamental do infante ao longo do seu desenvolvimento, destacamos o primeiro e o último registro dos principais comportamentos apresentados pelos infantes das três proles estudadas, como mostram as tabelas V e VI, respectivamente.

Tabela V – Primeiro registro dos principais comportamentos dos infantes das três proles

1º registro	Assu P1	Assu P2	Jundiaí
Fora do dorso	3ª semana	3ª semana	4ª semana
Exploração	3ª semana	5ª semana	5ª semana
Brincadeira social	6ª semana	5ª semana	4ª semana
Receber catação	5ª semana	6ª semana	4ª semana
Fazer catação	10ª semana	11ª semana	----- ****
Transferência de alimento	5ª semana	7ª semana	7ª semana
Entrada independente na árvore de dormir	10ª semana	13ª semana	10ª semana
Saída independente da árvore de dormir	11ª semana	14ª semana	11ª semana
Marcação de cheiro	10ª semana	9ª semana	----- ****

**** Comportamento que não foi registrado, mas que se inicia na infância e se prolonga até a fase adulta.

Tabela VI – Último registro dos principais comportamentos dos infantes das três proles

Último registro	Assu P1	Assu P2	Jundiaí
Transporte	13ª semana	14ª semana	12ª semana
Brincadeira social	22ª semana **	22ª semana **	22ª semana **
Receber catação	22ª semana **	22ª semana **	22ª semana **
Fazer catação	10ª semana ***	20ª semana **	----- ****
Transferência de alimento	22ª semana *	22ª semana *	22ª semana *
Marcação de cheiro	21ª semana **	21ª semana **	----- ****

* Comportamento observado até a faixa etária seguinte (fase juvenil).

** Comportamento observado até a fase adulta.

*** Comportamento registrado apenas nessa semana, mas que é observado até a fase adulta.

**** Comportamento que não foi registrado, mas que se inicia na infância e se prolonga até a fase adulta.

5.1.2. Transporte simultâneo dos gêmeos

❖ Assu - Prole 1

A frequência do transporte simultâneo dos gêmeos diferiu entre uma semana e outra, como mostra a figura 6A. Segundo o teste do qui-quadrado, houve diferença entre o transporte dos gêmeos e de apenas um filhote nas semanas 1 ($\chi^2= 75,08$; g.l.= 1; $p = 0,000$), 3 ($\chi^2= 89,63$; g.l.= 1; $p = 0,000$), 4 ($\chi^2= 16,23$; g.l.= 1; $p = 0,000$), 6 ($\chi^2= 11,97$; g.l.= 1; $p = 0,000$), 8 ($\chi^2= 12,81$; g.l.= 1; $p = 0,000$) e 9 ($\chi^2= 3,65$; g.l.= 1; $p = 0,05$).

Agrupando os dados por estágio de dependência do infante, no estágio de dependência total o transporte de um infante foi um pouco maior que o dos gêmeos e nos estágios de dependência forte e moderada, o transporte simultâneo dos gêmeos foi mais freqüente. Porém, pelo teste do qui-quadrado não foi encontrada diferença significativa entre o transporte dos gêmeos e de um infante nos estágios de dependência do infante nem entre os estágios. (Figura 6B). Como a partir da 10ª semana só havia um infante no grupo, os registros de transporte a partir dessa semana só foram da infante BAR.

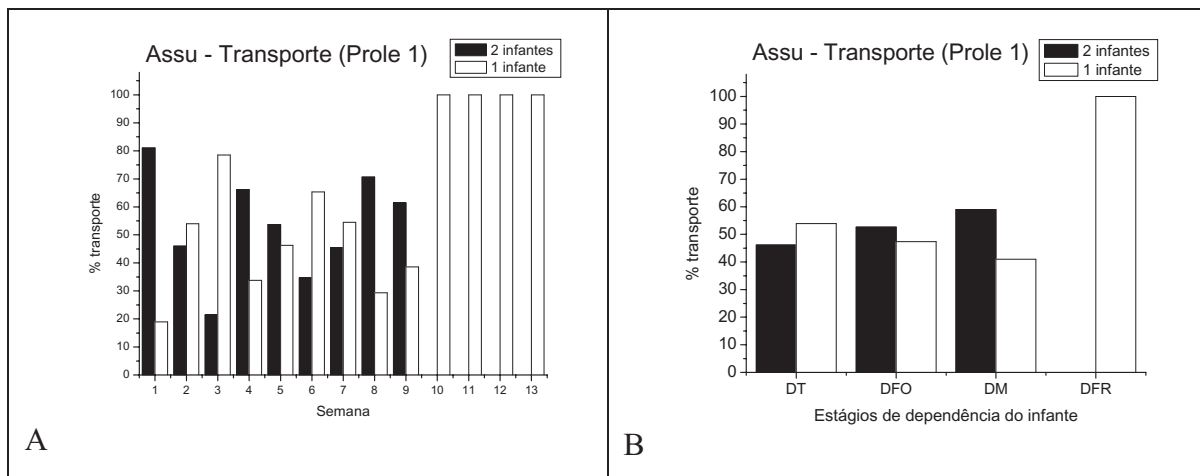


Figura 6. Prole 1 do grupo de Assu. A. Transporte dos gêmeos e de um infante ao longo do desenvolvimento. B. Transporte dos gêmeos e de um infante nos estágios de dependência do infante.

❖ Assu - Prole 2

Nesta prole, a frequência do transporte simultâneo dos gêmeos também diferiu entre uma semana e outra (Figura 7A). O teste do qui-quadrado detectou diferença entre o transporte dos gêmeos e de apenas um filhote nas semanas 2 ($\chi^2= 142,43$; g.l.= 1; $p =$

0,000), 3 ($\chi^2= 111,20$; g.l.= 1; p = 0,000), 5 ($\chi^2= 7,83$; g.l.= 1; p = 0,005), 7 ($\chi^2= 18,13$; g.l.= 1; p = 0,000), 8 ($\chi^2= 9,83$; g.l.= 1; p = 0,001), 9 ($\chi^2= 19,52$; g.l.= 1; p = 0,000), 10 ($\chi^2= 12,55$; g.l.= 1; p = 0,000), 11 ($\chi^2= 14,91$; g.l.= 1; p = 0,000) e 13 ($\chi^2= 13,00$; g.l.= 1; p = 0,000).

Em relação aos estágios de dependência do infante, a frequência de transporte dos gêmeos foi um pouco maior nos estágios de dependência total e moderado, enquanto a frequência de transporte de apenas um infante foi sutilmente maior nos estágios de dependência forte e fraca, sem, contudo haver diferença significativa entre o transporte simultâneo dos gêmeos e de um infante nos estágios de dependência do infante e entre os estágios (Figura 7B).

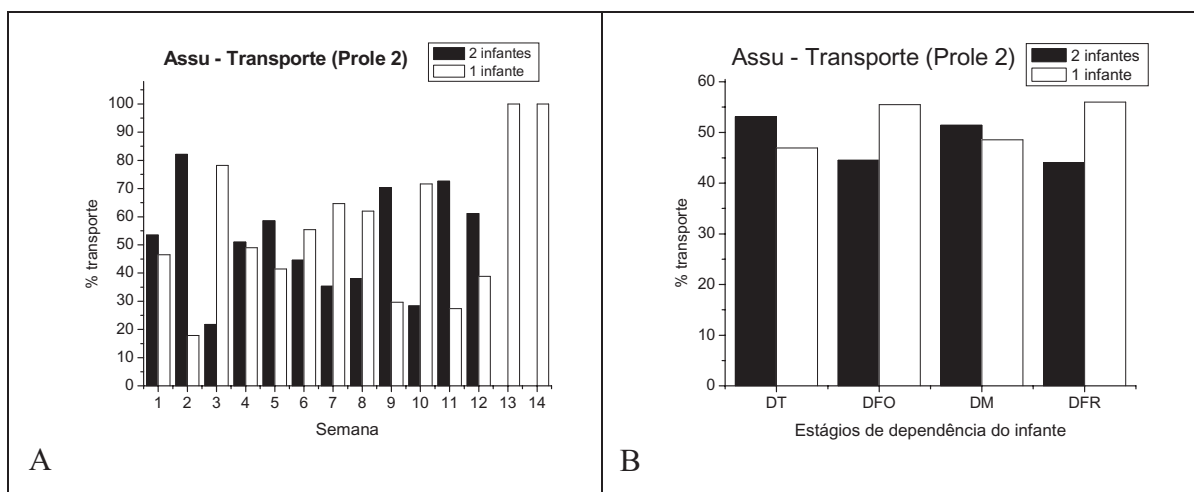


Figura 7. Prole 2 do grupo de Assu. A. Transporte dos gêmeos e de um infante ao longo do desenvolvimento. B. Transporte dos gêmeos e de um infante nos estágios de dependência do infante.

❖ Jundiáí

Neste grupo, a frequência do transporte simultâneo dos gêmeos também apresentou diferenças entre uma semana e outra (Figura 8A). O teste do qui-quadrado apresentou diferença entre o transporte dos gêmeos e de apenas um filhote nas semanas 1 ($\chi^2= 33,47$; g.l.= 1; p = 0,000), 2 ($\chi^2= 47,55$; g.l.= 1; p = 0,000), 3 ($\chi^2= 13,17$; g.l.= 1; p = 0,000), 5 ($\chi^2= 4,88$; g.l.= 1; p = 0,027), 8 ($\chi^2= 26,07$; g.l.= 1; p = 0,000) e 9 ($\chi^2= 60,49$; g.l.= 1; p = 0,000). Nos estágios de dependência do infante foram encontradas diferenças entre

transportar os gêmeos e um infante nos estágios de dependência total ($\chi^2= 20,67$; g.l.= 1; $p = 0,000$) e no de dependência moderada ($\chi^2= 70,71$; g.l.= 1; $p = 0,000$) (Figura 8B).

Entre um estágio e outro foram encontradas diferenças significativas no transporte dos gêmeos na transição do estágio de dependência total para o de dependência forte ($\chi^2= 5,73$; g.l.= 1; $p = 0,016$) e na transição da dependência forte para a moderada ($\chi^2= 27,36$; g.l.= 1; $p = 0,000$). Em relação ao transporte de apenas um infante houve diferença significativa também na transição do estágio de dependência total para forte ($\chi^2= 8,47$; g.l.= 1; $p = 0,003$) e na transição do estágio de dependência forte para moderada ($\chi^2= 10,25$; g.l.= 1; $p = 0,001$). Podemos notar pela figura 8B, que apenas nessa prole à medida que o infante se desenvolvia o transporte simultâneo dos gêmeos foi reduzindo e o de apenas um infante foi aumentando.

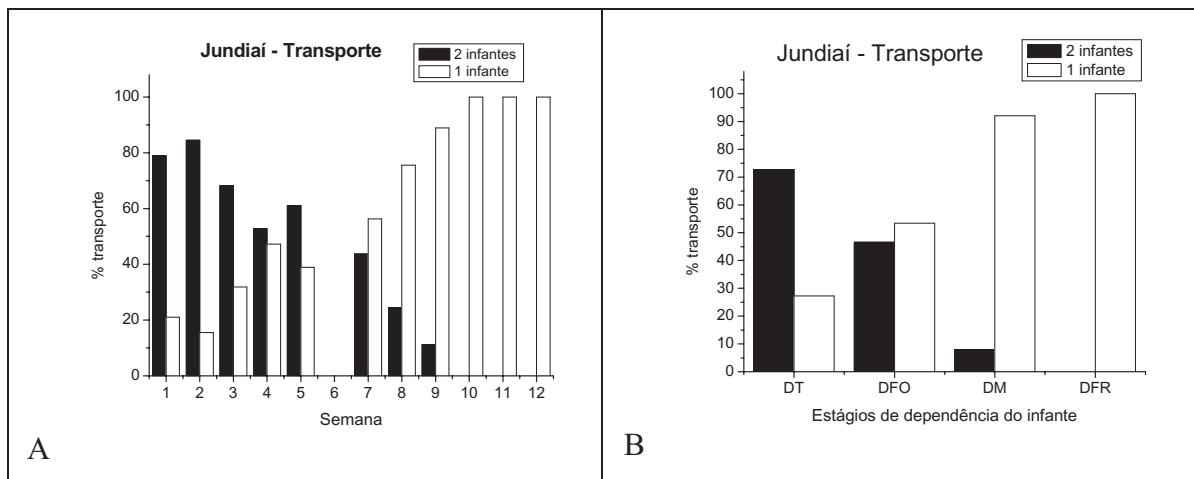


Figura 8. Prole do grupo de Jundiá. A. Transporte dos gêmeos e de um infante ao longo do desenvolvimento. B. Transporte dos gêmeos e de um infante nos estágios de dependência do infante.

5.1.3. Participação individual no transporte dos infantes

❖ Assu - Prole 1

A participação individual no transporte dos infantes ao longo das 13 primeiras semanas de vida em que se obteve registro de tal comportamento foi muito variável. O indivíduo com maior participação no transporte dos infantes foi o pai (BET) seguido da fêmea reprodutora (BRU) (Figura 9).

Outra participação importante no transporte foi do macho adulto BTV, porém com sua saída do grupo (5ª semana de vida dos infantes), ocorreu um rearranjo nas participações individuais. A fêmea reprodutora passou a participar mais no transporte e a fêmea adulta BTN iniciou sua participação nessa atividade. Com a ausência do macho adulto BTV no grupo, o macho adulto BON começou a participar mais ativamente no transporte, apresentando uma maior participação em relação aos outros indivíduos que não os reprodutores. Entre os demais ajudantes do grupo, os indivíduos adultos apresentam participação em taxas percentuais bem próximas e os indivíduos juvenis apesar de demonstrarem interesse nesta atividade, exibem tal comportamento em taxas inferiores às dos adultos do grupo (Figura 9).

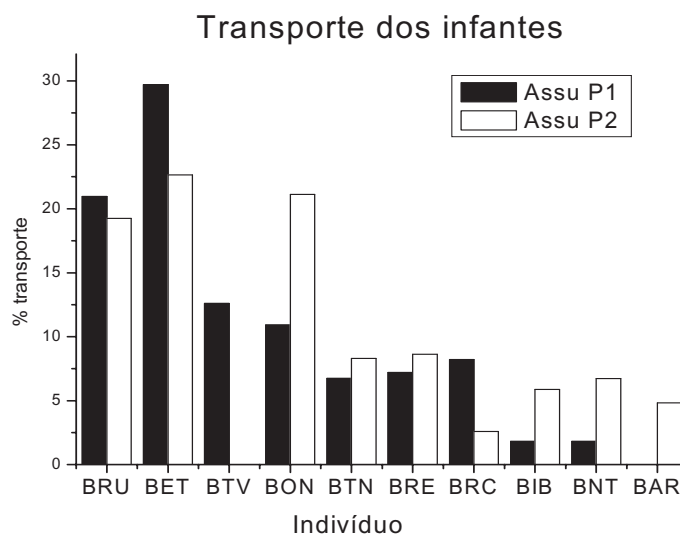


Figura 9. Participação individual total dos indivíduos no transporte dos infantes do grupo de Assu nas duas proles estudadas.

Em relação ao transporte dos gêmeos e de um filhote, a participação individual também varia como mostra a figura 10A. Comparando pelo teste do qui-quadrado a participação de cada indivíduo nas duas condições de transporte (gêmeos ou um infante), todos os membros, exceto o macho adulto BON, apresentaram diferenças significativas entre transportar os gêmeos ou apenas um infante (anexos). Desses membros, somente os reprodutores e a fêmea adulta BRC carregaram significativamente mais os gêmeos. Apesar de não ter sido encontrada diferença significativa na participação do macho adulto BON, ele tendeu a transportar mais os gêmeos simultaneamente.

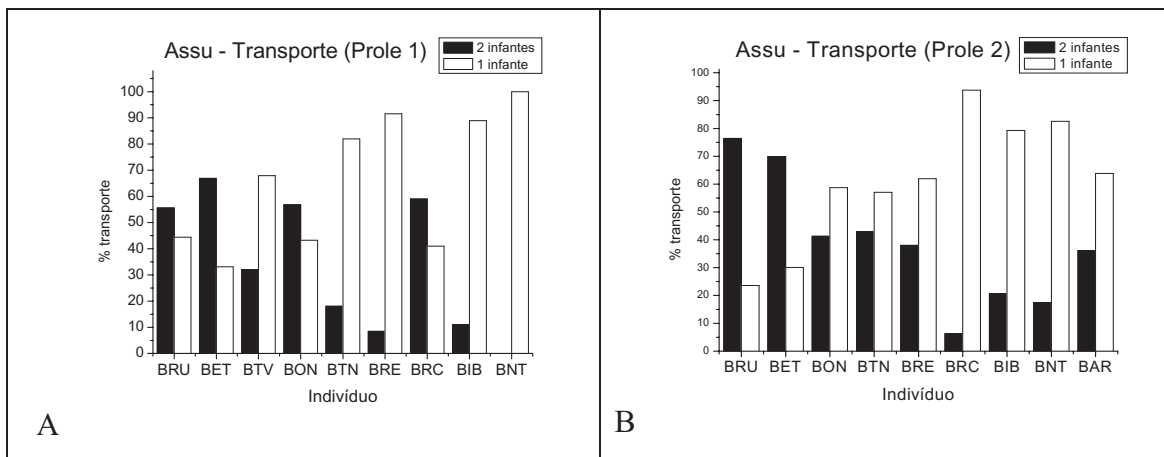


Figura 10. Participação individual total dos indivíduos no transporte das proles do grupo de Assu. A. Transporte de 2 infantes e 1 infante na prole 1. B. Transporte de 2 infantes e 1 infante na prole 2.

Em cada um dos quatro estágios de dependência do infante, um dos reprodutores apresentou maior participação no transporte em relação aos ajudantes (Figura 11). No estágio de dependência total todos os ajudantes, exceto a fêmea adulta BTN, ajudaram no transporte dos filhotes. No estágio de dependência forte, todos os membros do grupo participaram do transporte dos infantes, sendo que o pai aumentou a sua participação. A fêmea reprodutora obteve a maior frequência de participação no transporte nos dois últimos estágios de dependência do infante e a elevada participação dela e do pai nos estágios de dependência forte e moderada pode ter elevado a frequência do transporte simultâneo dos gêmeos nesses estágios. É relevante notar a contribuição dos dois animais juvenis, que estavam tendo sua primeira experiência com infantes, nos três primeiros estágios de dependência dos infantes. No último estágio, o único indivíduo subordinado que ajudou foi a fêmea adulta BTN, sendo os reprodutores os principais cuidadores.

Sob outra perspectiva, ao longo dos estágios de dependência do infante, os membros do grupo podem ser divididos de acordo com o status social, idade e sexo (mãe, pai, machos adultos, fêmeas adultas e juvenis), conforme figura 12. O pai é o principal carregador dos infantes no estágio inicial do desenvolvimento e quando ele começa a diminuir sua participação, a mãe aumenta proporcionalmente a dela. Os ajudantes machos adultos apresentaram uma participação elevada nos dois primeiros estágios e as fêmeas adultas no estágio de dependência moderada. No último estágio de dependência, a maior participação é da mãe seguida do pai dos infantes e logo em seguida da fêmea adulta BTN. A figura 12 mostra também a participação dos animais juvenis, que é a menor do grupo.

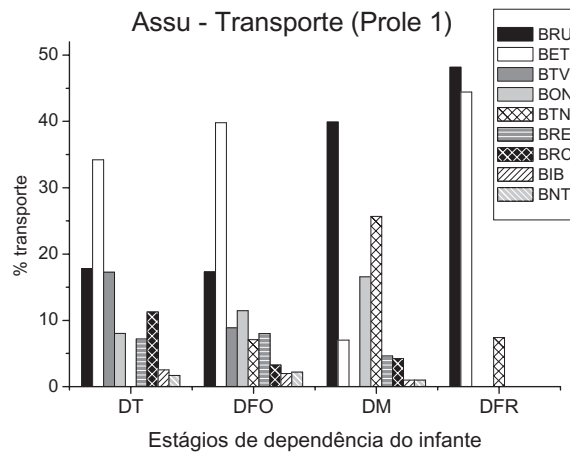


Figura 11. Transporte da prole 1 do grupo de Assu. Participação individual nos estágios de dependência do infante.

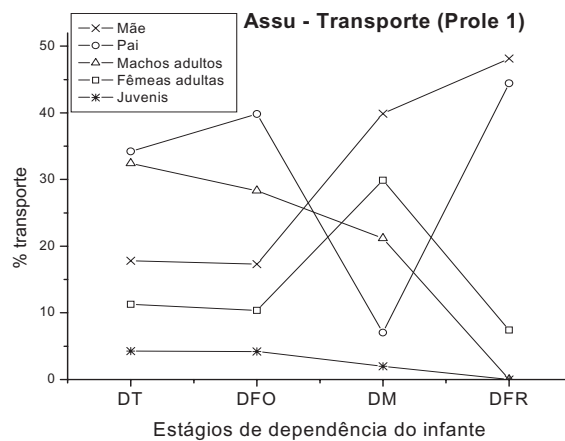


Figura 12. Prole 1 do grupo de Assu. Transporte dos infantes baseado no status, idade e sexo dos membros do grupo.

❖ Assu - Prole 2

A participação individual no transporte dos infantes ao longo das 14 primeiras semanas de vida em que se obteve registro de tal comportamento foi muito variável. Como na primeira prole, o indivíduo com maior participação no transporte dos infantes foi o pai. Porém, o macho adulto BON se apresenta como o segundo membro com maior frequência nesta forma de cuidado, seguido da fêmea reprodutora (Figura 9). A dinâmica das participações individuais no transporte dos infantes variou da primeira para a segunda prole, com alguns membros participando mais e outros menos, como mostra a figura 9. A fêmea adulta BRC foi a que menos participou do transporte dos infantes na segunda prole, sendo superada pelos sub-adultos BIB e BNT e até pela juvenil BAR.

Em relação ao transporte dos gêmeos e de um filhote, a participação individual também varia como mostra a Figura 10B. A comparação da participação de cada indivíduo nas duas condições (transporte dos gêmeos e de um infante) pelo teste do qui-quadrado mostrou que todos os membros do grupo apresentaram diferenças significativas entre as duas condições (anexos). Somente o casal reprodutor (BRU e BET) carregou significativamente mais os gêmeos. A frequência maior, porém não significativa, do transporte simultâneo dos gêmeos nos estágios de dependência total e moderada pode ser em virtude da maior participação dos reprodutores nesses estágios. No último estágio de dependência do infante, por eles estarem mais desenvolvidos e pesados, a frequência de transporte de um infante foi maior, sendo realizada apenas pelo pai. A ocorrência de transporte simultâneo dos gêmeos nesse estágio foi em contexto de amamentação.

A participação dos membros do grupo nos estágios de dependência do infante dessa prole foi diferente da primeira prole (Figura 13). No estágio de dependência total, o indivíduo com contribuição expressiva foi o macho adulto BON, superando a participação dos reprodutores. Nota-se neste estágio também, a participação de todos os membros do grupo, incluindo a juvenil BAR, em sua primeira experiência com filhotes. É relevante notar que a participação de BAR foi maior que a da fêmea adulta BRC e do sub-adulto BNT e que a mesma contribuiu bastante até o estágio de dependência forte. A fêmea adulta BRC foi a que menos contribuiu no transporte dos infantes nesta prole, tendo participação até o estágio de dependência forte, em uma pequena proporção.

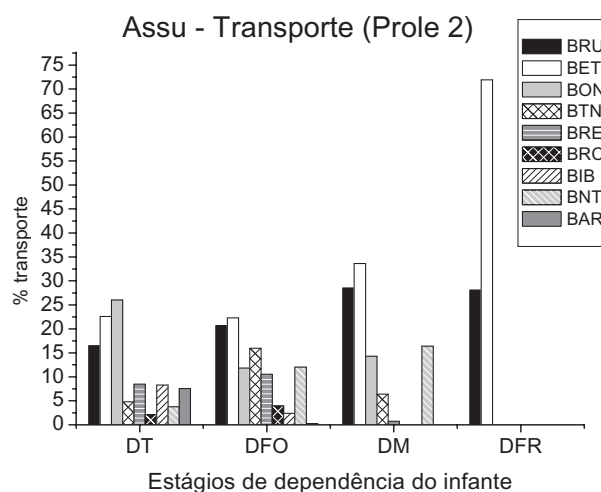


Figura 13. Transporte da prole 2 do grupo de Assu. Participação individual nos estágios de dependência do infante.

Sob a perspectiva de divisão dos membros do grupo de acordo com o status social, idade e sexo (mãe, pai, machos adultos, fêmeas adultas, sub-adultos e juvenil) conforme a figura 14, é notável a maior participação dos machos adultos até o estágio de dependência forte do infante. Deste estágio até o último, o principal cuidador é o pai seguido da mãe, resultado este inverso ao da primeira prole deste grupo. Um dado relevante é a participação ativa da única juvenil do grupo, que teve frequência no transporte superior à dos juvenis da prole anterior. O pai e a mãe dos infantes foram aumentando as suas participações ao longo dos estágios, sendo o pai o membro que mais contribuiu nesta forma de cuidado.

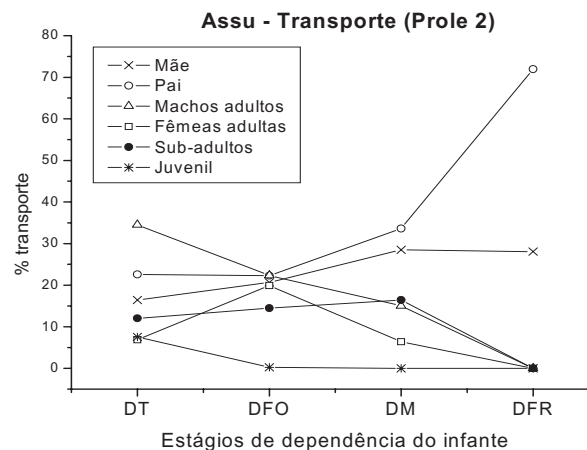


Figura 14. Prole 2 do grupo de Assu. Transporte dos infantes baseado no status, idade e sexo dos membros do grupo.

❖ Jundiáí

A participação individual no transporte dos infantes ao longo das 12 primeiras semanas de vida em que se obteve registro de tal comportamento também foi muito variável. Neste grupo, considerado pequeno, os dois machos adultos (ITM e IVN) do grupo contribuíram mais no transporte dos infantes, sendo que o subordinado (IVN) participou um pouco mais, porém sem diferença significativa (Figura 15A). A mãe (ISM) foi a terceira maior participante desta forma de cuidado seguida das sub-adultas INS e IRC. Não foi observado nem registrado transporte dos infantes pelos animais juvenis.

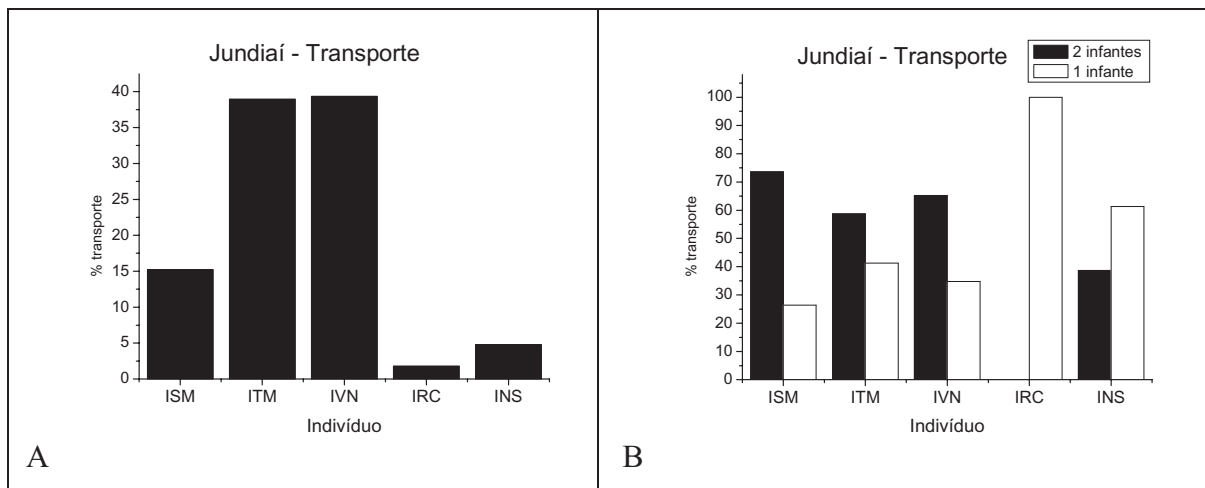


Figura 15. Prole do grupo de Jundiá. A. Participação individual total no transporte. B. Participação individual no transporte de 2 infantes e 1 infante.

Em relação ao transporte dos gêmeos e de um filhote, a participação individual também varia como mostra a Figura 15B. Comparando pelo teste do qui-quadrado a participação de cada indivíduo nas duas condições de transporte (gêmeos ou um infante), todos os membros apresentaram diferenças significativas entre transportar os gêmeos ou apenas um infante (anexos). Desses membros, apenas os reprodutores e o macho adulto subordinado carregaram significativamente mais os gêmeos. A sub-adulta IRC carregou apenas um infante em todos os seus registros de transporte, enquanto sua gêmea INS apresentou registros de transporte em ambas as condições, apesar de ter transportado significativamente mais um infante.

Apesar do pai ter sido o principal cuidador dos filhotes na primeira semana de vida, o macho adulto IVN foi quem mais contribuiu no transporte dos filhotes no estágio de dependência total dos infantes (Figura 16). Todos os potenciais ajudantes contribuíram nesse estágio, apesar da baixa frequência na participação das sub-adultas. No estágio de dependência forte, todos os membros do grupo participaram, mas as maiores frequências foram apresentadas pelo macho reprodutor e pelo macho adulto IVN. No estágio de dependência moderada o padrão muda um pouco, passando a ser a mãe a segunda principal cuidadora e a sub-adulta INS logo em seguida. Esse padrão pode estar relacionado à significativa diferença entre o transporte dos gêmeos e de apenas um infante. No último estágio de dependência, com o desaparecimento do pai dos infantes (10ª semana), a mãe aumentou a sua participação, principalmente porque ainda estava amamentando. O macho adulto IVN também participou no transporte do infante para ajudá-la com os custos desse cuidado.

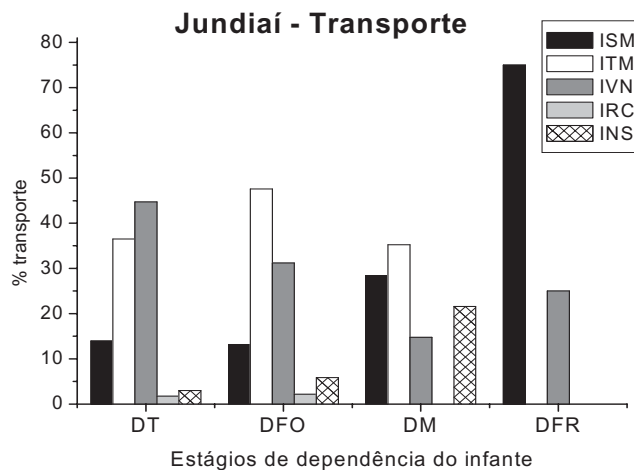


Figura 16. Transporte da prole do grupo de Jundiá. Participação individual nos estágios de dependência do infante.

Ao longo dos estágios de dependência do infante, os membros do grupo foram divididos de acordo com o status, idade e sexo (mãe, pai, macho adulto e fêmeas sub-adultas). Nessa prole, o único ajudante macho adulto (IVN) teve uma participação expressiva no estágio de dependência total, diminuindo sua contribuição nos estágios DFO e DM. Sua contribuição só aumentou no último estágio quando o macho reprodutor desapareceu do grupo. O pai é o principal carregador dos infantes nos estágios DFO e DM e a mãe no último estágio por não ter o apoio do macho reprodutor e também por ser responsável pela amamentação do filhote. A participação das fêmeas sub-adultas (IRC e INS) é a menor do grupo, podendo ser um reflexo do controle dos reprodutores (Figura 17).

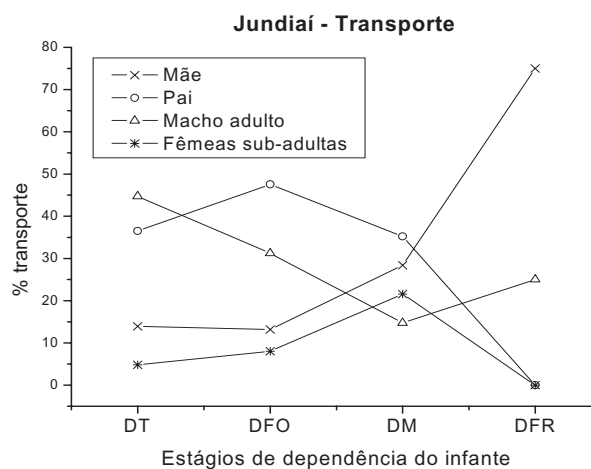


Figura 17. Prole do grupo de Jundiá. Transporte dos infantes baseado na classe de idade e no sexo dos indivíduos.

5.1.4. Atividade do cuidador

❖ Assu - Proles 1 e 2

No período de dependência dos infantes em relação ao transporte por parte dos cuidadores, a atividade do cuidador que estava carregando o (s) infante (s) era registrada e através disso podemos verificar os custos associados ao cuidado à prole, como mostra a figura 18.

As diferentes atividades foram comparadas em cada prole pelo teste de Friedman, o qual revelou diferenças entre o conjunto de atividades da prole 1 (ANOVA Chi Sqr.= 22,44; $p = 0,000$) e da prole 2 (ANOVA Chi Sqr.= 24,03; $p = 0,000$). O teste a posteriori de Wilcoxon mostra diferenças significativas para a prole 1 no descanso com relação à locomoção ($T = 0,00$; $Z = 3,05$; $p = 0,002$), ao forrageio ($T = 0,00$; $Z = 3,05$; $p = 0,002$), à atividade social ($T = 12,5$; $Z = 2,30$; $p = 0,02$); entre locomoção e forrageio ($T = 2,00$; $Z = 2,75$; $p = 0,005$) e entre atividade social e forrageio ($T = 5,00$; $Z = 2,48$; $p = 0,012$). Para a prole 2 o teste de Wilcoxon mostra diferenças entre descanso e as demais atividades ($T = 0,00$; $Z = 3,29$; $p = 0,000$). Na comparação entre as proles com relação a cada atividade, não foi encontrada nenhuma diferença significativa (Figura 18A).

Em relação à fêmea reprodutora do grupo, além das atividades descritas acima foram registrados eventos em que o filhote estava localizado na posição de amamentação. Dos registros totais em que a mãe ficou com seu (s) filhote (s), calculou-se a frequência (%) em que o filhote estava em posição de amamentação e a que ele estava no dorso dela (Figura 18B).

Para verificar possíveis diferenças no padrão de localização do filhote na mãe nas duas proles consecutivas foi utilizado o teste U de Mann-Whitney. Segundo esse teste, houve diferença significativa quando o filhote estava localizado na posição de amamentação entre as duas proles ($U = 45,00$; $p = 0,042$). Porém, o teste não detectou diferenças entre as duas proles no período em que o filhote ficou apenas no dorso da mãe. Analisando as proles separadas pelo teste de Wilcoxon, não foi encontrada diferença entre posição de amamentação e no dorso na prole 1, mas na prole 2 houve diferença significativa entre os dois padrões ($Z = 3,04$; $p = 0,002$), com maior frequência do filhote na posição de amamentação.

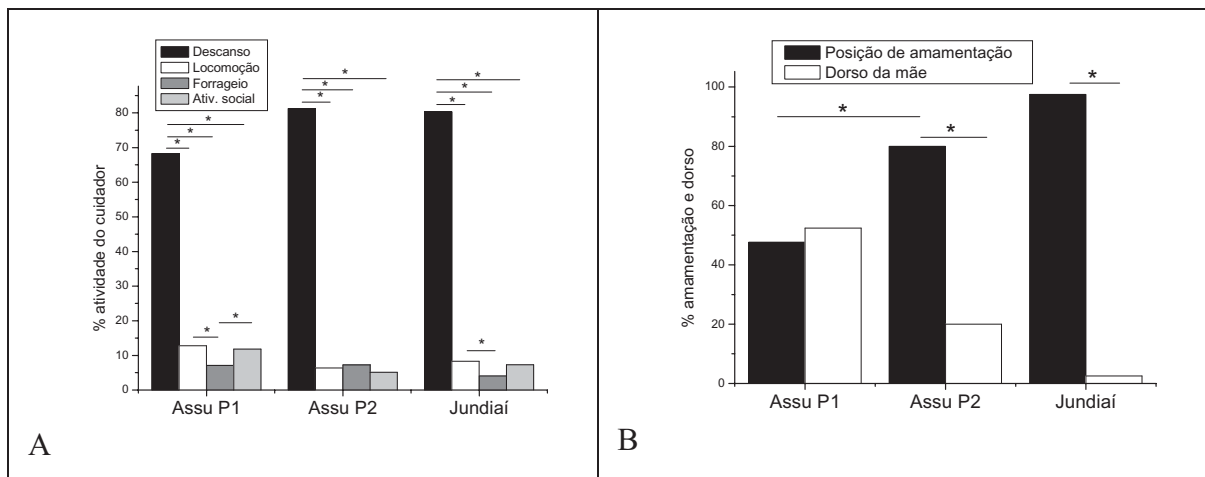


Figura 18. A. Atividade do cuidador durante todo o período de transporte do (s) infante(s) nas três proles estudadas. B. Frequência do filhote em posição de amamentação e no dorso da mãe nas três proles estudadas.

❖ Jundiá

Na prole do grupo de Jundiá as atividades foram comparadas pelo teste de Friedman que apresentou diferença significativa entre elas (ANOVA Chi Sqr.= 20,54; $p = 0,000$). O teste a posteriori de Wilcoxon revela diferenças significativas entre descanso e todas as demais atividades (locomoção, forrageio e atividade social) ($T = 0,00$; $Z = 2,80$; $p = 0,005$) e entre locomoção e forrageio ($T = 6,00$; $Z = 1,95$; $p = 0,05$) (Figura 18A).

Em relação ao padrão de localização do filhote (posição de amamentação e no dorso da mãe) o teste de Wilcoxon apresenta diferença significativa ($T = 0,00$; $Z = 2,93$; $p = 0,003$) (Figura 18B) e assim como na segunda prole do grupo de Assu, o filhote teve maior frequência em posição de amamentação.

5.2. Supervisão dos infantes

❖ Assu - Prole 1

Os infantes começaram a ser supervisionados à medida que saíam do dorso do cuidador para explorar o ambiente físico. O primeiro registro de supervisão foi na 3ª semana de vida dos infantes, e a figura 5A1 contrapõe o transporte com a supervisão. A supervisão do cuidador cessava quando seu posto de supervisor era substituído por outro membro do grupo ou quando o infante voltava para o seu dorso. Com a diminuição gradual do transporte, os infantes foram vistos explorando o ambiente e se locomovendo no

substrato com mais frequência, resultando no aumento do número de eventos de supervisão registrados. O pico da supervisão se deu no final do estágio de dependência forte (6ª semana). O teste do qui-quadrado revela diferenças significativas entre as semanas 3 e 4 ($\chi^2 = 17,70$; g.l = 1; p = 0,000), 6 e 7 ($\chi^2 = 3,63$; g.l = 1; p = 0,05), 7 e 8 ($\chi^2 = 3,66$; g.l = 1; p = 0,05) e 8 e 9 ($\chi^2 = 8,48$; g.l = 1; p = 0,003). O declínio nos registros de supervisão aconteceu no início do estágio de dependência moderada do infante.

❖ Assu - Prole 2

Na segunda prole, a supervisão também se iniciou na 3ª semana de vida dos filhotes, com pico na mesma semana da primeira prole (6ª semana), ou seja, no estágio de dependência forte do infante, fase na qual ele começou a explorar o ambiente físico, ainda com limitações motoras e necessitando, desta forma, do suporte de um animal mais experiente. A figura 5B1 contrapõe o transporte com a supervisão nesta prole. O teste do qui-quadrado mostra diferenças significativas entre as semanas 3 e 4 ($\chi^2 = 4,00$; g.l = 1; p = 0,045), 4 e 5 ($\chi^2 = 6,21$; g.l = 1; p = 0,012), 5 e 6 ($\chi^2 = 6,66$; g.l = 1; p = 0,000), 6 e 7 ($\chi^2 = 6,25$; g.l = 1; p = 0,012) e 7 e 8 ($\chi^2 = 19,07$; g.l = 1; p = 0,000). A supervisão cessou na 9ª semana, igualmente à primeira prole, porém ainda no estágio de dependência forte para essa prole.

❖ Jundiáí

Os registros de supervisão nesse grupo foram bastante escassos e foram contrapostos com os de transporte (Figura 5C1). Os cuidadores não ficavam muito tempo supervisionando os infantes, deixando-os livres para explorarem o ambiente sem qualquer intervenção. Os únicos registros de supervisão foram nas semanas 4 e 5.

5.2.1. Participação individual na supervisão dos infantes

❖ Assu - Prole 1

Assim como no transporte, a participação individual na supervisão dos infantes foi muito variável ao longo das semanas. O indivíduo que mais transportou (o pai) foi também o que mais supervisionou os infantes. O macho adulto BRE apesar de não ter sido um dos três principais responsáveis pelo transporte, foi o segundo supervisor dessa prole, seguido da fêmea reprodutora (Figura 19). O macho adulto BTV foi o membro com menor taxa de

supervisão devido à sua saída do grupo no momento em que os infantes começaram a explorar mais o ambiente. Os juvenis BIB e BNT apesar de não terem participado ativamente no transporte dos infantes tiveram participação semelhante à dos demais membros do grupo na supervisão dos infantes.

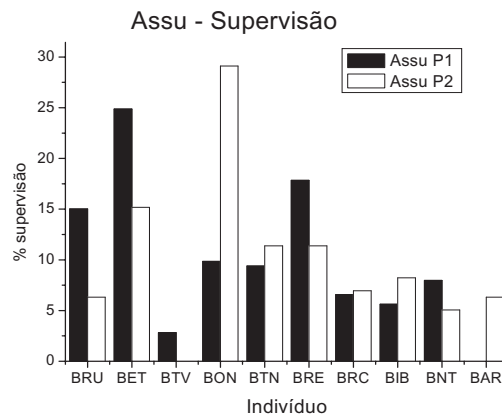


Figura 19. Participação individual total dos indivíduos na supervisão dos infantes do grupo de Assu nas duas proles estudadas.

Como a dinâmica da supervisão consta ou na troca de supervisor ou na subida do infante no dorso do cuidador, a figura 20 revela as trocas de supervisor para essa prole. Podemos notar que os reprodutores (BRU e BET) não trocaram seu posto de supervisor com as fêmeas adultas do grupo, fazendo isso somente entre eles e com os machos BRE e BNT. Quando as fêmeas adultas estavam supervisionando um infante, o macho reprodutor muitas vezes se aproximou e ocupou o posto de supervisor e além dele, outros machos do grupo e até mesmo os juvenis se comportaram da mesma forma.

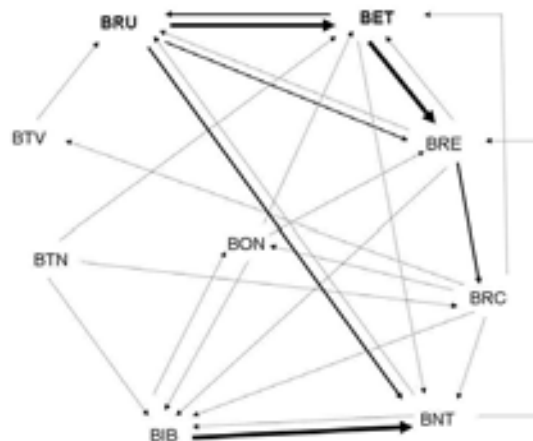


Figura 20. Sóciograma das substituições de supervisor na prole 1 do grupo de Assu. A seta indica a direção em que ocorreu a troca e sua largura indica quantas vezes ocorreu a troca (→: 1 vez; →: 2 vezes; →: ≥ 3 vezes). (casal reprodutor: BRU e BET; machos adultos: BTV, BON, BRE; fêmeas adultas: BTN e BRC; juvenis: BIB e BNT).

❖ **Assu - Prole 2**

Na segunda prole, a participação individual também variou ao longo do desenvolvimento dos infantes. O macho adulto BON foi o membro que mais contribuiu na supervisão dos infantes dessa prole, seguido do macho reprodutor BET (Figura 19). O outro macho adulto BRE que teve uma participação expressiva na supervisão da primeira prole teve uma frequência de participação menor nessa prole apesar de no transporte dos infantes ter aumentando sua participação em relação à primeira prole. A participação da fêmea reprodutora BRU nessa prole diminuiu e a juvenil BAR mesmo apresentando a menor participação no transporte dos infantes, obteve uma frequência similar à de outros ajudantes na supervisão dos infantes. O membro que menos participou da supervisão dos infantes foi o sub-adulto BNT.

A troca de posto de supervisor dos infantes (Figura 21) revela que também nessa prole os reprodutores evitaram trocar seu posto com as fêmeas adultas. Os membros que substituíram os reprodutores na supervisão dos infantes foram os machos adultos BON e BRE e os sub-adultos BIB e BNT. Em algumas situações em que uma fêmea adulta supervisionava um infante, o infante subia no dorso dela ou os reprodutores e demais membros que não outra fêmea adulta, se aproximavam e substituíam a posição de supervisor.

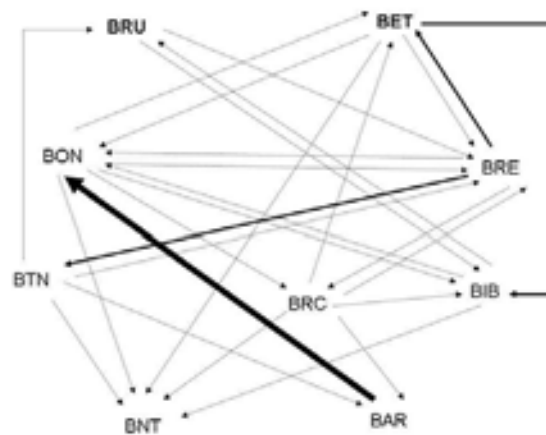


Figura 21. Sóciograma das substituições de supervisor da prole 2 do grupo de Assu. A seta indica a direção em que ocorreu a troca e sua largura indica quantas vezes ocorreu a troca (→: 1 vez; →: 2 vezes; →: ≥ 3 vezes). (casal reprodutor: BRU e BET; machos adultos: BON, BRE; fêmeas adultas: BTN e BRC; sub-adultos: BIB e BNT; juvenil: BAR).

❖ **Jundiaí**

Neste grupo, nas duas semanas em que foi registrado o comportamento de supervisoa dos infantes, a sub-adulta INS foi a que mais contribuiu com 52,3 % do total de registros seguida do macho reprodutor ITM com 30,7% do total de registros (Figura 22). A mãe dos infantes foi o membro do grupo que menos contribuiu para a supervisão dos filhotes.

A substituição do posto de supervisor neste grupo só ocorreu com as sub-adultas IRC e INS e com a fêmea reprodutora ISM como mostra a figura 23. O macho reprodutor ITN e o macho adulto IVN não tiveram seu posto de supervisor substituído por outro membro do grupo.

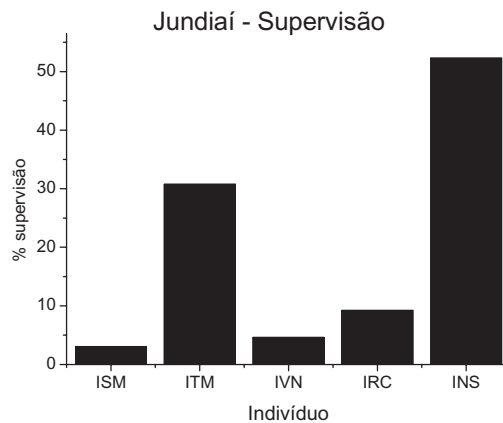


Figura 22. Participação individual total dos indivíduos na supervisão dos infantes do grupo de Jundiaí.

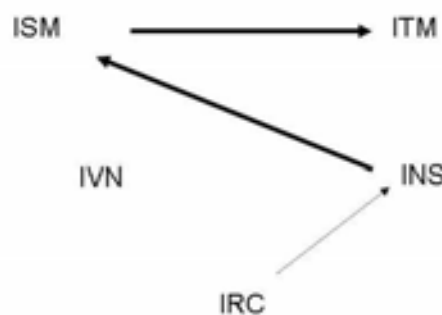


Figura 23. Sóciograma das substituições de supervisor da prole do grupo de Jundiaí. A seta indica a direção em que ocorreu a troca e sua largura indica quantas vezes ocorreu a troca (→: 1 vez; →: 2 vezes). (casal reprodutor: ISM e ITM; macho adulto: IVN; fêmeas sub-adultas: IRC e INS).

5. 3. Proximidade dos cuidadores em relação aos infantes

❖ Assu - Prole 1

Além do transporte e supervisão dos infantes, a proximidade dos cuidadores em relação aos infantes foi registrada como parte do cuidado à prole. Os indivíduos que se localizavam num raio de 2 metros de distância ao infante foram registrados como próximos do mesmo. O primeiro registro de proximidade foi na 3ª semana de vida do filhote.

Os membros mais próximos aos infantes também diferiram ao longo do desenvolvimento (Figura 24). O pai (BET) ficou mais próximo a eles no primeiro mês de vida, diminuindo sua frequência à medida que os infantes foram se desenvolvendo. Também no primeiro mês, o macho adulto BTV esteve mais próximo aos infantes, não apresentando registros no segundo mês, quando foi registrada sua emigração. Os outros dois machos adultos do grupo (BON e BRE) tiveram um percentual similar ao pai, porém os indivíduos com maior frequência de proximidade aos infantes no total foram os juvenis BIB e BNT (Figura 25).

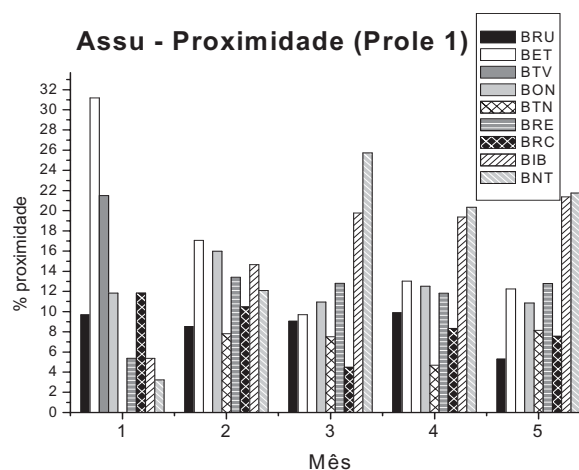


Figura 24. Prole 1 do grupo de Assu. Participação individual na proximidade aos infantes do 1º ao 5º mês de vida.

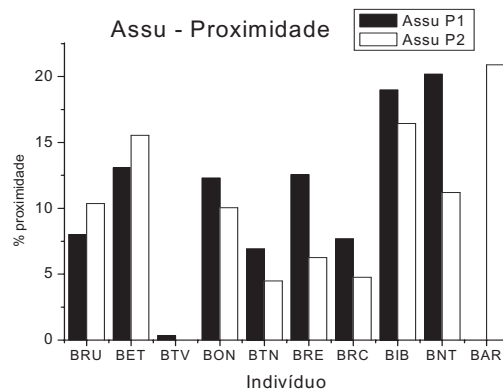


Figura 25. Participação individual total na fase da infância nas duas proles estudadas do grupo de Assu.

❖ **Assu - Prole 2**

Assim como na primeira prole observada, a proximidade começou a ser registrada na 3ª semana de vida dos filhotes e os membros do grupo diferiram na frequência de proximidade em relação aos infantes ao longo do desenvolvimento (Figura 26).

Dentre os adultos do grupo, o pai (BET) foi o mais próximo seguido da mãe (BRU) e do macho adulto BON. Outro macho adulto com frequência elevada de proximidade comparada às fêmeas adultas do grupo foi BRE, apesar do registro de seu desaparecimento do grupo no quinto mês de vida dos infantes. No total dos registros, o membro mais próximo aos infantes foi a juvenil BAR (Figura 25), seguida dos sub-adultos BIB e BNT. O sub-adulto BNT por ter se machucado no início do quarto mês de vida dos infantes, ficou afastado das atividades diárias do grupo durante 2 semanas, reduzindo desta forma sua proximidade aos infantes.

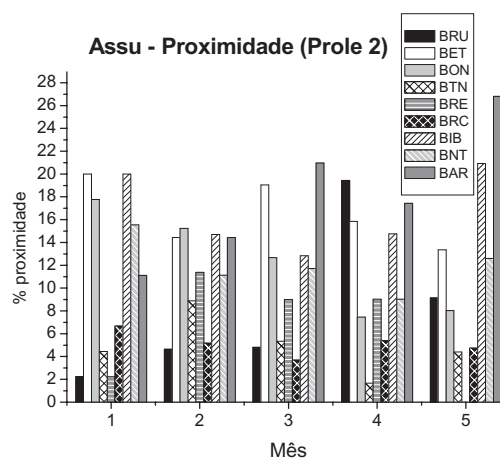


Figura 26. Prole 2 do grupo de Assu. Participação individual na proximidade aos infantes do 1º ao 5º mês de vida.

❖ **Jundiáí**

O primeiro registro de proximidade foi na 4ª semana de vida do filhote. Ao longo do desenvolvimento dos infantes, ocorreram mudanças na identidade dos membros mais próximos aos infantes (Figura 27A). No primeiro mês de vida dos filhotes, a sub-adulta INS foi a mais próxima seguida do pai dos infantes. No 2º mês o macho adulto IVN e os juvenis ITL e ISB aumentaram sua proximidade; o pai e a sub-adulta INS permaneceram próximos, enquanto a mãe e a outra sub-adulta diminuíram sua proximidade. Do terceiro mês até o final da infância, os mais próximos aos infantes foram o juvenil ITL e a sub-adulta INS. A juvenil ISB também ficou próxima, mas em uma menor frequência quando comparada com seu irmão gêmeo.

No percentual total de cada membro do grupo social, os mais próximos são o juvenil ITL, a sub-adulta INS e a juvenil ISB, que são os principais parceiros de brincadeira social com os infantes, além do macho adulto IVN (Figura 27B).

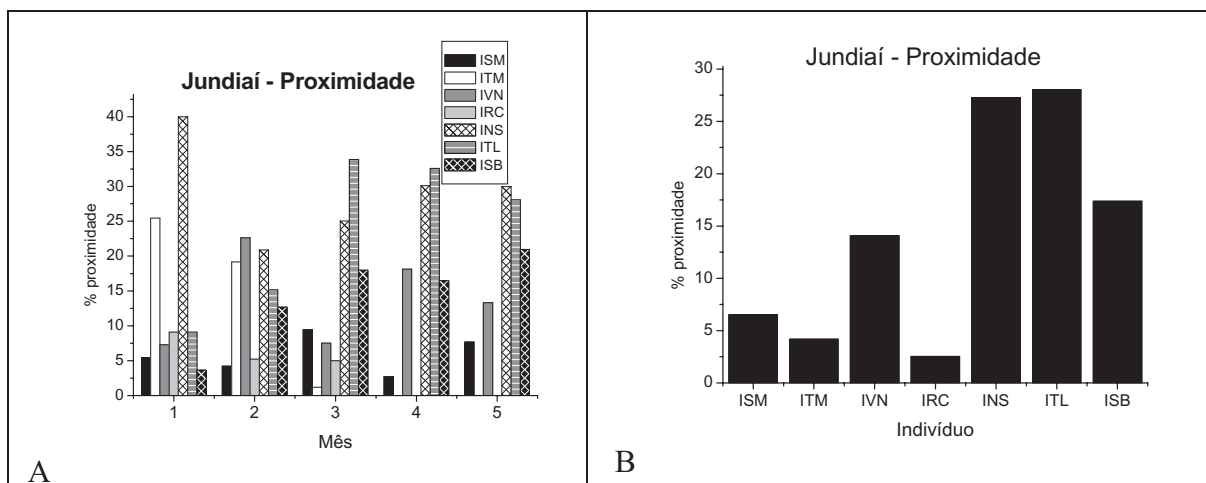


Figura 27. Prole do grupo de Jundiáí. A. Proximidade aos infantes do 1º ao 5º mês de vida. B. Participação individual total na proximidade aos infantes.

5.4. Transferência de alimento

❖ **Assu - Prole 1**

O início da ingestão de alimentos sólidos foi registrado na 5ª semana de vida, através da transferência de alimentos dos adultos para os infantes. Ao longo do estudo, houve variações na frequência dos registros de transferência de alimento, sendo dados

agrupados por mês com diferença significativa entre os meses 2 e 3 ($\chi^2 = 5,52$; g. l = 1; $p = 0,018$) e 3 e 4 ($\chi^2 = 3,68$; g. l = 1; $p = 0,05$) (Figura 28A).

A comparação geral entre transferência com oferta do alimento (transferência ativa) e sem oferta do alimento (roubo, tentativa de roubo e transferência passiva) segundo o teste U de Mann-Whitney, revela diferença significativa entre ambas ($U = 110,5$; $p = 0,022$), sendo a transferência sem oferta significativamente maior que a com oferta de alimento (Figura 28C).

Os tipos de transferência de alimento registrados ao longo do desenvolvimento dos infantes até a fase final da infância foram de 4 tipos: transferência ativa ($n = 19$), roubo ($n = 20$), tentativa de roubo ($n = 9$) e transferência passiva ($n = 74$), sendo a transferência passiva a mais freqüente (Figura 28D). Segundo o teste de Kruskal-Wallis existe diferença significativa entre esses 4 tipos de transferência de alimento ($H = 17,14$; $p = 0,000$). O teste a posteriori U de Mann-Whitney revela que existe diferença significativa entre tentativa de roubo e transferência passiva ($U = 89$; $p = 0,000$), entre roubo e transferência passiva ($U = 111,5$; $p = 0,001$) e entre transferência ativa e transferência passiva ($U = 128,5$; $p = 0,009$). Só não foi observada diferença significativa entre transferência ativa e roubo do alimento.

Os tipos de alimentos transferidos foram inseto, goma, fruto, outra presa animal e item não identificado, sendo a maior ocorrência de transferência de insetos (Figura 28E). Através do teste de Kruskal-Wallis foi observada diferença significativa entre os tipos de alimentos registrados no estudo ($H = 56,05$; $p = 0,000$). O teste a posteriori U de Mann-Whitney mostrou diferenças significativas entre inseto e goma ($U = 53,5$; $p = 0,000$), inseto e fruto ($U = 65,5$; $p = 0,000$), inseto e outra presa animal ($U = 46,5$; $p = 0,000$) e inseto e item não identificado ($U = 46,5$; $p = 0,000$).

Um outro aspecto analisado em relação à transferência de alimento foi o ambiente em que tal comportamento ocorreu. Como o grupo de Assu tem uma área de uso formada por 2 tipos de ambiente, um de caatinga e outro denominado pomar por conter diversas árvores frutíferas, é relevante comparar esses 2 ambientes para ver em que contexto ocorreu mais o provisionamento dos infantes. De acordo com o teste U de Mann-Whitney, o ambiente de caatinga foi o que teve significativamente mais ocorrência de transferência de alimento ($U = 81,5$; $p = 0,000$) (Figura 28F).

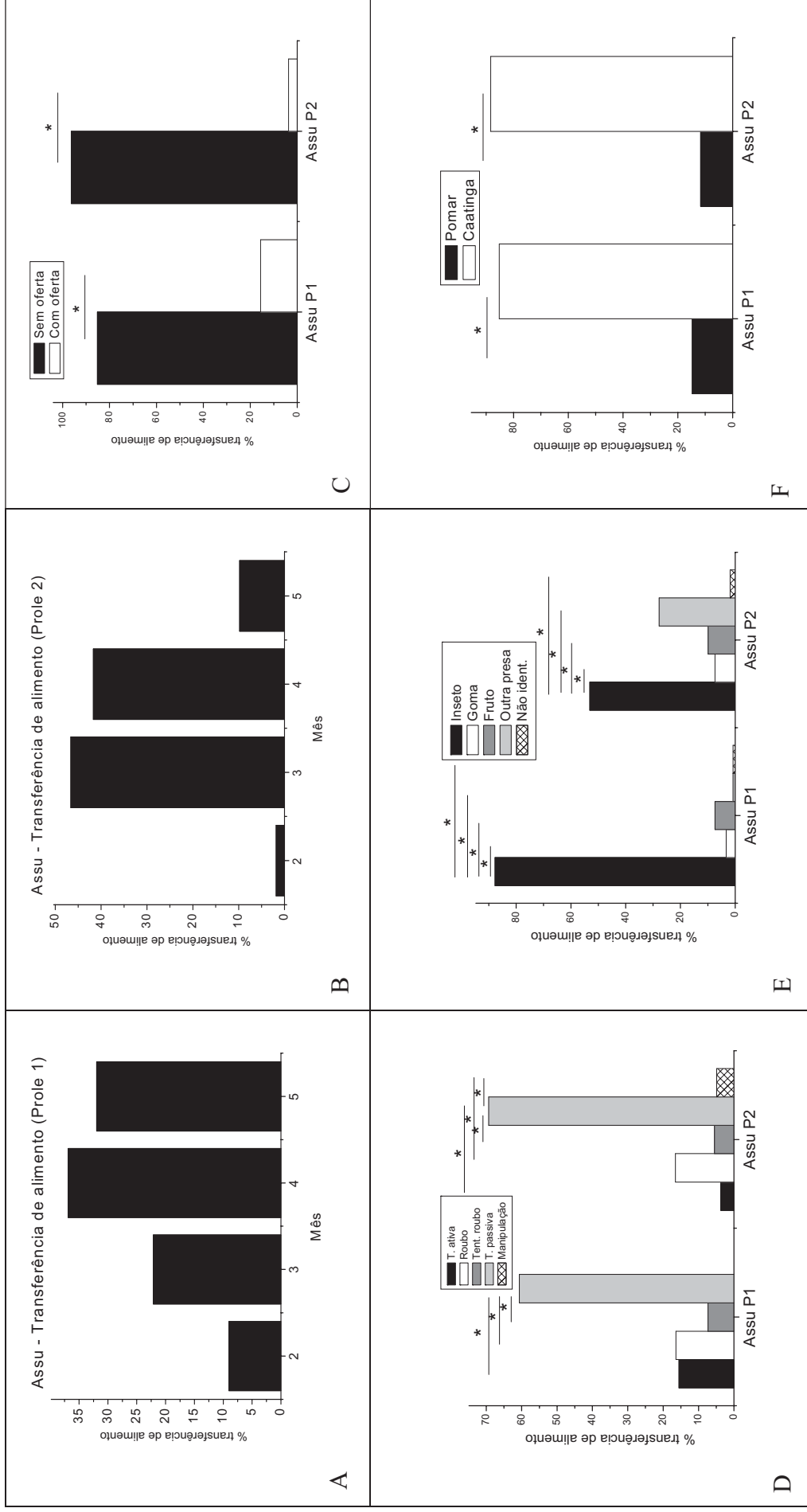


Figura 28. Transferência de alimento no grupo de Assu. A. Prole 1 ao longo do desenvolvimento. B. Prole 2 ao longo do desenvolvimento. C. Tipos gerais de transferência de alimento nas duas proles estudadas. D. Classificação dos tipos de transferência de alimento ocorridos nas duas proles estudadas. E. Tipos de alimento envolvidos nas transferências. F. Ambientes em que ocorreram as transferências de alimento nas duas proles estudadas.

❖ **Assu - Prole 2**

A primeira ocorrência de transferência de alimento foi registrada na 7^a semana de vida dos gêmeos. Nessa prole também houve registro de transferência ativa do alimento, mas em menor proporção em relação à primeira prole. Os dados foram agrupados por mês e segundo o teste do qui-quadrado, houve diferença significativa entre os meses 2 e 3 ($\chi^2 = 29,99$; g. l = 1; p = 0,000) e 4 e 5 ($\chi^2 = 7,84$; g. l = 1; p = 0,005) (Figura 28B).

O mesmo padrão apresentado pela primeira prole em relação à comparação geral entre transferência com oferta (transferência ativa) e sem oferta do alimento (roubo, tentativa de roubo, transferência passiva e manipulação) se fez presente nessa prole, sendo a transferência sem oferta do alimento significativamente mais freqüente (U = 104; p = 0,001) (Figura 28C).

Os tipos de transferência de alimento registrados ao longo do desenvolvimento dos infantes nessa prole foram: transferência ativa (n = 6), roubo (n = 27), tentativa de roubo (n = 6), transferência passiva (n = 116) e manipulação do alimento (n = 8). A manipulação do alimento registrada nessa prole ocorreu em contexto de forma passiva, em que o infante pegou o alimento, manipulou, mas não conseguiu se alimentar do item. O teste de Kruskal-Wallis apresentou diferença significativa entre os tipos de transferência de alimento (H = 21,79; p = 0,000). O teste a posteriori U de Mann-Whitney mostrou diferenças entre transferência ativa e transferência passiva (U = 124,00; p = 0,005), roubo e manipulação (U = 147,00; p = 0,025), tentativa de roubo e transferência passiva (U = 117,00; p = 0,003) e transferência passiva e manipulação (U = 99,00; p = 0,000) (Figura 28D).

Os tipos de alimentos transferidos foram inseto, goma, fruto, outra presa animal (caracol e lagartixa) e item não identificado, sendo a maior ocorrência de transferência de insetos, como na primeira prole (Figura 28E). Através do teste de Kruskal-Wallis foi observada diferença significativa entre os tipos de alimentos transferidos (H = 18,33; p = 0,001). O teste a posteriori U de Mann-Whitney mostrou diferenças significativas entre inseto e goma (U = 115,00; p = 0,002), inseto e fruto (U = 135,00; p = 0,012), inseto e outra presa animal (U = 130,00; p = 0,008) e inseto e item não identificado (U = 92,00 p = 0,000). O teste U de Mann-Whitney mostra diferença significativa entre áreas de caatinga e pomar (U = 141,5; p = 0,018), apresentando o mesmo padrão encontrado na primeira prole (Figura 28F).

❖ **Jundiáí**

Nesse grupo, a transferência de alimento teve início na 7^a semana de vida dos infantes. Os dados foram agrupados por mês e pelo teste do qui-quadrado, não foi encontrada nenhuma diferença significativa nas freqüências de transferência de alimento entre os meses (Figura 29A).

Os tipos de transferências de alimento registrados ao longo do desenvolvimento dos infantes até a fase final da infância foram de 3 tipos: roubo (n = 8), tentativa de roubo (n = 3), e transferência passiva (n = 20) (Figura 29B). Segundo o teste de Kruskal-Wallis houve diferença significativa entre esses 3 tipos de transferência de alimento (H = 8,4; p = 0,015). O teste a posteriori U de Mann-Whitney apresentou diferença significativa entre tentativa de roubo e transferência passiva (U = 53,5; p = 0,000) e entre roubo e transferência passiva (U = 75,0; p = 0,045).

Os tipos de alimentos transferidos foram inseto, goma e fruto, sendo mais freqüente a transferência de insetos, assim como nas proles do grupo de Assu (Figura 29C). Através do teste de Kruskal-Wallis foi observada diferença significativa entre os tipos de alimentos transferidos (H = 23,17; p = 0,000). O teste a posteriori U de Mann-Whitney mostrou diferenças significativas entre inseto e goma (U = 41,0; p = 0,001) e inseto e fruto (U = 24,0; p = 0,000).

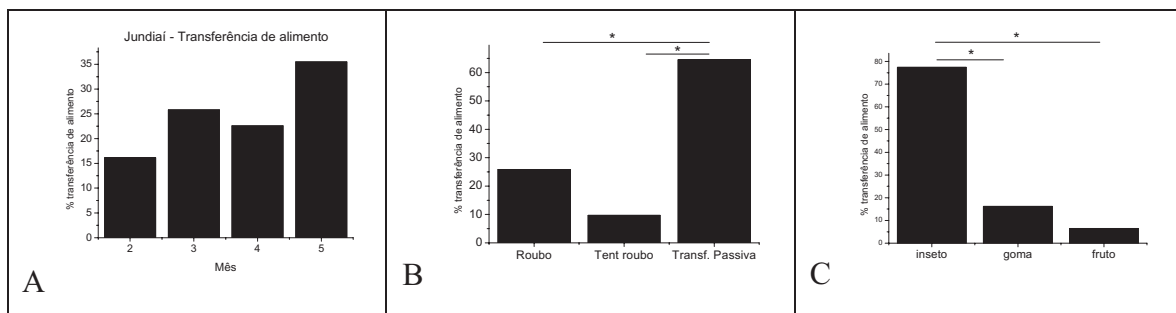


Figura 29. Transferência de alimento no grupo de Jundiáí. A. Ao longo do desenvolvimento dos infantes. B. Classificação dos tipos de transferência ocorridos na infância. C. Tipos de alimento envolvidos nas transferências de alimento.

5.4.1. Participação individual nas transferências de alimento

❖ Assu - Prole 1

Como os demais comportamentos observados nesse trabalho, o provisionamento dos infantes com alimento sólido foi realizado por todos os indivíduos, quando os infantes começaram a ingerir alimentos sólidos.

A transferência de alimento apresentou um padrão semelhante ao transporte e supervisão, havendo variações ao longo da infância na identidade do membro envolvido no provisionamento do infante. Assim como no transporte e na supervisão, o indivíduo que mais participou no provisionamento dos infantes dessa prole foi o pai (BET). Os machos adultos do grupo BON e BRE também participaram ativamente, como mostra a figura 30. Os indivíduos que transferiram menos alimento para os infantes foram o juvenil BNT e a fêmea reprodutora BRU, respectivamente. As fêmeas adultas BTN e BRC, assim como a juvenil BIB tiveram frequência semelhante nas transferências de alimento. Diferenças significativas no perfil individual só foram encontradas entre o macho reprodutor (BET) e o macho adulto BON com a fêmea reprodutora (BRU) e com o juvenil BNT, como mostram os seguintes valores obtidos pelo teste do qui-quadrado: BET e BRU ($\chi^2 = 7,41$; g.l = 1; p = 0,006), BON e BRU ($\chi^2 = 5,82$; g.l = 1; p = 0,015), BET e BNT ($\chi^2 = 6,12$; g.l = 1; p = 0,013) e BON e BNT ($\chi^2 = 4,80$; g.l = 1; p = 0,028).

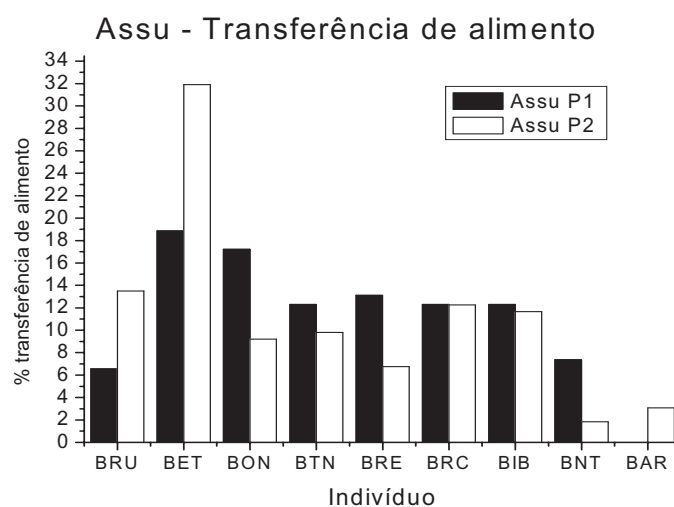


Figura 30. Grupo de Assu. Participação individual total nos episódios de transferências de alimento ao longo do desenvolvimento dos infantes nas duas proles estudadas.

❖ Assu - Prole 2

A participação individual ao longo das semanas também variou e mais uma vez o indivíduo que mais contribuiu no provisionamento dos infantes foi o pai (BET), com valores bem mais elevados do que na primeira prole estudada. Os membros do grupo que menos contribuíram com a transferência de alimento foram o sub-adulto BNT e a juvenil BAR (Figura 30), apesar da mudança de faixa etária nessa prole. Alguns dos animais que participaram mais na primeira prole como os machos adultos BON e BRE, reduziram sua participação na segunda prole, o que talvez tenha implicado no aumento da participação da fêmea reprodutora juntamente com o macho reprodutor. O teste do qui-quadrado mostrou diferenças significativas entre o macho reprodutor e todos os demais membros do grupo (anexos), entre reprodutora e o macho adulto BRE ($\chi^2 = 3,66$; g.l = 1; p = 0,05), reprodutora e o sub-adulto BNT ($\chi^2 = 14,44$; g.l = 1; p = 0,000), reprodutora e a juvenil BAR ($\chi^2 = 10,70$; g.l = 1; p = 0,001) e entre os ajudantes (BON, BTN, BRE, BRC e BIB) comparados com o sub-adulto BNT e os ajudantes (BON, BTN, BRC e BIB) comparados com a juvenil BAR (anexos).

❖ Jundiáí

Nessa prole, só foi observada transferência de alimento por parte dos reprodutores e em bem menor proporção, do macho subordinado IVN e da sub-adulta INS para os infantes. A outra sub-adulta (IRC) não participou de nenhum episódio enquanto esteve no grupo. O membro que mais participou foi o macho adulto IVN com 54,83% dos registros de transferência (Figura 31).

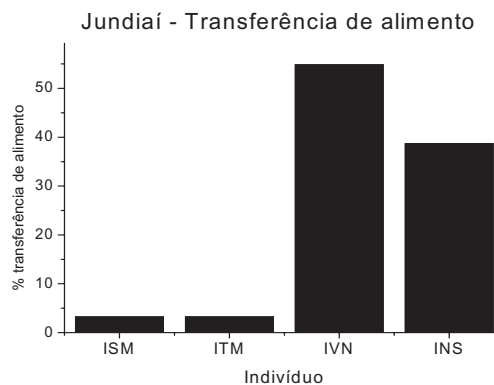


Figura 31. Grupo de Jundiáí. Participação individual total nos episódios de transferências de alimento ao longo do desenvolvimento dos infantes.

5.4.2. Evolução de cada tipo de transferência de alimento ao longo da infância e participação individual em cada mês do desenvolvimento dos infantes

❖ **Assu - Prole 1**

A frequência dos tipos de transferência de alimento registrada neste estudo na fase da infância da 1ª prole é retratada na figura 32. Em cada mês, os tipos de transferência de alimento variaram e pelo teste do qui-quadrado dentro de cada mês houve diferença significativa no 3º mês entre transferência ativa e roubo ($\chi^2= 4,47$; g. l = 1; p = 0,034), no 4º mês entre transferência ativa e passiva ($\chi^2= 21,78$; g. l = 1; p = 0,000) e entre roubo e transferência passiva ($\chi^2= 21,78$; g. l = 1; p = 0,000) e no 5º mês entre transferência ativa e roubo ($\chi^2= 10,06$; g. l = 1; p = 0,001), transferência ativa e passiva ($\chi^2= 13,30$; g. l = 1; p = 0,000), roubo e tentativa de roubo ($\chi^2= 5,22$; g. l = 1; p = 0,022) e entre tentativa de roubo e transferência passiva ($\chi^2= 8,03$; g. l = 1; p = 0,004).

Os tipos de transferência de alimento variaram também entre os meses e pelo teste do qui-quadrado houve diferença significativa entre um mês e outro somente para transferência passiva (entre 2º e 3º ($\chi^2= 6,56$; g. l = 1; p = 0,010), entre 3º e 4º ($\chi^2= 7,62$; g. l = 1; p = 0,005) e entre 4º e 5º ($\chi^2= 4,74$; g. l = 1; p = 0,029)). Nos demais tipos só houve diferença pelo mesmo teste para a transferência ativa entre o 3º e 5º mês ($\chi^2= 4,47$; g. l = 1; p = 0,034), para o roubo entre o 3º e 5º mês ($\chi^2= 10,06$; g. l = 1; p = 0,001).

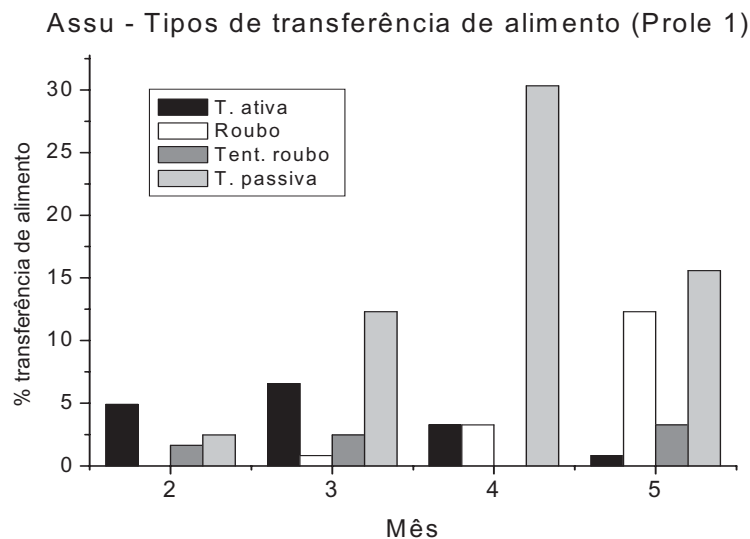


Figura 32. Prole 1 do grupo de Assu. Tipos de transferência de alimento em cada mês da fase da infância.

Analisando a participação individual em cada mês, observamos que no 2º mês cinco indivíduos do grupo contribuíram no provisionamento dos infantes e destes somente a juvenil BIB não transferiu ativamente o alimento (Figura 33A). O pai dos infantes (BET) e a fêmea adulta BRC só apresentaram transferência ativa do alimento. Os três indivíduos que apresentaram dois tipos de transferência de alimento, não tiveram diferença significativa entre um tipo e outro segundo o teste do qui-quadrado. A maior participação nesse mês foi do macho adulto BON e da juvenil BIB, ambos com aproximadamente 27% de participação total.

No 3º mês houve uma participação geral do grupo nas transferências de alimento (Figura 33B). A mãe (BRU) e a fêmea adulta BRC apresentaram participação somente na transferência passiva. O pai, a fêmea adulta BTN, o macho adulto BRE e a juvenil BIB apresentaram dois tipos de transferência, sendo ativa e passiva pelo pai e pelas duas fêmeas e ativa e tentativa de roubo pelo macho adulto. O teste do qui-quadrado mostra que houve diferença significativa entre as transferências ativa e passiva apresentadas pelo pai ($\chi^2= 3,70$; g. l = 1; p = 0,05) e pela juvenil BIB ($\chi^2= 13,23$; g. l = 1; p = 0,000), sendo a ativa em maior frequência pelo pai e a passiva em maior frequência pela juvenil. Os indivíduos que apresentaram três tipos de transferência de alimento foram o macho adulto BON (transferência ativa, roubo e transferência passiva) e o juvenil BNT (transferência ativa, tentativa de roubo e transferência passiva), porém sem diferença significativa entre os tipos segundo o teste do qui-quadrado. A maior participação total nesse mês foi da juvenil BIB com aproximadamente 26% dos registros.

No 4º mês a participação geral do grupo se manteve (Figura 33C). Os indivíduos que apresentaram apenas um tipo de transferência de alimento (transferência passiva) foram o pai e os adultos BTN e BRE. Os demais membros do grupo apresentaram dois tipos de transferência de alimento. O teste do qui-quadrado mostra que houve diferença significativa entre transferências ativa e passiva apresentadas pelos adultos BON ($\chi^2= 4,44$; g. l = 1; p = 0,034) e BRC ($\chi^2= 12,09$; g. l = 1; p = 0,000) e pela juvenil BIB ($\chi^2= 3,99$; g. l = 1; p = 0,045) e também entre roubo e transferência passiva apresentados pelo juvenil BNT ($\chi^2= 3,99$; g. l = 1; p = 0,045), sendo a transferência passiva o tipo com frequência mais elevada. O indivíduo com maior participação nesse mês foi a fêmea adulta BRC com aproximadamente 20% dos registros.

No último mês da fase da infância, apenas os juvenis não participaram no provisionamento da infante BAR (Figura 33D). A mãe só esteve envolvida em episódios de roubo. Os indivíduos que apresentaram dois tipos de transferência de alimento foram os adultos BON (roubo e transferência passiva) e BTN (transferências ativa e passiva). Os demais indivíduos (pai e os adultos BRE e BRC) apresentaram três tipos de transferência de alimento (roubo, tentativa de roubo e transferência passiva). Segundo o teste do qui-quadrado houve diferença significativa entre roubo e tentativa de roubo apresentados pelo pai ($\chi^2 = 9,24$; g. l = 1; $p = 0,002$) e pelo macho adulto BRE ($\chi^2 = 4,61$; g. l = 1; $p = 0,031$), com roubo em maior frequência; entre roubo e transferência passiva apresentados pelos machos adultos BON ($\chi^2 = 9,16$; g. l = 1; $p = 0,002$) e BRE ($\chi^2 = 4,61$; g. l = 1; $p = 0,031$), sendo as frequências mais elevadas de transferência passiva por BON e de roubo por BRE e entre transferências ativa e passiva apresentadas pela adulta BTN ($\chi^2 = 6,84$; g. l = 1; $p = 0,008$), com transferência passiva em maior frequência. O indivíduo com maior participação nesse mês foi o pai com aproximadamente 38% dos registros.

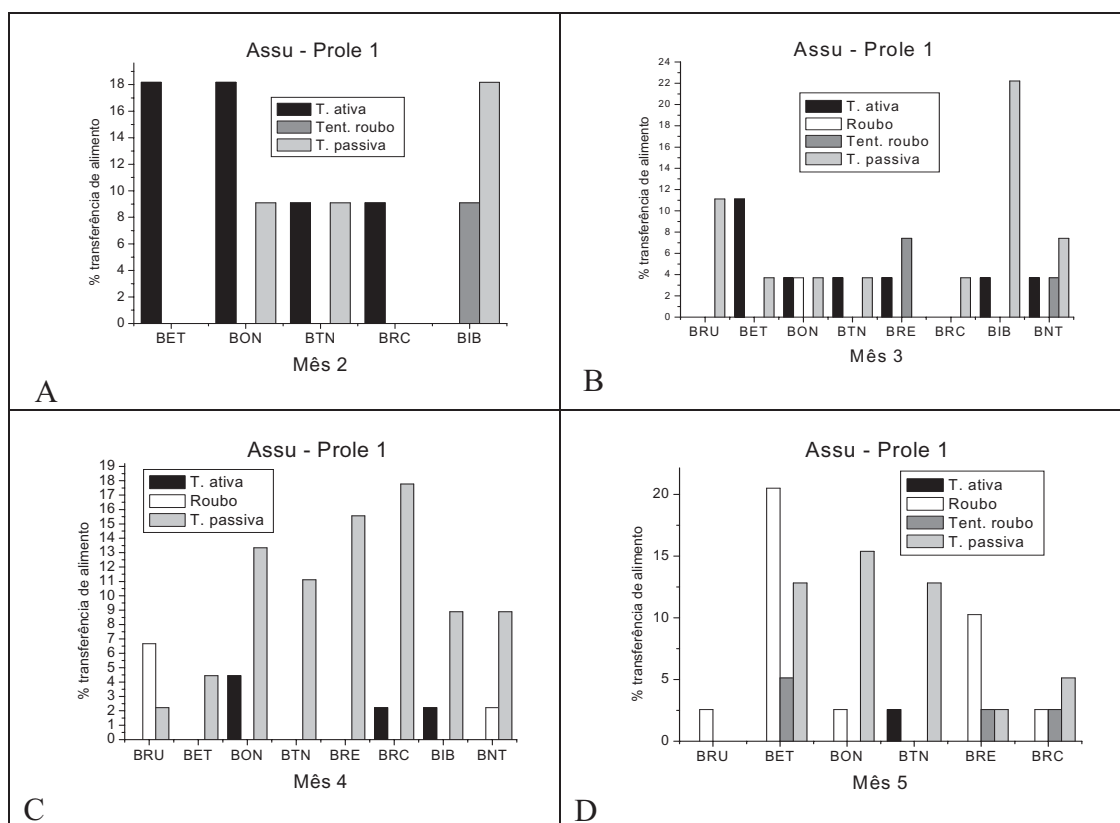


Figura 33. Indivíduos com participação nos diferentes tipos de transferência de alimento na prole 1 do grupo de Assu. A. No 2º mês da infância. B. No 3º mês da infância. C. No 4º mês da infância. D. No 5º mês da infância.

❖ **Assu - Prole 2**

Nessa prole, a frequência dos tipos de transferência de alimento que ocorreram ao longo da infância é retratada na Figura 34. Os tipos de transferência variaram em cada mês e o teste do qui-quadrado mostra que houve diferença significativa no 3º mês entre transferência passiva e os tipos: transferência ativa ($\chi^2 = 22,45$; g. l = 1; p = 0,000), roubo ($\chi^2 = 22,45$; g. l = 1; p = 0,000), tentativa de roubo ($\chi^2 = 20,86$; g. l = 1; p = 0,000) e manipulação ($\chi^2 = 14,28$; g. l = 1; p = 0,000), com a transferência passiva em maior frequência; no 4º mês entre transferência passiva e os tipos: transferência ativa ($\chi^2 = 27,55$; g. l = 1; p = 0,000), roubo ($\chi^2 = 17,00$; g. l = 1; p = 0,000) e tentativa de roubo ($\chi^2 = 29,19$; g. l = 1; p = 0,000), com a transferência passiva em maior frequência e entre os tipos roubo e tentativa de roubo ($\chi^2 = 3,85$; g. l = 1; p = 0,049), com o roubo em maior frequência e no 5º mês entre transferência passiva e os tipos: roubo ($\chi^2 = 6,36$; g. l = 1; p = 0,011) e tentativa de roubo ($\chi^2 = 10,01$; g. l = 1; p = 0,001).

Entre um mês e outro um mesmo tipo de transferência de alimento também variou e o teste do qui-quadrado mostra que houve diferença significativa para o roubo entre o 3º e 4º mês ($\chi^2 = 3,85$; g. l = 1; p = 0,049) e para a transferência passiva entre o 2º e o 3º mês ($\chi^2 = 24,14$; g. l = 1; p = 0,000) e o 4º e 5º mês ($\chi^2 = 9,91$; g. l = 1; p = 0,001).

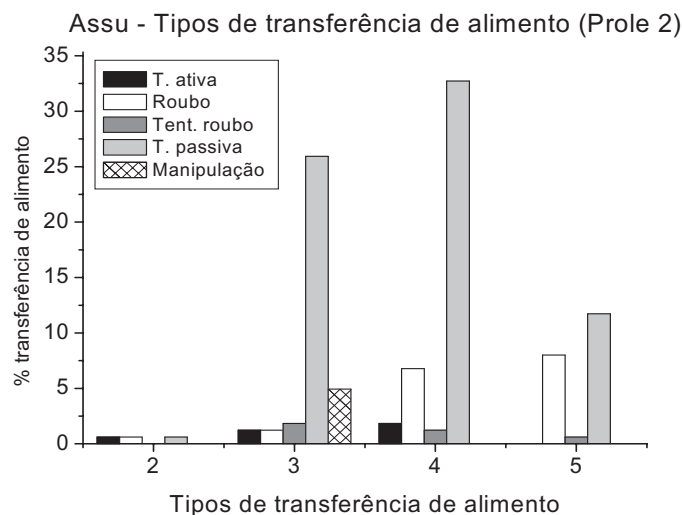


Figura 34. Prole 2 do grupo de Assu. Tipos de transferência de alimento em cada mês da fase da infância.

A participação dos indivíduos em cada mês nos diferentes tipos de transferência de alimento foi variável. No 2º mês apenas o pai contribuiu no provisionamento dos infantes

(Figura 35A) e com igual frequência nos três tipos de transferência de alimento (transferências ativa e passiva e roubo).

No 3º mês, todos, exceto a juvenil BAR, tiveram participação nas transferências de alimento (Figura 35B). Os indivíduos que apresentaram apenas um tipo de transferência de alimento foram o pai (BET), o macho adulto BRE e o sub-adulto BNT com a transferência passiva e o macho adulto BON com a transferência ativa. A fêmea adulta BRC esteve envolvida em episódios de transferência passiva e manipulação em igual frequência e os que apresentaram três tipos de transferência de alimento foram a mãe (BRU) (roubo, tentativa de roubo e transferência passiva), a fêmea adulta BTN (tentativa de roubo, transferência passiva e manipulação) e a sub-adulta BIB (transferências ativa e passiva e manipulação). O teste do qui-quadrado mostra que houve diferença significativa entre transferência passiva e manipulação apresentadas pela fêmea adulta BTN ($\chi^2 = 6,26$; g. l = 1; $p = 0,012$), entre transferência passiva e os tipos: transferência ativa ($\chi^2 = 9,55$; g. l = 1; $p = 0,001$) e manipulação ($\chi^2 = 3,98$; g. l = 1; $p = 0,045$) apresentadas pela sub-adulta BIB. A maior contribuição nas transferências de alimento nesse mês foram do pai e da sub-adulta BIB com aproximadamente 21% dos registros, cada um.

No 4º mês, a juvenil BAR inicia sua participação nos episódios de transferência de alimento e o sub-adulto BNT passa a não ter mais envolvimento nos registros (Figura 35C). A fêmea adulta BTN e a juvenil BAR só participaram das transferências passivas. Os machos adultos BON e BRE e a sub-adulta BIB participaram dos roubos e das transferências passivas. A participação em três tipos de transferência de alimento só foi registrada para a mãe (roubo, tentativa de roubo e transferência passiva) e para o pai e a fêmea adulta BRC (transferências ativa e passiva e roubo). O teste do qui-quadrado mostra diferença significativa entre roubo e transferência passiva apresentadas pelos machos adultos BON ($\chi^2 = 10,69$; g. l = 1; $p = 0,001$) e BRE ($\chi^2 = 5,18$; g. l = 1; $p = 0,022$) e pelo pai ($\chi^2 = 18,56$; g. l = 1; $p = 0,000$) e entre tentativa de roubo e transferência passiva apresentadas pela mãe ($\chi^2 = 4,03$; g. l = 1; $p = 0,044$) e pelo pai ($\chi^2 = 15,53$; g. l = 1; $p = 0,000$), com predominância da transferência passiva. O indivíduo com maior participação nas transferências de alimento nesse mês foi o pai com aproximadamente 33% dos registros.

O 5º mês não teve a participação do macho adulto BRE, que desapareceu do grupo no início do mês, nem do sub-adulto BNT (Figura 35D). A juvenil BAR só apresentou envolvimento nos episódios de roubo. A mãe, o pai, os adultos BON e BRC e a sub-adulta BIB participaram dos roubos e das transferências passivas e a fêmea adulta BTN das

tentativas de roubo e das transferências passivas. Segundo o teste do qui-quadrado houve diferença significativa somente entre roubo e transferência passiva apresentada pela fêmea adulta BRC ($\chi^2= 5,45$; g. l = 1; p = 0,019).

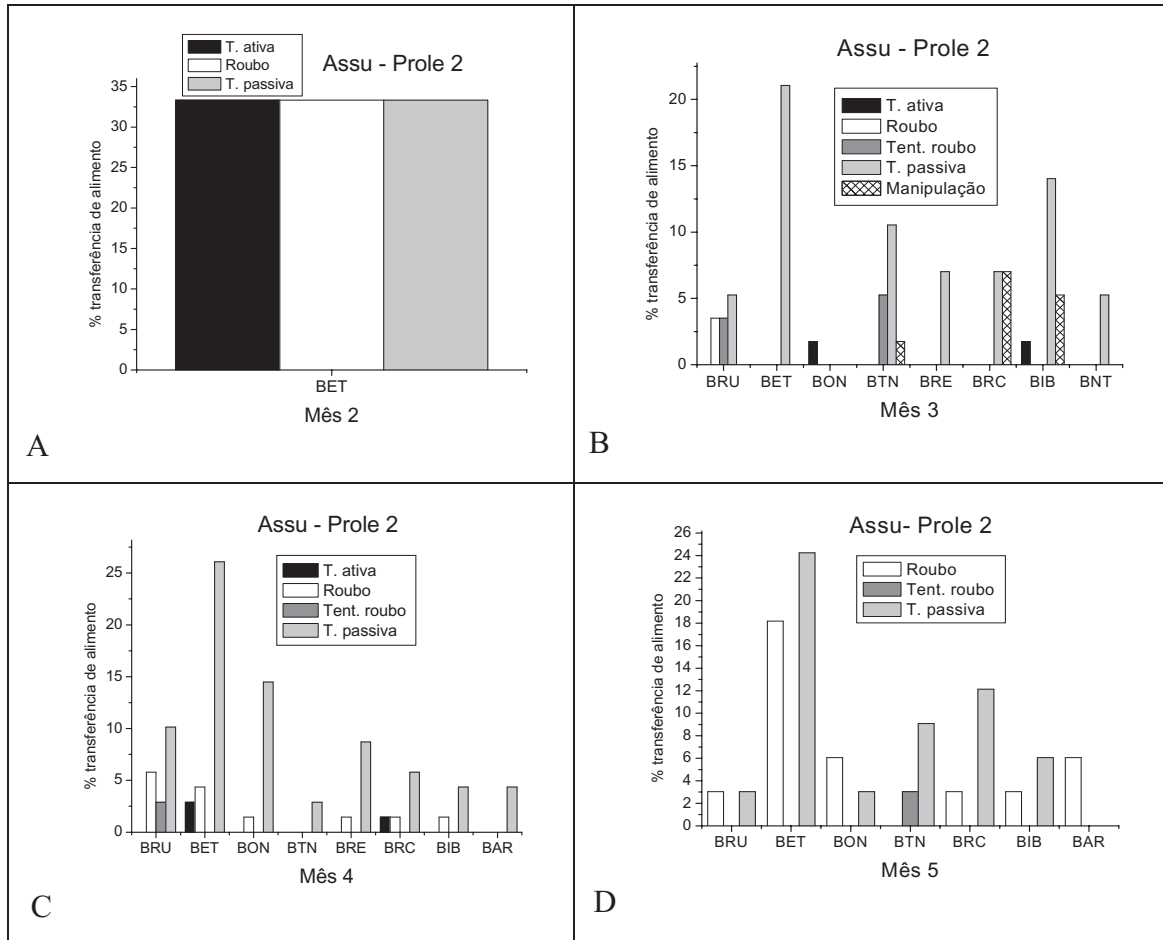


Figura 35. Indivíduos com participação nos diferentes tipos de transferência de alimento na prole 2 do grupo de Assu. A. No 2º mês da infância. B. No 3º mês da infância. C. No 4º mês da infância. D. No 5º mês da infância.

❖ Jundiá

A figura 36 mostra a ocorrência dos diferentes tipos de transferência de alimento ao longo da infância nessa prole. No 2º e 3º mês somente foram registradas transferências passivas e no 4º e 5º mês ocorreram roubos, tentativas de roubo e transferências passivas. O teste do qui-quadrado mostra que houve diferença significativa no 4º mês entre transferência passiva e os tipos roubo e tentativa de roubo ($\chi^2= 8,60$; g. l = 1; p = 0,003), com transferência passiva apresentando maior frequência e no 5º mês entre roubo e os

tipos tentativa de roubo e transferência passiva ($\chi^2 = 8,96$; g. l = 1; p = 0,002), com predominância do roubo.

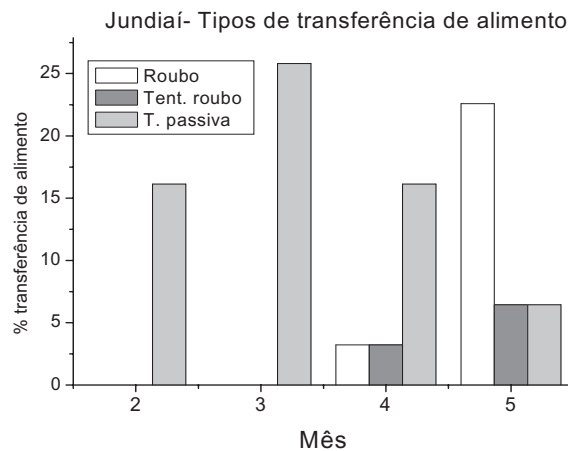


Figura 36. Prole do grupo de Jundiá. Tipos de transferência de alimento em cada mês da fase da infância.

A participação dos indivíduos do grupo nos diferentes tipos de transferência de alimento ao longo da infância é retratada na figura 38. No 2º mês apenas o macho adulto IVN e a sub-adulta INS tiveram envolvimento no provisionamento dos infantes, o qual foi feito de forma passiva (Figura 37A). O indivíduo com maior participação nesse mês foi o macho adulto IVN com 60% dos registros.

No 3º mês além do macho adulto IVN e da sub-adulta INS, os reprodutores (ISM e ITM) tiveram participação nas transferências de alimento (Figura 37B). O único tipo de transferência de alimento registrado foi a transferência passiva. Nesse mês o membro do grupo com participação mais elevada foi a sub-adulta INS com 50% dos registros.

No 4º mês, os reprodutores não tiveram participação nas transferências de alimento (o pai desapareceu do grupo ainda no 3º mês) e somente os dois indivíduos que vinham participando desde o início das transferências de alimento estiveram envolvidos nos episódios registrados (Figura 37C). O macho adulto IVN participou de episódios de roubo e transferência passiva e a sub-adulta INS de tentativa de roubo e transferência passiva. O teste do qui-quadrado revela que houve diferença entre roubo e transferência passiva apresentados pelo macho adulto IVN ($\chi^2 = 53,33$; g. l = 1; p = 0,000). Nesse mês, IVN foi novamente o indivíduo com maior contribuição nas transferências de alimento, com aproximadamente 83% dos registros.

No último mês da infância, somente o macho adulto IVN e a sub-adulta INS se envolveram nos episódios de transferência de alimento registrados (Figura 37D). Os tipos

de transferência de alimento registrados para IVN foram o roubo e transferência passiva e para INS o roubo e a tentativa de roubo. Segundo o teste do qui-quadrado, houve diferença significativa entre roubo e transferência passiva apresentados pelo adulto IVN ($\chi^2 = 6,06$; g. l = 1; p = 0,013). Com aproximadamente 54% dos registros, o macho adulto IVN foi o indivíduo com frequência de transferência de alimento mais elevada.

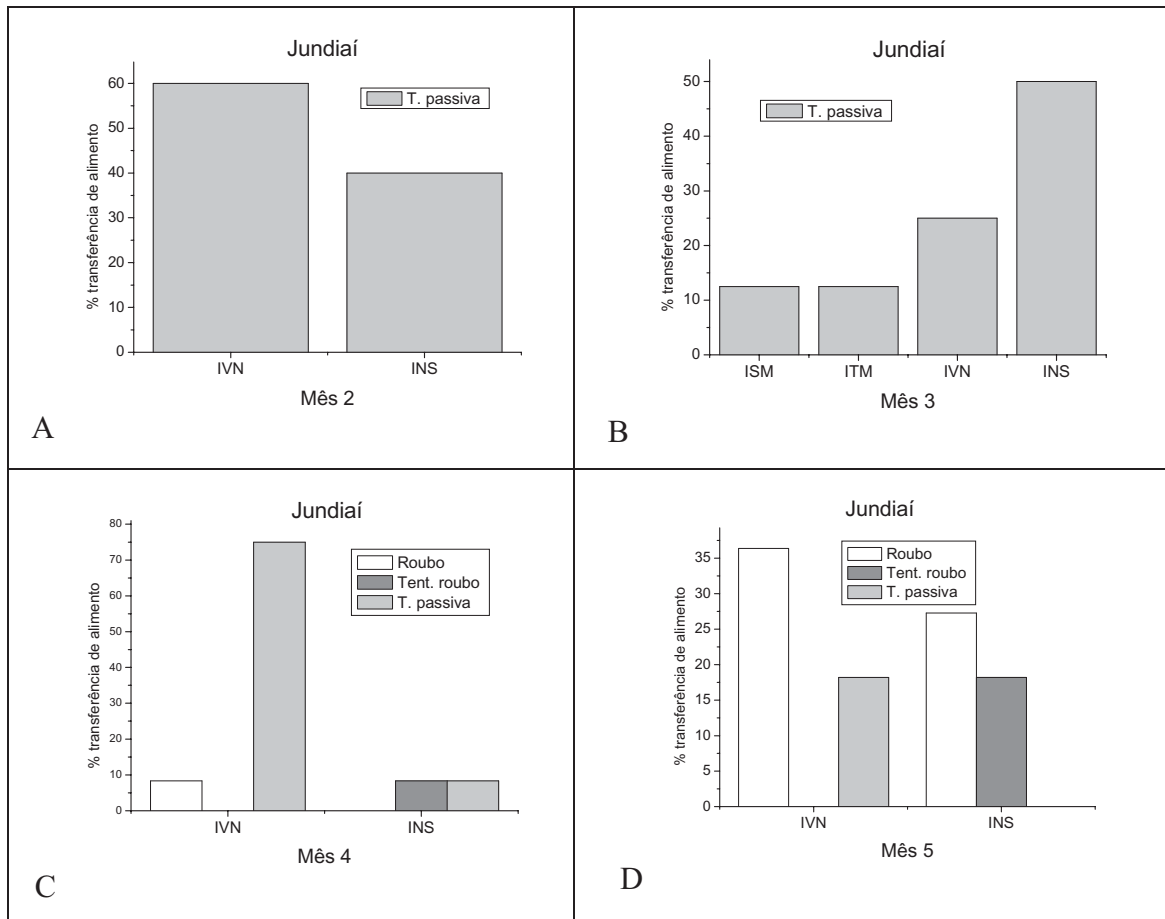


Figura 37. Indivíduos com participação nos diferentes tipos de transferência de alimento na prole do grupo de Jundiá. A. No 2º mês da infância. B. No 3º mês da infância. C. No 4º mês da infância. D. No 5º mês da infância.

6. DISCUSSÃO



6.1. Transporte dos infantes

Os aspectos do cuidado à prole observados neste estudo apresentaram algumas diferenças, provavelmente relacionadas ao ambiente e estrutura social dos grupos. Os filhotes estiveram sempre no dorso dos cuidadores nas duas primeiras semanas de vida, porém esse período se prolongou por mais uma semana no grupo de Jundiaí. À medida que os infantes vão se desenvolvendo, a frequência do transporte vai diminuindo (Arruda, Yamamoto & Bueno, 1986; Yamamoto, 1993; Albuquerque, 1994; 1999), sendo consideravelmente baixa no 3º mês de vida.

No presente estudo, analisamos a frequência do transporte aliada ao comportamento do filhote e assim como Albuquerque (1999), traçamos um perfil de desenvolvimento para cada prole. Duas proles (1ª do grupo de Assu e a do grupo de Jundiaí) se assemelharam ao conjunto de semanas obtido por Albuquerque (1999). A segunda prole do grupo de Assu foi a mais dependente em relação ao transporte e alguns fatores podem ter contribuído para isso, como o período seco e a maior dependência, em particular, de um dos infantes. No período seco, foi registrado um maior deslocamento do grupo na área de uso à procura de alimento e os infantes não conseguiam acompanhar o grupo com a mesma velocidade, implicando assim no transporte prolongado dos infantes da segunda prole. Nessa prole, um dos gêmeos foi transportado até a 13ª semana e o outro até a 14ª semana.

A transição do cuidado intensivo para a independência do infante se dá com a diminuição da necessidade de transporte até a fase em que o animal se encontra completamente independente dos cuidadores para se locomover e está apto a seguir suas atividades individuais e sociais dentro do grupo. Segundo Chalmers & Locke-Haydon (1986), o desenvolvimento social do infante é flexível, podendo ser retardado pelas condições do ambiente social em que ele se desenvolve.

O primeiro mês de vida dos filhotes das três proles estudadas marcou o início da independência dos infantes, com a saída espontânea do dorso do cuidador. A exploração do ambiente, a brincadeira social e o recebimento de catação surgiram no desenvolvimento dos infantes entre o primeiro e o segundo mês de vida, sendo aspectos importantes para o desenvolvimento motor e social dos filhotes (Yamamoto, 1993). A brincadeira social é uma das principais atividades dos infantes (Albuquerque & Arruda, 1997), com o gêmeo sendo o principal parceiro de brincadeira (Yamamoto, 1993).

A outra forma de interação entre os infantes e os demais membros do grupo se dá na dinâmica das transferências de alimento. É um comportamento que surge cedo no desenvolvimento do filhote (2º mês), como forma de antecipar o desmame e incluir outros itens alimentares na dieta do animal (Brown, Almond & van Bergen, 2004), e é observado até a fase juvenil do animal. A marcação de cheiro e fazer catação, também são formas de interação entre os membros do grupo e neste estudo, por parte dos infantes, tiveram início no 3º mês de vida.

O surgimento de tais comportamentos indica o término da dependência total dos infantes em relação aos cuidadores e marca o início do desenvolvimento de suas habilidades sociais, que são importantes componentes da vida adulta (Albuquerque & Arruda, 1997).

Os sagüis apresentam um sistema de reprodução cooperativa, no qual, além dos pais, os indivíduos que não reproduzem ajudam no cuidado dos infantes (Emlen, 1997; Tardif, 1997). Em ambas as proles do grupo de Assu, todos os membros participaram do transporte dos infantes, sendo que os juvenis tiveram uma frequência bem menor em relação aos indivíduos mais velhos como já foi observado em outros estudos (Ferrari, 1992; Albuquerque, 1994, 1999; Digby, 1995a; Santos *et al*, 1997; Yamamoto & Box, 1997). Como as duas proles foram acompanhadas em seqüência, foi possível a observação da participação no transporte de indivíduos que tiveram mudança de faixa etária. Os juvenis BIB e BNT, da primeira prole, transportaram mais os infantes quando se tornaram sub-adultos. A única juvenil da segunda prole ajudou mais no transporte quando comparada com os gêmeos juvenis da primeira prole. Yamamoto e Box (1997) sugerem que ajudantes de prole de filhote único se envolvem mais do que ajudantes de prole de gêmeos, pois os gêmeos gastam mais tempo em atividades relacionadas a eles próprios, longe de seus pais do que filhote único, que não tem o irmão gêmeo para interagir em tais atividades. Na única prole observada do grupo de Jundiá, apenas os dois juvenis não foram observados em nenhum momento transportando filhote.

Além da idade, outros fatores podem influenciar a dinâmica do cuidado à prole, como o sexo do ajudante (Rylands, 1986; Ferrari, 1992; Yamamoto & Box, 1997; Albuquerque, 1999), o tipo de ambiente em que se encontra o grupo e o tamanho da área de uso do grupo. Em relação ao sexo, os machos têm frequência maior de acesso aos filhotes (Albuquerque, 1999; Ross & MacLarnon, 2000; Ziegler, Wegner, Carlson, Lazaro-

Perea & Snowdon, 2000; Kostan & Snowdon, 2002). O ambiente de caatinga e a maior área de uso do grupo de Assu podem ter contribuído para a participação de todos os membros desse grupo no transporte dos infantes, ao contrário do grupo de Jundiá que ocupava uma área bem inferior à utilizada pelo outro grupo.

A distribuição do cuidado no grupo social pode variar entre uma prole e outra. A mãe, o pai e os ajudantes podem aumentar ou diminuir sua participação no cuidado dos filhotes em resposta às condições ecológicas ou mesmo em função da organização social do grupo (Locke-Haydon & Chalmers, 1983; Albuquerque, 1994; 1999).

Em *Callithrix jacchus*, a variação no comportamento dos pais pode estar relacionada com o tamanho do grupo social como mostram alguns estudos (Locke-Haydon & Chalmers, 1983; Rothe, Koenig, Radespiel & Juenemann, 1993; Santos *et al*, 1997) e também com a estabilidade das interações sociais no grupo (de Souza, 1999). Em *Saguinus oedipus* (Tardif *et al*, 1990) e em *Leontopithecus rosalia* (Santos *et al*, 1997), a mudança no comportamento dos reprodutores também pode variar com o tamanho do grupo social.

O grupo de Assu e o grupo de Jundiá podem ser classificados como grande e pequeno, respectivamente. O primeiro era composto por sete ajudantes e o segundo por três ajudantes, além dos reprodutores. Levando-se em consideração o tamanho do grupo como fator que pode influenciar a participação dos pais no transporte dos filhotes, analisaremos a contribuição individual nas proles estudadas.

No grupo maior, o nosso resultado difere do de outros estudos (Locke-Haydon & Chalmers, 1983; Rothe *et al*, 1993; Santos *et al*, 1997), pois o pai não reduziu sua participação em virtude do grande número de ajudantes e foi o principal responsável pelo transporte dos filhotes. No grupo menor, o pai e o adulto IVN tiveram participação semelhante e foram os indivíduos que mais contribuíram no transporte dos infantes. Este resultado se assemelha aos encontrados por Albuquerque (1999), Santos e colaboradores (1997) e Hattori (2004) e além da espécie em estudo, em outras espécies de calitriquídeos, a participação dos pais de grupos pequenos também é maior que a dos pais de grupos com muitos ajudantes (*Saguinus oedipus*: Tardif *et al*, 1990; Price, 1992a; *Leontopithecus*: Santos *et al*, 1997).

Em relação à mãe, no grupo de Assu, ela foi a segunda principal carregadora dos filhotes na primeira prole e reduziu sua participação na segunda prole. Nessa segunda prole, houve um aumento expressivo na participação do macho subordinado BON, mas ainda assim a fêmea reprodutora permaneceu entre os três principais responsáveis pelo transporte dos infantes. A mãe dos filhotes do grupo de Jundiá também apresentou o mesmo padrão da mãe do grupo de Assu na segunda prole.

A participação das mães no transporte dos filhotes também está associada à amamentação. A lactação, em geral, é de responsabilidade única da mãe e o tempo gasto na alimentação dos filhotes independe de variáveis demográficas como o tamanho do grupo (Santos *et al*, 1997). Analisando os registros em que o filhote estava em posição de amamentação nas três proles podemos verificar que na primeira prole do grupo de Assu, a frequência que a mãe ficou com os filhotes em posição de amamentação não diferiu daquela em que ela ficou com os infantes no dorso. Com a emigração do macho adulto BTV, que tinha participação elevada no cuidado dessa prole, a mãe passou a ficar mais tempo com seus filhotes e por isso tal perfil tenha ocorrido. Além de alimentar os infantes, ela tinha que protegê-los de possíveis predadores e de potenciais competidores, controlando desta forma, o acesso ao filhote.

Na prole seguinte, a frequência dos filhotes em posição de amamentação foi significativamente maior do que no dorso da mãe, sendo nesse caso a amamentação o principal fator de permanência da mãe com os filhotes. Na prole do grupo de Jundiá, o padrão em questão foi igual ao da segunda prole do grupo de Assu, pois mais de 97% do tempo em que a mãe esteve com seus filhotes foi em contexto de amamentação.

Comparando a participação paterna e materna nos calitriquídeos, alguns autores afirmam que durante o período total de ocorrência do transporte, os pais participam mais que as mães (Arruda *et al*, 1986; Yamamoto, 1993; Kostan & Snowdon, 2002; Schardin & Anzenberger, 2003; Hattori, 2004). Durante todo o período de dependência do infante, o macho reprodutor de *C. jacchus* apresenta uma elevada frequência relativa de transporte (Yamamoto, 1993; Yamamoto, Box, Albuquerque & Arruda, 1996). Também, a maior participação do pai é registrada em várias outras espécies (*C. flaviceps*: Ferrari, 1992; *C. kuhli*, *C. geoffroyi*, Santos *et al*, 1997), *Leontopithecus* (*L. rosalia*, *L. chrysomelas* e *L. chrysopygus*: Santos *et al*, 1997) e *Saguinus* (*S. labiatus*: Pryce, 1988; *S. mystax*: Heymann, 1990; *S. oedipus*: Kostan & Snowdon, 2002).

Outros estudos, porém, mostram que a fêmea reprodutora apresenta uma intensa participação no transporte dos infantes, onde raramente o pai transporta mais que ela (Albuquerque, 1994; Souza, 1999). Souza (1999) estudou três proles de um grupo de *C. jacchus* selvagem, sendo duas de filhote único e uma de gêmeos. Nas proles de filhote único, o grupo apresentava instabilidade nas interações sociais e a mãe foi a principal responsável pelo transporte do infante, como forma de garantir a sobrevivência da prole. Na prole de gêmeos, com a estabilidade das interações sociais ou com o fortalecimento da ligação do casal reprodutor, o pai foi o membro com maior contribuição no transporte dos infantes. No estudo de Hattori (2004) com duas proles de filhote único, o pai contribuiu mais no transporte do filhote em relação aos demais membros do grupo. O autor sugere que a baixa frequência no transporte dos infantes realizado pela mãe pode estar relacionada com a ausência de ajudantes fêmeas na composição do grupo, não existindo, nesta condição, competição entre fêmeas pela oportunidade reprodutiva. No grupo de Jundiaí, onde existia apenas fêmeas sub-adultas e uma juvenil (que não participou do cuidado aos infantes), esta explicação é plausível visto que fêmeas sub-adultas não devem ainda apresentar nenhuma ameaça ao posto reprodutivo do grupo.

As mães são capazes de estimar as taxas de cuidado à prole no grupo em geral, e de acordo com isso, aumentam ou diminuem seu esforço no transporte dos filhotes (Santos *et al*, 1997). Um estudo experimental, no qual houve a separação de um dos reprodutores do grupo familiar (Arruda *et al*, 1986), ocorreu a compensação por parte do parceiro (a) reprodutor (a) no comportamento de transporte dos infantes. Situação semelhante ocorreu no presente estudo, no grupo de Jundiaí, uma vez que o macho reprodutor desapareceu do grupo juntamente com um infante e a fêmea reprodutora passou a participar mais no transporte e ficou mais próxima do infante sobrevivente.

A participação dos indivíduos varia ao longo do tempo (Ferrari, 1992, Albuquerque, 1999; Hattori, 2004) e a maioria dos membros do grupo tem acesso aos infantes logo após o nascimento (Oliveira, Lopes, Alonso & Yamamoto, 1999, Hattori, 2004). No nosso estudo, na segunda prole do grupo de Assu, apenas a fêmea adulta BTN e o macho sub-adulto BNT não tiveram acesso aos filhotes no dia do nascimento (Derlan Angelim, comunicação pessoal, 26/10/06). Ao contrário, no grupo de Jundiaí, logo após o nascimento, somente os reprodutores e o macho adulto IVN tiveram acesso aos infantes. O controle de acesso ao filhote seria exercido apenas pela mãe (Arruda *et al*, 1986; Tardif,

1997), pela mãe e pai (Albuquerque, 1999) e pela mãe, pai e ajudantes (Snowdon, 1996). Albuquerque (1999) sugere que os reprodutores seriam os responsáveis pela variação no cuidado, controlando o acesso ao filhote de acordo com o papel social de cada ajudante dentro do grupo e que o envolvimento dos ajudantes se deve à competição pelo transporte.

Nas proles do grupo de Assu, houve mais restrição ao acesso do infante pelas fêmeas adultas, como observado no estudo de Albuquerque (1999), tendo sido observadas em várias ocasiões ameaça ou mesmo agressão por parte dos reprodutores e dos machos adultos. A adulta BTN foi a fêmea que mais recebeu agressão por tentar pegar o filhote e transportá-lo, sendo também ameaçada quando se aproximava, tanto pelos reprodutores quanto pelo macho adulto BON. BRC, a outra fêmea adulta do grupo, também recebeu ameaças e agressões, porém em menor proporção, pelo macho reprodutor e pelo macho adulto BRE.

Este acesso restrito às fêmeas adultas seria uma estratégia preventiva para evitar o infanticídio, uma vez que elas representam uma ameaça ao posto reprodutivo (Albuquerque, 1999). A saída de fêmeas do grupo é um resultado da competição reprodutiva, seja através da tentativa de reprodução partilhada (Emlen, 1997) ou da substituição da fêmea reprodutora (Digby, 1995a; Lazaro-Perea, Castro, Harrison, Araújo, Arruda & Snowdon, 2000). Neste estudo também foi registrada a saída de fêmeas, sendo duas adultas e uma sub-adulta (grupo de Assu e grupo de Jundiáí, respectivamente).

As duas fêmeas adultas que saíram do grupo de Assu foram as mesmas que sofreram ameaças e agressões durante todo o período de estudo. Isto pode ser um reflexo da intensa tentativa de reprodução partilhada, pois em diversos encontros agonísticos com grupos vizinhos foram observadas cópulas entre estas fêmeas com machos desses grupos. Nossos dados podem ser comparados com os de um estudo com quatro grupos de *C. jacchus* caracterizados como monogâmicos, onde as fêmeas dominantes eram as únicas que copulavam com o macho residente e as fêmeas subordinadas copulavam com machos de outros grupos quando ocorriam encontros entre grupos (Arruda, Araújo, Sousa, Albuquerque, Albuquerque & Yamamoto, 2005). Durante os encontros, passado o tempo de elevada interação agonística, as fêmeas subordinadas interagiam com os machos subordinados do grupo vizinho e algumas vezes copulavam com eles. Tais estratégias alternativas das subordinadas serviriam para monitorar futuros parceiros sexuais e vagas reprodutivas em outros grupos (Arruda *et al*, 2005). Mesmo não ocorrendo cópulas entre a

fêmea sub-adulta do grupo de Jundiá com machos do grupo vizinho, ela sempre participava dos encontros agonísticos, chegando a passar para a área do grupo oponente em muitas ocasiões. Sua saída do grupo pode ter sido por uma oportunidade futura de reproduzir em um novo grupo.

Além do acesso ao filhote, a frequência de transporte simultâneo e separado dos infantes varia de acordo com a identidade do cuidador, sendo o transporte simultâneo o predominante nos principais responsáveis por esta forma de cuidado no grupo. Albuquerque (1994) sugere que as possíveis razões para a tendência dos principais cuidadores carregarem mais os filhotes simultaneamente são a competição e a otimização do gasto de tempo e energia com a atividade. O tamanho do grupo também é um fator que pode influenciar nesse padrão do carregar, com grupos maiores carregando mais os filhotes separadamente (Box, 1977; Price, 1992a) do que grupos pequenos. Nossos resultados seguem o que foi encontrado por esses autores, mas nem sempre isto ocorre, como no estudo de Albuquerque (1994). O transporte separado dos gêmeos pode ser uma estratégia dos indivíduos de grupos grandes para minimizar o efeito da perda de peso. Nos grupos pequenos, com o número reduzido de ajudantes, a tendência é o transporte simultâneo dos gêmeos como forma de compensar a ausência de outros cuidadores.

A prole de gêmeos é particularmente custosa para a mãe e, nas espécies de primatas em que não existe o cuidado cooperativo ou a ajuda das fêmeas do grupo, este custo é ainda maior. Um estudo com uma prole gemelar em *Ateles belzebuth belzebuth* selvagem (Link, Palma, Velez & de Luna, 2006) revelou que o tamanho da ninhada teve influência no desenvolvimento físico dos gêmeos e nas estratégias ecológicas da mãe. A mãe ao transportar os filhotes teve seu tempo de descanso aumentado e os de deslocamento e de alimentação reduzidos. Com os recursos limitados da mãe e ainda divididos com os filhotes, os gêmeos apresentaram um atraso no desenvolvimento locomotivo e social, além do tamanho corporal ser menor quando comparados a filhotes únicos. Esta taxa lenta de desenvolvimento pode prolongar o desmame e o intervalo de nascimento, reduzindo a taxa reprodutiva total da mãe.

Assim como na mãe *Ateles belzebuth belzebuth*, a atividade dos calitriquídeos quando estão transportando infantes muda em decorrência do peso adicional, sendo o tempo de descanso maior que o do forrageio e alimentação (Price, 1992c; Digby & Barreto, 1996; Snowdon, 1996, Tardif, 1997; Nascimento, 1997). Verificamos também a

freqüência das atividades dos cuidadores quando estavam transportando os infantes, e o descanso foi maior nas três proles estudadas quando comparado com a locomoção, forrageio (inclui-se alimentação) e atividades sociais (fazer e receber catação). Como ocorre um rodízio entre os cuidadores durante o dia, uma vez que um indivíduo transfere o filhote para outro cuidador, ele tenta compensar o tempo que ficou em descanso com o forrageio, alimentação ou interação social, para desta forma evitar o prejuízo nas suas necessidades nutritivas e de sociabilidade (Nascimento, 1997).

6.2. Supervisão e Proximidade aos infantes

O desenvolvimento progressivo do filhote resulta em um decréscimo da necessidade de transporte. O filhote sagüi nos seus primeiros dias passa o tempo todo agarrado ao pêlo do cuidador e somente a partir da 2ª semana de vida é que consegue a firmeza dos quatro membros e a sustentação do pescoço. Na 3ª semana a coordenação e a locomoção se desenvolvem e o filhote mostra mais autonomia em sua movimentação, saindo sozinho do dorso dos cuidadores e começando a interagir socialmente com o gêmeo (Yamamoto *et al*, 1986).

Com a maturidade motora do infante e a conseqüente redução do seu transporte, os cuidadores se revezam com a finalidade de ajudar em situações em que são solicitados. Como já foi exposto, a supervisão caracteriza-se pela proximidade ativa do cuidador em relação ao infante e inclui a manutenção do foco visual constantemente ou intermitentemente no infante, o acompanhamento dos seus deslocamentos e a resposta imediata e rápida às suas vocalizações seja através do contato físico ou da iniciativa do transporte. A supervisão cessa quando o posto de supervisor é substituído por outro indivíduo ou quando o filhote sobe no dorso de algum cuidador.

Nossos dados revelam que a supervisão acontece somente nos estágios mais precoces, quando o filhote ainda apresenta coordenação motora deficiente e necessita de deslocamento supervisionado. O declínio da supervisão pode estar relacionado com a maturação do infante, que a partir do 3º mês de vida já é totalmente independente do transporte, não necessitando assim, do suporte de um indivíduo mais velho.

As proles do grupo de Assu foram supervisionadas até o início do 3º mês e todos os membros do grupo contribuíram nessa forma de cuidado. O grupo de Judniaí apresentou baixas taxas de supervisão e isso pode ter sido em resposta ao tamanho da área de uso do

grupo. Como o grupo apresentava uma área de uso pequena, os infantes raramente necessitavam de suporte para a locomoção.

A identidade do principal supervisor do grupo de Assu variou de uma prole para a outra, sendo o pai na primeira e o macho adulto BON na segunda. BON teve uma participação bem próxima à do macho reprodutor no transporte dos infantes e talvez por essa intensa participação no transporte, ele tenha sido o principal supervisor nessa prole. A mãe do grupo de Assu na primeira prole aumentou sua participação no 2º mês, após a saída de BTV do grupo, mas teve uma participação bastante reduzida na segunda prole, podendo ser em resposta à intensa ajuda de outros membros do grupo no transporte dos infantes. A mudança de faixa etária nos gêmeos BIB e BNT não implicou no aumento da participação dos dois na supervisão dos infantes da segunda prole. Apenas a sub-adulta BIB aumentou a sua participação na segunda prole. No grupo de Jundiáí, a sub-adulta INS foi a principal responsável pela supervisão dos infantes. Nossos resultados diferem dos obtidos por Hattori (2004). No trabalho desse autor foi encontrada uma relação entre transporte e supervisão, com o pai sendo o principal responsável.

A substituição do posto de supervisor também pode ser analisada no presente estudo. No grupo de Assu, os reprodutores trocaram de posto entre si e preferencialmente com machos, sem distinção de idade. Entre as fêmeas, apenas a sub-adulta BIB substituiu os reprodutores. No grupo de Jundiáí, a fêmea reprodutora só trocou seu posto com o pai dos filhotes e substituiu o posto da sub-adulta INS. Entre os machos supervisores não houve troca de posto.

A proximidade em relação aos demais indivíduos durante toda a infância apresentou um padrão comum nas 3 proles. Os animais juvenis foram na frequência total dos registros os mais próximos dos infantes, seguidos dos sub-adultos. O fato dos mais próximos serem os indivíduos juvenis pode estar relacionado ao comportamento de brincadeira, muito comum entre animais da mesma faixa etária ou de uma faixa etária próxima. A maior proximidade da juvenil BAR da segunda prole no grupo de Assu pode ter sido devido à ausência do irmão gêmeo para as atividades de brincadeira social, sendo desta forma dirigida aos infantes e também dividida com os sub-adultos, pois estes três membros foram os que mais participaram das brincadeiras sociais com os infantes.

No grupo que apresentava fêmeas adultas na sua composição, foram elas que apresentaram as menores frequências na proximidade aos infantes. Isto pode ser um reflexo do controle dos reprodutores em relação aos cuidadores, pois foi observado em algumas situações que tanto o pai quanto a mãe, além dos machos subordinados BON e BRE, afastavam as fêmeas adultas de perto dos infantes. Uma situação que ilustra tal agonismo, foi o afastamento da fêmea adulta BTN por parte do macho reprodutor quando ela iniciava uma interação social (brincadeira social) com os infantes gêmeos da segunda prole.

A fêmea dominante teve uma proximidade maior comparada às duas outras fêmeas adultas porque os infantes ficavam bem próximos a ela em situações de forrageio. Segundo Nicolson (1987), tolerar a proximidade dos infantes durante a alimentação, facilita também o desenvolvimento da alimentação independente. Por isso, em tais situações, os infantes tinham a possibilidade de obter informações sobre quais alimentos comer, oportunidades de aprendizagem, além de eventuais partilhas de alimento.

6.3. Transferência de alimento

No segundo mês de vida inicia a ingestão de alimento sólido pelos filhotes. Nesse período, os infantes estão mais móveis e podem abordar outros membros do grupo e solicitar alimento. Apesar de ainda estarem mamando e não terem desenvolvido habilidade motora para a captura de presas, a mobilidade inicial proporciona aos infantes a oportunidade de determinar quais alimentos receber ao abordar indivíduos que possuem algum tipo de item alimentar (Brown, Almond & van Bergen, 2004).

Neste estudo utilizamos a classificação proposta por Ruiz-Miranda e colaboradores (1999) e de acordo com ela foram registradas transferências de alimento com oferta e sem oferta do possuidor do item alimentar no grupo de Assu e apenas sem oferta no grupo de Jundiaí. Entre as transferências de alimento sem oferta, as quais foram em maior quantidade, podemos destacar a ocorrência do roubo, tentativa de roubo e transferência passiva (nas 3 proles), além da manipulação registrada apenas na prole 2 do grupo de Assu. Hattori (2004) em seu estudo com um grupo de *C. jacchus* selvagem registrou apenas a partilha passiva, o roubo e a tentativa de roubo. Na maioria dos episódios registrados, o primeiro passo foi dado pelo infante através de solicitação vocal. No caso das partilhas ativas, apresentadas pelo grupo que utiliza ambiente de caatinga, o possuidor do alimento

emitia uma vocalização similar à do infante quando este solicitava, mantendo contato visual com o receptor do alimento, como propôs Ferrari (1987).

A presença da oferta de alimento no grupo de Assu foi registrada também por outra pesquisadora em quatro ocasiões (M. D. P. Ribeiro, comunicação pessoal, 14 de março de 2007). Destes episódios, um bastante interessante ocorreu na 9ª semana de vida dos infantes da prole 2 e foi realizado pela fêmea adulta BRC. Essa fêmea capturou dois insetos, ficando com um em cada mão. Vocalizou para um infante próximo ofertando um dos insetos e iniciou a ingestão do outro. Logo em seguida, o outro infante correu em direção à BRC, solicitando o alimento que ela comia e pegou o inseto sem que houvesse a resistência.

Em *C. jacchus*, a oferta de alimento não é uma característica comum e em ambiente natural um episódio foi registrado por Albuquerque (1999) onde o carregador do infante se posicionou de forma que facilitasse o acesso do infante à fonte de goma. No nosso trabalho com o grupo de Assu, a presença de partilha ativa sugere que este tipo de transferência de alimento seja uma característica particular deste grupo, podendo ser também um reflexo das pressões ecológicas do ambiente de caatinga que utilizam.

Alguns estudos apontam a existência da transferência ativa do alimento em outros calitriquídeos, como *Cebuella pygmaea* e *Callimico goeldii* (Feistner & Price, 1991), *Callithrix flaviceps* (Ferrari, 1987, 1992), *Leontopithecus* (*L. chrysomelas*: Feistner & Price, 1990, 1999; Price & Feistner, 1993; Rapaport, 2001; *L. chrysopygus*: Price & Feistner, 1993; Feistner & Price, 2000; *L. rosalia*: Price & Feistner, 1993; Rapaport, 1999, 2001; Ruiz-Miranda *et al*, 1999) e *Saguinus* (*S. bicolor bicolor*: Price & Feistner, 2001; *S. oedipus*: Feistner & Price, 1991, 1999; Roush & Snowdon, 2001), e também em outros primatas, como *Pan troglodytes* (de Waal, 1989; Mitani & Watts, 2001) e *Cebus apella* (de Waal, 2000; Frigaszy, Feuerstein & Mitra, 1997).

Embora tenha ocorrido oferta de alimento, as frequências mais elevadas foram as de transferências de alimento sem oferta, ou seja, aquelas decorrentes da iniciativa do infante. Nesse caso, podemos levar em consideração o sucesso ou não do infante em obter de outro indivíduo o alimento solicitado. Nas 3 proles estudadas, verificamos a ocorrência de transferência de alimento bem sucedida, onde o infante tendo dificuldade (resistência por parte do possuidor do item alimentar) ou não, obteve parte ou todo o alimento visado e

também episódios mal sucedidos, onde o infante mesmo tentando, não obteve sucesso na aquisição do item alimentar. Episódios de transferência mal sucedidos foram mais comuns no último mês da fase da infância, quando os infantes já eram independentes dos cuidadores em relação ao forrageio. Nesta fase do desenvolvimento, a intolerância dos indivíduos mais velhos em dividir o alimento foi mais elevada, apesar de ainda ocorrer intensas solicitações dos infantes.

À medida que os infantes foram se desenvolvendo, ocorreram variações na frequência de alimentos transferidos assim como na natureza das transferências de alimento. O pico da transferência de alimento no grupo de Assu foi no 4º mês de vida dos infantes e no grupo de Jundiaí, no 5º mês de vida. A diferença no pico da transferência ativa apresentada pelo grupo de Assu para a primeira (3º mês) e segunda (4º mês) prole foi em decorrência da frequência mais elevada de transferência de inseto e da maior frequência de participação do pai nesses meses.

O pico da transferência passiva foi no 4º mês para as proles do grupo de Assu e no 3º mês para a prole do grupo de Jundiaí. O último mês da infância foi representado pelo pico do roubo nos dois grupos e o da tentativa de roubo na primeira prole do grupo de Assu e no grupo de Jundiaí, refletindo o completo desenvolvimento motor do infante e a intolerância dos membros em ceder o alimento. A diferença no pico da tentativa de roubo na segunda prole do grupo de Assu, que foi no 3º mês de vida, pode ter sido em decorrência da identidade do possuidor do item alimentar, que no caso foi a fêmea reprodutora e não do estágio de desenvolvimento.

A manipulação de um item alimentar na segunda prole do grupo de Assu foi registrada após a ocorrência ocasional de chuva. Com o substrato da caatinga molhado, fica visível a presença de caracóis entre as pedras no solo. Em janeiro, na 11ª semana de vida dos infantes, havia uma grande quantidade de caracóis no solo e os animais do grupo conseguiam este alimento com muita facilidade. Uma vez que na maioria dos registros, os infantes pegavam o alimento da mão do possuidor de forma passiva sem que este tivesse quebrado a carapaça do animal, o infante por ainda não ter habilidade e força para quebrá-la não ingeria o alimento. No mês de fevereiro (17ª semana), também foram registradas transferências de caracóis para os infantes, porém a maioria foi em contexto de roubo do alimento. Nesta fase do desenvolvimento, os membros do grupo estavam menos tolerantes às solicitações dos infantes, resistindo à transferência de qualquer tipo de item alimentar.

Por serem omnívoros, os sagüis se alimentam de uma variedade de alimentos. Neste estudo registramos a transferência de insetos (maioria da ordem Orthoptera), exsudato (goma), frutas (grupo de Assu: manga - *Mangifera indica*, pinha - *Annona squamosa* L., acerola – *Malpighia glabra* L. e goiaba – *Psidium guajava*; grupo de Jundiaí: manga - *Mangifera indica*, caju - *Anacardium occidentale*, seriguela - *Spondias purpurea*), outra presa (grupo de Assu: lagartixa, caracol, ovo de pássaro) e item não identificado quando não era possível ver o que o animal ingeria. O registro de transferência de ovo de pássaro ocorreu apenas uma vez (14^a semana), quando a fêmea reprodutora pegou um ovo em um ninho de sabiá. Como a folhagem da mangueira estava muito densa e houve perseguição dos membros do grupo para conseguir parte do recurso alimentar, não foi possível identificar a natureza da transferência de alimento para o infante.

Dentre todos os tipos de alimentos transferidos, a maior frequência foi a de insetos. Em populações de calitriquídeos selvagens já estudadas, a presa é frequentemente mais provisionada do que outros tipos de itens (Ruiz-Miranda *et al*, 1999; Passos & Keuroghlian, 1999; Hattori, 2004; Rapaport, 2005). Isto porque a presa tem concentrações de proteínas e lipídios mais elevadas que qualquer fruto ou exsudato e além do seu alto valor nutritivo, a presa é um item difícil de capturar (Rapaport, 2005) devido à imaturidade física (presas são relativamente grandes e “fortes”) e inexperiência do infante (algumas presas requerem prática e habilidade de detecção e captura) (Feistner & Price, 2000).

Rapaport (2005) sugere um outro fator que também pode explicar as diferenças no provisionamento de presas e de frutos e exsudatos: o padrão de distribuição. Muitos dos frutos que os calitriquídeos comem se distribuem no mesmo galho ou se localizam próximas umas das outras, o que permite aos animais jovens a observação do que os animais mais velhos estão comendo e a ingestão do mesmo tipo de alimento, sem contudo ser o mesmo fruto que outro animal ingere. A presa, ao contrário, é encontrada tipicamente como um item único.

Os infantes do presente trabalho foram provisionados com frutas até o final da infância, porém em menor frequência no último mês, e foi observado que nos meses iniciais da ingestão delas, aquelas com a casca mais dura eram mordidas primeiramente pelos animais mais velhos e depois ingeridas pelos infantes. Isto foi observado na transferência das mangas, pinhas e goiabas. A ingestão de pinha pelo grupo era bastante interessante. Os sagüis abriam uma pinha de cada vez e por ser uma fruta muito apreciada

pelo grupo, era bastante disputada. Porém, na maioria das vezes que um infante se aproximava do animal que estava comendo (inclusive da fêmea reprodutora) e solicitava a fruta, ele era bem sucedido em sua aquisição.

A habilidade de adquirir fruto independentemente após um episódio de provisionamento foi registrada por Rapaport (2005) em *Leontopithecus rosalia*. Esta característica pode ser observada no nosso trabalho, pois o infante mesmo demonstrando capacidade de forragear e adquirir seu alimento independentemente, sempre apresentava motivação para se alimentar do item que pertencia a outro animal do grupo, sendo provisionado com fruto após a auto-alimentação (alimentação por conta própria) e vice-versa.

O ambiente misto (caatinga e pomar) utilizado pelo grupo de Assu apresentou variação na frequência de transferência de alimento, sendo a caatinga a área com maior ocorrência. Isso provavelmente está relacionada com a captura de insetos, que é mais freqüente nesta área.

Nos calitriquídeos, mãe, pai e ajudantes podem diferir na frequência em que transferem alimentos para os infantes. A fêmea reprodutora pode engravidar enquanto amamenta a prole anterior, por isso os pais podem ser selecionados a provisionar a prole com alimento sólido se isto permite à sua parceira alocar recursos para a próxima prole (Feistner & Price, 1990). No grupo de Assu, nas duas proles estudadas, o pai foi o principal responsável pelo provisionamento dos infantes. No grupo de Jundiaí, não encontramos o mesmo padrão do grupo de Assu e isto pode ter ocorrido devido ao desaparecimento do pai 3 semanas após o início das transferências de alimento. Dados da prole anterior desse grupo mostram que o pai contribuiu igualmente ao adulto Ivan e tal padrão poderia ter se repetido na prole analisada. Nessa prole, o único macho adulto que permaneceu no grupo foi o membro que mais provisionou os infantes com alimento sólido.

Alguns estudos mostram que os pais transferem alimento para a prole mais freqüentemente que outros membros do grupo (*Saguinus oedipus*: Washabaugh, Snowdon & Ziegler, 2002, Roush & Snowdon, 2001; *Saguinus bicolor bicolor*: Price & Feistner, 2001) e um outro mostra que ambos os pais transferem mais alimento que os irmãos (*Saguinus oedipus*: Price, 1992a). Analisando a contribuição da mãe no provisionamento das proles deste trabalho, verificamos que existiu uma variação na participação da fêmea

reprodutora no grupo de Assu, com maior participação dela na segunda prole em consequência da redução da participação dos ajudantes no provisionamento dos infantes dessa prole. A mãe do grupo de Jundiáí foi a que menos contribuiu no provisionamento do infante e este comportamento pode ter sido um reflexo da intensa participação de dois membros do grupo.

Ao longo da infância, variaram a identidade do provedor de alimento e a frequência de cada um nos diferentes tipos de transferência de alimento. Como registramos a transferência ativa do alimento no grupo de Assu, é relevante dizer que na primeira prole todos os membros, exceto a mãe, realizaram este tipo de transferência e na segunda prole o pai, os adultos BON e BRC e a sub-adulta BIB ofertaram alimento para os infantes. A ausência da mãe nas transferências ativas pode estar relacionada tanto com a resistência dela em transferir alimento a fim de alocar recursos para si durante a nova gestação quanto pelo motivo deste tipo de transferência de alimento não ser padrão para esta espécie. Dentre os membros que participaram da transferência ativa, o pai foi o que participou com maior frequência e estes dados sugerem que os pais calitriquídeos apresentam um papel particularmente importante no provisionamento da prole, pois este comportamento aumenta o crescimento da prole, aumenta as chances de sobrevivência do infante ou precipita o desmame (Brown *et al*, 2004).

O porquê da transferência de alimento para os infantes por parte de outros indivíduos que não os pais ainda não está claro. Os benefícios decorrentes do cuidado propostos para os ajudantes incluem (1) o ganho de experiência no cuidado à prole, aumentando a chance de sucesso em uma reprodução futura; (2) o aumento da chance de herdar a posição de reprodutor, diminuindo a probabilidade de ser expulso do grupo; (3) o ganho de aptidão inclusiva através do cuidado e o aumento das chances de sobrevivência dos parentes; (4) o aumento das chances de ser escolhido como parceiro de acasalamento; (5) o aumento de sua própria sobrevivência com o aumento do tamanho do grupo (Emlen, 1991; Snowdon, 1996; Tardif, 1997).

6.4. Contribuição individual nas diferentes formas de cuidado

A dinâmica do cuidado à prole deve ser analisada em função das características sociais e ecológicas do grupo social em questão. Os grupos estudados apresentaram perfis particulares nas formas de cuidado assim como diferenças na identidade do cuidador. Cada

grupo habitava áreas de clima e vegetação distintos e ambos tinham composição e tamanho diferentes. Todos estes fatores podem ter influenciado diferenças na relação entre as formas de cuidado (transporte, supervisão e transferência de alimento) nos dois grupos.

Hattori (2004) encontrou uma relação direta entre estas três formas de cuidado e todas com o pai sendo o principal responsável. No nosso trabalho, o grupo da caatinga (Assu) apresentou uma relação direta entre a contribuição no transporte e nas transferências de alimento, sendo o principal responsável o pai. Na primeira prole esta relação também foi encontrada com a supervisão, mas na segunda esta forma de cuidado foi a principal de outro indivíduo do grupo, o macho adulto subordinado BON. O grupo da Floresta Atlântica (Jundiaí) também apresentou uma relação direta entre a contribuição no transporte e nas transferências de alimento, sendo o responsável o macho adulto IVN, mas não com a supervisão. A sub-adulta INS é quem foi o membro principal desta forma de cuidado.

Logo, nossos dados sugerem que duas formas de cuidado (transporte e transferência de alimento) apresentam uma forte relação, sendo de responsabilidade maior do pai dos infantes ou de um macho adulto do grupo.

7. CONCLUSÃO



7.1. No sistema de cuidado cooperativo dos sagüis, todos os indivíduos podem participar das diferentes formas de cuidado à prole (transporte, supervisão e transferência de alimento), variando sua intensidade em função da dinâmica social do grupo e do desenvolvimento do filhote. Quando o transporte dos infantes começa a diminuir, a supervisão inicia e cessa quando o filhote já está praticamente independente do transporte. É nessa fase que as atividades individuais e sociais dos infantes começam a se estabelecer.

7.2. Em geral, o pai foi o membro com maior participação em quase todas as formas de cuidado. A idade e o sexo do ajudante tiveram uma relação direta com a intensidade do cuidado à prole, onde os machos adultos apresentaram uma participação mais intensa em relação às fêmeas. Os animais juvenis, apesar de ser a primeira experiência com filhotes, apresentaram interesse em ajudar no cuidado e a presença do irmão gêmeo influenciou a intensidade dessa participação, com animais juvenis sem a companhia do gêmeo participando mais.

7.3. A composição e o tamanho do grupo podem ter sido fatores que influenciaram a contribuição da mãe no cuidado à prole.

7.4. Os membros do grupo podem variar sua proximidade em relação aos infantes ao longo do desenvolvimento. Os infantes se aproximam muitas das vezes de adultos provavelmente para observar seu comportamento de forrageio e assim aprender quais alimentos deve comer e como capturar presas. Os juvenis são os membros mais próximos no total dos registros revelando que são os principais parceiros de atividades sociais dos infantes, como a brincadeira social.

7.5. A transferência de alimento inicia cedo no desenvolvimento dos filhotes como maneira de encorajar a independência nutricional. Todos ou a maioria dos membros do grupo podem participar desta forma de cuidado, porém em intensidade diferente. À medida que o filhote se desenvolve, a tolerância dos cuidadores em partilhar o alimento vai diminuindo. A ocorrência de transferência ativa do alimento no grupo de Assu é relevante por haver poucos registros desse tipo de transferência para esta espécie na literatura. Tais registros podem ser em decorrência das condições ecológicas às quais o grupo estava submetido.

7.6. Os alimentos mais transferidos foram aqueles mais difíceis dos infantes obterem por conta própria e as transferências foram mais freqüentes no ambiente de Caatinga.

7.7. É importante que outros grupos sejam estudados tanto na caatinga quanto em outros tipos de ambiente e com composições diferentes para uma melhor compreensão da dinâmica das transferências de alimento. Além disso, faz-se necessária a realização de outros trabalhos que integrem as fases da infância e juvenil para um melhor entendimento da transição da dependência para a independência do animal.

REFERÊNCIAS

- Alberts, S. C. & Altmann, J. (1995). Preparation and activation: Determinants of age at reproductive maturity in male baboon. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 36, 397-406.
- Albuquerque, F. S. (1994). *Distribuição do cuidado à prole em grupos de Callithrix jacchus (Callitrichidae: Primates), no ambiente natural*. Dissertação (Mestrado). Natal: Universidade Federal do Rio Grande do Norte. 62 p.
- Albuquerque, F. S. (1999). *Cuidado cooperativo à prole em Callithrix jacchus: dinâmica em ambiente natural*. Tese de doutorado. São Paulo: Universidade de São Paulo. 202 p.
- Albuquerque, F. S. & Arruda, M.F. (1997). Socialização de filhotes de *Callithrix jacchus* em ambiente natural. *A Primatologia no Brasil*, vol 6, 139-153.
- Alcock, J. (2001). *Animal Behavior: an Evolutionary Approach*. Sunderland, Sinauer.
- Arruda, M. F.; Yamamoto, M. E. & Bueno, O. F. A. (1986). Interactions between parents and infants, and infants-father separation in the common marmoset (*Callithrix jacchus*). *Primates*, 27(2), 215-228.
- 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*, 76, 10-20.
- Baker, A.J. (1991). Cuidado com filhotes pelos pais e outros indivíduos em grupos selvagens de micos-leões-dourados. *A Primatologia no Brasil*, Vol 3, pp 209-212.
- Baker, A. J., Dietz, J. M. & Kleiman, D. G. (1993). Behavioural evidence for monopolization of paternity in multi-male groups of golden lion tamarins. *Animal Behaviour*, 46, 1091-1103.
- 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, 501-513.

- Bales, K., Dietz, J. M., Baker, A., Miller, K. & Tardif, S. D. (2000). Effects of allocaregivers on fitness of infants and parents in Callitrichid primates. *Folia Primatologica*, 71, 27-38.
- Box, H. O. (1977). Quantitative data on the carrying of young captive monkeys (*Callithrix jacchus*) by other members of their family groups. *Primates*, 18, 475-484.
- Brotherton, P. N. M.; Clutton-Brock, T. H.; O'Riain, M. J.; Gaynor, D.; Sharpe, L.; Kansky, R. & McIlrath, G. M (2001). Offspring food allocation by parents and helpers in a cooperative mammal. *Behavioral Ecology*, 12, 590-599.
- Brown, K. & Mack, D. S. (1978). Food sharing among captive *Leontopithecus rosalia*. *Folia Primatologica*, 29, 268-290.
- Brown, G.R.; Almond, R.E.A. & van Bergen, Y. (2004). Begging, stealing and offering: food transfer in nonhuman primates. *Advances in study of behavior*, 34, 265-295.
- Cestaro, L.A. & Soares, J.J. (2004). Variações florística e estrutural e relações fitogeográficas de um fragmento de floresta decídua no Rio Grande do Norte, Brasil. *Acta botanica brasileira*, 18(2), 203-218.
- Chalmers, N.R. & Locke-Haydon, J. (1986). Developmental aspects of social behaviour of *Callithrix jacchus*. *A Primatologia no Brasil*, vol 2, 33-45.
- Cleveland, J. & Snowdon, C.T. (1984). Social development during the first twenty weeks in the cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus*). *Animal Behaviour*, 32, 432-444.
- Choquenot, D. (1991). Density-dependent growth, body condition and demography in feral donkeys: testing the food hypothesis. *Ecology*, 72, 805-813.
- Corrêa, H. K. M., Coutinho, P. E. G. & Ferrari, S. F. (2000). Between-year differences in the feeding ecology of highland marmosets (*Callithrix aurita* and *Callithrix flaviceps*) in southeastern Brazil. *Journal of Zoology*, 252, 421-427.
- de la Torre, S., Snowdon, C. T. & Bejarana, M. (2000). Effects of human activities on wild pygmy marmosets in Ecuadorian Amazonia. *Biological Conservation*, 94, 153-163.

- de Waal, F.B.M. (1989). Food sharing and reciprocal obligations among chimpanzees. *Journal of Human Evolution*, 18 (5), 433-459.
- de Waal, F.B.M. (2000). Attitudinal reciprocity in food sharing among brown capuchin monkeys. *Animal Behaviour*, 60, 253-261.
- de Vleeschouwer, K., Heistermann, M., van Elsacker, L. & Verheyen, R. F. (2000). Signaling of reproductive status in captive female golden-headed lion tamarins (*Leontopithecus chrysomelas*). *International Journal Primatology*, 21, 445-465
- Dietz, J. M. & Baker, A. J. (1993). Polygyny and female reproductive success in golden lion tamarins, *Leontopithecus rosalia*. *Animal Behaviour*, 46, 1067-1078.
- Digby, L. (1995a). Infante care, infanticide, and female reproductive strategies in polygynous groups of common marmosets (*Callithrix jacchus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 37, 51-61.
- Digby, L.J. (1995b). Social organization in a wild population of *Callithrix jacchus*: II. Intragroup social behavior. *Primates*, 36(3), 361-375.
- Digby, L.J. (1999). Sexual behavior and extragroup copulations in a wild population of common marmosets (*Callithrix jacchus*). *Folia Primatologica*, 70, 136-145.
- Digby, L. J. & Ferrari, S. F. (1994). Multiple breeding females in free-ranging groups of *Callithrix jacchus*. *Folia Primatologica*, 15, 389-397.
- Digby, L. J. & Barreto, C. E. (1998). Vertebrate predation in common marmosets. *Neotropical Primates*, 6, 124-126.
- Dunbar, R. I. M. (1995). The mating system of callitrichid primates: I. Conditions for the coevolution of pair bonding and twinning. *Animal Behaviour*, 50, 1057-1070.
- Emlen, S.T. (1991). Evolution of cooperative breeding in birds and mammals. *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach* (J.R. Krebs and N.B. Davies, Eds.) 3rd ed. pp. 301-337. Oxford: Blackwell Scientific.

- Emlen, S.T. (1997). Predicting family dynamics in social vertebrates. *Behavioural Ecology*. N.B. Davies (Ed.). (pp.228-253), Oxford: Blackwell.
- Feistner, A. T. C. & McGrew, W. C. (1989). Food sharing in primates: a critical review. *Perspectives in Primate Biology. Vol 3*, pp. 21-36.
- Feistner, A.T.C. & Price, E.C. (1990). Food sharing in cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*). *Folia Primatologica*, 54, 34-35.
- Feistner, A. T. C. & Price, E. C. (1991). Food offering in New World primates: two species added. *Folia Primatologica*, 57, 165–168.
- Feistner, A.T.C. & Price, E.C. (1999). Cross-generic food sharing in tamarins. *International Journal of Primatology*, 20 (2), 231-236.
- Feistner, A.T.C. & Price, E.C. (2000). Food sharing in black lion tamarins (*Leontopithecus chrysopygus*). *American Journal of Primatology*, 52, 47-54.
- Ferrari, S.F. (1987). Food transfers in a wild marmoset group. *Folia Primatologica*, 48, 203-206.
- Ferrari, S. F. (1992). Ecological differentiation in the Callitrichidae. *Marmosets and Tamarins: Systematics, Ecology and Behaviour*. Rylands, A. B. (ed.). Oxford University Press, Oxford. pp. 314–328.
- Ferrari, S.F. (1996). A vida secreta dos sagüis. *Ciência Hoje*, 20, 18-26.
- Ferrari, S.F. & de Ferrari, M.A.L. (1989). A Re-Evaluation of the Social Organisation of the Callitrichidae, with Reference to the Ecological Differences between Genera. *Folia Primatologica*, 52, 132-147.
- Ferrari, S. F., Lopes, M. A. & Krause, E. A. K. (1993). Gut morphology of *Callithrix nigriceps* and *Saguinus labiatus* from western Brazilian Amazonia. *American Journal of Physical Anthropology*, 90, 487– 493.
- Ferrari, S. F. & Digby, L. J. (1996). Wild *Callithrix* groups: stable extended families? *American Journal of Primatology*, 38, 19-27.

- Ford, S.M. (1980). Callitrichids as phyletic dwarfs, and the place of the Callitrichidae in platyrrhini. *Primates*, 21(1), 31-43.
- Fragaszy, D. M.; Feuerstein, J. M. & Mitra, D. (1997). Transfers of food from adults to infants in Tufted Capuchins (*Cebus apella*). *Journal of Comparative Psychology*, 111(2), 194-200.
- French, J. (1997). Proximate regulation of singular breeding in callitrichid primates. Solomon N., French, J. (eds.) *Cooperative Breeding in Mammals*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 34-75.
- Geary, D.C. (2005). Evolution of paternal investment. In D. M. Buss (Ed.) *The evolutionary psychology handbook* (pp.483-505). Hoboken, NJ: John Wiley & Sons.
- Goldizen, A. W. (1987). Facultative polyandry and the role of infant-carrying in wild saddle-back tamarins (*Saguinus fuscicollis*). *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 20, 99-109.
- Goldizen, A. W., Mendelson, J., van Vlaardingen, M. & Terborgh, J. (1996). Saddle-back tamarin (*Saguinus fuscicollis*) reproductive strategies: evidence from a thirteen-year study of a marked population. *American Journal Primatology*, 38, 57-84.
- Hattori, W.T. (2004). *A transferência de alimento no cuidado à prole em Callithrix jacchus em ambiente natural*. Dissertação de mestrado. Natal: Universidade Federal do Rio Grande do Norte. p. 75.
- Heymann, E.W. (1990) Social behaviour and infant carrying in a group of moustached tamarins, *Saguinus mystax* (Primates: Platyrrhini: Callitrichidae), on Padre Isla, Peruvian Amazonia. *Primates*, 31, 183-196.
- Heymann, E. W. & Smith, A. C. (1999). When to feed on gums: temporal patterns of gummivory in wild tamarins, *Saguinus mystax* and *Saguinus fuscicollis* (Callitrichinae). *Zoo Biology*, 18, 459-471.
- Jurke, M. H. & Pryce, C. R. (1994). Parental and infant behaviour during early periods of infant care in Goeldi's monkey, *Callimico goeldii*. *Animal Behaviour*, 48, 1095-1112.

- Koenig, A. (1995). Group size, composition, and reproductive success in wild common marmoset (*Callithrix jacchus*). *American Journal of Primatology*, 35, 311-317.
- Koenig, A. & Rothe, H. (1991). Infant carrying in a polygynous group of common marmosets (*Callithrix jacchus*). *American Journal of Primatology*, 25, 185-190.
- Kostan, K.M. & Snowdon, C.T. (2002). Attachment and social preferences in cooperatively-reared cotton-top tamarins. *American Journal of Primatology*, 57, 131-139.
- Lazaro-Perea, C.; Castro, C.S.S.; Harrison, R.; Araújo, A.; Arruda, M.F. & Snowdon, C.T. (2000). Behavioral and demographic changes following the loss of the breeding female in cooperatively breeding marmosets. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 48, 137-146.
- Link, A.; Palma, A.C.; Velez, A. & de Luna, A.G. (2006). Costs of twins in free-ranging white-bellied spider monkeys (*Ateles belzebuth belzebuth*) at Tinigua National Park, Colombia. *Primates*, 47, 131-139.
- 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.
- Missler, M.; Wolff, J. R.; Rothe, H.; Heger, W.; Merker, H. J.; Treiber, A.; Scheid, R. & Crook, G. A. (1992). Developmental biology of the common marmoset: proposal for a "postnatal staging". *Journal of Medical Primatology*, 21, 285-298.
- Mitani, J. C. & Watts, D. (1997). The evolution of non-maternal caretaking among anthropoid primates: do helpers help? *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 40, 213-220.
- Mitani, J.C. & Watts, D.P. (2001). Why do chimpanzees hunt and share meat? *Animal Behaviour*, 61 (5), 915-924.
- Mock, D. W. & Fujioka, M. (1990). Monogamy and long-term pair bonding in vertebrates. *Trends in Ecology and Evolution*, 5, 39-43.

- Moreira, M.F.A.M. (1986). *Relações parentais no sagüi comum (Callithrix jacchus) durante o primeiro mês de vida dos filhotes*. Dissertação de mestrado. São Paulo: Universidade de São Paulo, Escola Paulista de Medicina. p.68.
- Nascimento, M.C.L. (1997). *Influência da presença de filhotes e do tamanho do grupo nas atividades de um grupo silvestre de sagüis (Callithrix jacchus)*. Dissertação de mestrado. Natal: Universidade Federal do Rio Grande do Norte, p.44.
- Nicolson, N.A. (1987). Infants, mothers and other females. B. B. Smuts, D. L. Cheney, R. M. Seyfarth, R. W. Wrangham & T. T. Struhsaher (Eds.), *Primate Societies* (pp. 330-342), Chicago: University of Chicago Press.
- Oliveira, M.S.; Lopes, F.A.; Alonso, C. & Yamamoto, M.E. (1999). The mother's participation in infant carrying in captive groups of *Leontopithecus rosalia* and *Callithrix jacchus*. *Folia Primatologica*, 70, 146-153.
- Passos, F.C. & Keuroghlian, A. (1999). Foraging behavior and microhabitats used by black lion tamarins, *Leontopithecus chrysopygus* (Mikan) (Primates: Callitrichidae). *Revista Brasileira de Zoologia*, 16 (2), 219-222.
- Porter, L. M. (2001). Dietary differences among sympatric Callitrichinae in northern Bolivia: *Callimico goeldii*, *Saguinus fuscicollis* and *S. labiatus*. *International Journal of Primatology*, 22, 961-992.
- Price, E. C. (1990). Infant carrying as a courtship strategy of breeding male cotton-top tamarins. *Animal Behaviour*, 40, 784-786.
- Price, E.C. (1992a). The benefits of helpers: effects of group and litter size on infant care in tamarins (*Saguinus oedipus*). *American Journal of Primatology*, 26, 179-190.
- Price, E.C. (1992b). Contributions to infant care in captive cotton top tamarins (*Saguinus oedipus*): the influence of age, sex, and reproductive status. *International Journal Primatology*, 13, 125-141.
- Price, E. C. (1992c). The costs of infant care in captive cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*). *American Journal of Primatology*, 26, 23-33.

- Price, E. C. & Feistner, A. T. C. (1993). Food sharing in lion tamarins: tests of three hypotheses. *American Journal of Primatology*, 31, 211-221.
- 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.
- Pryce, C.R. (1988). Individual and group effects on early caregiver-infant relationships in red-bellied tamarin monkeys. *Animal Behavior*, 36, 1455-1464.
- Qvarnström, A. & Price, T. D. (2001). Maternal effects, paternal effects and sexual selection. *Trends in Ecology and Evolution*, 16, 95-100.
- Raport, L. G. (1999). Provisioning of young in golden lion tamarins (Callitrichidae, *Leontopithecus rosalia*): A test of the information hypothesis. *Ethology*, 105, 619-636.
- Rapaport, L. (2001). Food transfer among adult lion tamarins: mutualism, reciprocity or one-sided relationship? *International Journal of Primatology*, 22 (4), 611-629.
- Rapaport, L. G. (2005). Provisioning in wild golden lion tamarins (*Leontopithecus rosalia*): benefits to omnivorous young. *Behavioral Ecology*, 17 (2), 212-221.
- Rosenberger, A.L. (1994). Evolution of New World Monkeys. In: Jones, S.; Martin, R. and Pilbean, D. (eds.) *The Cambridge Encyclopeda of Human Evolution*. Cambridge University Press, Cambridge pp. 209-216.
- Ross, C. & MAcLarnon, A. (2000). The evolution of non-maternal care in anthropoid primates: a test of the hypotheses. *Folia Primatologica*, 71, 93-113.
- Rothe, H.; Koenig, A. & Darms, K. (1993). Infant Survival and Number of Helpers in Captive Groups of Common Marmosets (*Callithrix jacchus*). *American Journal of Primatology*, 30, 131-137.
- 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 parent's carrying performance. *International Journal of Primatology*, 14 (1), 79-91.

- Roush, R.S. & Snowdon, C.T. (2001). Food transfer and development of feeding behavior and food-associated vocalizations in cotton-top tamarins. *Ethology*, 107, 415-429.
- Ruiz-Miranda, C.R.; Kleiman, D.G.; Dietz, J.M.; Moraes, E.; Gravitol, A.D.; Baker, A.J. & Beck, B.B. (1999). Food transfers in wild and reintroduced golden lion tamarins, *Leontopithecus rosalia*. *American Journal of Primatology*, 52 (2), 57-67.
- Rylands, A.B. (1996). Habitat and the Evolution of Social and Reproductive Behavior in Callitrichidae. *American Journal of Primatology*, 38, 5-18.
- Rylands, A.B.; Coimbra-Filho, A.F. & Mittermeier, R.A. (1993). Systematics, geographic distribution and some notes on the conservation status of the Callitrichidae. Rylands, A.B. (ed.) *Marmosets and Tamarins: Systematics, Behaviour and Ecology*. Oxford University Press., Oxford. pp. 11-17.
- Rylands, A.B. & de Faria, D.S. (1993). Habitats, feeding ecology, and home range size in the genus *Callithrix*. Rylands, A. B. (ed.), *Marmosets and Tamarins: Systematics, Behaviour and Ecology*. Oxford University Press, Oxford. pp. 262-272.
- Rylands, A.B.; Schneider, O.; Langguth, A.; Mittermeier, R.A.; Groves, C.P. & Rodríguez-Luna, E. (2000). An Assessment of the diversity of New World Primates. *Neotropical Primates*, 8 (2), 61-93.
- Sánchez, S.; Peláez, F.; Gil-Bürmann, C. & Kaumanns, W. (1999). Costs of infant-carrying in the cotton-top tamarin (*Saguinus Oedipus*). *American Journal of Primatology*, 48, 99-111.
- Santos, C.V.; French, J.A. & Otta, E. (1997). Infant carrying behavior in callitrichid primates: *Callithrix* and *Leontopithecus*. *International Journal of Primatology*, 18 (6), 889-907.
- Schradin, C. & Azenberger, G. (2001a). Costs of infant carrying in common marmosets, *Callithrix jacchus*: an experimental analysis. *Animal Behavior*, 62, 289-295.
- Schradin, C. & Azenberger, G. (2001b). Infant Carrying in Family Groups of Goeldi's Monkeys (*Callimico goeldi*). *American Journal of Primatology*, 53(2), 57-67.

- Schradin, C. & Anzenberger, G. (2003). Mothers, not fathers, determine the delayed onset of male carrying in Goeldi's monkey (*Callimico goeldii*). *Journal of Human Evolution*, 45, 389-399.
- Smith, A. C. (2000). Composition and proposed nutritional importance of exudates eaten by saddleback (*Saguinus fuscicollis*) and mustached (*Saguinus mystax*) tamarins. *International Journal of Primatology*, 21, 69–83.
- Snowdon, C.T. (1996). Infant care in cooperatively breeding species. J.S. Rosenvblatt & C.T. Snowdon (eds). *Parental Care: Evolution, Mechanisms and Adaptive Significance* (pp. 643-689), San Diego: Academic Press.
- Soini, P. (1982). Ecology and population dynamics of the pygmy marmoset, *Cebuella pygmaea*. *Folia Primatologica*, 39, 1–21.
- Sousa, M.B.C., Silva, H.P.A. & Vidal, J.F. (1999). Litter size does not interfere with fertility in common marmosets, *Callithrix jacchus*. *Folia Primatologica*, 70, 41-46.
- Souza, R. M. M. de (1999). *Custos do cuidado à prole em Callithrix jacchus: uma abordagem comportamental*. Dissertação (mestrado). Natal: Universidade Federal do Rio Grande do Norte. 84p.
- Stevens, J. R. & Gilby, I. C (2004). A conceptual framework for nonkin food sharing: timing and currency of benefits. *Animal Behaviour*, 67, 603-614.
- Strier, K. B. (2000). Developmental stages. Allin & Bacon. *Primate Behavioural Ecology*. Boston, Pp 253-271.
- Sussman, R.W. & Kinzey W.G (1984). The ecological role of the Callitrichidae: a review. *American Journal of Physical Anthropology*, 64, 419-449.
- Tardif, S.D. (1994). Relative energetic cost of infant care in small-bodied neotropical primates and its relation to infant care patterns. *American Journal of Primatology*, 34, 133-143.

- Tardif, S.D. (1997). The bioenergetics of Parental behavior and the Evolution of Alloparental Care in Marmosets and Tamarins. N. Solomon & J. French (eds.) *Cooperative breeding in mammals*. Cambridge University Press, Cambridge. Pp 200-234.
- Tardif, S.D.; Carson, R.L. & Gangaware, B.L. (1986). Comparison of Infant care in Family Groups of the Common Marmoset (*Callithrix jacchus*) and the Cotton-Top Tamarin (*Saguinus oedipus*). *American Journal of Primatology*, 11, 103-110.
- Tardif, S.D.; Carson, R.L. & Gangaware, B.L. (1990). Infant-care behavior of mothers and fathers in a communal-care primate, the cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus*). *American Journal of Primatology*, 22, 73-85.
- Tardif, S. D., Harrison, M. L. & Simek, M. A. (1993). Communal infant care in marmosets and tamarins: relation to energetics, ecology, and social organization. Rylands, A. B. (ed.), *Marmosets and Tamarins: Systematics, Behaviour, and Ecology*. Oxford University Press, Oxford. pp. 220–234.
- Tardif, S.D. & Bales, K. (1997). Is infant-carrying a courtship strategy in callitrichid primates? *Animal Behavior*, 53, 1001-1007.
- Tardif, S.D.; Layne, D.G. & Smucny, D.A. (2002). Can marmosets mothers to count to three? Effect of litter size on mother-infant interactions. *Ethology*, 108, 825-836.
- Tardif, S. D., Smucny, D. A., Abbott, D. H., Mansfield, K., Schultz-Darken, N. & Yamamoto, M. E. (2003). Reproduction in captive common marmosets (*Callithrix jacchus*). *Comp. Med.*, 53,364–368.
- Ueno, A. & Matsuzawa, T. (2004). Food transfer between chimpanzee mothers and their infants. *Primates*, 45, 231-239.
- Washabaugh, K.F.; Snowdon, C.T. & Ziegler, T.E. (2002). Variations in care for cotton-top tamarin, *Saguinus oedipus*, infants as a function of parental experience and group size. *Animal Behaviour*, 63, 1163-1174.
- Wright, P.C. (1990). Patterns of paternal care in primates. *International Journal of Primatology*, 11, 89-102.

- Voelkl, B.; Schrauf, C. & Huber, L. (2006). Social contact influences the response of infant marmosets towards novel food. *Animal behaviour*, 72, 365-372.
- von Dornum, M. & Ruvolo, M. (1999). Phylogenetic relationships of the New World monkeys (Primates, Platyrrhini) based on nuclear G6PD DNA sequences. *Mol. Phylogenet. Evol*, 11, 459-476.
- Yamamoto, M. E. & Arruda, M. F. (1986). Desenvolvimento psicomotor do *Callithrix jacchus* no primeiro mês de vida. *A Primatologia no Brasil*, vol 2, 59-68.
- Yamamoto, M.E. (1993). From dependence to sexual maturity: the behavioural ontogeny of Callitrichidae. Rylands, A.B. *Marmosets and Tamarins: Systematics, Behaviour and Ecology*. Oxford University Press. pp 235-254.
- Yamamoto, M.E.; Box, H.O.; Albuquerque, F.S. & Arruda, M.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.
- Yamamoto, M.E & Box, H. O. (1997). The role of non-reproductive helpers in infant care in captive *Callithrix jacchus*. *Ethology*, 103, 760-771.
- Yamamoto, M.E. & Lopes, F. A. (2004). Effect of removal from the family group on feeding behavior by captive *Callithrix jacchus*. *International Journal of Primatology*, 25(2), 489-500.
- Ziegler, T.E.; Wegner, F.H.; Carlson, A.A.; Lazaro-Perea, C. & Snowdon, C.T (2000). Prolactin levels during the periparturitional in the biparental cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus*): interations with gender, androgen levels and parenting. *Hormones and Behavior*, 38, 111-122.

ANEXOS

Estatísticas calculadas no tópico 5.1.3. dos resultados

- Qui-quadrado

- Comparação individual entre a frequência de transporte dos gêmeos e de um infante

GRUPO DE ASSU P1

Indivíduo	χ^2	<i>p</i>
BRU	3,938107	0,047182
BET	50,34240	0,000000
BTV	24,00535	0,000001
BON	2,987654	0,083903
BTN	40,96000	0,000000
BRE	74,02804	0,000000
BRC	3,967213	0,046395
BIB	16,33333	0,000053
BNT	27,00000	0,000000

GRUPO DE ASSU P2

Indivíduo	χ^2	<i>p</i>
BRU	132,6337	0,000000
BET	88,96064	0,000000
BON	15,81443	0,000067
BTN	4,102439	0,042822
BRE	12,21127	0,000475
BRC	49,00000	0,000000
BIB	49,82759	0,000000
BNT	70,26506	0,000000
BAR	9,151261	0,002486

GRUPO DE JUNDIAÍ

Indivíduo	χ^2	<i>p</i>
ISM	53,42678	0,000000
ITM	18,67700	0,000015
IVN	57,70759	0,000000
IRC	28,00000	0,000000
INS	3,853333	0,049648

Estatísticas calculadas no tópico 5.4.1. dos resultados

- Qui-quadrado
- Comparação entre indivíduos na frequência de transferência de alimento

GRUPO DE ASSU P2

Indivíduos	χ^2	<i>p</i>
BET-BRU	12,16216	0,000488
BET-BON	20,43284	0,000006
BET-BTN	19,05882	0,000013
BET-BRE	26,68254	0,000000
BET-BRC	14,22222	0,000162
BET-BIB	15,33803	0,000090
BET-BNT	43,65455	0,000000
BET-BAR	38,75439	0,000000
BON-BNT	8,00000	0,004678
BON-BAR	5,00000	0,025348
BTN-BNT	8,894737	0,002860
BTN-BAR	5,761905	0,016378
BRE-BNT	4,571429	0,032510
BRC-BNT	12,56522	0,000000
BRC-BAR	9,00000	0,002700
BIB-BNT	11,63636	0,000647
BIB-BAR	8,166667	0,004267