

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

**ECOLOGIA COGNITIVA E FORRAGEIO SOCIAL EM MACACOS-PREGO,  
*Cebus nigrinus* (GOLDFUSS, 1809)**

**Daniela Fichtner Gomes**

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

**DISSERTAÇÃO DE MESTRADO  
PORTO ALEGRE – RS- BRASIL**

**2006**

## SUMÁRIO

RELAÇÃO DE FIGURAS .....	iii
RELAÇÃO DE TABELAS .....	v
AGRADECIMENTOS .....	vi
RESUMO .....	vii
ABSTRACT .....	viii
INTRODUÇÃO .....	1
MATERIAL E MÉTODOS .....	8
RESULTADOS .....	24
Aspectos gerais do comportamento de forrageio do grupo .....	24
Desempenho do grupo nos experimentos .....	25
Hierarquia de dominância .....	33
Estratégias individuais de forrageio .....	33
DISCUSSÃO .....	42
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	49
ANEXOS .....	54

## RELAÇÃO DE FIGURAS

- Figura 1. Estação de alimentação mostrando (a) as oito plataformas de alimentação e (b) o observatório utilizado para a coleta dos dados. .... 9
- Figura 2. Esquema mostrando a seqüência e as datas de execução de cada etapa da pesquisa. .... 11
- Figura 3. Condições do experimento testando o uso da informação espacial, visual e olfativa juntas. .... 12
- Figura 4. Condições do experimento testando o uso da informação espacial nas decisões de forrageio. As fotografias superiores mostram o estado como os macacos encontravam as plataformas, enquanto as inferiores mostram o que havia sob as folhas. .... 13
- Figura 5. Condições do experimento testando o uso da informação quantitativa nas decisões de forrageio. As fotografias superiores mostram o estado como os macacos encontravam as plataformas, enquanto as inferiores mostram o que havia sob as folhas. .... 14
- Figura 6. Condições do experimento controle. As fotografias superiores mostram o estado como os macacos encontravam as plataformas, enquanto as inferiores mostram o que havia sob as folhas. .... 15
- Figura 7. Condições do experimento testando o uso da informação visual nas decisões de forrageio. As fotografias superiores mostram o estado como os macacos encontravam as plataformas, enquanto as inferiores mostram o que havia sob as folhas. .... 16
- Figura 8. Condições do experimento testando o uso da informação olfativa nas decisões de forrageio. As fotografias superiores mostram o estado como os macacos encontravam as plataformas, enquanto as inferiores mostram o que havia sob as folhas. .... 17
- Figura 9. Desempenho do grupo (porcentagem acumulada de inspeções de PRs) no experimento das informações espacial, visual e olfativa juntas. A linha pontilhada mostra o desempenho de 25% esperado ao acaso na escolha das plataformas com recompensa. Os quadrados indicam os dias nos quais os macacos-prego visitaram a estação de alimentação. .... 26
- Figura 10. Desempenho do grupo (porcentagem acumulada de inspeções de PRs) nos experimentos da informação espacial e da informação quantitativa. A linha pontilhada mostra o desempenho de 25% esperado ao acaso na escolha das plataformas com recompensa. Os quadrados indicam os dias nos quais os macacos-prego visitaram a estação de alimentação. .... 28

- Figura 11. Porcentagem da primeira plataforma de alimentação inspecionada pelo grupo em cada sessão durante o experimento quantitativo. A linha contínua mostra o acaso de 12,5% e a linha pontilhada mostra o acaso de 50% (veja Material e Métodos para detalhes). A frequência de escolha de cada tipo de plataforma é mostrada acima de cada barra. .... 30
- Figura 12. Desempenho do grupo (porcentagem acumulada de inspeções de PRs) no experimento controle. A linha pontilhada mostra o desempenho de 25% esperado ao acaso na escolha das plataformas com recompensa. Os quadrados indicam os dias nos quais os macacos-prego visitaram a estação de alimentação. .... 31
- Figura 13. Desempenho do grupo (porcentagem acumulada de inspeções de PRs) nos experimentos das dicas perceptivas. A linha pontilhada mostra o desempenho de 25% esperado ao acaso na escolha das plataformas com recompensa. Os quadrados indicam os dias nos quais os macacos-prego visitaram a estação de alimentação. ... 32
- Figura 14. Matriz sociométrica da distribuição das interações agonísticas entre os macacos-prego do grupo de estudo. O índice de dominância medido como a proporção de agressões realizadas por cada indivíduo em relação ao total de interações das quais participou também é mostrado. .... 34
- Figura 15. Porcentagem das inspeções realizadas por cada membro do grupo. A linha pontilhada mostra o investimento esperado no forrageio com base no tamanho do grupo (12,5%). Os níveis de significância pelo teste Z das duas porcentagens também são mostrados (\*\*= $p < 0,001$ ; NS=não significativo). .... 37
- Figura 16. Porcentagem das escolhas com sucesso que resultaram em alimentação para cada indivíduo do grupo em relação à sua ordem de chegada nas plataformas com recompensa. Os níveis de significância pelo teste Z das duas porcentagens ou pelo Teste Exato de Fisher (quando o tamanho da amostra foi pequeno) também são mostrados (\*\*= $p < 0,001$ ; \*\*= $p < 0,05$ ; NS=não significativo). .... 38
- Figura 17. Ordem de chegada dos indivíduos durante as visitas às plataformas com recompensa. O tamanho da amostra, a média e a mediana também são mostrados. Barras brancas = batedores, barras tracejadas = oportunistas, barras pretas = usurpadores. .... 40

## RELAÇÃO DE TABELAS

- Tabela 1. Desempenho observado nos experimentos com base na análise das duas primeiras inspeções do grupo em cada sessão (O), frequência esperada ao acaso (E), desempenho teórico que seria obtido pela adoção de uma estratégia “win-return” perfeita (WR) e frequência das duas primeiras inspeções do grupo que foram realizadas em PRs visitadas na visita anterior (VA). A soma mostra o desempenho geral do grupo. Os resultados do teste das duas porcentagens (Z) e seus respectivos níveis de significância também são mostrados. \*Teste Exato de Fisher devido ao pequeno tamanho da amostra. .... 27
- Tabela 2. Aspectos do comportamento individual de forrageio dos macacos-prego. Os valores mostrados são média  $\pm$  desvio padrão, mediana entre colchetes e tamanho da amostra entre parênteses. A probabilidade pelo teste de Kruskal-Wallis quanto à existência de diferenças entre os indivíduos também é mostrada quando apropriado. .... 35
- Tabela 3. Desempenho individual em cada experimento medido através da porcentagem de inspeções de PRs em relação ao número total de inspeções. Os resultados do Teste Z das Duas Porcentagens e do Teste Exato de Fisher também são mostrados. .... 41

## AGRADECIMENTOS

Aos meus pais, Oiram e Denise, por todo o amor e incentivo que sempre me deram, pela dedicação, preocupação e interesse, e por sempre estarem presentes, principalmente nos momentos mais difíceis. Ao meu pai, agradeço também pela grande ajuda na construção da estação de alimentação, e à minha mãe, as maravilhosas vezes em que pude contar com a sua companhia em campo.

Aos meus irmãos, Débora e Mário, pela amizade, carinho e por toda a ajuda quando precisei.

Ao meu noivo Vinícius, pela compreensão, amor e estímulo. Também agradeço pelo companheirismo e bom-humor em campo.

Ao meu cunhado Clemens, agradeço pela grande ajuda e pela disponibilidade e paciência para editar os filmes dos macacos-prego.

Ao meu orientador Dr. Júlio César Bicca-Marques, pelo incentivo, amizade e por todo o aprendizado que adquiri durante o Mestrado. Também agradeço pela paciência e disponibilidade e pelo auxílio na resolução das dificuldades que surgiram durante este percurso.

À Leonor Bastian, proprietária da área onde o estudo foi realizado, agradeço pela confiança, consideração, carinho e disponibilidade, sem a qual a realização deste estudo não teria sido possível.

Aos meus amigos, pelo carinho, compreensão, otimismo e pelas palavras de estímulo e conforto nos momentos difíceis.

À CAPES, pela bolsa de Mestrado fornecida, sem a qual não seria possível realizar este trabalho.

## RESUMO

Estudos experimentais abordando a ecologia cognitiva de primatas na natureza permitem controlar, manipular e testar os diferentes tipos de informação ecológica e social utilizadas na tomada de decisões de forrageio. Tais estudos são recentes e têm focado poucas espécies de macacos do Novo Mundo. Nesta pesquisa foi avaliada a habilidade de um grupo social de macacos-prego, *Cebus nigritus*, de utilizar informação espacial, visual, olfativa e quantitativa. O grupo era composto por oito indivíduos (um macho adulto, cinco fêmeas adultas, um macho imaturo e uma fêmea imatura) e habitava um fragmento florestal em Porto Alegre, RS. A pesquisa envolveu a construção de uma estação de alimentação composta por oito plataformas de alimentação distribuídas em um arranjo circular. Seis experimentos, com duração de 20 dias cada, foram conduzidos de março a agosto de 2005. Entre cada experimento foi realizado um intervalo de cinco dias. Em cada experimento, apenas duas plataformas de alimentação continham uma recompensa alimentar (banana verdadeira), enquanto as demais continham uma banana plástica ou uma banana verdadeira indisponível. A coleta de dados foi realizada pelo método de amostragem de “todas as ocorrências”. O grupo realizou ao longo do estudo um total de 571 inspeções às plataformas de alimentação. Os macacos-prego apresentaram um desempenho significativo no uso da informação espacial (localização constante do alimento;  $Z=4,926$ ,  $p<0,001$ ) e visual (diferença entre bananas verdadeiras e falsas;  $Z=3,412$ ,  $p<0,001$ ), mas não utilizaram a informação olfativa (cheiro das bananas verdadeiras) para localizar as recompensas alimentares ( $Z=0,472$ , NS). A utilização da informação de quantidade de alimento disponível nas plataformas com recompensa foi pouco evidenciada pelos indivíduos do grupo durante suas decisões de forrageio. Os membros do grupo utilizaram diferentes estratégias de forrageio. Enquanto alguns animais procuraram intensamente por alimento na estação de alimentação (batedores), outros investiram pouco nesta atividade (usurpadores). Alguns outros, adotaram uma estratégia intermediária (oportunistas). O macho adulto dominante do grupo comportou-se como batedor e monopolizou o acesso ao alimento em grande parte dos experimentos. A ordem de chegada dos indivíduos às plataformas de alimentação com recompensa teve uma influência direta sobre a quantidade de alimento consumida, a qual foi confirmada pela “vantagem do batedor”.

## ABSTRACT

### COGNITIVE ECOLOGY AND SOCIAL FORAGING IN BLACK HORNED CAPUCHIN MONKEYS, *Cebus nigrinus* (GOLDFUSS, 1809)

Experimental field studies focusing on the cognitive ecology allow to control, manipulate and test the kinds of ecological and social information primates use in their foraging decision-making. Such approach has only recently being applied to study a handful of New World monkey species. This research tested the ability of a wild group of black-horned capuchin monkeys, *Cebus nigrinus*, to use spatial, visual, olfactory and quantitative cues during foraging. The group, composed of eight individuals (an adult male, five adult females, an immature male and an immature female), inhabited a forest fragment in Porto Alegre, State of Rio Grande do Sul, Brazil. The experimental design involved the establishment of a feeding station composed of eight feeding platforms distributed in a circular arrangement. A series of six experiments, each lasting 20 days, was conducted from March to August 2005. An interval of 5 days was taken between the end of an experiment and the beginning of the next. Two feeding platforms in each experiment contained a food reward (real banana), whereas the remaining six platforms contained either a sham banana or an inaccessible real banana. Data were collected by the “all occurrences” sampling method. The study group inspected feeding platforms in 571 occasions during the study. The capuchin monkeys showed a performance above chance level in using spatial information (predictable location of food rewards) and visual cues (differences between real and sham bananas) for finding the platforms baited with real bananas. There was also a weak evidence of the use of quantitative cues (varying amount of real bananas in the platforms). They, however, failed to show evidence of using olfactory cues (banana smell). Group members adopted different foraging strategies. Whereas some individuals looked for food intensely at the feeding station (searchers), others invested less energy in this activity (joiners). Still others, adopted an intermediate strategy (opportunists). The dominant adult male behaved as a searcher and monopolized the access to food resources during most of the experiments. The individual order of arrival at the feeding platforms with food rewards had a direct influence on the amount of food eaten by each group member as shown by the “finder’s advantage”.



## INTRODUÇÃO

Em um ambiente de floresta, os recursos alimentares variam consideravelmente quanto à sua distribuição espacial e temporal. A distribuição destes recursos pode ocorrer de maneira uniforme, agrupada ou ao acaso, e a sua disponibilidade pode variar em escalas de tempo de horas a meses ou anos, dependendo de seu padrão de renovação (Garber, 2000). Para os primatas arborícolas, procurar por alimento em uma floresta envolve uma série de desafios quanto à localização e a exploração de suas fontes alimentares, as quais podem, por exemplo, ser visualmente difíceis de encontrar devido à densa folhagem. Portanto, a capacidade de recordar e usar a informação espacial e temporal quanto à localização dos recursos alimentares pode ser um fator crítico para o sucesso no forrageio dos primatas, pois proporciona uma maior eficiência na sua exploração (Bicca-Marques, 2000; Bicca-Marques & Garber, 2004; Gallistel, 1989; Garber, 1988, 1989; Kamil, 1984; Milton, 1981), uma vez que faz com que estes animais dirijam-se aos locais onde os recursos encontram-se disponíveis sem gastar tempo e energia em uma procura aleatória (De Lillo *et al.*, 1997; Dominy *et al.*, 2001; Milton, 1981).

Provavelmente as espécies apresentem diferenças quanto à quantidade e aos tipos de informação armazenada e quanto à habilidade de usar estas informações (Byrne, 1995; Garber, 2004; Garber & Lavallee, 1999). Estas diferentes habilidades cognitivas podem explicar ou refletir as diferenças no comportamento de forrageio das espécies (veja Essock-Vitale & Seyfarth, 1987; Kamil, 1984). Assim, é esperado que os primatas frugívoros tenham uma maior capacidade de usar a informação espacial, pois os frutos são menos uniformemente distribuídos que as folhas, e deste modo, estes primatas necessitam de áreas de vida maiores do que as utilizadas pelos primatas folívoros (Milton, 1981). Portanto, a necessidade de recordar a distribuição dos recursos alimentares na área de uso (conhecida como mapa mental), juntamente com o tamanho dessa área e o tipo de dieta podem representar fatores seletivos que favorecem o desenvolvimento de uma maior habilidade cognitiva (Bicca-Marques, 2000; Dunbar, 1998; Milton, 1981).

Além destas habilidades influenciarem a maneira na qual os recursos são explorados, elas também conferem aos primatas um conhecimento que possibilita que novas regras de forrageio sejam desenvolvidas para conduzir o comportamento (Garber &

Lavallee, 1999). A exploração eficiente de recursos com distribuição espacial e disponibilidade temporal variáveis, por exemplo, representa um desafio que requer a adoção de diferentes regras de forrageio, tais como “win-return”, “lose-shift”, “lose-return” e “win-shift” (Garber, 1989; Garber & Dolins, 1996). Ao adotar a regra “win-return”, o animal retorna a uma parcela alimentar onde obteve sucesso em uma visita prévia. Esta estratégia é importante para a exploração de recursos abundantes ou com taxa de renovação rápida (Bicca-Marques, 2005) e tem sido observada tanto na natureza (Garber & Dolins, 1996; Garber & Paciulli, 1997) quanto em cativeiro (Andrews, 1988; MacDonald, 1994; MacDonald & Agnes, 1999; MacDonald & Wilkie, 1990; MacDonald *et al.*, 1994; Menzel & Juno, 1982). Por outro lado, a regra “win-shift” seria aplicável em situações nas quais os recursos possuem uma taxa de renovação lenta e são rapidamente esgotados. Deste modo, utilizando esta estratégia os animais evitam visitar novamente os locais recentemente explorados com sucesso (Bicca-Marques, 2005).

Além da notável capacidade de memória espacial, os primatas também utilizam informações visuais e olfativas durante as decisões de forrageio, provavelmente para reconhecer e localizar áreas com alimento favorável, pois necessitam de informações sensoriais para identificar o que é comestível e o que não é e também para obter informações relativas à abundância e qualidade dos alimentos (Bicca-Marques, 2000; Bicca-Marques & Garber, 2004; Dominy *et al.*, 2001). Porém, a utilidade das informações visuais para os primatas habitantes de florestas, mesmo para as espécies diurnas, pode ser limitada a pequenas distâncias, pois a distâncias maiores que 15 metros a visibilidade torna-se prejudicada devido ao dossel das árvores (veja Bicca-Marques, 2000).

Por sua vez, o sentido do olfato parece ser mais utilizado para o forrageio noturno, uma vez que os odores são mais concentrados durante a noite, onde o ar é mais fresco e há maior umidade (veja Bicca-Marques, 2000; Bicca-Marques & Garber, 2004). Para os primatas antropóides diurnos, o olfato não tem mostrado grande eficiência quanto à localização de alimento a longas distâncias, sendo provavelmente mais utilizado na detecção de alimentos próximos e abundantes (Bicca-Marques & Garber, 2004; Dominy *et al.*, 2001). Estudos experimentais em cativeiro, semi-cativeiro e na natureza indicam uma menor importância no uso destas dicas sensoriais provavelmente devido à diminuição das estruturas olfativas nos primatas diurnos (veja Bicca-Marques, 2000). Deste modo, as

diferenças entre as espécies em relação às estruturas associadas ao olfato e às diferenças no padrão de atividade das espécies (diurnos vs. noturnos) sugerem que os primatas podem diferir quanto ao uso das dicas olfativas durante o forrageio (Bolen & Green, 1997).

Visto que as diferenças no comportamento de forrageio das espécies podem ser explicadas pelas diferentes habilidades cognitivas quanto ao uso das informações ecológicas disponíveis e que as decisões de forrageio dentro de um grupo social também podem depender da posição hierárquica de potenciais competidores, os indivíduos podem adotar diferentes estratégias de forrageio. Estas estratégias são alternativas para a exploração dos recursos e têm por finalidade aumentar o sucesso dos indivíduos na procura pelo alimento (Koops & Giraldeau, 1996). Deste modo, os indivíduos podem adotar uma estratégia de batedor (“finder” ou “searcher”) ou de usurpador (“joiner” ou “copier”). Batedores são aqueles indivíduos que investem um maior tempo e energia na procura ativa por alimento, enquanto os usurpadores são os indivíduos que monitoram o comportamento dos batedores e podem se apropriar de parte do alimento que eles encontram (veja Bicca-Marques & Garber, 2005; Di Bitetti & Janson, 2001). Estas duas estratégias, ao contrário das estratégias “producer” e “scrounger” descritas por Vickery *et al.* (1991) não são fixas e, deste modo, todos os indivíduos podem alternar entre essas duas estratégias em diferentes ocasiões durante a exploração dos recursos (Bicca-Marques & Garber, 2005; Di Bitetti & Janson, 2001). Segundo Vickery *et al.* (1991), esses indivíduos seriam classificados como oportunistas.

Os oportunistas podem sempre estar presentes quando existe pouca incompatibilidade entre a adoção de uma estratégia de batedor e usurpador, exceto nos casos onde o batedor consegue consumir a maior parte do alimento sem compartilhar com os outros indivíduos. Assim, a estratégia oportunista é excluída nos casos onde os batedores e os usurpadores diferem consideravelmente em seu acesso ao alimento. Em grupos onde os indivíduos forrageiam de forma coesa, mantendo certa proximidade e visibilidade, a estratégia de oportunista é favorecida (Vickery *et al.*, 1991). A adoção dessas estratégias vai depender do acesso do indivíduo aos recursos alimentares, o qual será influenciado por sua disponibilidade e distribuição espacial. Deste modo, os primatas também necessitam integrar as informações ecológicas com a informação social durante o forrageio, visto que o acesso de um indivíduo aos recursos alimentares também depende da sua classe social em

relação aos outros membros de seu grupo (Garber & Paciulli, 1997; Janson, 1996; Rose, 1994).

Os primatas não-humanos possuem um comportamento social complexo, baseado no reconhecimento individual de cada membro do grupo, seu grau de parentesco e sua classe social (Essock-Vitale & Seyfarth, 1987; Kamil, 2004; Preuschoft, 1999). A convivência em grupo confere aos indivíduos certas vantagens e desvantagens em relação ao comportamento de forrageio. Uma das vantagens do forrageio em grupo está relacionada às estratégias de forrageio adotadas pelos membros de um grupo social. Isto ocorre, porque quando um indivíduo encontra uma parcela alimentar, os outros membros do grupo podem se beneficiar por monitorar o comportamento deste indivíduo. Sendo assim, o alimento descoberto por um indivíduo muitas vezes pode ser explorado pelos demais membros de seu grupo (Di Bitetti & Janson, 2001; Koops & Giraldeau, 1996; Ranta *et al.*, 1993; Vickery *et al.*, 1991). Por outro lado, quando um indivíduo é de uma posição hierárquica mais baixa, o forrageio em grupo pode tornar-se desvantajoso, uma vez que os indivíduos de classe social mais alta podem desapropriar o alimento dos subordinados, afetando significativamente o seu acesso aos recursos (Ranta *et al.*, 1993). Deste modo, indivíduos de posição hierárquica mais baixa podem optar por um forrageio solitário devido à maior probabilidade de obter acesso a um recurso alimentar que é visado por outros membros do seu grupo (veja Bicca-Marques, 2000; Bicca-Marques & Garber, 2005; Garber, 2000; Ranta *et al.*, 1993).

Um dos maiores custos da convivência em grupo é em relação ao aumento da competição pelos recursos (Di Bitetti & Janson, 2001; Janson, 1988; Rose 1994), onde o custo durante o forrageio é refletido na redução do grau de alimentação devido ao maior número de indivíduos explorando a mesma parcela alimentar. Assim, à medida que ocorre uma diminuição da produtividade da parcela alimentar e um aumento do tamanho do grupo, os custos do forrageio podem aumentar afetando desproporcionalmente os animais subordinados (Garber, 2000; Janson, 1988). Por outro lado, Janson & Di Bitetti (1997) encontraram que quando os indivíduos de *Cebus nigritus* forrageavam em grupo, a probabilidade de encontrar um recurso alimentar era quase duas vezes maior do que quando os indivíduos forrageavam solitariamente. Deste modo, o tamanho do grupo influencia a

quantidade de alimento descoberto e o sucesso na obtenção do alimento por todos os membros do grupo (Vickery *et al.*, 1991).

Portanto, diariamente os primatas enfrentam desafios e problemas relacionados tanto ao seu ambiente ecológico como social, os quais exigem a integração das informações espaciais e sensoriais e das relações sociais dentro do grupo (Bicca-Marques, 2000; Garber, 2000; Garber & Paciulli, 1997; Janson, 1996; Rose 1994). Estudos experimentais abordando a ecologia cognitiva de primatas na natureza oferecem a oportunidade de controlar, manipular e testar os diferentes tipos de informação ecológica e social utilizadas na tomada de decisões de forrageio (Bicca-Marques, 2000; Bicca-Marques & Garber, 2004; Garber, 2000; Garber & Dolins, 1996; Garber & Paciulli, 1997; Janson, 1996; Janson & Di Bitetti, 1997). Tais estudos são recentes e têm focado poucas espécies de macacos do Novo Mundo: *Cebus capucinus*, *Cebus nigritus*, *Callicebus cupreus*, *Aotus nigriceps*, *Saguinus imperator*, *Saguinus fuscicollis* e *Saguinus mystax* (Bicca-Marques & Garber, 2004, 2005; Garber & Dolins, 1996; Garber & Paciulli, 1997; Janson, 1996; Janson & Di Bitetti, 1997).

Dentre os primatas do Novo Mundo, os macacos-prego (*Cebus* spp.) possuem o maior tamanho relativo de cérebro, o qual é considerado grande em relação ao seu tamanho de corpo (Fragaszy *et al.*, 2004; Garber & Lavalley, 1999), e o segundo maior índice de capacidade craniana-ICC (11,7) dentre os primatas, ficando abaixo apenas do homem (ICC=23,0) (Martin, 1990). Possuem um tamanho de corpo médio (2,5 – 5 kg), com desenvolvimento robusto e uma cauda semi-preênsil desprovida da porção distal nua e da habilidade de se agarrar presente nos Atelinae. Porém, utilizam sua cauda durante o forrageio tanto para a suspensão como para o apoio em determinadas posturas. A falta de precisão no uso da cauda é compensada pela presença de mãos fortes e hábeis. Possuem mandíbula robusta e dentes grandes e compactos que são bem adaptados para o forrageio extrativo, que se caracteriza pela exploração, ou seja, localização e remoção de recursos alimentares enterrados ou de difícil acesso, os quais exigem uma maior habilidade para a aquisição (Fragaszy *et al.*, 2004).

Segundo Fragaszy *et al.* (2004) e McGrew (1998), as habilidades manipulativas e a flexibilidade comportamental dos macacos-prego facilitam a sua ampla distribuição através das Américas do Sul e Central. São considerados primatas onívoros, possuindo uma grande

capacidade de ajuste sazonal na dieta (Fragaszy *et al.*, 2004; Janson, 1998), a qual é composta principalmente por frutos e insetos e, ocasionalmente, sementes e flores (De Lillo *et al.*, 1997; Fragaszy *et al.*, 2004). O sucesso em relação aos diferentes tipos de habitats que ocupam é atribuído ao comportamento oportunista, à flexibilidade na dieta e à sua grande capacidade de adaptação quanto aos padrões de forrageio, o que permite que eles minimizem certos níveis de competição em épocas de escassez de frutos, por explorarem locais que outros primatas frugívoros não utilizam (veja Fragaszy *et al.*, 2004; McGrew, 1998). Estes animais arborícolas mostram uma preferência pela parte central do dossel, mas muitas vezes forrageiam no chão ou em locais mais abertos. Suas áreas de uso podem ser grandes (290 ha) ou relativamente pequenas (80 ha), pois variam de acordo com a distribuição e disponibilidade dos recursos alimentares (Fragaszy *et al.*, 2004).

Os macacos-prego vivem em grupos sociais com uma média de 18 indivíduos, sendo a razão sexo-etária altamente variável entre os grupos das diferentes espécies. Apresentam uma dinâmica social do tipo intermediária (altos níveis de assimetria nas agressões e certo grau de assimetria nas interações afiliativas), podendo apresentar uma tolerância espacial bem acentuada entre os indivíduos de diferentes classes sociais. As relações de dominância ocorrem, porém são manifestadas apenas ocasionalmente (Coussi-Korbel & Fragaszy, 1995). Os altos níveis de tolerância social na natureza refletem muitas vezes comportamentos cooperativos, e os indivíduos podem visar ou evitar certos parceiros prevendo o grau de competição que poderá surgir na aquisição de determinados recursos alimentares (de Waal & Davis, 2003).

*Cebus* spp. tem sido foco de muitos estudos em cativeiro e na natureza. Em cativeiro, a maioria dos estudos tem testado as suas capacidades cognitivas e o uso de ferramentas, enquanto na natureza os estudos têm focado a ecologia alimentar e o comportamento social (Fragaszy *et al.*, 2004; Garber & Lavalley, 1999). No entanto, poucos estudos experimentais abordando as habilidades cognitivas relacionadas ao seu comportamento de forrageio quanto ao contexto ecológico e/ou social foram conduzidos na natureza (Garber & Paciulli, 1997; Janson & Di Bitetti, 1997).

Este estudo visa avaliar a capacidade do macaco-prego, *Cebus nigritus*, em usar a informação espacial (localização de locais com alimento), visual (características morfológicas do alimento), olfativa (odor do alimento) e quantitativa (quantidade de

alimento) na tomada de decisões de forrageio, determinar a hierarquia entre as informações sensoriais e espaciais e identificar as estratégias de forrageio adotadas por diferentes membros de um grupo social e sua influência sobre o acesso ao alimento.

## MATERIAL E MÉTODOS

O presente estudo foi realizado em um mosaico de fragmentos florestais com cerca de 440 ha (LTIG – Laboratório de Tratamento de Imagens e Geoprocessamento/PUCRS, 2006, com. pes.) localizado no Morro da Glória (30°05'S, 51°11'O) em Porto Alegre, RS, o qual é habitado por um grupo social de macacos-prego, *C. nigritus*. Os indivíduos do grupo (um macho adulto, DOM; cinco fêmeas adultas, AM, CTC, CTE, CTN e CL; um macho imaturo, STC; uma fêmea imatura, STE) foram identificados com base nos padrões dos tufos, coloração do pêlo e marcas faciais. Apesar dos animais já estarem acostumados a receber alimento na área, eles foram habituados ao consumo de bananas em uma plataforma de madeira suspensa em uma árvore no período de agosto a dezembro de 2004.

A pesquisa envolveu a construção de uma estação de alimentação composta por oito plataformas de alimentação visualmente semelhantes. Cada plataforma consistiu de uma tábua de madeira medindo 45 cm x 30 cm coberta por plástico a fim de possibilitar a sua limpeza. As plataformas foram fixadas a cerca de 1,5 m de altura acima do solo e distribuídas em um arranjo circular. A distância entre as plataformas adjacentes era de aproximadamente 3 m (Figura 1a). A localização e fixação das plataformas foi determinada com base na vegetação do local, levando em consideração a proximidade das árvores, para que os animais pudessem visitá-las sem a necessidade de descer ao solo. Após a construção e fixação das plataformas, um observatório foi construído a cerca de 7 m de distância da plataforma mais próxima (Figura 1b).

Antes de iniciar a série experimental foi realizado um período de habituação dos animais às plataformas de alimentação durante 10 dias (março/2005). Neste período, todas as plataformas foram iscadas com bananas verdadeiras e visitadas pelos animais. Após a habituação às plataformas, os animais foram acostumados à presença de folhas falsas sobre as mesmas (veja descrição das condições experimentais adiante) durante 15 dias (março/2005). No período de março a agosto de 2005, foi conduzido um conjunto de experimentos de campo com a finalidade de avaliar a capacidade dos macacos-prego de utilizar um conjunto de informações ecológicas na tomada de decisões de forrageio. Estes experimentos seguiram o protocolo utilizado por Bicca-Marques (2000, 2005; Bicca-Marques & Garber, 2003, 2004, 2005).





(a)



(b)

Figura 1. Estação de alimentação mostrando (a) as oito plataformas de alimentação e (b) o observatório utilizado para a coleta dos dados.

Durante os experimentos, as plataformas foram iscadas com bananas verdadeiras disponíveis (recompensa alimentar), bananas verdadeiras indisponíveis dentro de saquinhos de metal ou bananas plásticas. As bananas plásticas eram semelhantes em tamanho, forma e cor às bananas verdadeiras. Apenas duas plataformas de alimentação continham bananas verdadeiras (plataformas com recompensa, PR) em cada sessão experimental (=visita do grupo à estação de alimentação), enquanto as demais continham uma banana plástica ou uma banana verdadeira indisponível (plataformas sem recompensa, PSR), dependendo da condição exigida em cada experimento. Portanto, havia uma probabilidade de 25% (2/8) de que os macacos-prego encontrassem as duas PRs ao acaso. As plataformas eram iscadas no início da manhã e depois de cada sessão as iscas eram repostas após um intervalo mínimo de 20 minutos depois da saída dos animais da estação de alimentação. Assim, o número de sessões por dia variou de acordo com o número de vezes que os animais visitaram a estação de alimentação. As plataformas permaneciam com iscas durante 10 horas por dia. A localização das PRs foi determinada com o auxílio de uma tabela de números aleatórios. Informações espaciais (localização constante das PRs), visuais (diferenças visuais entre bananas verdadeiras e plásticas), olfativas (diferenças no odor de bananas verdadeiras e plásticas) e quantitativas (diferenças na quantidade de alimento nas PRs) foram manipuladas sistematicamente em diferentes experimentos.

Foram conduzidos seis experimentos de campo com uma duração de 20 dias cada (Figura 2). A descrição detalhada de cada experimento é apresentada nas Figuras 3 a 8. Entre cada experimento foi realizado um intervalo de cinco dias (exceto entre as partes A e B do experimento da “informação espacial, visual e olfativa juntas” e entre os experimentos da “informação espacial” e da “informação quantitativa”). Durante o intervalo, todas as plataformas foram iscadas diariamente com uma banana a fim de evitar que os mesmos parassem de visitá-las. Porém, este intervalo variou entre os experimentos, pois como os animais não visitavam a estação de alimentação todos os dias, o início efetivo de cada experimento foi considerado a partir do primeiro dia em que os animais participaram de uma sessão. Naquelas situações nas quais este intervalo não foi realizado, tal decisão deveu-se ao fato da localização das PRs permanecer constante entre os experimentos e o desenho experimental considerar o aprendizado obtido no primeiro experimento.

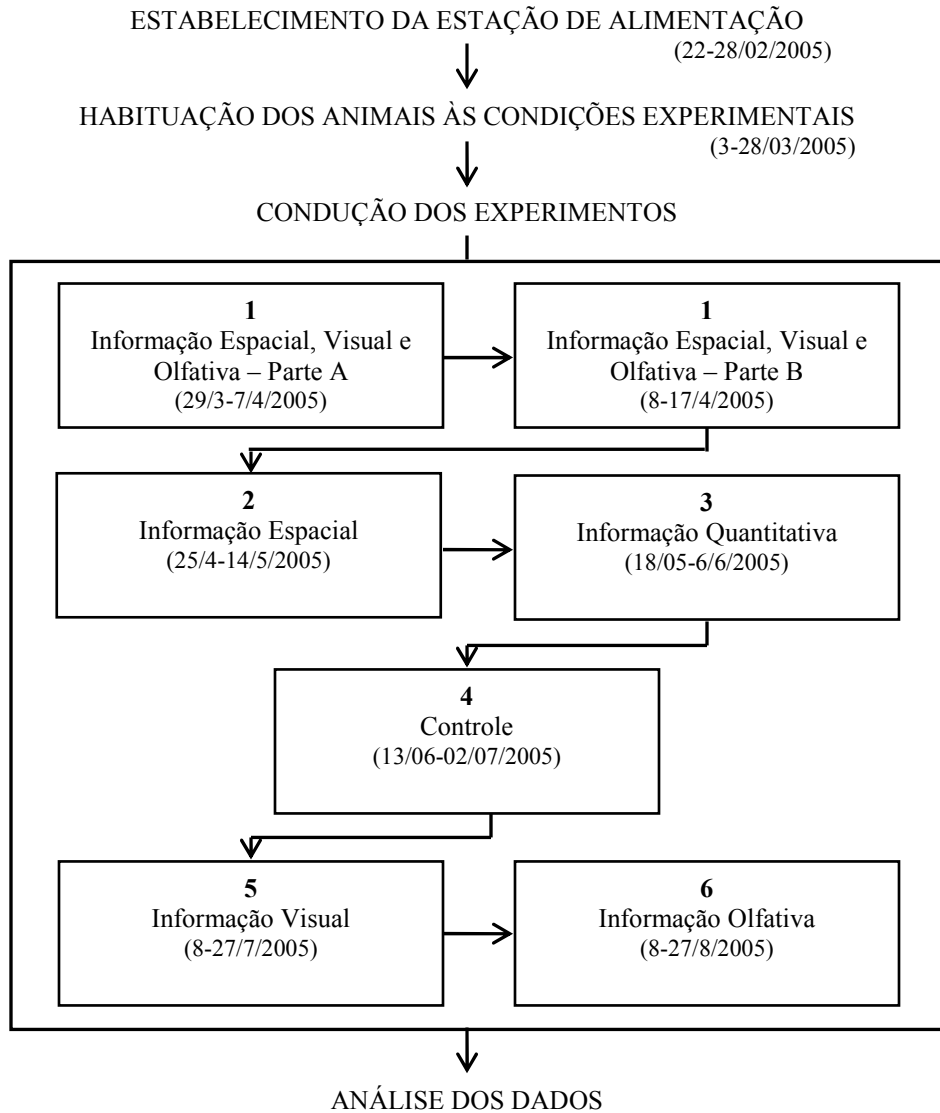


Figura 2. Esquema mostrando a seqüência e as datas de execução de cada etapa da pesquisa.

**Experimento 1 (Partes A e B)**  
**INFORMAÇÃO ESPACIAL, VISUAL**  
**E OLFATIVA JUNTAS**

**Objetivos:** testar a habilidade dos macacos em associar a informação espacial, visual e olfativa com a presença/ausência de recompensas alimentares nas plataformas de alimentação.

- 1B: avaliar a hierarquia entre a informação espacial e as dicas perceptivas nas decisões de forrageio através da verificação do efeito de se alterar a informação espacial, mantendo as dicas perceptivas constantes.

**Condições:**

- (a) informações visuais disponíveis (PRs continham uma banana verdadeira exposta, enquanto PSRs continham uma banana plástica exposta);
- (b) informações olfativas disponíveis (bananas plásticas não tem cheiro. As plataformas foram limpas após cada sessão);
- (c) informação espacial disponível (a localização das PRs e das PSRs foi constante durante todo o experimento. No experimento 1B a localização de uma das PRs foi trocada na primeira sessão e, então, permaneceu constante durante todas as outras sessões).
- (d) Não houve intervalo entre estes experimentos.

**Duração:** 10 dias (cada)



**Plataforma com recompensa (PR)**



**Plataforma sem recompensa (PSR)**

Figura 3. Condições do experimento testando o uso da informação espacial, visual e olfativa juntas.



## Experimento 2 INFORMAÇÃO ESPACIAL

**Objetivos:** testar a habilidade dos macacos em selecionar plataformas de alimentação com base somente no uso da informação espacial.

**Duração:** 20 dias

### Condições:

- (a) informações visuais eliminadas (as bananas de todas as plataformas foram cobertas por folhas falsas semelhantes);
- (b) informações olfativas minimizadas (as PSRs continham bananas verdadeiras dentro de saquinhos de metal sob as folhas falsas);
- (c) informação espacial disponível (a localização das PRs permaneceu constante durante todo o experimento).



**Plataforma com recompensa (PR)**



**Plataforma sem recompensa (PSR)**

Figura 4. Condições do experimento testando o uso da informação espacial nas decisões de forrageio. As fotografias superiores mostram o estado como os macacos encontravam as plataformas, enquanto as inferiores mostram o que havia sob as folhas.

**Experimento 3**  
**INFORMAÇÃO QUANTITATIVA**

**Objetivos:** testar a habilidade dos macacos de recordar e integrar as informações espacial e quantitativa (quantidade de alimento em uma plataforma) nas decisões de forrageio.

**Condições:**

- (a) informações visuais eliminadas (as bananas de todas as plataformas foram cobertas por folhas falsas semelhantes);
- (b) informações olfativas minimizadas (as PSRs continham uma banana verdadeira dentro de um saquinho de metal sob a folha falsa);
- (c) informação espacial disponível (a localização das PRs permaneceu a mesma do experimento 2);
- (d) informação de quantidade de alimento disponível (a quantidade de alimento nas PRs foi diferente)

**Duração:** 20 dias

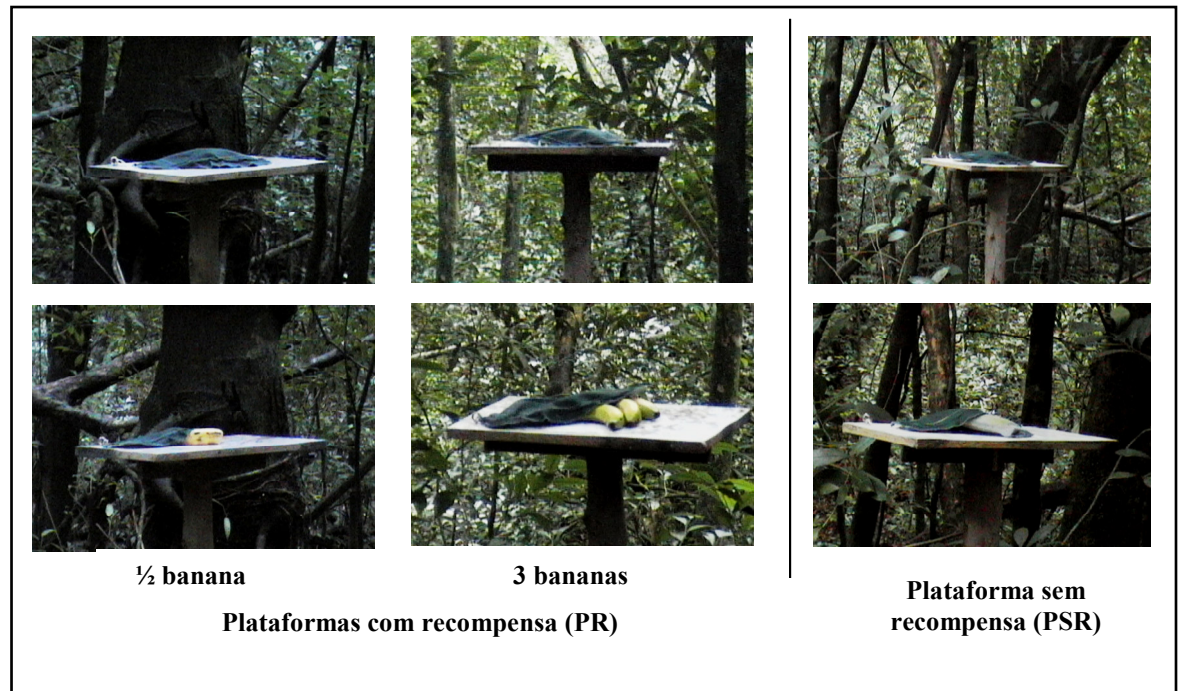


Figura 5. Condições do experimento testando o uso da informação quantitativa nas decisões de forrageio. As fotografias superiores mostram o estado como os macacos encontravam as plataformas, enquanto as inferiores mostram o que havia sob as folhas.

#### Experimento 4 CONTROLE

**Objetivos:** testar se na ausência das informações espacial, visual e olfativa, os macacos utilizam outras informações ecológicas não controladas pelo pesquisador a fim de localizar as PRs com probabilidade maior que 25%.

**Duração:** 20 dias

#### Condições:

- (a) informações visuais eliminadas (as bananas de todas as plataformas foram cobertas por folhas falsas semelhantes);
- (b) informações olfativas minimizadas (as PSRs continham uma banana verdadeira dentro de um saquinho de metal sob a folha falsa);
- (c) informação espacial indisponível (a localização das PRs mudou ao acaso em cada sessão durante todo o experimento).

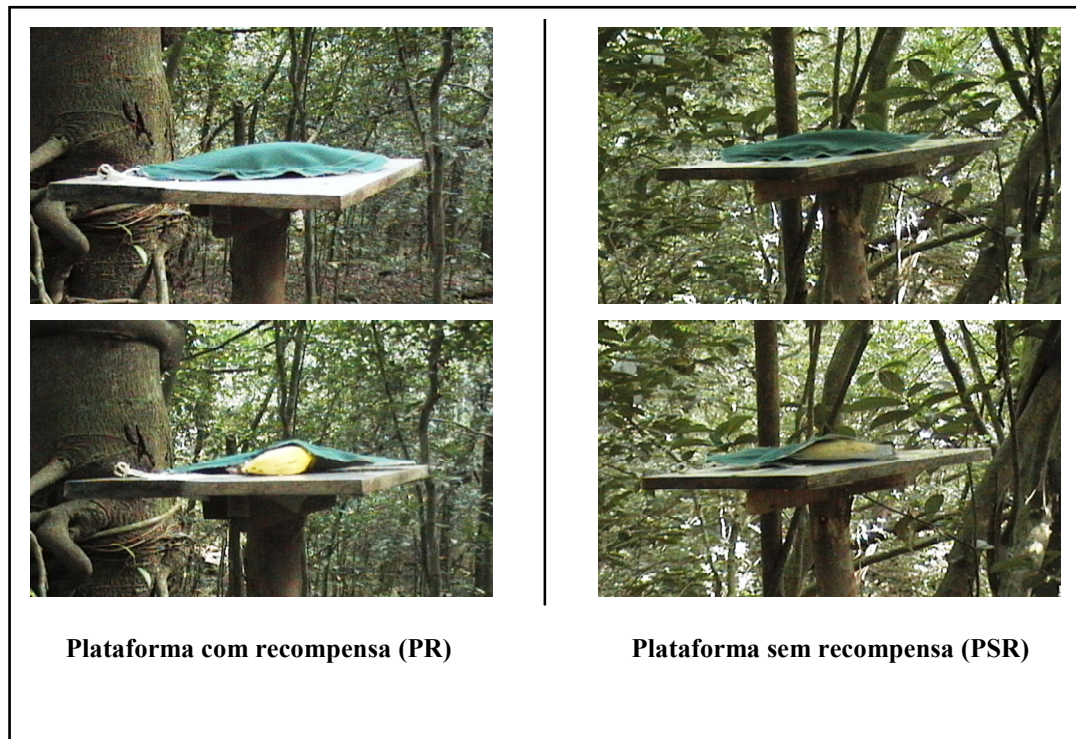


Figura 6. Condições do experimento controle. As fotografias superiores mostram o estado como os macacos encontravam as plataformas, enquanto as inferiores mostram o que havia sob as folhas.



## Experimento 5 INFORMAÇÃO VISUAL

### Condições:

- (a) informações visuais disponíveis (as PRs continham uma banana verdadeira sobre a folha falsa, enquanto que as PSRs continham uma banana falsa);
- (b) informações olfativas minimizadas (as PSRs continham uma banana verdadeira dentro de um saquinho de metal sob a folha falsa, enquanto as PRs continham um saquinho de metal vazio sob a folha);
- (c) informação espacial indisponível (a localização das PRs mudou ao acaso em cada sessão durante todo o experimento).

**Objetivos:** testar a habilidade dos macacos em selecionar plataformas de alimentação com base somente no uso da informação visual (isto é, baseado em diferenças na aparência de bananas verdadeiras e falsas).

**Duração:** 20 dias

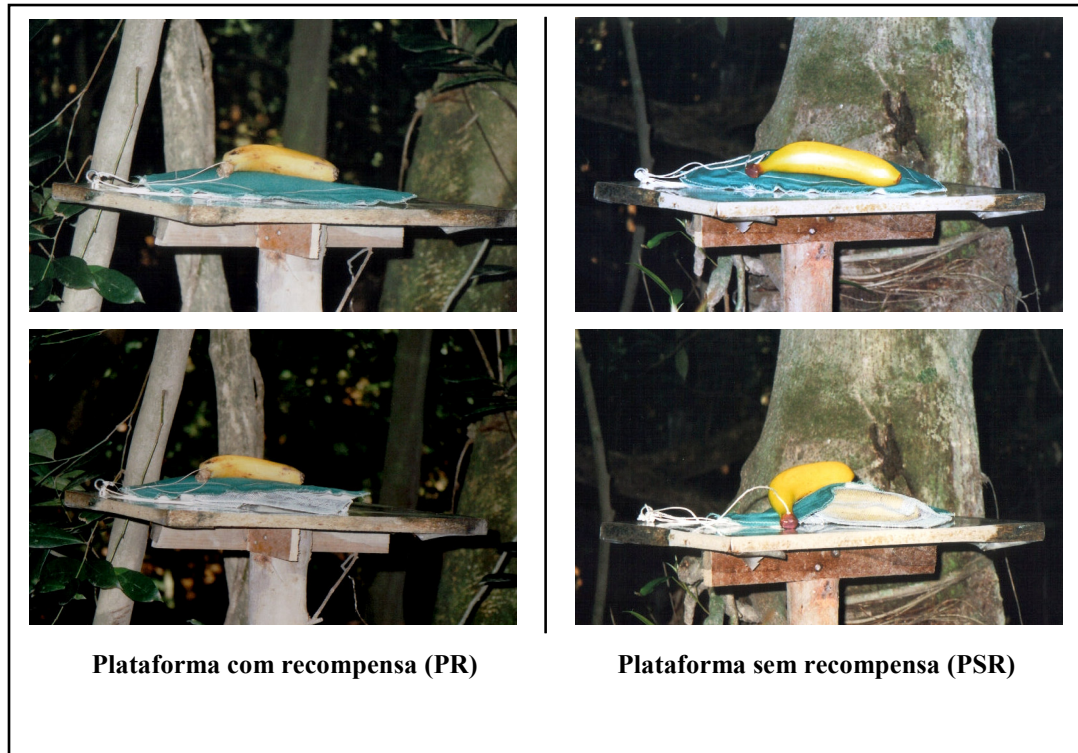


Figura 7. Condições do experimento testando o uso da informação visual nas decisões de forrageio. As fotografias superiores mostram o estado como os macacos encontravam as plataformas, enquanto as inferiores mostram o que havia sob as folhas.



**Experimento 6**  
**INFORMAÇÃO OLFATIVA**

**Objetivos:** testar a habilidade dos macacos em selecionar plataformas de alimentação com base somente no uso da informação olfativa (isto é, baseado em diferenças no cheiro de bananas verdadeiras e falsas).

**Duração:** 20 dias

**Condições:**

- (a) informações visuais eliminadas (as bananas de todas as plataformas foram cobertas por folhas falsas semelhantes);
- (b) informações olfativas disponíveis (as PRs continham uma banana verdadeira e as PSRs continham uma banana falsa sob a folha; as PRs foram limpas com um pano úmido após cada sessão para eliminar o cheiro);
- (c) informação espacial indisponível (a localização das PRs mudou ao acaso em cada sessão durante todo o experimento).

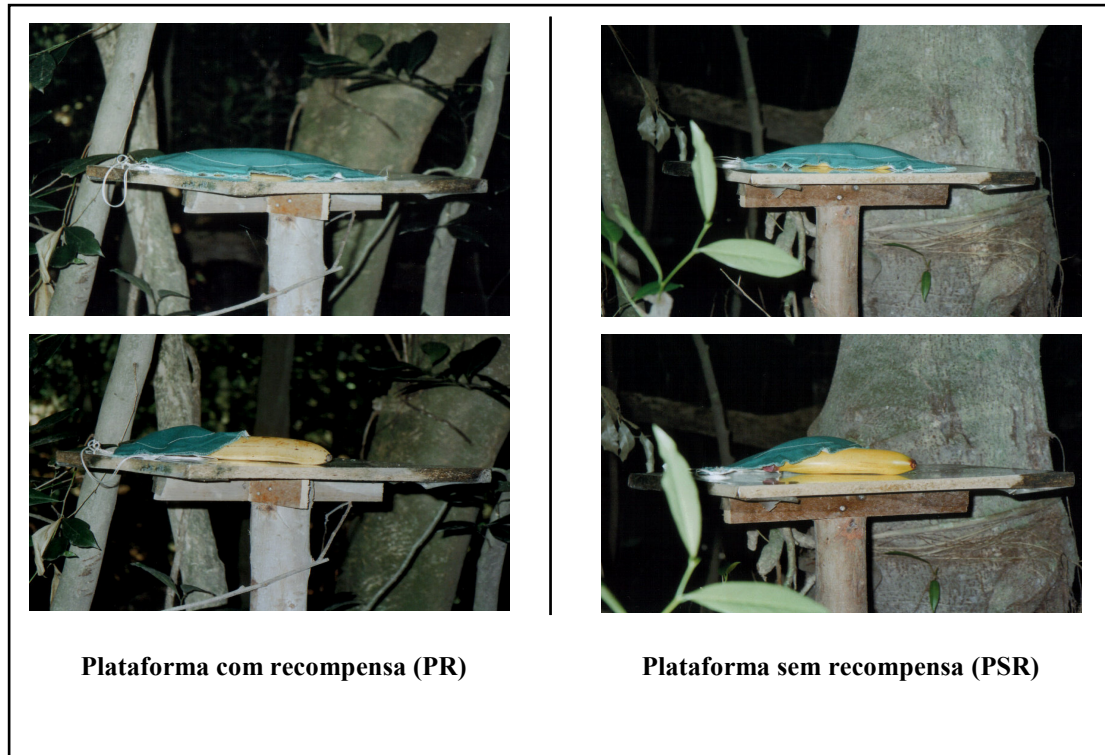


Figura 8. Condições do experimento testando o uso da informação olfativa nas decisões de forrageio. As fotografias superiores mostram o estado como os macacos encontravam as plataformas, enquanto as inferiores mostram o que havia sob as folhas.

No primeiro dia da parte B do experimento da “informação espacial, visual e olfativa juntas”, a localização das duas PRs deveria ser trocada, porém uma das plataformas permaneceu a mesma da parte A seguindo a tabela de números aleatórios. Esta mudança das PRs na parte B em relação à primeira parte deste experimento possibilita uma comparação do comportamento dos macacos quanto à hierarquia entre a informação espacial e as dicas perceptivas (visão e olfato) nas decisões de forrageio. Deste modo, é possível determinar se a informação espacial foi mais relevante do que as dicas perceptivas através da comparação do desempenho do grupo na primeira sessão da parte B em relação à última sessão da parte A deste experimento.

A coleta de dados pelo método de amostragem de “todas as ocorrências” (Martin & Bateson, 1993) iniciava quando o grupo de estudo era avistado próximo à estação de alimentação. As visitas às plataformas de alimentação eram registradas quando um indivíduo era observado sobre ou próximo (menos de 1 m de distância) de uma plataforma de alimentação, pendurado em uma árvore ou sentado na própria plataforma à procura de alimento. As informações registradas incluíam: horários de chegada e partida na estação de alimentação, direção da qual o grupo chegou e direção tomada após a sessão, horários de chegada e de saída de cada indivíduo em cada plataforma, ocorrência e local de alimentação e interações sociais (como suplantação, partilha de alimento ou competição alimentar) sobre as plataformas ou árvores (veja a ficha de coleta de dados no Anexo I). Todas as visitas às plataformas foram registradas. Durante os experimentos da informação espacial, visual e olfativa juntas e da informação visual, os quais continham as bananas visíveis, aves foram observadas visitando e se alimentando nas PRs em algumas situações. Para evitar que os macacos-prego utilizassem outra informação além da disponível na condição de cada experimento, como, por exemplo, a informação da banana parcialmente descascada e comida, as bananas destas plataformas eram imediatamente substituídas após a saída das aves.

As visitas dos macacos-prego às PRs foram consideradas como escolhas com sucesso, enquanto as visitas às PSRs foram consideradas escolhas sem sucesso. Para a análise dos dados, a primeira visita a cada plataforma de alimentação durante uma dada sessão foi considerada uma inspeção. Deste modo, os animais poderiam realizar, no máximo, oito inspeções na estação de alimentação durante cada sessão experimental.

Assim, o primeiro membro do grupo a visitar uma determinada plataforma durante uma sessão era o responsável por sua inspeção. Por outro lado, quando um indivíduo visitava uma plataforma já inspecionada na sessão, esse evento era classificado como uma visita.

A análise para avaliar o uso dos diferentes tipos de informação durante as decisões de forrageio do grupo foi feita com base no seu desempenho em cada experimento considerando a porcentagem acumulada de inspeções com sucesso em relação ao total de inspeções. O desempenho dos macacos-prego foi analisado pelo teste das duas porcentagens (Z; Lehner, 1996; desempenho observado vs. desempenho esperado ao acaso), considerando um nível de significância de 5% e uma probabilidade ao acaso de 25% (2/8) para a escolha das PRs, conforme realizado por Bicca-Marques & Garber (2004).

Visto que havia apenas duas PRs em cada sessão, foi realizada uma outra análise do desempenho dos animais com base apenas nas duas primeiras inspeções durante cada sessão. Esta análise parece ser mais adequada para testar a capacidade dos animais de usar as informações ecológicas controladas pelo desenho experimental, uma vez que analisa se eles estavam indo diretamente às PRs. Desta forma, ela reduz a probabilidade de ocorrência de erros tipo I e II. Por exemplo, como a quantidade de alimento disponível não era suficiente para saciar todo o grupo, os animais poderiam localizar as PRs e continuar procurando por alimento em todas as outras plataformas de alimentação (PSRs), obtendo assim, um desempenho igual ao esperado (2/8=25%) pela análise da frequência total de inspeções do grupo. Por outro lado, se os animais aprendessem que o alimento estava localizado em apenas duas plataformas em cada sessão, eles poderiam obter um desempenho significativo com a adoção de uma regra de forrageio tipo “pare de procurar por alimento após encontrar as duas PRs”. Para a análise das duas primeiras inspeções do grupo em cada sessão, as probabilidades ao acaso foram, respectivamente, de (1) 3,6% (=2/8x1/7) para duas escolhas com sucesso (duas PRs), (2) 42,9% (=2/8x6/7x2) para a escolha de uma PR e uma PSR e (3) 53,6% (6/8x5/7) para duas escolhas sem sucesso (duas PSRs). Quando apenas uma plataforma de alimentação era visitada pelo grupo durante uma sessão, a probabilidade de escolher uma PR era de 25% (2/8) e 75% (6/8) para a escolha de uma PSR (Bicca-Marques, 2000). Os dados do

experimento da informação espacial, visual e olfativa juntas foram analisados em conjunto, pois testavam o mesmo tipo de tarefa.

Para examinar se os animais adotaram uma estratégia “win-return”, também foram analisados os dados das duas primeiras inspeções do grupo. Para cada experimento foi calculado um desempenho teórico que seria atingido pelo grupo se os animais usassem uma estratégia “win-return” perfeita (WR); ou seja, sempre inspecionassem em primeiro lugar as duas PRs da sessão anterior. A análise da adoção desta estratégia pelos macacos-prego levou em consideração a proporção da primeira ou das duas primeiras inspeções do grupo em uma determinada sessão que eram PRs que haviam sido visitadas na sessão anterior (VA). Os dados do primeiro dia de cada experimento (com exceção da parte B do experimento da informação espacial, visual e olfativa juntas e do experimento da informação quantitativa) foram descartados desta análise devido ao intervalo realizado entre os experimentos. O teste das duas porcentagens foi utilizado para verificar se os valores de WR e VA eram significativamente maiores que 25%. No experimento controle utilizou-se o Teste Exato de Fisher devido ao pequeno tamanho da amostra. Se WR fosse significativamente superior a 25%, se poderia afirmar que o uso da estratégia “win-return” seria vantajoso no experimento. Da mesma forma, nos experimentos em que os valores de VA fossem significativamente maiores que 25%, poder-se-ia inferir que os animais estavam utilizando essa estratégia.

O teste para avaliar a habilidade dos macacos-prego em recordar e integrar as informações espaciais e quantitativas durante a tomada de decisões de forrageio foi feito com base na primeira plataforma inspecionada pelo grupo em cada sessão. O teste das duas porcentagens foi, então, aplicado para verificar se houve diferença significativa na escolha da plataforma com maior quantidade de alimento (3 bananas), considerando uma probabilidade de 12,5% (1/8) e um nível de significância de 5%. Como os animais deveriam aprender a localização das PRs durante o experimento anterior (informação espacial), um teste mais conservador da habilidade dos animais em tomar decisões de forrageio com base na quantidade de alimento disponível levou em consideração uma probabilidade de 50%, ou seja, a seleção da PR com três bananas dentre as duas PRs. Os dados do desempenho do grupo foram organizados em uma planilha do Microsoft Excel onde até 59 variáveis foram avaliadas para cada sessão (veja Anexo II).

Para avaliar o comportamento de forrageio e as estratégias utilizadas por cada indivíduo durante as sessões, os seguintes aspectos foram analisados: sucesso no forrageio, ordem de chegada às PRs, investimento de cada indivíduo na procura por alimento, desempenho na utilização das dicas ecológicas, número de plataformas de alimentação inspecionadas por sessão, latência da primeira visita a uma plataforma de alimentação após a chegada do grupo na estação de alimentação, porcentagem de inspeções a uma PR que resultaram em alimentação e a eficácia na procura por alimento. Para estas análises, quando um indivíduo visitava mais de uma vez a mesma plataforma de alimentação durante a mesma sessão, considerou-se como uma única visita.

A posição hierárquica dos membros do grupo foi determinada com base na distribuição das interações agonísticas ocorridas nos locais de alimentação. Estes dados foram organizados em uma matriz sociométrica com a frequência de agressões realizadas e recebidas por cada indivíduo em cada díade. Um indivíduo foi considerado de posição hierárquica superior quando realizou mais agressões do que recebeu. Um índice de dominância calculado como a proporção das interações agonísticas das quais um indivíduo participou e foi o ator (Lehner, 1996) também foi determinado. Devido à pequena frequência de interações, o Teste Exato de Fisher (disponível no site <http://www.matforsk.no/ola/fisher.htm>) foi utilizado para comparar as frequências observada e esperada de participação de cada indivíduo como ator ou receptor de comportamentos agonísticos, considerando um nível de significância de 5%.

A identificação das estratégias individuais de forrageio foi realizada com base na frequência das inspeções realizadas por cada indivíduo. O teste do qui-quadrado foi utilizado para determinar se houve diferença significativa quanto ao investimento na procura por alimento entre os membros do grupo. Nos casos onde ocorreram diferenças significativas entre os indivíduos, o teste das duas porcentagens foi utilizado para determinar se o comportamento de forrageio de cada indivíduo seguiu o padrão das estratégias de batedor, usurpador ou oportunista. Para tal, foi calculado um valor esperado através da divisão do total de inspeções do grupo pelo seu número de indivíduos (x). Essa frequência esperada assume que todos os membros do grupo compartilham igualmente a atividade de procura por alimento. O teste das duas porcentagens foi utilizado para avaliar se a frequência observada de inspeções diferiu significativamente

da frequência esperada. Assim, os indivíduos que inspecionaram significativamente mais do que o esperado foram considerados batedores, aqueles indivíduos que apresentaram uma frequência significativamente menor de procura por alimento foram considerados usurpadores, enquanto os que procuraram por alimento com uma frequência igual ao esperado foram classificados como oportunistas.

Como um indivíduo que adota uma estratégia de batedor pode ter um sucesso maior durante seu forrageio devido ao fato de chegar primeiro aos locais de alimentação do que um indivíduo que adota uma estratégia de usurpador e chega à fonte de recurso após todo ou parte do alimento ter sido consumido foi avaliada a “vantagem do batedor”. A existência da “vantagem do batedor” foi determinada comparando-se a porcentagem das inspeções às PRs que resultaram em alimentação com a porcentagem das visitas posteriores às PRs em uma dada sessão que resultaram em alimentação pelo teste das duas porcentagens. Se o primeiro indivíduo a chegar em uma plataforma (inspecionar) tem um maior acesso ao alimento que os indivíduos que a visitaram mais tarde, confirma-se a existência da “vantagem do batedor”.

O comportamento de forrageio de cada indivíduo foi analisado também quanto à latência da primeira visita a uma plataforma de alimentação após a chegada do grupo à estação de alimentação. Esta análise foi feita com base no tempo (em minutos) que cada indivíduo levou para visitar a primeira plataforma durante cada sessão. Além da determinação da posição hierárquica e da latência da primeira visita às plataformas de alimentação, a prioridade de acesso ao alimento entre os membros do grupo levou em consideração a ordem de chegada às PRs.

Com base na porcentagem das PRs inspecionadas por cada indivíduo em relação ao total de plataformas que o mesmo inspecionou em cada experimento foi possível avaliar o seu desempenho na utilização das informações ecológicas disponíveis. O teste das duas porcentagens foi utilizado para determinar se a proporção de inspeções com sucesso diferiu do desempenho de 25% esperado ao acaso. O Teste Exato de Fisher foi utilizado quando o tamanho da amostra foi pequeno.

A eficácia dos indivíduos durante o forrageio foi analisada através da proporção de inspeções às PRs realizadas por cada indivíduo do grupo em relação ao total de inspeções realizadas por todos os membros do grupo. Esta análise indica a proporção de

alimento consumido pelo grupo que foi encontrado por cada indivíduo. Os dados do comportamento dos indivíduos foram organizados em uma planilha do Microsoft Excel onde até 39 variáveis foram avaliadas para cada sessão (veja Anexo III).

## RESULTADOS

### **Aspectos gerais do comportamento de forrageio do grupo**

No decorrer dos seis experimentos (120 dias) foram registradas 113 sessões distribuídas em 59 dias (totalizando 63 horas de observação dos animais). O número de sessões por dia variou de 1 a 5 (média=1,7 ± 0,9). Os macacos-prego permaneceram por um período de até 6 dias sem visitar a estação de alimentação durante os experimentos. As sessões duraram, em média, 33 ± 19 minutos. Um total de 571 inspeções às plataformas de alimentação foram realizadas pelo grupo, das quais 215 foram feitas nas PRs (37,6% escolhas com sucesso) e 356 nas PSRs (62,4% escolhas sem sucesso). O número de indivíduos participantes em cada sessão variou de um a oito (média=5 ± 2), enquanto o número de indivíduos que visitaram as plataformas de alimentação variou de um a sete (média=3 ± 2).

A primeira inspeção de uma PR seguida de alimentação ocorreu, em média, 4 ± 6 minutos após a chegada do grupo à estação de alimentação, enquanto o último evento de alimentação ocorreu, em média, 26 ± 18 minutos antes do grupo sair da estação de alimentação. O tempo gasto no consumo das bananas (alimentação) não foi avaliado devido ao fato dos animais raramente comerem sobre as plataformas. Em geral, o indivíduo que inspecionava uma PR arrancava a(s) banana(s) e a(s) levava para comer nas árvores. O número de indivíduos que se alimentaram em cada sessão variou de zero a quatro (apenas um indivíduo: n=39 sessões; dois indivíduos: n=68; três indivíduos: n=4; quatro indivíduos: n=1; nenhum: n=1), porém nunca foram observados indivíduos compartilhando alimento em uma mesma PR. Os registros de alimentação nos quais dois ou mais indivíduos se alimentaram em uma mesma sessão ocorreram somente no experimento da informação quantitativa, quando uma PR continha três bananas. Das 113 sessões registradas, o número máximo de indivíduos visitando uma PR ao mesmo tempo foi dois, sendo que 99% (n=112) das visitas às plataformas de alimentação foram realizadas com apenas um indivíduo visitando uma plataforma; ou seja, em apenas uma sessão dois indivíduos foram observados visitando uma plataforma ao mesmo tempo, porém sem ocorrência de alimentação.



### **Desempenho do grupo nos experimentos**

Informação espacial, visual e olfativa juntas: Como durante este experimento os animais foram expostos pela primeira vez às bananas falsas, eles foram observados algumas vezes mordendo, cheirando, tocando e tentando arrancar estas bananas das PSRs. Durante os 10 dias da parte A deste experimento o grupo inspecionou 85 plataformas de alimentação, das quais 32 (38%) foram PRs ( $Z=1,778$ , NS; Figura 9). Um desempenho não significativo também foi observado na parte B do experimento ( $22/67=33\%$ ,  $Z=1,000$ , NS; Figura 9). O desempenho do grupo na primeira sessão da parte B, após a alteração da localização de uma das PRs, indica uma maior saliência do uso da informação espacial em relação às dicas perceptivas, uma vez que os animais inspecionaram, primeiramente, a plataforma que permaneceu a mesma da primeira parte do experimento. Contudo, visto que a segunda plataforma inspecionada durante esta sessão foi a outra PR, talvez os animais também tenham utilizado a informação visual para localizar as PRs. Desta forma, o fato de uma das PRs da parte B ter permanecido a mesma da primeira parte deste experimento enfraquece os resultados obtidos, impossibilitando assim, a avaliação precisa da hierarquia entre a informação espacial e as dicas perceptivas. No entanto, o desempenho geral do grupo (partes A e B juntas) foi significativo ( $54/152=36\%$ ,  $Z=1,998$ ,  $p<0,05$ ), indicando que os animais utilizaram a informação espacial e/ou as dicas perceptivas na tomada de decisões de forrageio. Esse resultado é corroborado pela análise das duas primeiras inspeções do grupo em cada sessão, a qual também indica que os macacos-prego poderiam estar aplicando uma estratégia “win-return” para retornar diretamente às plataformas com bananas verdadeiras (Tabela 1).

Informação espacial: À semelhança do experimento anterior, o desempenho geral do grupo não foi significativo neste experimento ( $29/94=31\%$ ;  $Z=0,894$ , NS; Figura 10). Porém, a análise das duas primeiras inspeções do grupo na sessão demonstra que os macacos-prego são capazes de aprender e utilizar a informação referente à localização de suas fontes de alimento ( $17/29=59\%$ ;  $Z=2,596$ ,  $p<0,01$ ; Tabela 1). Conforme esperado, o grupo adotou a estratégia “win-return” para relocalizar as recompensas alimentares escondidas sob as folhas ao longo das sessões (Tabela 1).

### Informação Espacial, Visual e Olfativa

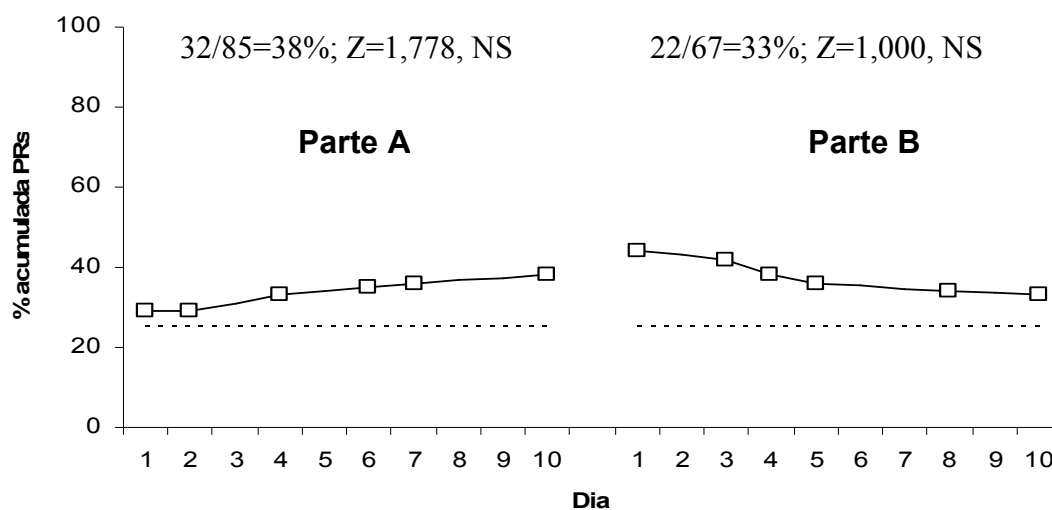


Figura 9. Desempenho do grupo (porcentagem acumulada de inspeções de PRs) no experimento das informações espacial, visual e olfativa juntas. A linha pontilhada mostra o desempenho de 25% esperado ao acaso na escolha das plataformas com recompensa. Os quadrados indicam os dias nos quais os macacos-prego visitaram a estação de alimentação.

Tabela 1. Desempenho observado nos experimentos com base na análise das duas primeiras inspeções do grupo em cada sessão (O), frequência esperada ao acaso (E), desempenho teórico que seria obtido pela adoção de uma estratégia “win-return” perfeita (WR) e frequência das duas primeiras inspeções do grupo que foram realizadas em PRs visitadas na visita anterior (VA). A soma mostra o desempenho geral do grupo. Os resultados do teste das duas porcentagens (Z) e seus respectivos níveis de significância também são mostrados. \*Teste Exato de Fisher devido ao pequeno tamanho da amostra.

<b>EXPERIMENTO</b>		<b>0/1</b>	<b>1/1</b>	<b>0/2</b>	<b>1/2</b>	<b>2/2</b>	<b>SOMA</b>	<b>Z</b>	<b>Significância</b>
Espacial, Visual e Olfativo (1A +1B)	<b>O</b>	0	2	1	11	14	41/54=76%	5,293	p<0,001
	<b>E</b>	1.5	0.5	13.9	11.2	0.9	14/54=25%	-	-
	<b>WR</b>	-	-	0	1	26	53/54=98%	7,814	p<0,001
	<b>VA</b>	2	2	1	10	12	36/50=72%	4,702	p<0,001
Espacial (2)	<b>O</b>	0	1	4	4	6	17/29=59%	2,596	p<0,01
	<b>E</b>	0.75	0.25	7.5	6.0	0.5	7/29=25%	-	-
	<b>WR</b>	-	-	0	0	14	28/28=100%	5,797	p<0,001
	<b>VA</b>	1	1	4	3	5	14/26=54%	2,128	p<0,05
Quantitativo (3)	<b>O</b>	0	0	0	9	7	23/32=72%	3,752	p<0,001
	<b>E</b>	0	0	8.6	6.9	0.6	8/32=25%	-	-
	<b>WR</b>	-	-	0	0	16	32/32=100%	6,197	p<0,001
	<b>VA</b>	0	0	0	9	7	23/32=72%	3,752	p<0,001
Controle (4)	<b>O</b>	0	0	3	7	0	7/20=35%	0,690	NS
	<b>E</b>	0	0	5.4	4.3	0.4	5/20=25%	-	-
	<b>WR</b>	-	-	7	2	0	2/18=11%	-	NS*
	<b>VA</b>	1	1	2	4	0	5/14=36%	-	NS*
Visual (5)	<b>O</b>	0	2	0	7	15	39/46=85%	5,762	p<0,001
	<b>E</b>	1.5	0.5	11.8	9.4	0.8	12/46=25%	-	-
	<b>WR</b>	-	-	14	9	0	9/46=20%	-0,626	NS
	<b>VA</b>	4	0	12	6	1	8/42=19%	-0,658	NS
Olfativo (6)	<b>O</b>	0	0	12	8	0	8/40=20%	-0,535	NS
	<b>E</b>	0	0	10.7	8.6	0.7	10/40=25%	-	-
	<b>WR</b>	-	-	12	7	0	7/38=18%	-0,696	NS
	<b>VA</b>	0	1	6	11	1	14/37=38%	1,190	NS

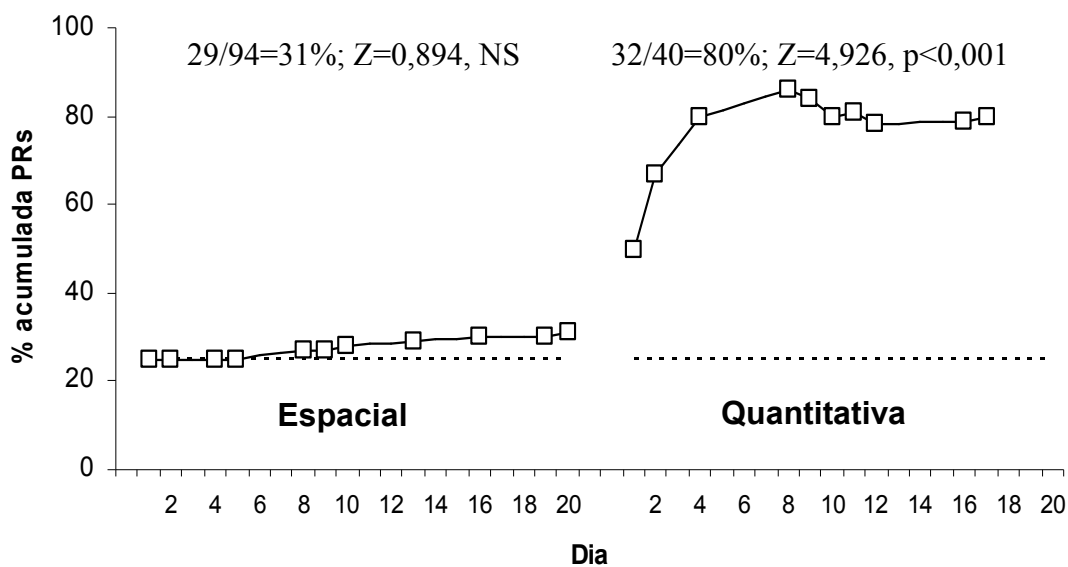


Figura 10. Desempenho do grupo (porcentagem acumulada de inspeções de PRs) nos experimentos da informação espacial e da informação quantitativa. A linha pontilhada mostra o desempenho de 25% esperado ao acaso na escolha das plataformas com recompensa. Os quadrados indicam os dias nos quais os macacos-prego visitaram a estação de alimentação.

Informação quantitativa: Como a localização das PRs permaneceu a mesma do experimento anterior, os macacos-prego apresentaram um desempenho acima do acaso tanto na análise geral (32/40=80%;  $Z=4,926$ ,  $p<0,001$ ; Figura 10), quanto na análise das duas primeiras inspeções na sessão (23/32=72%;  $Z=3,752$ ,  $p<0,001$ ; Tabela 1), e continuaram adotando uma estratégia “win-return” (Tabela 1). Assim, como os animais já haviam aprendido a localização das duas PRs no experimento da informação espacial, foi possível verificar se eles utilizaram a informação de quantidade de alimento disponível nas plataformas nas suas decisões de forrageio; ou seja, se eles selecionaram a PR com maior quantidade de alimento (3 bananas) com uma frequência significativamente maior que o esperado.

A primeira plataforma inspecionada nas 16 sessões deste experimento foi sempre uma PR. Em 75% dos casos, os macacos-prego foram direto para a PR com três bananas e nos restantes 25% para a PR com apenas meia banana (Figura 11). Embora este desempenho seja significativamente superior ao esperado considerando um acaso de 12,5% ( $Z=3,563$ ,  $p<0,001$ ), ele não difere da probabilidade de 50% ( $Z=1,461$ , NS).

Controle: Durante este experimento, o grupo participou de 10 sessões distribuídas em seis dias e inspecionou 52 plataformas de alimentação, das quais apenas 16 eram PRs (31%,  $Z=0,656$ , NS; Figura 12). Portanto, os macacos-prego não utilizaram nenhum tipo de informação ecológica não controlada pelo desenho experimental para localizar as PRs. O mesmo resultado foi obtido pela análise das duas primeiras inspeções do grupo em cada sessão ( $Z=0,690$ , NS; Tabela 1). Devido à localização aleatória das PRs em cada sessão, os animais não adotaram uma estratégia “win-return” durante este experimento, a qual de fato não seria vantajosa (VA e WR, respectivamente, Tabela 1).

Informação visual: Os macacos-prego foram capazes de selecionar as PRs utilizando apenas as diferenças visuais entre as bananas verdadeiras e as bananas de plástico (desempenho geral: 45/91=50%,  $Z=3,412$ ,  $p<0,001$ ; Figura 13; análise das duas primeiras inspeções: 39/46=85%,  $Z=5,762$ ,  $p<0,001$ ; Tabela 1). No entanto, o desempenho dos animais durante este experimento poderia ter sido ainda maior, pois a maioria das visitas às PSRs ( $n=37$ ) parece ter sido influenciada pelo comportamento adquirido de procurar alimento sob as folhas falsas, aparentemente desconsiderando a presença da banana de plástico sobre as mesmas. Desconsiderando essas 37 inspeções, o

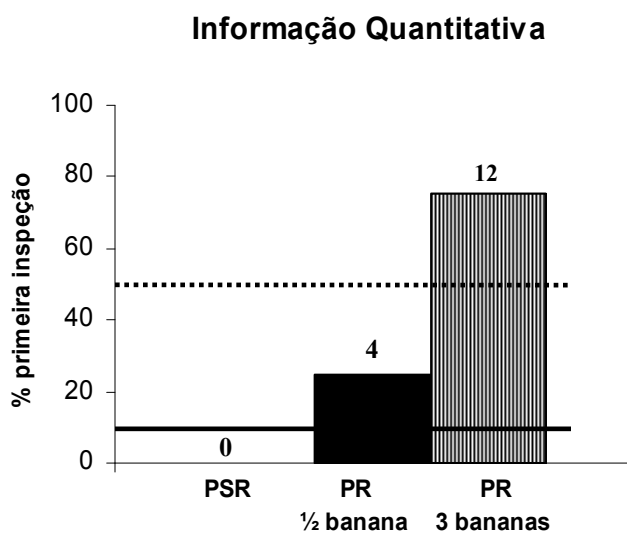


Figura 11. Porcentagem da primeira plataforma de alimentação inspecionada pelo grupo em cada sessão durante o experimento quantitativo. A linha contínua mostra o acaso de 12,5% e a linha pontilhada mostra o acaso de 50% (veja Material e Métodos para detalhes). A freqüência de escolha de cada tipo de plataforma é mostrada acima de cada barra.

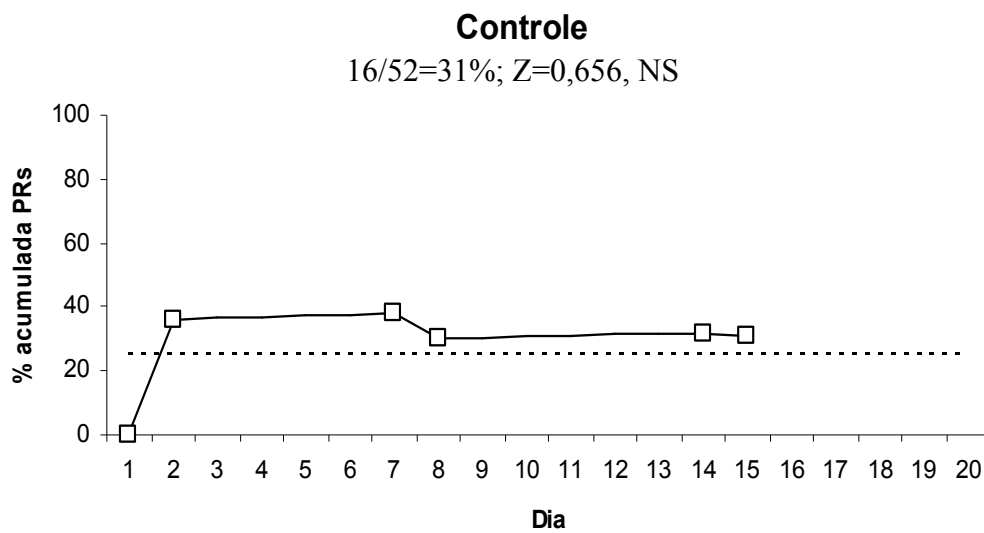


Figura 12. Desempenho do grupo (porcentagem acumulada de inspeções de PRs) no experimento controle. A linha pontilhada mostra o desempenho de 25% esperado ao acaso na escolha das plataformas com recompensa. Os quadrados indicam os dias nos quais os macacos-prego visitaram a estação de alimentação.

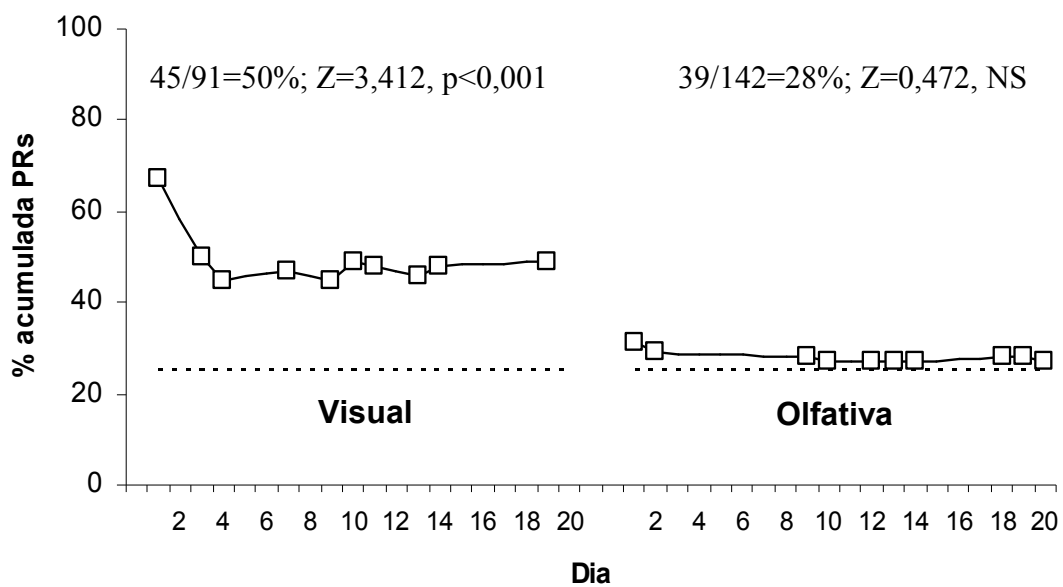


Figura 13. Desempenho do grupo (porcentagem acumulada de inspeções de PRs) nos experimentos das dicas perceptivas. A linha pontilhada mostra o desempenho de 25% esperado ao acaso na escolha das plataformas com recompensa. Os quadrados indicam os dias nos quais os macacos-prego visitaram a estação de alimentação.



grupo teria obtido um desempenho de 83% (45/54,  $Z=6,083$ ,  $p<0,001$ ). Como a localização das PRs era imprevisível, os macacos-prego não utilizaram uma estratégia “win-return” durante esse experimento (Tabela 1).

Informação olfativa: Os macacos-prego não mostraram evidências de serem capazes de localizar as PRs com base apenas no odor das bananas, tanto pela análise do desempenho geral (39/142=28%,  $Z=0,472$ , NS; Figura 13), quanto pela análise das duas primeiras inspeções em cada sessão (8/40=20%,  $Z=-0,535$ , NS; Tabela 1). Novamente, devido à localização das PRs continuar variando ao acaso durante todo o experimento, os animais não adotaram uma estratégia “win-return” (Tabela 1).

### **Hierarquia de dominância**

Apenas 13 casos de interações agonísticas entre os indivíduos do grupo foram registrados durante o estudo (Figura 14). Todas as interações agonísticas observadas foram suplantações realizadas por três membros do grupo (o macho adulto DOM, o macho imaturo STC e a fêmea adulta CTC), enquanto outros três não participaram de nenhuma interação agonística (a fêmea imatura STE e as fêmeas adultas CTN e CL). O macho adulto DOM é o indivíduo dominante do grupo, pois foi ator em 100% ( $n=10$ ) das interações agonísticas das quais participou. Devido à baixa frequência de interações agonísticas, não foi possível determinar a posição hierárquica dos demais membros do grupo.

### **Estratégias individuais de forrageio**

Foram registradas 883 visitas individuais às plataformas de alimentação pelos macacos-prego no decorrer dos seis experimentos realizados. As fêmeas adultas CL e CTN visitaram significativamente menos plataformas de alimentação (mediana=1) do que todos os outros membros do grupo (mediana=2; Tabela 2). A maioria dessas visitas ( $n=557$ ) representou inspeções de plataformas, as quais foram distribuídas de maneira desigual entre os membros do grupo. O macho adulto DOM e o macho imaturo STC comportaram-se como batedores, pois inspecionaram plataformas à procura de alimento com uma frequência significativamente acima do esperado, considerando a hipótese de

ATOR	RECEPTOR								Soma	Índ. Dom.
	DOM	STC	CTC	AM	STE	CTE	CTN	CL		
DOM	*	6	2	.	.	2	.	.	10	1
STC	.	*	1	1	.	.	.	.	2	0,25
CTC	.	.	*	.	.	1	.	.	1	0,25
AM	.	.	.	*	.	.	.	.	0	0
STE	.	.	.	.	*	.	.	.	0	-
CTE	.	.	.	.	.	*	.	.	0	0
CTN	.	.	.	.	.	.	*	.	0	-
CL	.	.	.	.	.	.	.	*	0	-
Soma	0	6	3	1	0	3	0	0	13	

Figura 14. Matriz sociométrica da distribuição das interações agonísticas entre os macacos-prego do grupo de estudo. O índice de dominância medido como a proporção de agressões realizadas por cada indivíduo em relação ao total de interações das quais participou também é mostrado.

Tabela 2. Aspectos do comportamento individual de forrageio dos macacos-prego. Os valores mostrados são média  $\pm$  desvio padrão, mediana entre colchetes e tamanho da amostra entre parênteses. A probabilidade pelo teste de Kruskal-Wallis quanto à existência de diferenças entre os indivíduos também é mostrada quando apropriado.

Indivíduo	DOM	STC	CTC	CTE	AM	CTN	STE	CL	Probabilidade
Parâmetro									K-W
Latência da 1ª visita a uma PA após a chegada do grupo (minutos)	5,7 $\pm$ 7,6 [2,5] (n=80)	7,9 $\pm$ 8,3 [5] (n=76)	7,2 $\pm$ 8,3 [3] (n=64)	9,7 $\pm$ 9,5 [6] (n=47)	9,7 $\pm$ 10,1 [6] (n=51)	6,3 $\pm$ 6,7 [3] (n=14)	13,8 $\pm$ 9,7 [11,5] (n=36)	15,5 $\pm$ 11,4 [13] (n=19)	p<0,001
Número de PAs visitadas por sessão	2,3 $\pm$ 1,6 [2] (n=80)	2,5 $\pm$ 1,7 [2] (n=76)	2,2 $\pm$ 1,4 [2] (n=64)	2,2 $\pm$ 1,4 [2] (n=47)	2,2 $\pm$ 1,2 [2] (n=51)	1,5 $\pm$ 0,8 [1] (n=14)	2,1 $\pm$ 1,3 [2] (n=36)	1,5 $\pm$ 0,9 [1] (n=19)	p=0,039
% de inspeções de PRs que resultaram em alimentação	100 (n=65)	93 (n=51)	97 (n=32)	91 (n=20)	95 (n=18)	100 (n=8)	100 (n=4)	100 (n=2)	
Eficácia na procura	0,31	0,26	0,16	0,11	0,09	0,04	0,02	0,01	

que todos os membros do grupo investiam igualmente no forrageio (DOM: n=156 inspeções,  $Z=6,407$ ,  $p<0,001$ ; STC: n=145;  $Z=5,694$ ,  $p<0,001$ ; Figura 15). Juntos, eles realizaram mais da metade das inspeções do grupo. Por outro lado, as fêmeas adultas CTN e CL e a fêmea imatura STE procuraram por alimento com uma frequência significativamente menor do que o esperado e comportaram-se como usurpadoras (CTN: n=13,  $Z=-6,504$ ,  $p<0,001$ ; CL: n=15,  $Z=-6,207$ ,  $p<0,001$ ; STE: n=23,  $Z=-5,091$ ,  $p<0,001$ ; Figura 15). Entre os batedores e as usurpadoras, encontram-se as fêmeas adultas oportunistas, as quais inspecionaram plataformas com uma frequência semelhante à esperada (AM: n=75,  $Z=0,445$ , NS; CTC: n=75,  $Z=0,445$ , NS e CTE: n=55,  $Z=-1,424$ , NS; Figura 15).

Normalmente, o primeiro indivíduo a inspecionar uma plataforma de alimentação após a chegada do grupo na estação de alimentação foi o batedor DOM (mediana da latência=2,5 minutos), enquanto o último indivíduo a visitar uma plataforma foi a usurpadora CL (mediana da latência=13 minutos; Tabela 2).

Os resultados obtidos em relação à eficácia de cada indivíduo na procura por alimento mostram que os indivíduos batedores DOM e STC foram os responsáveis por inspecionar a maioria das PRs encontradas pelo grupo (31% e 26% respectivamente; Tabela 2). Por outro lado, os indivíduos que agiram como usurpadores (CTN, STE e CL) inspecionaram 4%, 2% e 1%, respectivamente, das PRs visitadas pelo grupo.

A adoção de uma estratégia de procura ativa por alimento afetou significativamente o sucesso do forrageio dos indivíduos em relação à quantidade de alimento obtida. A vantagem em ser o primeiro indivíduo a inspecionar uma plataforma (“vantagem do batedor”) ficou evidente pela comparação da proporção de inspeções de PRs que resultaram em alimentação com a porcentagem de visitas a PRs que resultaram em alimentação. De um total de 215 inspeções de PRs, o primeiro indivíduo a chegar obteve alimento em 93% dos casos (n=200). Por outro lado, os indivíduos que visitaram uma PR mais tarde obtiveram alimento em apenas 20% dos casos (21/105 visitas). Portanto, a ordem de chegada em uma PR resultou em diferenças significativas na quantidade de alimento obtido pelo primeiro indivíduo a visitá-la em relação aos demais ( $Z=13,269$ ,  $p<0,001$ ). Esse padrão foi observado em relação a todos os indivíduos (Figura 16).

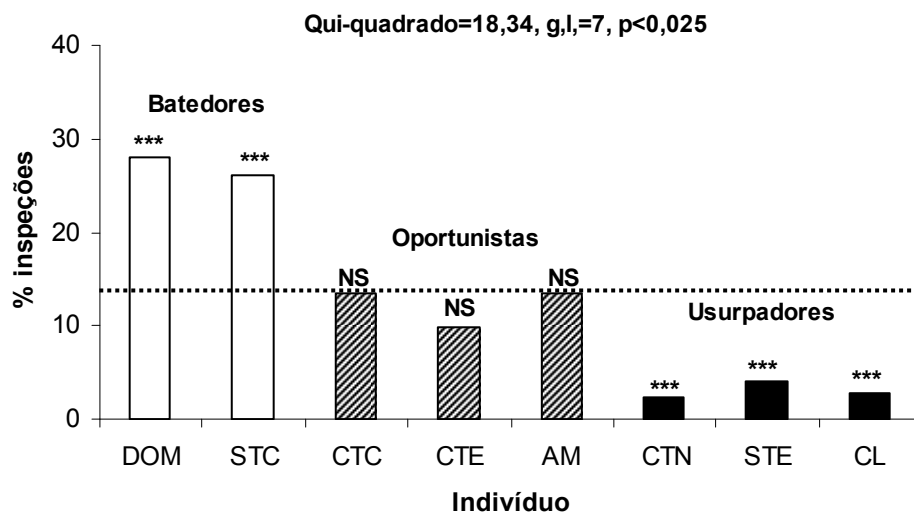


Figura 15. Porcentagem das inspeções realizadas por cada membro do grupo. A linha pontilhada mostra o investimento esperado no forrageio com base no tamanho do grupo (12,5%). Os níveis de significância pelo teste Z das duas porcentagens também são mostrados (\*\*\*= $p < 0,001$ ; NS=não significativo).

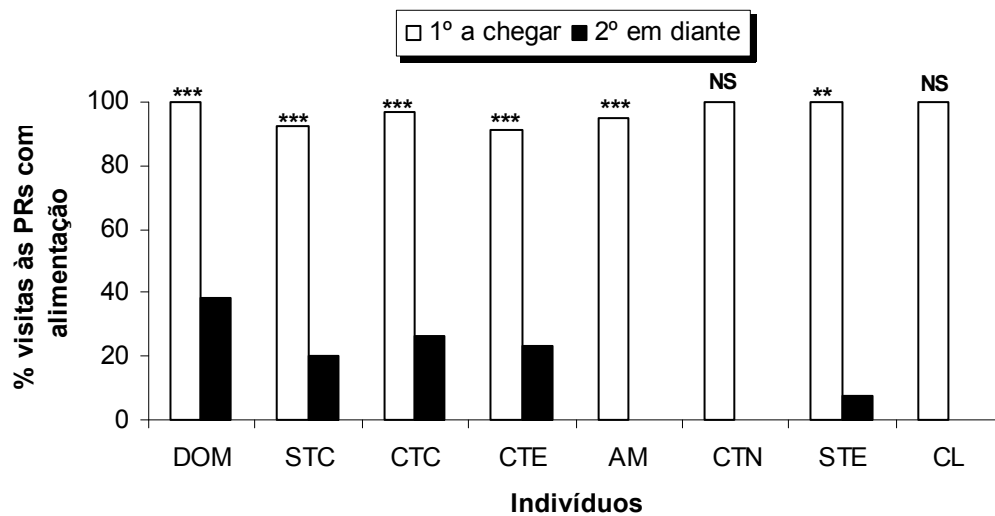


Figura 16. Porcentagem das escolhas com sucesso que resultaram em alimentação para cada indivíduo do grupo em relação à sua ordem de chegada nas plataformas com recompensa. Os níveis de significância pelo teste Z das duas porcentagens ou pelo Teste Exato de Fisher (quando o tamanho da amostra foi pequeno) também são mostrados (\*\*\*= $p < 0,001$ ; \*\*= $p < 0,05$ ; NS=não significativo).

A ordem de chegada dos indivíduos às PRs também variou significativamente (K-W=38,258, g.l.=7,  $p<0,001$ ; Figura 17), evidenciando suas estratégias de forrageio. Enquanto DOM e STC foram os primeiros a inspecionar, respectivamente, 76% e 79% das PRs que visitaram, CL e STE chegaram na frente em menos de 35% das suas visitas. A fêmea adulta CTN inspecionou 100% (N=8) das PRs que visitou devido ao fato de apresentar uma posição mais periférica em relação aos outros membros do grupo, visitando a estação de alimentação antes do grupo aparecer na estação ou após a sua saída.

A análise do desempenho individual em cada experimento mostra que apenas três indivíduos (os batedores DOM e STC e a oportunista CTC) apresentaram um desempenho significativo na utilização de algumas informações ecológicas para resolver as tarefas de forrageio (Tabela 3). Apenas DOM e STC apresentaram desempenho significativo no uso da informação espacial (experimentos espacial e quantitativo), enquanto CTC utilizou de forma eficiente a diferença entre bananas verdadeiras e falsas para decidir quais plataformas deveria inspecionar (experimento visual). Nos experimentos da informação espacial, visual e olfativa juntas, controle e da informação olfativa, nenhum indivíduo apresentou desempenho significativamente acima do acaso (Tabela 3). Durante o experimento da informação espacial, visual e olfativa juntas, 13 observações de inspeções às plataformas não foram consideradas na análise individual devido à impossibilidade de identificação dos animais.

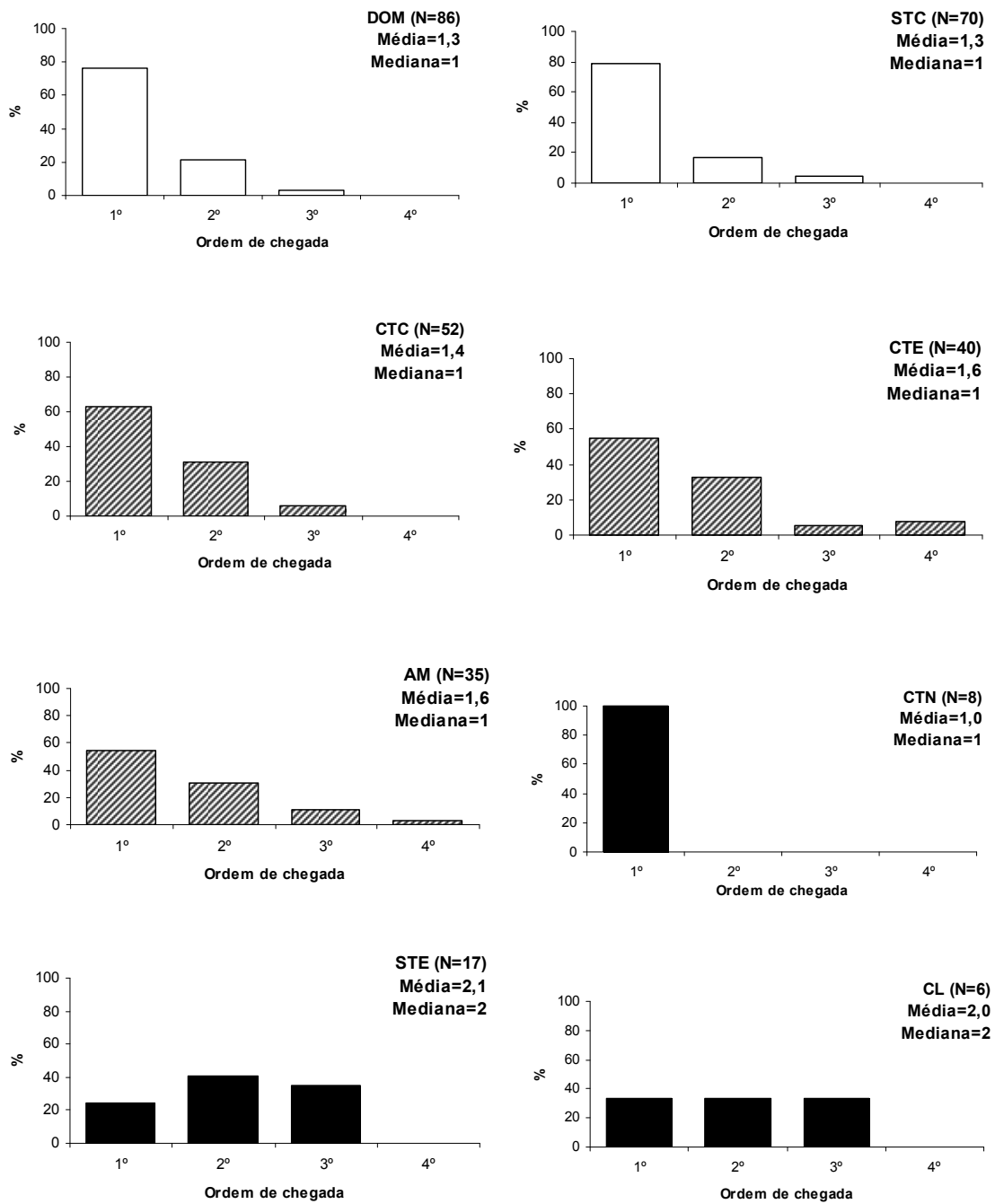


Figura 17. Ordem de chegada dos indivíduos durante as visitas às plataformas com recompensa. O tamanho da amostra, a média e a mediana também são mostrados. Barras brancas = batedores, barras tracejadas = oportunistas, barras pretas = usurpadores.



Tabela 3. Desempenho individual em cada experimento medido através da porcentagem de inspeções de PRs em relação ao número total de inspeções. Os resultados do Teste Z das Duas Porcentagens e do Teste Exato de Fisher também são mostrados.

Indivíduo	EXPERIMENTOS					
	Espacial, visual e Olfativo	Espacial	Quantitativo	Controle	Visual	Olfativo
<b>DOM</b>	9/18=50% Z=1,549, NS	<b>21/33=64%</b> <b>Z=3,159, p&lt;0,01</b>	<b>11/11=100%</b> <b>Fisher, p&lt;0,05</b>	9/33=27% Z=0,210, NS	9/20=45% Z=1,326, NS	6/41=15% Z=-1,177, NS
<b>STC</b>	8/18=44% Z=1,225, NS	7/37=19% Z=-0,632, NS	<b>18/19=95%</b> <b>Z=4,385, p&lt;0,001</b>	1/5=20% Fisher, NS	6/18=33% Z=0,550, NS	15/49=31% Z=0,620, NS
<b>CTC</b>	15/39=38% Z=1,277, NS	1/12=8% Fisher, NS	-	-	<b>11/12=92%</b> <b>Z=3,312, p&lt;0,001</b>	6/12=50% Fisher, NS
<b>CTE</b>	12/29=41% Z=1,325, NS	0/3=0% Fisher, NS	2/6=33% Fisher, NS	-	4/6=67% Fisher, NS	4/11=36% Fisher, NS
<b>AM</b>	3/16=19% Fisher, NS	0/4=0% Fisher, NS	1/4=25% Fisher, NS	6/14=43% Fisher, NS	3/14=21% Fisher, NS	6/23=26% Z=0,085, NS
<b>CTN</b>	-	-	-	-	8/13=62% Z=1,880, NS	-
<b>STE</b>	0/7=0% Fisher, NS	0/5=0% Fisher, NS	-	-	2/6=33% Fisher, NS	2/5=40% Fisher, NS
<b>CL</b>	0/12=0% Fisher, NS	-	-	-	2/2=100% Fisher, NS	0/1=0% Fisher, NS

## DISCUSSÃO

Os macacos-prego do grupo de estudo aprenderam a localização das fontes alimentares quando esta era previsível ao longo do tempo e utilizaram uma regra “win-return” para voltar às plataformas com recompensa. Além disso, eles foram capazes de distinguir bananas verdadeiras e falsas a uma certa distância das plataformas e utilizaram esta informação no seu forrageio. Há evidência, também, de que eles são capazes de integrar a informação espacial com uma expectativa da quantidade de alimento disponível em diferentes locais no seu processo de tomada de decisões. A informação olfativa, por outro lado, parece desempenhar, no máximo, um papel secundário no forrageio dentro de uma parcela alimentar. O desempenho individual nos experimentos parece ter sido influenciado pela estratégia de forrageio adotada por cada membro do grupo. Enquanto dois indivíduos adotaram uma estratégia de batedor, três foram usurpadores e três oportunistas. Observou-se uma baixa frequência de interações agonísticas e uma prioridade de acesso ao alimento pelo macho adulto dominante do grupo, o qual se comportou como batedor.

Os dados obtidos no experimento controle corroboram os resultados encontrados por Bicca-Marques & Garber (2004), os quais mostram que os animais não utilizaram outros tipos de informação ambiental não controlada no experimento para localizar o alimento. Deste modo, estes resultados fortalecem os achados deste estudo, indicando que os animais utilizaram apenas as dicas disponíveis em cada condição experimental quando seu desempenho foi significativo.

O resultado obtido nas duas partes do experimento da informação espacial, visual e olfativa juntas (A+B) indica que os macacos-prego são capazes de utilizar as informações disponíveis (espacial e/ou perceptivas) para aumentar o sucesso no forrageio. Resultados semelhantes foram encontrados por Garber & Dolins (1996) e Bicca-Marques & Garber (2004). O desempenho não significativo nas partes A e B separadamente, no entanto, pode estar relacionado ao fato dos animais não terem sido habituados à presença das bananas de plástico sobre as plataformas de alimentação antes da série experimental. Deste modo, eles podem ter apresentado certa demora quanto à aquisição desta nova informação ou podem ter despertado um maior interesse em relação ao novo objeto apresentado nas plataformas.

Muitas vezes durante este experimento, alguns animais foram observados mordendo, cheirando e tentando arrancar as bananas de plástico das plataformas. Conseqüentemente, isto pode ter diminuído o desempenho deles durante cada parte do experimento.

Além disso, independente do desempenho não significativo do grupo nas partes A e B separadamente, o fato de uma PR ter permanecido a mesma nas duas partes do experimento compromete, em parte, a análise da hierarquia entre a informação espacial e as dicas perceptivas, e desta forma, os resultados obtidos não permitem identificar a hierarquia quanto ao uso destas informações. Na natureza, algumas espécies de primatas têm mostrado uma maior utilização da informação espacial em relação às dicas perceptivas (Garber & Dolins, 1996 – *Saguinus mystax*; Garber & Paciulli, 1997 – *Cebus capucinus*), enquanto para outras, o uso de dicas perceptivas parece ser mais saliente do que a informação espacial para a localização de alimento em condições experimentais semelhantes (Bicca-Marques, 2000 – *Saguinus imperator imperator*, *Saguinus fuscicollis weddelli*, *Aotus nigriceps* e *Callicebus cupreus*).

O uso da informação espacial durante as decisões de forrageio dos macacos-prego foi comprovado pela análise das duas primeiras inspeções. A falta de significância em relação ao desempenho geral do grupo pode ser explicada pelo comportamento de forrageio dos indivíduos e pela quantidade de alimento insuficiente para saciar todo o grupo. Como os macacos-prego forrageiam de forma dispersa, alguns indivíduos normalmente chegavam à estação de alimentação bem antes de outros (veja diferenças na latência entre os indivíduos). Assim, os indivíduos que adotaram uma estratégia de usurpador e que chegavam mais tarde que os demais por possuírem uma posição periférica ou por forragearem sozinhos com mais frequência, chegavam após o alimento das plataformas ter sido esgotado. Este aspecto, aliado ao fato dos macacos-prego raramente se alimentarem sobre as próprias plataformas, parece ter impedido o seu aprendizado quanto à localização das plataformas com recompensa. Conseqüentemente, os indivíduos que chegavam após as plataformas com recompensa já terem sido inspecionadas, muitas vezes continuavam procurando por alimento nas plataformas sem recompensa, causando uma diminuição no desempenho geral do grupo (esta característica da estação de alimentação também pode explicar parcialmente o resultado do experimento da informação espacial, visual e olfativa). O mesmo padrão foi observado em um estudo com *C. capucinus* por Garber &

Paciulli (1997), os quais citam que os membros do grupo podem forragear separados por distâncias de 50-100 m ou mais, o que compromete a aquisição de informações referentes a fontes alimentares com baixa disponibilidade de alimento pelos animais que ficam na retaguarda do deslocamento do grupo. A importância da produtividade da fonte alimentar é confirmada pelos resultados de Janson (1998) com *Cebus nigritus*. Este autor observou que quando a fonte alimentar é capaz de saciar todo o grupo, todos os indivíduos podem ter acesso à informação espacial e temporal semelhante, normalmente forrageando de maneira coesa.

A capacidade de memória espacial e de utilização de informação acerca da localização dos recursos alimentares durante o forrageio tem sido descrita para várias espécies de primatas (Bicca-Marques & Garber, 2004; De Lillo *et al.*, 1997; Garber, 1989; Garber & Dolins, 1996; Garber & Paciulli, 1997; Gibeault & MacDonald, 2000; Janson, 1996, 1998; MacDonald, 1994; MacDonald & Agnes, 1999; MacDonald & Wilkie, 1990; MacDonald *et al.*, 1994; C.R. Menzel, 1991; E.W. Menzel, 1973; Menzel & Juno, 1985). Além disso, há evidências de que quando a informação espacial era confiável ao longo do tempo, os animais aplicaram uma regra de forrageio “win-return” para retornar diretamente às plataformas com recompensa. Por outro lado, nos experimentos onde a informação espacial não era confiável, os animais pararam de utilizar esta regra. Estes resultados concordam com o observado em outras espécies, tanto na natureza quanto em cativeiro (Bicca-Marques, 2005 – *C. c. cupreus*, *S. i. imperator* e *S. f. weddelli*; Garber, 1989 – *S. mystax* e *S. fuscicollis*; Garber & Dolins, 1996 – *S. mystax*; Garber & Paciulli, 1997 – *C. capucinus*; MacDonald, 1994 – *Gorilla gorilla gorilla*; MacDonald & Agnes, 1999 – *Pongo pygmaeus abelii*; MacDonald & Wilkie, 1990 – *Cercopithecus ascanius whitesidei*; MacDonald *et al.*, 1994 – *C. jacchus*; Menzel & Juno, 1982 – *S. fuscicollis*).

Os macacos-prego mostraram-se capazes de diferenciar as bananas verdadeiras das falsas utilizando apenas as dicas visuais. O desempenho do grupo poderia ter sido ainda maior, se não fossem as inspeções nas plataformas sem recompensa quando os animais procuravam por alimento embaixo das folhas. A utilização desta dica perceptiva parece ser bem confiável em distâncias próximas como as das plataformas na estação de alimentação. Estes resultados estão de acordo com vários estudos que mostraram um uso eficiente desta

dica perceptiva em várias espécies de primatas diurnos (Bicca-Marques & Garber, 2004; Garber *et al.*, 1993; Janson, 1998; Menzel, 1996; Menzel & Juno, 1982).

Os resultados quanto ao uso da informação olfativa indicam que os macacos-prego não localizaram eficientemente as PRs utilizando somente a informação das diferenças quanto ao cheiro de bananas verdadeiras e falsas. Alguns estudos têm evidenciado que a informação olfativa apresenta uma menor importância quanto ao comportamento de forrageio dos primatas antropóides diurnos, provavelmente devido à diminuição das estruturas olfativas nestes primatas e por uma maior saliência da informação visual sob condições de alta luminosidade (veja Bicca-Marques, 2000; Bicca-Marques & Garber, 2004; Bolen & Green, 1997; Garber & Dolins, 1996). Por outro lado, estudos realizados com algumas espécies de primatas noturnos (*Aotus* spp.) mostram que sob condições de baixa luminosidade esta dica perceptiva apresenta uma maior importância durante as decisões de forrageio (Bicca-Marques & Garber, 2004; Bolen & Green, 1997; Garber *et al.*, 1993). Bolen & Green (1997) sugerem que as diferenças quanto ao uso da informação olfativa entre as espécies são explicadas tanto pelas diferenças no padrão de atividades das espécies (diurno vs. noturno) como pelas diferenças no desenvolvimento de suas estruturas olfativas.

Muitos estudos sugerem que os primatas são capazes de diferenciar quantidades de alimento (Andrews, 1988; Garber & Dolins, 1996; Garber & Paciulli, 1997; Janson, 1996, 1998; MacDonald & Agnes, 1999). Esta capacidade resulta em um maior sucesso durante o forrageio em relação à quantidade de alimento consumido. No presente estudo, os macacos-prego mostraram fraca evidência de terem utilizado a informação de quantidade de alimento nas plataformas com recompensa na tomada de decisões de forrageio. Um fator que pode ter influenciado o desempenho do grupo quanto à discriminação de quantidades de alimento nas duas plataformas com recompensa foi o comportamento do macho adulto DOM. Em muitas sessões ele monopolizava o acesso às duas plataformas com recompensa, pegando o alimento em uma plataforma e, então, se deslocando imediatamente em direção à outra, onde terminava de consumi-la. Neste caso, seria vantajoso visitar primeiro a plataforma com menor quantidade de alimento por ser mais fácil de transportar (1/2 banana vs. 3 bananas). Garber & Paciulli (1997) também observaram uma hierarquia de dominância entre os indivíduos de *C. capucinus* em relação aos recursos alimentares. Esta

hierarquia se mostrou evidente também devido às diferenças no comportamento dos indivíduos em relação às visitas as plataformas de alimentação. Em um estudo com *C. nigritus*, Janson (1996) também encontrou que o indivíduo dominante monopolizava o acesso aos recursos alimentares, porém, ele observou que a quantidade de alimento teve uma influência significativa no grau de agressão, havendo um maior nível de competição nos locais onde havia uma maior quantidade de alimento. Neste estudo, as diferenças na quantidade de alimento disponível não parecem ter afetado o grau de interações agonísticas, contudo, a quantidade de alimento no presente estudo, ao contrário do estudo conduzido por Janson (1996), era insuficiente para saciar todos os membros do grupo.

Durante o experimento da informação quantitativa, o macho imaturo STC teve um desempenho muito maior em relação ao experimento da informação espacial. Esta diferença no seu desempenho entre os dois experimentos quanto à capacidade de usar a informação espacial pode refletir a necessidade de um maior tempo para o aprendizado comparado ao macho adulto, que manteve seu desempenho significativo. Esta hipótese é reforçada quando comparamos o número de sessões em que cada um destes indivíduos participou durante o experimento da informação espacial, o que mostra que eles foram expostos em um tempo semelhante às condições deste experimento (DOM=15 sessões, STC=13 sessões). Os dados da latência da primeira inspeção a uma plataforma de alimentação depois da chegada do grupo à estação de alimentação também reforçam esta hipótese, uma vez que o macho imaturo apresentou uma latência muito maior em relação ao macho adulto (DOM:  $4,2 \pm 5,2$  [1], STC:  $9,9 \pm 8,9$  [9]). O fato destes dois indivíduos normalmente forragearem juntos também sugere que o macho imaturo precisou de um maior período de tempo para aprender a localizar o alimento, uma vez que eles foram igualmente expostos à informação.

Como a quantidade de alimento disponível na estação de alimentação era insuficiente para saciar todos os membros do grupo, a denominação “usurpador” utilizada para aqueles indivíduos que chegavam após as plataformas já terem sido inspecionadas e esgotadas parece inadequada. Visto que os usurpadores tinham um acesso muito restrito ao alimento, eles não poderiam usurpar, uma vez que os batedores (de classe social mais alta) levavam todo o alimento disponível nas plataformas com recompensa.

O investimento na procura por alimento pelos diferentes estrategistas interferiu no acesso aos recursos pelos indivíduos. A “vantagem do batedor” foi evidenciada pela maior quantidade de alimento ingerida pelos indivíduos que inspecionaram as plataformas com recompensa. A posição hierárquica também parece ter influenciado o sucesso dos indivíduos em relação às estratégias adotadas, pois o sucesso do principal batedor foi devido ao fato dele possuir a posição hierárquica mais alta do grupo, impedindo o acesso de outros indivíduos sobre as plataformas e apresentando uma maior eficiência competitiva. Já os indivíduos que se comportaram como usurpadores pertenciam a classes sociais mais baixas. Deste modo, a adoção de uma estratégia de batedor pelos indivíduos dominantes do grupo de estudo resultou em diferenças significativas no acesso e consumo de alimento em uma parcela pobre em recursos (a estação de alimentação). Tais resultados referentes à dominância social entre membros de um grupo social quanto ao sucesso dos indivíduos também foi observado por Garber & Lavalley (1999) e Di Bitetti & Janson (2001), onde os membros que apresentavam uma posição hierárquica mais alta freqüentemente controlavam o acesso aos recursos e tiveram um maior sucesso em relação à quantidade de alimento encontrado quando comparados aos subordinados.

A hierarquia social entre os membros deste grupo de macacos-prego refletiu principalmente a dominância do macho adulto em relação aos demais membros do grupo, uma vez que poucas interações agonísticas foram observadas entre as plataformas de alimentação e a maioria das interações foi realizada por ele. O macho adulto mostrou um alto grau de tolerância em relação à proximidade de outros indivíduos, mesmo quando eles se encontravam próximos à mesma plataforma de alimentação. Nenhuma agressão foi observada sobre as plataformas de alimentação. Estes resultados são similares aos de alguns estudos que mostram que os macacos-prego possuem uma dinâmica social intermediária, caracterizada ocasionalmente por relações de dominância, um baixo grau de interações agressivas e altos níveis de tolerância espacial (veja Coussi-Korbel & Fragaszy, 1995; De Waal & Davis, 2003).

Durante este estudo, nenhum caso de partilha de alimento foi observado, e apesar de alguns indivíduos mostrarem certa tolerância espacial, eles monopolizavam o acesso aos recursos alimentares que obtinham. O comportamento do macho adulto deixou isto muito evidente. Algumas vezes ele obteve a maior parte ou todos os recursos disponíveis nas

plataformas e os levava para se alimentar nas árvores, muitas vezes com alguns indivíduos muito próximos a ele (pouco mais de 1 m), os quais ficavam vocalizando e o observando se alimentar. Enquanto alguns estudos com calitriquíneos mostram que a partilha de alimento ocorre usualmente das fêmeas adultas para seus filhotes, freqüentemente quando os itens alimentares são de difícil acesso (Feistner & Price, 1990; Price & Feistner, 1993), muito pouco se sabe sobre este comportamento entre os macacos-prego. Em um estudo com *Cebus apella*, De Waal (2000) observou uma transferência de alimento recíproca entre díades de fêmeas adultas baseada não apenas nos graus de tolerância e interações afiliativas, mas sim sugerindo um papel de memória que reflete o comportamento em relação a transferência de alimento entre as díades. Alguns estudos relatam uma forma de cooperação entre indivíduos de grupos de macacos-prego em tarefas onde os animais podem obter um maior sucesso no forrageio, indicando que eles parecem ser capazes de aprender o papel dos outros indivíduos do grupo e cooperar em uma determinada tarefa para obter um maior sucesso no forrageio. Porém, este comportamento não é considerado uma partilha de alimento ou uma transferência de alimento de um determinado indivíduo para outro, e sim, uma troca recíproca entre os indivíduos, uma vez que todos contribuíram para obter um maior sucesso na tarefa (De Waal, 2000; Mendres & De Waal, 2000).

Os resultados obtidos neste estudo experimental de campo corroboram pesquisas anteriores, as quais mostram que a adoção de regras de forrageio e a utilização de diferentes dicas ambientais resultam em uma maior eficiência durante o forrageio, por diminuírem o tempo e o gasto de energia na procura aleatória por alimento. Tais fatores, juntamente com a adoção de estratégias individuais são os responsáveis pelo aumento do sucesso em relação à quantidade de alimento que pode ser obtido durante o forrageio. Estudos futuros abordando o uso da informação de diferenças na quantidade de alimento pelos macacos-prego podem reforçar as evidências encontradas no presente estudo. Outros estudos avaliando a hierarquia entre o uso da informação espacial e de dicas perceptivas podem contribuir para o melhor entendimento do comportamento de forrageio desta espécie. Além disso, pesquisas sobre a ecologia cognitiva de diferentes espécies de primatas na natureza também possibilitam comparar o comportamento de forrageio das espécies, refletindo as diferenças quanto às suas habilidades e capacidades cognitivas para a resolução dos problemas enfrentados diariamente durante o forrageio.



## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Andrews, M.W. (1988) Selection of food sites by *Callicebus moloch* and *Saimiri sciureus* under spatially and temporally varying food distribution. Learning and Motivation, 19: 254-268.
- Bicca-Marques, J.C. (2000) Cognitive aspects of within-patch foraging decisions in wild diurnal and nocturnal New World monkeys. Ph.D. Thesis, University of Illinois, Urbana.
- Bicca-Marques, J.C. (2005) The win-stay rule in foraging decisions by free-ranging titi monkeys (*Callicebus cupreus cupreus*) and tamarins (*Saguinus imperator imperator* and *Saguinus fuscicollis weddelli*). Journal of Comparative Psychology, 119(3): 343-351.
- Bicca-Marques, J.C. & Garber, P.A. (2003) Experimental field study of the relative costs and benefits to wild tamarins (*Saguinus imperator* and *S. fuscicollis*) of exploiting contestable food patches as single- and mixed-species troop. American Journal of Primatology, 60: 139-153.
- Bicca-Marques, J.C. & Garber, P.A. (2004) Use of spatial, visual and olfactory information during foraging in wild nocturnal and diurnal anthropoids: A field experiment comparing *Aotus*, *Callicebus* and *Saguinus*. American Journal of Primatology, 62(3): 171-187.
- Bicca-Marques, J.C. & Garber, P.A. (2005) Use of social and ecological information in tamarin foraging decisions. International Journal of Primatology, 26(6): 1321-1344.
- Bolen, R.H. & Green, S.M. (1997) Use of olfactory cues in foraging by owl monkeys (*Aotus nancymai*) and capuchin monkeys (*Cebus apella*). Journal of Comparative Psychology, 111(2): 152-158.
- Byrne, R.W. (1995) Primate cognition: comparing problems and skills. American Journal of Primatology, 37: 127-141.
- Coussi-Korbel, S. & Fragaszy, D.M. (1995) On the relation between social dynamics and social learning. Animal Behaviour, 50: 1441-1453.
- De Lillo, C.; Visalberghi, E. & Aversano, M. (1997) The organization of exhaustive searches in a patchy space by capuchin monkeys (*Cebus apella*). Journal of Comparative Psychology, 111(1): 82-90.
- De Waal, F.B.M. (2000) Attitudinal reciprocity in food sharing among brown capuchin monkeys. Animal Behaviour, 60(2): 253-261.

- De Waal, F.B.M. & Davis, J.M. (2003) Capuchin cognitive ecology: cooperation based on projected returns. Neuropsychologia, 41: 221-228.
- Di Bitetti, M.S. & Janson, C.H. (2001) Social foraging and the finder's share in capuchin monkeys, *Cebus apella*. Animal Behaviour, 62: 47-56.
- Dominy, N.J.; Lucas, P.W.; Osorio, D. & Yamashita, N. (2001) The sensory ecology of primate food perception. Evolutionary Anthropology, 10: 171-186.
- Dunbar, R.I.M. (1998) The social brain hypothesis. Evolutionary Anthropology, 6: 178-190.
- Essock-Vitale, S. & Seyfarth, R.M. (1987) Intelligence and social cognition. In: Primates Societies (B.B. Smuts, D.L. Cheney, R.M. Seyfarth, R.W. Wrangham & T.T. Struhsaker, eds.). The University of Chicago Press, Chicago, pp. 452-461.
- Fragaszy, D.M.; Visalberghi, E. & Fedigan, L.M. (2004) The Complete Capuchin: The biology of the genus *Cebus*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Feistner, A.T.C. & Price, E.C. (1990) Food-sharing in cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*). Folia Primatologica, 54(1-2): 34-45.
- Gallistel, C.R. (1989) Animal cognition: The representation of space, time and number. Annual Review of Psychology, 40: 155-189.
- Garber, P.A. (1988) Foraging decisions during nectar feeding by tamarin monkeys (*Saguinus mystax* and *Saguinus fuscicollis*, Callitrichidae, Primates) in Amazonian Peru. Biotropica, 20(2): 100-106.
- Garber, P.A. (1989) Role of spatial memory in primate foraging patterns: *Saguinus mystax* and *Saguinus fuscicollis*. American Journal of Primatology, 19: 203-216.
- Garber, P.A. (2000) The ecology of group movement: Evidence for the use of spatial, temporal, and social information by some primate foragers. In: On the Move: How and Why Animals Travel in Groups (S. Boinski & P.A. Garber, Eds.). The University of Chicago Press, Chicago, pp. 261-298.
- Garber, P.A. (2004) New perspectives in primate cognitive ecology. American Journal of Primatology, 62: 133-137.
- Garber, P.A.; Bolen, R.H. & Evans, S. (1993) The use of color, odor, and spatial cues in primate decision-making. American Journal of Primatology, 30(4): 312.
- Garber, P.A. & Dolins, F.L. (1996) Testing learning paradigms in the field: Evidence for use of spatial and perceptual information and rule-based foraging in wild moustached

- tamarins. In: Adaptive Radiation of Neotropical Primates (M. Norconk, A.L. Rosenberger & P.A. Garber, eds.) Plenum Press, New York, pp. 201-216.
- Garber, P.A. & Lavallee, A. (1999) Experimental approaches to the study of primate cognition in natural and near-to-wild field settings. In: Readings in the Biological Bases of Human Behavior (P.A. Garber & S. Leigh, eds.) Pearson Custom, Needham Heights, pp. 71-98.
- Garber, P.A. & Paciulli, L.M. (1997) Experimental field study of spatial memory and learning in wild capuchin monkeys (*Cebus capucinus*). Folia Primatologica, 68: 236-253.
- Gibeault, S. & MacDonald, S.E. (2000) Spatial memory and foraging competition in captive western lowland gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*). Primates, 41(2): 147-160.
- Janson, C.H. (1988) Intra-specific food competition and primate social structure: a synthesis. Behaviour, 105(1-2): 1-17.
- Janson, C.H. (1996) Towards an experimental socioecology of primates: Examples for Argentine brown capuchin monkeys (*Cebus apella nigrinus*). In: Adaptive Radiations of Neotropical Primates (M. Norconk, A.L. Rosenberger & P.A. Garber, eds.) Plenum Press, New York, pp. 309-325.
- Janson, C.H. (1998) Experimental evidence for spatial memory in foraging wild capuchin monkeys, *Cebus apella*. Animal Behaviour, 55: 1229-1243.
- Janson, C.H. & Di Bitetti, M.S. (1997) Experimental analysis of food detection in capuchin monkeys: Effects of distance, travel speed, and resource size. Behavioural Ecology and Sociobiology, 41: 17-24.
- Kamil, A.C. (1984) Adaptation and cognition: Knowing what comes naturally. In: Animal Cognition (H.L. Roitblat, T.G. Bever & H.S. Terrace, Eds.). Hillsdale, Lawrence Erlbaum, pp. 533-544.
- Kamil, A.C. (2004) Sociality and the evolution of intelligence. Trends in Cognitive Sciences, 8(5): 195-197.
- Koops, M.A. & Giraldeau, L. (1996) Producer-scronger foraging games in starlings: a test of rate-maximizing and risk-sensitive models. Animal Behaviour, 51(4): 773-783.
- Lehner, P.N. (1996) Handbook of Ethological Methods, 2<sup>nd</sup> ed., Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- MacDonald, S.E. (1994) Gorillas' (*Gorilla gorilla gorilla*) spatial memory in a foraging task. Journal of Comparative Psychology, 108(2): 107-113.

- MacDonald, S.E. & Agnes, M.M. (1999) Orangutan (*Pongo pygmaeus abelii*) spatial memory and behavior in a foraging task. Journal of Comparative Psychology, 113(2): 213-217.
- MacDonald, S.E.; Pang, J.C. & Gibeault, S. (1994) marmoset (*Callithrix jacchus jacchus*) spatial memory in a foraging task: win-stay versus win-shift strategies. Journal of Comparative Psychology, 108(4): 328-334.
- MacDonald, S.E. & Wilkie, D.M. (1990) Yellow-nosed monkeys' (*Cercopithecus ascanius whitesidei*) spatial memory in a simulated foraging environment. Journal of Comparative Psychology, 104: 382-387.
- Martin, R.D. (1990) Primate Origins and Evolution. Princeton: Princeton University Press, 804 p.
- Martin, P. & Bateson, P. (1993) Measuring Behaviour: An Introductory Guide, 2<sup>nd</sup> ed., Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- McGrew, W.C. (1998) Culture in nonhuman primates? Annual Review of Anthropology, 27: 301-328.
- Mendres, K.A. & De Waal, F.B.M. (2000) Capuchins do cooperate: the advantage of an intuitive task. Animal Behaviour, 60(4): 523-529.
- Menzel, C.R. (1991) Cognitive aspects of foraging in japanese monkeys. Animal Behaviour, 41: 397-402.
- Menzel, C.R. (1996) Spontaneous use of matching visual cues during foraging by long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). Journal of Comparative Psychology, 110(4): 370-376.
- Menzel, E.W. (1973) Chimpanzee spatial memory organization. Science, 182: 943-945.
- Menzel, E.W. & Juno, C. (1982) Marmosets (*Saguinus fuscicollis*): are learning sets learned? Science, 217: 750-752.
- Menzel, E.W. & Juno, C. (1985) Social foraging in marmoset monkeys and the question of intelligence. Phil. Trans. of the Roy. Soc. Lond. B, 308: 145-158.
- Menzel, E.W. & Menzel, C.R. (1979) Cognitive, developmental and social aspects of responsiveness to novel objects in a family group of marmosets (*Saguinus fuscicollis*). Behaviour, 70(3-4): 251-279.
- Milton, K. (1981) Distribution patterns of tropical plant foods as an evolutionary stimulus to primate mental development. American Anthropologist, 83: 534-548.

- Preuschoft, S. (1999) Are primates behaviorists? Formal dominance, cognition, and free-floating rationales. Journal of Comparative Psychology, 113(1): 91-95.
- Price, E.C. & Feistner, A.T.C. (1993) Food sharing in lion tamarins: tests of three hypotheses. American Journal of Primatology, 31(3): 211-221.
- Ranta, E.; Rita, H. & Lindström, K. (1993) Competition versus cooperation: success of individuals foraging alone and in groups. The American Naturalist, 142(1): 43-58.
- Rose, L.M. (1994) Benefits and costs of resident males to females in white-faced capuchins, *Cebus capucinus*. American Journal of Primatology, 32: 235-248.
- Vickery, W.L.; Giraldeau, L.; Templeton, J.J.; Kramer, D.L. & Chapman, C.A. (1991) Producers, scroungers, and group foraging. The American Naturalist, 137(6): 847-863.



## ANEXO II

### Variáveis utilizadas nas análises do desempenho do grupo

- A. Experimento
- B. Dia do experimento
- C. Dia do experimento em que realmente ocorreu visita
- D. Data
- E. Plataforma com recompensa 1
- F. Plataforma com recompensa 2
- G. Horário de chegada na EA
- H. Horário de saída da EA
- I. Direção de chegada na EA
- J. Direção de saída da EA
- K. Número da visita à EA no experimento
- L. Número da visita à EA no dia
- M. Esta foi a última visita do dia? (S/N)
- N. Número de indivíduos do grupo que visitaram a EA
- O. Número de indivíduos do grupo que visitaram as PAs
- P. Número de indivíduos do grupo que comeram
- Q. Diferença entre o horário de chegada na EA e o 1º evento de alimentação
- R. Diferença entre o horário do último evento de alimentação e o horário de saída da EA
- S. Tempo total na EA
- T. Tempo total de alimentação na sessão
- U. Número de PRs visitadas (0, 1 ou 2 escolhas corretas)
- V. Número total de plataformas visitadas pelo grupo (0 a 8)
- W. Nas duas 1ª visitas as plataformas durante a sessão, quantas PRs foram visitadas (0, 1, 2)
- X. O grupo visitou pelo menos 1 ou 2 plataformas (1 ou 2)
- Y. Somente para o experimento de quantidade: 1ª plataforma visitada (0=PSR; 1=PR ½ banana; 3=PR 3 bananas)
- Z. Somente para o experimento de quantidade: número total de 1ª plataforma visitada (sempre 1)
- AA. Número total de indivíduos que visitaram as PRs
- AB. Número total de visitas individuais (PR ou PSR, exceto as visitadas mais de uma vez pelo mesmo indivíduo)
- AC. Número de escolhas certas (PRs) incluindo repetições
- AD. Todas as PAs visitadas (incluindo repetições)
- AE. Win/return (0, 1 ou 2)
- AF. Visita anterior – 2 PAs (0,1 ou 2)
- AG. Visita anterior – 1 PA (0 ou 1)
- AH. A sessão anterior ocorreu no mesmo dia (S); se a sessão ocorreu em dia anterior (p ou 2p, 3p, ...)

Ordem de visita as plataformas de alimentação:

AI. Primeira PA visitada pelo grupo

AJ. Segunda PA visitada pelo grupo

AK. Terceira PA visitada pelo grupo

AL. Quarta PA visitada pelo grupo

AM. Quinta PA visitada pelo grupo

AN. Sexta PA visitada pelo grupo

AO. Sétima PA visitada pelo grupo

AP. Oitava PA visitada pelo grupo

AQ. Número máximo de indivíduos visitando uma PA ao mesmo tempo

Número de visitas individuais as PAs:

AR. PA 1

AS. PA 2

AT. PA 3

AU. PA 4

AV. PA 5

AW. PA 6

AX. PA 7

AY. PA 8

Número de PAs visitadas/indivíduo:

AZ. Indivíduo 1

BA. Indivíduo 2

BB. Indivíduo 3

BC. Indivíduo 4

BD. Indivíduo 5

BE. Indivíduo 6

BF. Indivíduo 7

BG. Indivíduo 8



## ANEXO III

### Variáveis utilizadas nas análises do desempenho dos indivíduos

- A. Experimento
- B. Dia do experimento
- C. Dia do experimento em que realmente ocorreu visita
- D. Plataforma com recompensa 1
- E. Plataforma com recompensa 2
- F. Indivíduo
- G. A primeira plataforma visitada por este indivíduo ocorreu quanto tempo depois do grupo chegar a EA?
- H. Este indivíduo estava carregando filhotes? (+ ou ++)
- I. A primeira plataforma visitada por este indivíduo era uma PR? (número da PR; 1 a 8)
- J. A primeira plataforma visitada por este indivíduo era uma PSR? (número da PSR; 1 a 8)
- K. Este indivíduo comeu nesta plataforma durante a sessão anterior? (Y/N)
- L. Este indivíduo foi o primeiro a visitar a PR durante esta sessão? (número da PR; 1 a 8)
- M. Este indivíduo foi o primeiro a visitar a PSR durante esta sessão? (número da PSR; 1-8)
- N. Esta plataforma era uma PR? (número da PR; 1 a 8)
- O. Este indivíduo comeu nesta PR durante esta sessão? (Y/N)
- P. Se não comeu, este indivíduo comeu mais tarde nesta plataforma durante esta sessão? (Y/N)
- Q. Quanto tempo este indivíduo permaneceu nesta PR? (em minutos)
- R. Este indivíduo comeu nesta PR junto com outros membros do seu grupo? (Y/N)
- S. Com quem 1 (identidade do indivíduo)
- T. Com quem 2 (identidade do indivíduo)
- U. Com quem 3 (identidade do indivíduo)
- V. Com quem 4 (identidade do indivíduo)
- W. Com quem 5 (identidade do indivíduo)
- X. Número de indivíduos do grupo que visitaram as PAs
- Y. Esta plataforma era uma PSR? (número da PSR; 1 a 8)
- Z. Posição do indivíduo na visita a esta PR (1-8)
- AA. Posição deste indivíduo na visita a esta PSR (1-8)
- AB. Se este indivíduo não foi o 1<sup>o</sup> a visitar esta PR, quem ele estava seguindo?
- AC. Se este indivíduo não foi o 1<sup>o</sup> a visitar esta PSR, quem ele estava seguindo?
- Qual foi a rota feita por este indivíduo nesta sessão (ordem de visita as plataformas):
- AD. Número da 1<sup>a</sup> plataforma visitada
- AE. Número da 2<sup>a</sup> plataforma visitada
- AF. Número da 3<sup>a</sup> plataforma visitada
- AG. Número da 4<sup>a</sup> plataforma visitada
- AH. Número da 5<sup>a</sup> plataforma visitada
- AI. Número da 6<sup>a</sup> plataforma visitada
- AJ. Número da 7<sup>a</sup> plataforma visitada
- AK. Número da 8<sup>a</sup> plataforma visitada
- AL. Este indivíduo foi finder ou joiner na visita a esta PA? (F/J)
- AM. Qual a quantidade de comida disponível nesta PR quando o indivíduo a visitou?