

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

RENATA SOUZA DA COSTA

Ecologia cognitiva e forrageio social
de macacos-da-noite (*Aotus infulatus* e *A. nigriceps*) em cativeiro

PORTO ALEGRE – RS – BRASIL

2013

RENATA SOUZA DA COSTA

Ecologia cognitiva e forrageio social
de macacos-da-noite (*Aotus infulatus* e *A. nigriceps*) em cativeiro

Dissertação apresentada como requisito
para a obtenção do grau de Mestre pelo
Programa de Pós-Graduação em Zoologia
da Faculdade de Biociências da Pontifícia
Universidade Católica do Rio Grande do
Sul.

Orientador: Dr. Júlio César Bicca-Marques

DISSERTAÇÃO DE MESTRADO

PORTO ALEGRE

2013

AGRADECIMENTOS

Em primeiro lugar quero agradecer ao meu orientador Dr. Júlio César Bicca-Marques por ter permitido que eu fizesse parte do Laboratório de Primatologia da PUCRS e pudesse passar parte da minha vida envolvida em algo tão mágico que é estudar o comportamento animal. Também quero agradecer por sua incrível dedicação em orientar, pela paciência, pelos inúmeros ensinamentos e pela grande amizade.

Não menos importante quero agradecer ao meu marido André Behenck Marques por todo o apoio durante esse estudo, por ter sido e ser um excelente companheiro para todas as horas, sejam elas boas ou ruins. Por ter tido paciência em dedicar vários finais de semana construindo as caixas de alimentação e instalando todo o aparato nos recintos. O mérito do sistema de roldanas é todo teu. Muito obrigada!! Sempre me sinto mais forte ao seu lado!!

Quero agradecer ao proprietário do Criadouro Conservacionista de Animais Silvestres Arca de Noé, Dr. Hugo Eduardo Schunenann, por permitir o estudo e pela hospedagem na sua área. A veterinária do Criadouro, Moira Ansolch da Silva, pela ajuda para manipular os animais e a todos os funcionários do Criadouro que sempre foram muito prestativos.

Aos meus grandes amigos do Laboratório de Primatologia que são pessoas maravilhosas e sempre possuem algo a ensinar. Com catações especiais a duas grandes amigas, Anamélia de Souza Jesus e Elisa Brod Decker.

Também foi muito importante ter o apoio do CNPq que forneceu a bolsa de estudos e assim melhorou as condições para executar o estudo.

Agradeço também à banca examinadora por toda a atenção em ler e dar sugestões enriquecedoras ao meu trabalho. Muito obrigada Dr. Eduardo Fernandez-Duque, Dra. Maria Clotilde Henriques Tavares e Dra. Patrícia Izar.

RESUMO

Os macacos-da-noite são animais monogâmicos que vivem em pequenos grupos compostos pelo casal reprodutor adulto e seus descendentes. Eles são os únicos primatas antropóides com hábitos noturnos. O desenvolvimento de suas atividades em um ambiente com baixa luminosidade dificulta o seu estudo. Neste contexto, o cativeiro propicia um ambiente controlado que pode ser manipulado para estudos sobre o seu comportamento e habilidades cognitivas. Quatro indivíduos da espécie *Aotus infulatus* e seis de *Aotus nigriceps* distribuídos em três casais, um grupo composto por um casal e sua filha e um macho solitário foram estudados no Criadouro Conservacionista de Animais Silvestres Arca de Noé. Os objetivos deste trabalho foram testar a habilidade dos macacos em usar informações olfativas, visuais, sonoras, espaciais e quantitativas na tomada de decisões de forrageio e identificar as estratégias de forrageio social e a existência de partilha de alimento entre os indivíduos e prioridade de acesso aos recursos por parte da fêmea. Cinco caixas de alimentação visualmente semelhantes foram instaladas em cada recinto. Foram realizadas 45 sessões por recinto em cada experimento (três sessões por noite durante 15 dias consecutivos). O comportamento dos animais foi filmado com uma filmadora equipada com luz infravermelha. Apenas uma caixa continha recompensa em cada sessão (exceto no experimento espacial + quantitativo), cuja localização podia variar dependendo do protocolo experimental. Somente uma fêmea apresentou um desempenho que sugere um aprendizado da utilidade da informação visual para localização da recompensa alimentar. Em todos os outros experimentos os indivíduos apresentaram um desempenho ao acaso. As fêmeas investiram mais em forrageio e consumiram mais recompensas do que os machos, embora não tenham usufruído de prioridade de acesso ao alimento. Um único evento de partilha de alimento (de pai para filha) foi registrado. Os animais apresentaram preferência por determinadas caixas de alimentação e comportamentos agonísticos de defesa das caixas e recompensas. Em suma, o comportamento dos animais não permitiu confirmar e comparar a importância relativa das habilidades cognitivas na tomada de decisões de forrageio, mas confirmou o maior investimento das fêmeas no forrageio.

Palavras-chave: Olfato, Visão, Audição, Informação espacial, Quantidade, Produtor, Usurpador.

ABSTRACT

Owl monkeys are monogamous animals that live in small groups composed of an adult reproductive pair and their offspring. They are the only anthropoid primates with a nocturnal lifestyle. Their period of activity in a dim light environment hampers research efforts. In this context, the captivity provides a controlled environment that can be manipulated for studying their behavior and cognitive ecology. Four individual *Aotus infulatus* and six *Aotus nigriceps* distributed into three adult pairs, one group composed of an adult pair and their daughter and one solitary male were studied at the Criadouro Conservacionista de Animais Silvestres Arca de Noé. The objectives of this study were to test the ability of monkeys to use olfactory, visual, auditory, spatial and quantitative information in foraging decision-making and to identify the strategies of social foraging and the occurrence of food sharing and female priority to food resources. Five visually similar feeding boxes were established in each enclosure. A total of 45 sessions (three sessions per night during 15 consecutive days) per enclosure were conducted in each experiment. The behavior of the study subjects was filmed with a video camera equipped with infrared light. A single feeding box was baited with a food reward in each session (except in the spatial + quantitative experiment), whose location could vary depending on the experimental protocol. Only one female showed a performance that suggests that she was learning the usefulness of sight to locate the food reward in the visual information experiment. Study subjects performed at chance level in all other experiments. Females invested more in foraging and consumed more food rewards than males, despite the lack of priority to food resources. A single event of food sharing (from father to daughter) was recorded. The animals showed a preference for certain feeding boxes and agonistic behaviors for defending boxes and food rewards. In sum, the behavior of the study subjects did not allow confirming and comparing the relative importance of the cognitive skills in foraging decision-making, but it confirmed a greater foraging investment by adult females.

Keywords: Olfaction, Vision, Hearing, Spatial information, Quantity, Producer, Scrounger.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1: Macho adulto de <i>Aotus nigriceps</i> do grupo 1.....	10
Figura 2: Recinto ocupado pelo grupo 4. Observe a tosa na cauda da fêmea F4 e a cauda do macho M4 sem tosa.....	11
Figura 3: Caixa de alimentação (a) com a porta externa aberta e a porta interna fechada para permitir a preparação do experimento sem que os animais observassem o interior da caixa e escapassem do recinto; (b) com os tubos comida e cheiro instalados e com a porta externa fechada e a interna aberta para permitir a entrada dos macacos-da-noite.....	12
Figura 4: Frequência de inspeções + visitas (média \pm desvio padrão, mínimo e máximo) realizadas durante cada experimento por todos os indivíduos (incluindo o macho solitário).....	24
Figura 5: Desempenho de M3 no decorrer do experimento olfativo. As barras indicam as sessões nas quais o indivíduo foi diretamente para uma caixa com recompensa.....	28
Figura 6: Desempenho de F1 durante o experimento visual. As barras indicam em quais sessões F1 foi diretamente para uma caixa com recompensa.....	29
Figura 7: Desempenho de M3 durante o experimento sonoro. As barras indicam as sessões em que M3 foi diretamente para uma caixa com recompensa.....	30
Figura 8: Desempenho de M2 ao longo do experimento espacial. As barras indicam as sessões em que M2 foi diretamente para uma caixa com recompensa.....	31
Figura 9: Frequência de inspeções individuais (média \pm desvio padrão, mínimo e máximo) realizadas por fêmeas e machos (excluindo o macho solitário) ao longo do estudo.....	33
Figura 10: Regressão linear da frequência de comportamentos agonísticos ao longo do estudo nos grupos (a) 1, (b) 2, (c) 4, (d) 5. Os resultados significativos estão destacados em negrito. Observe que os gráficos possuem diferentes escalas no eixo Y.....	37

LISTA DE TABELAS

Tabela 1: Dimensões dos recintos e composição dos grupos de estudo.....	10
Tabela 2: Descrição das condições experimentais, período de realização de cada experimento e fases da lua.....	21
Tabela 3: Frequência (n) e respectiva porcentagem (%) na qual cada caixa foi uma caixa com recompensa em cada experimento. O resultado do teste qui-quadrado (χ^2) para avaliar se a distribuição das caixas com recompensa durante os experimentos foi aleatória e o seu respectivo nível de significância (p) também são mostrados.....	22
Tabela 4: Resultado do teste Kruskal-Wallis (H e P; g.l = 2 para controle, visão, sonoro e espaço/quantidade; g.l = 3 para olfato) relacionando as latências de cada indivíduo para a primeira escolha (de uma caixa de alimentação) com as fases da lua que ocorreram em cada experimento. Os valores significativos estão destacados em negrito.....	23
Tabela 5: Desempenho dos indivíduos na primeira escolha em cada sessão durante o experimento controle, mostrando a quantidade de acertos (e sua respectiva %) e o resultado do teste binomial (Z e P) para os valores >9. A frequência de escolha de cada caixa para a primeira inspeção de cada sessão (n e sua respectiva %) e o resultado do teste qui-quadrado para avaliar a preferência por determinadas caixas (χ^2 e P; g.l. = 4 para todos) também são mostrados. Os resultados significativos estão destacados em negrito.....	27
Tabela 6: Desempenho dos indivíduos na primeira escolha em cada sessão durante o experimento olfativo, mostrando a quantidade de acertos (e sua respectiva %) e o resultado do teste binomial (Z e P) para os valores >9. A frequência de escolha de cada caixa para a primeira inspeção de cada sessão (n e sua respectiva %) e o resultado do teste qui-quadrado para avaliar a preferência por determinadas caixas (χ^2 e P; g.l. = 4 para todos) também são mostrados. Os resultados significativos estão destacados em negrito.....	28
Tabela 7: Desempenho dos indivíduos na primeira escolha em cada sessão durante o experimento visual, mostrando a quantidade de acertos (e sua respectiva %) e o resultado do teste binomial (Z e P) para os valores >9. A frequência de escolha de cada caixa para a primeira inspeção de cada sessão (n e sua respectiva %) e o resultado do teste qui-quadrado para avaliar a preferência por determinadas caixas (χ^2 e P; g.l. = 4 para todos) também são mostrados. Os resultados significativos estão destacados em negrito.....	29
Tabela 8: Desempenho dos indivíduos na primeira escolha em cada sessão durante o experimento sonoro, mostrando a quantidade de acertos (e sua respectiva %) e o resultado do teste binomial (Z e P) para os valores >9. A frequência de escolha de cada caixa para a primeira inspeção de cada sessão (n e sua respectiva %) e o resultado do teste qui-quadrado para avaliar a preferência por determinadas caixas (χ^2 e P; g.l. = 4 para todos) também são mostrados. Os resultados significativos estão destacados em negrito.....	30

mostrados. Os resultados significativos estão destacados em negrito.....	30
Tabela 9: Desempenho dos indivíduos na primeira escolha em cada sessão durante o experimento espacial + quantitativo, mostrando a quantidade de acertos (e sua respectiva %) e o resultado do teste binomial (Z e P) para os valores >18 em relação ao desempenho espacial e >22 em relação ao desempenho quantitativo. A frequência de escolha de cada caixa para a primeira inspeção de cada sessão (n e sua respectiva %) e o resultado do teste qui-quadrado para avaliar a preferência por determinadas caixas (χ^2 e P; g.l. = 4 para todos) também são mostrados. Os resultados significativos estão destacados em negrito.....	31
Tabela 10: Latência (em segundos) média, mediana, mínima e máxima de cada indivíduo para realizar a primeira escolha (inspeção) durante todo o estudo.....	33
Tabela 11: Investimento na procura pelo alimento (frequência de inspeções + visitas, n) de cada indivíduo em cada experimento e sua respectiva % do esforço do grupo.....	34
Tabela 12: Quantidade geral de recompensas (meia rodela de banana) consumidas pelos indivíduos dos grupos durante o estudo (n) e a respectiva porcentagem de seu consumo em relação ao total consumido pelo grupo (%)......	35
Tabela 13: Quantidade de recompensas (meia rodela de banana) consumidas pelos indivíduos dos grupos durante o estudo e os valores do teste binomial, bilateral para verificar se algum indivíduo ingeriu uma quantidade de recompensas maior do que o esperado ao acaso. Resultados significativos em negrito.....	36
Tabela 14: Frequência de interações agonísticas em cada grupo social (n). A seta parte do ator para o receptor. As interações agonísticas bidirecionais (mútuas) não foram incluídas nas análises estatísticas. Os resultados significativos estão destacados em negrito.....	36

SUMÁRIO

AGRADECIMENTOS	iii
RESUMO.....	iv
ABSTRACT	v
LISTA DE FIGURAS	vi
LISTA DE TABELAS.....	vii
SUMÁRIO.....	ix
1 INTRODUÇÃO	1
2 MATERIAL E MÉTODOS.....	9
2.1 Local e grupos de estudo.....	9
2.2 Experimentos	11
2.3 Habituação dos animais e coleta de dados.....	16
2.4 Análises estatísticas.....	18
3 RESULTADOS.....	24
3.1 Descrição do padrão geral de forrageio dos macacos-da-noite	24
3.2 Habilidades cognitivas.....	25
3.3 Forrageio social.....	32
4. DISCUSSÃO	38
REFERÊNCIAS	43
APÊNDICE 1	50
APÊNDICE 2	53
APÊNDICE 3	55
APÊNDICE 4	56
ANEXO A – Autorização CEUA	57

1 INTRODUÇÃO

O forrageio é o processo pelo qual os animais obtêm o alimento e as informações sobre os recursos (Ydenberg *et al.*, 2007). Quando os animais forrageiam em grupo - forrageio social - eles precisam lidar com os custos da competição e da manutenção das relações sociais. Porém, além das informações do meio (ecológicas), em um contexto social eles podem se beneficiar de informações de outros membros do grupo (sociais) para localizar o alimento com maior eficiência (Bicca-Marques & Garber, 2005; Garber & Bicca-Marques, 2007). Além disso, o forrageio social permite compartilhar a tarefa de detectar predadores (Bicca-Marques & Garber, 2004), defender parcelas alimentares produtivas e agregar novos locais de alimentação (Garber, 1987).

As informações disponíveis durante o forrageio social podem ser privadas, dependentes do conhecimento e da avaliação que cada indivíduo faz do ambiente, ou públicas, quando elas são compartilhadas pelos membros do grupo. As informações públicas e privadas acabam sendo muito semelhantes quando os grupos são coesos ou se locomovem coordenadamente, pois o comportamento de um ou mais indivíduos pode ser facilmente monitorado pelos demais (Garber, 2000). Desta forma, o alimento descoberto por um indivíduo pode ser explorado pelos outros integrantes do grupo (Vickery *et al.*, 1991). Em um grupo social, cada indivíduo pode responder de forma diferente às informações ambientais e sociais e empregar diferentes estratégias de forrageio, o que pode aumentar o sucesso coletivo (Garber, 2000).

Dependendo do contexto social e ecológico, os indivíduos podem se comportar como produtores ou usurpadores. O produtor (*producer*, *searcher* ou *finder*) é o indivíduo que investe na procura pelo alimento usando, majoritariamente, informações ecológicas. O usurpador (*scrounger* ou *joiner*) é o indivíduo que investe no monitoramento do

comportamento dos outros (informação social), podendo apropriar-se do alimento encontrado, compartilhá-lo ou aguardar para ter acesso ao mesmo (Barnard & Sibly, 1981; Bicca-Marques, 2000; Bicca-Marques & Garber, 2005; Garber *et al.*, 2009; Giraldeau & Caraco, 2000; Vickery *et al.*, 1991).

A habilidade dos indivíduos em usar diferentes informações ecológicas (*e.g.*, informações da distribuição e disponibilidade do alimento) e sociais (relações hierárquicas, de parentesco entre outras dentro do grupo) durante o forrageio está altamente relacionada à organização social, comportamento e ecologia de cada espécie (Bicca-Marques, 2000). O sistema de acasalamento (poligínico, poliândrico, multimacho-multifêmea e monogâmico; Clutton-Brock, 1989; Dixson, 1998) afeta a competição intragrupo e o nível de tolerância entre machos e fêmeas. O sistema monogâmico, por exemplo, além da manutenção de longo prazo dos laços afiliativos, característica dos primatas (Dixson, 1998), é caracterizado pela exclusividade no acasalamento, proximidade contínua do casal e, nas espécies territoriais, ausência de outros adultos no território (Kleiman, 1977). Machos e fêmeas podem diferir no investimento durante o forrageio e na quantidade de alimento consumido dependendo da posição social, das atividades diárias e da ocorrência de dimorfismo sexual (Bicca-Marques, 2003; Key & Ross, 1999). As fêmeas também podem investir mais na ingestão de alimentos ricos em proteína, enquanto os machos podem investir mais ingerindo alimentos ricos em energia (Bicca-Marques, 2003).

O período de atividade (diurno, noturno ou catemeral; Fernandez-Duque, 2003; Fernandez-Duque *et al.*, 2010; Fernandez-Duque & Erkert, 2006; Hill, 2006), também afeta a eficiência do uso de certas informações ecológicas, assim como o monitoramento dos coespecíficos durante o forrageio. Enquanto um animal diurno pode usufruir de uma visão apurada para localizar o alimento, um animal noturno precisa compensar a redução da eficácia da visão devido à redução da luminosidade com um olfato aguçado e uma percepção auditiva

apurada (Donati & Borgognini-Tarli, 2006; Fleagle, 1999). O forrageio noturno com o auxílio do olfato é facilitado pela maior concentração das moléculas de odor liberadas por flores e frutos no ar mais fresco e úmido da noite (Fleagle, 1999; Vickers, 2000).

Independente do período de atividade, a exploração eficiente dos recursos sob variados contextos sociais e ecológicos depende de habilidades cognitivas (Cant & Temerin, 1984). Garber & Lavalle (1999) sugerem que os quatro componentes primários para avaliar a complexidade cognitiva são a capacidade (ou habilidade) de (1) relacionar espacial e temporalmente objetos, indivíduos e eventos, (2) antecipar consequências de ações, (3) avaliar e comparar os resultados obtidos com um efeito desejado e (4) utilizar as informações adquiridas com sucesso em um contexto para resolver problemas em outro contexto.

A complexidade cognitiva dos primatas está relacionada com o seu maior tamanho cerebral, característica que influencia o armazenamento e o uso das informações na tomada de decisões. Os primatas são capazes de reconhecer relações e integrar informações para desenvolver soluções para os problemas e desafios constantemente encontrados no ambiente (Garber, 2004). O uso da memória para guardar as informações durante o forrageio auxilia na localização dos recursos alimentares, na percepção da distância entre as parcelas de recursos e na sua velocidade de renovação (Garber, 1987).

As habilidades cognitivas utilizadas por primatas durante o forrageio podem incluir a percepção (*e.g.*, visão, olfato e audição) e o uso de informação espacial (localização de um objeto no espaço), informações associativas (relação de recursos alimentares a objetos ou características do meio) e quantitativas (diferenças na quantidade de alimento) (Bicca-Marques, 2000). Os primatas podem integrar estas informações para desenvolver estratégias de forrageio, além de tomar decisões, tais como onde procurar, quem seguir e quem evitar (Bicca-Marques & Garber, 2004; Garber *et al.*, 2009). A memória espacial, juntamente com as informações visuais e olfativas, são essenciais para auxiliar na determinação da quantidade e

qualidade do alimento disponível. A capacidade de aplicar o conhecimento adquirido em situações anteriores para lembrar a localização do alimento e encontrar novos recursos aumenta o sucesso de forrageio (Bicca-Marques & Garber, 2004; Garber & Dolins, 1996).

A forma como as espécies ou os membros de um grupo social utilizam as informações ecológicas e sociais durante o forrageio pode ser estudada em ambiente natural ou cativeiro (Garber, 2000; Garber & Paciulli, 1997). O cativeiro normalmente é um ambiente espacialmente restrito, mas que confere vantagens para o desenvolvimento de determinados estudos cognitivos ao permitir um maior controle das variáveis que podem afetar o comportamento dos animais (Garber & Lavalley, 1999). O cativeiro apresenta um grande potencial, particularmente, para o estudo de espécies de difícil detecção na natureza, como as noturnas. Segundo Fernandez-Duque (2012), não há dúvidas de que o conhecimento sobre estas espécies é muito escasso devido às dificuldades de estudá-las no ambiente noturno.

Os macacos-da-noite (*Aotus* spp.) são primatas pequenos (ca. 1 kg), sem dimorfismo sexual. São os únicos primatas antropóides com hábito noturno, para o qual evoluíram grandes olhos (Ford, 1994). Embora a maioria das espécies e populações de macacos-da-noite seja estritamente noturna, algumas são catemerais, apresentando atividade tanto durante a noite quanto durante o dia (Fernandez-Duque, 2003; Fernandez-Duque & Erkert, 2006). Uma redução no risco de predação e na competição com espécies diurnas no ambiente noturno são duas forças seletivas que podem ter desempenhado um papel crítico no retorno da linhagem de *Aotus* a um estilo de vida noturno (Wright, 1985).

Os macacos-da-noite são territoriais e cada grupo ocupa uma pequena área de vida que se sobrepõe apenas ligeiramente com a utilizada por grupos vizinhos (Fernandez-Duque, 2007). Vivem em grupos sociais monogâmicos compostos por um casal adulto reprodutor e sua prole imatura, a qual recebe alto investimento em cuidado parental por parte do macho adulto (Fernandez-Duque, 2007; Fernandez-Duque *et al.*, 2008; Fernandez-Duque & Huck,

2013; Wright, 1990). Os grupos podem ser desestruturados pela substituição da fêmea adulta ou do macho adulto por outro indivíduo, também adulto, que dispersou do seu grupo natal. Estas substituições são, normalmente, precedidas de lutas que resultam na expulsão do indivíduo residente. Segundo Fernandez-Duque & Huck (2013), estas substituições permitem classificar o sistema social dos macacos-da-noite como monogamia de longo prazo em série.

Os macacos-da-noite são primariamente frugívoros, mas também podem consumir flores, folhas, néctar e artrópodes (Fernandez-Duque, 2007; Puertas *et al.*, 1992; Wright, 1985). Segundo Wright (1989), os sentidos do olfato e da audição são importantes na localização e captura dos recursos alimentares. Estes macacos não possuem visão em cores (Jacobs *et al.*, 1993, Martin, 1990), e por possuírem grandes olhos e ausência de *tapetum lucidum* (camada de tecido reflexivo) apresentam uma visão mais eficiente sob baixos níveis de luz (Martin, 1990).

Os macacos-da-noite usam sinais químicos para comunicação, os quais incluem marcações com urina e outras substâncias odoríferas secretadas pelas glândulas de cheiro (subcaudal, esternal e do focinho; Wolovich & Evans, 2007; Wright, 1985). Os odores liberados parecem permitir a identificação do sexo, da idade e da identidade dos membros dos grupos (MacDonald *et al.*, 2008). Um estudo realizado por Chambers *et al.* (2004) avaliou a marcação e o uso de rotas de odor (urina e glândula subcaudal) em seis casais de macacos-da-noite (*Aotus* spp.) cativos. Cada casal continha um indivíduo com deficiência visual. Todos os indivíduos foram observados utilizando as rotas de odor durante o estudo e sete (5 deficientes visuais e 2 com visão normal) foram avistados marcando rotas de odor. No entanto, os macacos-da-noite com deficiência visual utilizaram mais as rotas de cheiro do que aqueles com visão normal (Chambers *et al.*, 2004).

As rotas marcadas com odor e as informações visuais auxiliam os macacos-da-noite durante o deslocamento em ambiente natural, o qual pode seguir um padrão circular, ou seja,

os animais se deslocam por uma rota em forma de circunferência e retornam ao ponto de partida (Castaño *et al.*, 2010; Wright, 1985). Enquanto nas noites mais escuras o grupo normalmente se desloca em fila indiana guiado por um adulto, os animais se movimentam de forma menos coesa nas noites mais claras, provavelmente por conseguirem perceber melhor o ambiente com o sentido da visão (Castaño *et al.*, 2010).

A utilização do olfato, da visão e da informação espacial por *Aotus nigriceps*, *Saguinus imperator*, *Saguinus fuscicollis* e *Callicebus cupreus* de vida livre foi estudada por Bicca-Marques & Garber (2004). Estes autores observaram que os macacos-da-noite levam mais tempo para resolver um problema de forrageio visual quando comparados aos primatas diurnos. Seus resultados também indicam que os macacos-da-noite utilizaram dicas olfativas para localizar recompensas alimentares, enquanto o desempenho das espécies diurnas não foi acima do esperado ao acaso. Por fim, quando os locais de alimentação eram previsíveis ao longo do tempo, todas as espécies (diurnas e noturnas) utilizaram a informação espacial para localizar as recompensas. Em semicativeiro, Bolen & Green (1997) encontraram resultado semelhante em relação ao uso de informação olfativa durante o forrageio por *Aotus nancymae* quando comparado a *Sapajus apella*. Bolen & Green (1997) também observaram que os macacos-da-noite apresentaram preferência por uma rota nas plataformas de alimentação.

A capacidade de um casal de *Aotus* spp. cativo de discriminar visualmente cubos de batata com diferentes cores e brilhos (azul claro *vs.* escuro, verde claro *vs.* escuro e laranja claro *vs.* escuro) sob um fundo verde e com três diferentes intensidades luminosas (alta, média e baixa) foi estudada por Migliolo (2012). Os macacos-da-noite conseguiram discriminar os alvos alimentares independentemente da sua coloração e conseguiram identificar mais rapidamente alvos com brilhos escuros, sugerindo que eles podem utilizar a intensidade luminosa para encontrar alimento. Segundo a autora, esta habilidade permite supor que os

alimentos escuros podem ser mais facilmente detectados por animais acromatas (sem percepção de cores) em ambientes com baixa luminosidade.

A partilha de recursos alimentares em grupos de macacos-da-noite cativos foi estudada por Wolovich *et al.* (2006). A transferência de alimento ocorreu entre os adultos e dos adultos para a prole em *Aotus nancymae* e *Aotus azarai* (sete casais sem filhote e quatro casais com filhote ainda lactante). Machos e fêmeas atuaram igualmente na transferência de alimento. Foi observada partilha de todos os tipos de alimento (incluindo folhas e artrópodes obtidos no substrato do recinto) mesmo quando apenas metade do recurso (mix de ração para primatas, frutas e verduras) normalmente fornecido aos animais foi disponibilizado. A transferência de alimento entre os adultos é benéfica por aumentar a probabilidade de sucesso reprodutivo do casal, o que é particularmente importante para os machos de espécies monogâmicas devido à maior garantia de paternidade (Wolovich *et al.*, 2006).

Em outro estudo com estas espécies, Wolovich *et al.* (2008) observaram que as fêmeas solicitaram mais alimento (pedaços de maçã) para os machos durante o período reprodutivo (ciclo ovariano, grávidas e lactantes), os quais atendiam ao pedido, transferindo o alimento. As solicitações de alimento dos machos para as fêmeas durante este período também foram bem-sucedidas. Segundo Wolovich *et al.* (2007), os machos de *Aotus azarai azarai* de vida livre transferiram mais alimento para os jovens do que para as fêmeas, padrão que talvez esteja relacionado ao fato dos imaturos terem solicitado mais alimento para o pai do que para a mãe. Todos os tipos de alimento foram partilhados, independentemente da disponibilidade do recurso no ambiente, da idade e do sexo da prole. Por outro lado, as fêmeas transferiram mais alimento para o macho, comportamento que pode ter a função de reforçar o vínculo entre o casal.

Este trabalho visou avaliar o uso de informações ecológicas (espaciais, visuais, sonoras, olfativas e quantitativas) na tomada de decisões de forrageio em um ambiente com

baixa luminosidade por macacos-da-noite (*Aotus infulatus* e *A. nigriceps*) cativos, a adoção das estratégias de forrageio social de produtor e usurpador e a ocorrência de partilha de alimento e de prioridade de acesso da fêmea adulta aos recursos.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Local e grupos de estudo

Este estudo foi realizado no Criadouro Conservacionista de Animais Silvestres Arca de Noé (29°31'43,53"S, 51°04'13,26"O), Morro Reuter, Rio Grande do Sul, Brasil. Dez macacos-da-noite *Aotus infulatus* e *A. nigriceps* (Figura 1) adultos (cinco machos e cinco fêmeas) foram estudados. Os animais estavam distribuídos em três casais, um macho solitário e um trio alocados em cinco recintos com área variando de 42 a 105 m³ (Tabela 1). Os grupos foram formados pelo Criadouro antes de os animais serem identificados. Os indivíduos do casal do recinto 2 que pertencem a espécies diferentes não foram separados antes da pesquisa para evitar um possível estresse e a necessidade de um período adicional de habituação antes do início dos experimentos. Os recintos possuíam substrato de terra, vegetação e poleiros. Uma caixa-ninho (20 x 40 x 30 cm) com aquecimento interno por lâmpada 40 W servia de abrigo (refúgio) para os macacos. Os animais recebiam alimentação à noite, a qual incluía frutos e folhas variados, ovos, ração (para primatas e cães) e carne bovina. Todos possuíam água fresca disponível *ad libitum* em um bebedouro.

A extremidade posterior da cauda das fêmeas dos grupos 1, 2 e 4 foi tosada para permitir a identificação dos indivíduos de cada recinto (Figura 2). A fêmea F52 recebeu tosa na extremidade inferior da cauda, enquanto o macho recebeu tosa na extremidade posterior. A médica veterinária do Criadouro, Moira Ansolch da Silva, manipulou os animais nos procedimentos necessários, incluindo a tosa. Para a contenção física dos macacos foi utilizado puçá e luvas de raspa de couro, seguida de contenção química com Ketamina S+ na dose de 10 mg/kg administrada via intramuscular. Não foi utilizado analgésico em função do procedimento de marcação com tosa não causar dor. Esta foi a única manipulação dos animais em decorrência deste estudo. Este projeto foi aprovado pela Comissão de Ética no Uso de Animais da PUCRS (registro nº 11/00259, 17 de novembro de 2011).



Figura 1: Macho adulto de *Aotus nigriceps* do grupo 1.

Tabela 1: Dimensões dos recintos e composição dos grupos de estudo.

Grupo	Dimensão (m) (largura x comprimento x altura)	Indivíduo	Origem (provável)	Espécie
1	4,50 x 5,10 x 3,15	F1 - Fêmea	Acre	<i>Aotus nigriceps</i>
		M1 - Macho	Acre	<i>Aotus nigriceps</i>
2	4,50 x 5,10 x 3,15	F2 - Fêmea	Nascida no criadouro (pais F51 x M5)	<i>Aotus nigriceps</i>
		M2 - Macho	Ceará	<i>Aotus infulatus</i>
3	2,80x 5,60 x 2,90	M3 - Macho	Maranhão	<i>Aotus infulatus</i>
4	2,80 x 5,50 x 2,70	F4 - Fêmea	Maranhão	<i>Aotus infulatus</i>
		M4 - Macho	Maranhão	<i>Aotus infulatus</i>
5	5,30 x 7,60 x 2,60	F51 - Fêmea	Manaus	<i>Aotus nigriceps</i>
		F52 - Fêmea	Nascida no criadouro (pais F51 x M5)	<i>Aotus nigriceps</i>
		M5 - Macho	Manaus	<i>Aotus nigriceps</i>

2.2 Experimentos

Cinco caixas de alimentação visualmente semelhantes, confeccionadas em madeira medindo 30 x 40 cm na base e 30 cm de altura, foram instaladas em cada recinto. As caixas foram fixadas junto à tela do recinto à mesma altura do solo. A distância entre caixas de alimentação adjacentes variou de 30 a 40 cm dependendo da dimensão da área frontal do recinto. Cada caixa continha um tubo-comida e um tubo-cheiro (veja abaixo), uma porta externa de tela e uma porta interna de madeira. A porta externa permitia à pesquisadora acessar o interior das caixas para preparar as condições experimentais (veja abaixo) e observar o comportamento dos animais no seu interior. A porta interna visava impedir que os animais entrassem na caixa fora das sessões experimentais e observassem a preparação dos experimentos (Figura 3). Estas portas eram acionadas pelo lado externo do recinto por um sistema de roldanas. Uma tranca de segurança na porta interna impedia a fuga dos animais quando a porta externa estava aberta.



Figura 2: Recinto ocupado pelo grupo 4. Observe a tosa na cauda da fêmea F4 e a cauda do macho M4 sem tosa.

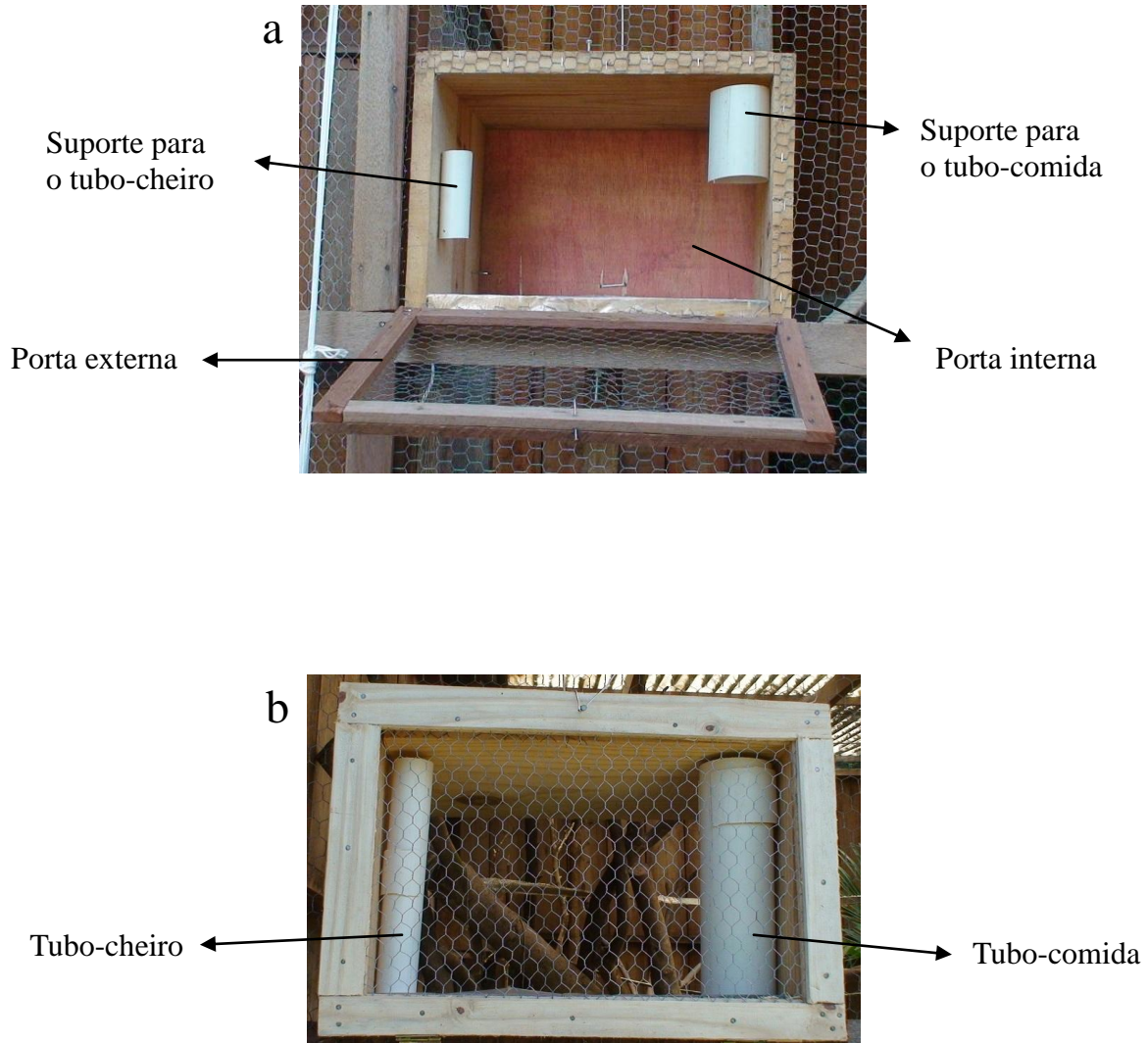


Figura 3: Caixa de alimentação (a) com a porta externa aberta e a porta interna fechada para permitir a preparação do experimento sem que os animais observassem o interior da caixa e escapassem do recinto; (b) com os tubos comida e cheiro instalados e com a porta externa fechada e a interna aberta para permitir a entrada dos macacos-da-noite.

A fim de fornecer vias semelhantes de acesso dos animais às caixas e oferecer a mesma oportunidade de escolha das mesmas, foram instaladas mangueiras de bombeiro nos recintos. As mangueiras partiam do centro de cada caixa e convergiam para um único ponto no fundo do recinto. Além de permitir o manejo dos experimentos, as caixas aumentaram o custo do forrageio ao reduzir a possibilidade do animal monitorar o comportamento de outro indivíduo enquanto estivesse inspecionando uma caixa e, assim, reduzir o uso da informação social para fazer sua primeira escolha.

Devido aos macacos-da-noite possuírem baixa receptividade à luz vermelha (Jacobs *et al.*, 1993) foram instaladas duas lâmpadas vermelhas de 15 W no fundo do recinto à semelhança de Bicca-Marques & Garber (2004). Isto permitiu uma melhor visualização das caixas e dos animais durante a noite.

Bananas (tipo prata) foram utilizadas como recompensa devido à facilidade de sua aquisição ao longo do estudo e por serem um alimento consumido pelos animais no Criadouro. A banana foi retirada do cardápio oferecido pelo Criadouro durante o estudo e utilizada somente como recompensa durante as sessões visando manter o interesse dos animais pela recompensa. Na manhã seguinte a cada noite de coleta de dados os restos de alimento eram retirados do recinto para que os macacos não comessem nada antes das três sessões experimentais do dia. Dependendo do protocolo experimental (veja abaixo), bananas verdadeiras ou bananas plásticas (semelhantes em tamanho, forma e cor às bananas verdadeiras) foram utilizadas como isca nos tubos-comida e cheiro. Após a preparação das cinco caixas de alimentação para cada sessão experimental (distribuição das rodela de banana nos tubos de cheiro e comida de acordo com o protocolo de cada experimento) e o fechamento das portas externas, as portas internas eram abertas simultaneamente por um sistema de roldanas, visando fornecer a mesma oportunidade de escolha aos animais.

As recompensas eram disponibilizadas dentro de um tubo-comida confeccionado em PVC (75 mm de diâmetro e 25 cm de altura) a fim de aumentar o custo do forrageio. No meio do tubo-comida foi aberto um orifício com 5 cm de diâmetro para permitir aos animais explorar o seu conteúdo interno (recompensa). As medidas do tubo e do orifício foram definidas (em um estudo-piloto) com o objetivo de permitir que os animais colocassem a mão e parte do braço no seu interior, mas não conseguissem enxergar o seu conteúdo do exterior da caixa de alimentação.

Visando homogeneizar o odor de banana liberado pelas caixas com recompensa durante os experimentos (exceto no olfativo, veja abaixo), um tubo-cheiro confeccionado em PVC (40 mm de diâmetro) foi fixado no interior da caixa. Este tubo impedia que os animais enxergassem seu conteúdo (pedaços de banana), mas pequenos orifícios na sua parte superior permitiam a liberação do odor. O tubo-cheiro de cada caixa tinha a mesma quantidade de orifícios a fim de liberar o mesmo odor. O tubo-cheiro da caixa com recompensa permanecia vazio, pois o odor era liberado pelo tubo-comida. Os tubos-comida e cheiro eram higienizados todos os dias com água e sabão neutro antes dos experimentos. A base da caixa era forrada com plástico transparente e higienizada com pano úmido antes de cada sessão a fim de eliminar possíveis odores da sessão anterior.

A coleta de dados iniciava ao anoitecer (entre 18:00 e 20:00), quando os animais começavam as suas atividades. O início das coletas acompanhou as alterações no fotoperíodo. A primeira sessão de cada noite iniciava em um recinto diferente em dias consecutivos por meio de um sistema de rodízio. Por exemplo, na primeira noite de coleta de um experimento iniciava-se pelo recinto 1 seguido pelos recintos 2, 3, 4 e 5. Na segunda noite, iniciava-se pelo recinto 2 seguido pelo 3, 4, 5 e 1. E assim sucessivamente. As três sessões de cada noite de coleta (ver abaixo) seguiam a mesma ordem. Esse rodízio foi realizado para homogeneizar temporalmente a coleta de dados com todos os grupos.

Cada experimento foi aplicado em cada recinto com duração de 15 noites consecutivas. Em cada noite eram realizadas três sessões experimentais (15 noites x 3 sessões/noite = 45 sessões/grupo por experimento) resultando em 225 sessões com cada grupo ao longo do estudo. O número de sessões realizadas em cada experimento foi adaptado do protocolo utilizado por Bicca-Marques, 2000, 2005 e Bicca-Marques & Garber, 2003, 2004 e 2005. Um intervalo de 13 dias consecutivos foi realizado entre os experimentos visando extinguir qualquer aprendizado do experimento anterior e reduzir a sua influência no desempenho dos animais no experimento seguinte. Durante esse intervalo os tubos-comida e cheiro não receberam recompensas e as portas internas permaneceram fechadas, impedindo a inspeção das caixas pelos animais. Cada sessão experimental teve duração de 5 minutos, tempo suficiente para a inspeção de todas as caixas de alimentação conforme estudo-piloto realizado entre março de 2011 e março de 2012.

Cinco experimentos testaram a habilidade dos macacos em usar informação espacial (localização constante da recompensa), quantitativa (diferenças nas quantidades de recompensas disponíveis em locais previsíveis), visual (diferenças entre bananas verdadeiras e falsas), olfativa (presença de odor apenas na caixa com recompensa) e sonora (presença de som na caixa com recompensa) na tomada de decisões de forrageio, ou seja, na escolha das caixas de alimentação para visitar à procura da(s) recompensa(s) alimentar(es). Um experimento controle foi realizado visando avaliar se os animais estavam utilizando alguma informação não controlada pelo protocolo experimental (Tabela 2). No experimento sonoro foi utilizado um relógio que emitia um “tic tac” com 25dB, cuja intensidade foi medida com o aplicativo Decibelímetro Sound Level Meter disponível em <https://play.google.com>.

Apenas uma caixa, definida segundo uma tabela de números aleatórios (disponível em Hayek, 1996), recebeu a recompensa alimentar (caixa com recompensa, CR) em cada sessão experimental, enquanto as demais permaneceram com seus tubos-comida vazios (caixas sem

recompensa, CSR). Desta forma, havia uma probabilidade de 20% de os indivíduos escolherem a CR ao acaso, exceto no experimento espacial/quantitativo, no qual havia duas CRs (com quantidades diferentes de recompensa). Neste caso, a probabilidade de visitar uma CR ao acaso era de 40% (2/5).

O teste qui-quadrado foi utilizado para verificar a frequência na qual cada caixa foi uma CR em cada experimento. Esta análise visou avaliar se uma informação espacial foi fornecida (localização frequente do alimento em determinada caixa) nos experimentos (exceto espaço/quantidade) o que poderia comprometer a interpretação da habilidade dos macacos em utilizar determinada informação. A frequência que cada caixa foi uma CR variou de 9 a 38% (veja, Tabela 3).

A quantidade de alimento oferecida aos animais foi padronizada em uma rodela de banana com 1,5 cm de espessura. A rodela de banana era ofertada dividida ao meio a fim de permitir que mais de um indivíduo se alimentasse. As rodelas de banana dos tubos-cheiro também possuíam 1,5 cm de espessura e eram divididas ao meio para permitir que o odor liberado fosse semelhante. A quantidade de banana do tubo-cheiro sempre foi a mesma disponível no tubo-comida a fim de equalizar o odor liberado por cada caixa, exceto no experimento olfativo. O diâmetro das rodelas de banana variou de 2 a 4 cm (média \pm d.p. = $2,9 \pm 0,3$ cm, $n = 1350$ rodelas).

2.3 Habituação dos animais e coleta de dados

Os animais foram habituados à presença da observadora em projetos-piloto realizados durante março de 2011 e março de 2012 para testar alguns aspectos do desenho experimental, tais como iluminação, sistema de roldanas, tubos-comida e cheiro, filmagem, observatório, caixas, portas internas e externas e marcação dos animais.

Cada recinto possuía um observatório para proteger a filmadora (Sony® DCR - SR300 equipada com infravermelho) do vento e da chuva. Devido à velocidade com a qual os

animais inspecionavam e visitavam as caixas de alimentação, todas as sessões experimentais foram filmadas para posterior análise, totalizando 5625 minutos (ou 93h45min) de gravação distribuídos em 1125 vídeos.

As seguintes informações foram registradas durante a análise dos vídeos: identidade do indivíduo, número da caixa visitada ou inspecionada (ver abaixo), latência de chegada na primeira caixa escolhida por cada indivíduo, ocorrência de alimentação e interações sociais. Os dados foram coletados pelo método de amostragem de “todas as ocorrências” (Martin & Bateson, 1993) e organizados em uma planilha do Microsoft Excel[®]. A escolha era considerada com sucesso quando o indivíduo entrava na CR. Por outro lado, a escolha era considerada mal-sucedida quando o indivíduo entrava em uma CSR. Durante cada sessão, a primeira entrada de algum indivíduo em cada caixa foi denominada “inspeção”. Sendo assim, cada grupo podia realizar até cinco inspeções em cada sessão experimental; ou seja, uma inspeção em cada caixa. Quando o mesmo indivíduo retornava à caixa já inspecionada ou outro indivíduo entrava na mesma, mesmo que fosse a sua primeira vez, esse evento era denominado de “visita”. O tempo que cada indivíduo levou para chegar à primeira caixa (latência) foi registrado em segundos.

Os animais apresentaram seis comportamentos agonísticos durante o forrageio nas caixas de alimentação: (1) luta - dois indivíduos vocalizam e tentam morder um ao outro; (2) empurrão - indivíduo impulsiona os braços e as mãos sobre o corpo de outro; (3) salto - indivíduo se desloca até o companheiro e pula sobre ele; (4) perseguição - indivíduo corre atrás do outro; (5) puxão - indivíduo estende os braços até a cauda de outro e com as mãos a desloca rapidamente e com força para a sua direção; (6) tapa - indivíduo aplica golpe com as mãos abertas em qualquer região do corpo de outro. A frequência de interações agonísticas foi analisada para avaliar a ocorrência e intensidade de competição entre os indivíduos e sua

relação com a ocorrência de partilha de alimento e prioridade de acesso ao alimento pela fêmea adulta.

As fases da lua que ocorreram em cada experimento foram avaliadas com as latências para a primeira inspeção de cada sessão pelo teste Kruskal-Wallis, para verificar se a luminosidade refletida pela lua influenciou no tempo (latência) da primeira inspeção (veja, Tabela 4). Quando analisada a latência de todos os indivíduos por experimento, ocorre diferença significativa no olfativo ($H = 7,8982$, $P = 0,0482$, g.l. = 3). Segundo o teste de Dunn a diferença está entre a lua nova e a lua cheia, porém as maiores latências encontram-se na lua cheia o que não sugere o uso da luminosidade refletida pela lua pelos macacos-da-noite. Nos outros experimentos não ocorreu diferença significativa entre as latências e as fases da lua (veja, Apêndice 1).

2.4 Análises estatísticas

Para avaliar o desempenho dos indivíduos em cada experimento, considerou-se o acúmulo de acertos da primeira escolha, ou seja, quando o indivíduo ia diretamente para uma caixa com recompensa assim que iniciava a sessão (inspeção da CR). Quando a primeira escolha de um indivíduo em uma sessão foi uma visita à CR já inspecionada por outro indivíduo, essa sessão foi excluída da análise de seu desempenho.

Para determinar se o desempenho foi acima do esperado ao acaso de (a) 20% (1/5) para a escolha da CR (ou seja, que ao acaso os animais inspecionariam a CR como sua primeira escolha em até 9 sessões das 45 de cada experimento) nos experimentos controle, informação olfativa, sonora e visual (Bicca-Marques & Garber, 2005), (b) 40% (2/5) no experimento espacial (até 18 escolhas com sucesso) e (c) 50% (1/2) para a escolha da CR com maior quantidade de alimento no experimento quantitativo (até 22 escolhas com sucesso), foi utilizado o teste não-paramétrico binomial, unilateral.

Para avaliar se o indivíduo estava melhorando o seu desempenho com a experiência em cada experimento, foi analisada a distribuição das suas inspeções com sucesso (quando escolheu primeiramente uma CR na sessão) ao longo das 45 sessões do experimento por meio do teste de regressão logística.

Para as análises do forrageio social, os dados do macho solitário não foram considerados. Para verificar qual estratégia de forrageio (produtor ou usurpador) os macacos-da-noite utilizaram, foi analisada a quantidade de inspeções realizadas por cada indivíduo do grupo e aplicado o teste binomial, bilateral. O indivíduo foi classificado, em cada sessão, como produtor (quando investiu significativamente na inspeção das caixas de alimentação) ou usurpador (quando não investiu significativamente na inspeção das caixas de alimentação). Levando-se em consideração o que seria esperado se os indivíduos inspecionassem as caixas de alimentação igualmente (esperado de 50% no investimento de cada indivíduo nos casais e de 33% para cada indivíduo no trio).

Para avaliar a influência do sexo no investimento na procura do alimento, a quantidade de caixas inspecionadas e visitadas por todas as fêmeas e todos os machos durante o estudo foi comparada pelo teste binomial, bilateral, considerando-se um esperado de 55% para as fêmeas (5/9) e 45% para os machos (4/9). Para a análise em cada grupo foi considerado o mesmo esperado citado no parágrafo anterior. O teste qui-quadrado foi utilizado para verificar se os indivíduos (todos juntos) investiram diferentemente na procura pelo alimento nos experimentos. Para avaliar se a quantidade total de alimento consumido (número de recompensas ingeridas) por machos e fêmeas, de todos os grupos juntos e em cada grupo (considerando-se o mesmo esperado que o citado acima) diferiu durante o estudo foi utilizado o teste binomial, bilateral.

Para avaliar se ocorreu prioridade de acesso ao alimento, foi considerado se houve diferença nas latências da primeira escolha (tempo para chegada a primeira caixa de

alimentação após o início da sessão) de machos e fêmeas. Para isso foi utilizado o teste não-paramétrico de Mann-Whitney, bilateral. Para verificar se ocorreu prioridade de acesso ao alimento pela fêmea adulta, foi considerada a quantidade total de agressões realizadas (atores) ou recebidas (receptores) durante o estudo. As agressões mútuas foram excluídas desta análise. O indivíduo foi considerado desencadeador de competição quando realizou mais agressões do que recebeu. Para esta análise foi utilizado o teste binomial, bilateral. O teste de regressão linear foi aplicado (quando ocorreu diferença significativa) para analisar a variação na intensidade dos comportamentos agonísticos longo do estudo.

Para avaliar se houve partilha do alimento e quem atuou como ator e receptor do alimento compartilhado (fêmeas ou machos), foram registradas todas as ocorrências de transferência de alimento e utilizado o teste binomial, bilateral.

O teste qui-quadrado também foi utilizado para avaliar se a frequência na qual cada caixa foi a primeira escolha de um indivíduo desviou significativamente do esperado, visando verificar se os macacos-da-noite apresentavam alguma preferência por uma ou um conjunto de caixas. Todos os testes consideraram um nível de significância de 5% e foram realizados no software BioEstat 5.0 (Ayres *et al.*, 2007).

Tabela 2: Descrição das condições experimentais, período de realização de cada experimento e fases da lua.

EXPERIMENTO	INFORMAÇÕES	CONDIÇÕES
Controle (1/4/2012 - 15/4/2012)	Visuais ausentes	CR com uma rodela de banana escondida dentro do tubo-comida
1-5/4 lua crescente	Olfativas minimizadas	CSRs com banana inacessível dentro do tubo-cheiro
6-12/4 lua cheia		
13-15/4 lua minguante	Espaciais ausentes	A posição da CR mudou aleatoriamente em cada sessão
Informação olfativa (28/4/2012 - 12/5/2012)	Visuais ausentes	CR com banana escondida dentro do tubo-comida
28/4 lua nova	Olfativas disponíveis	CSRs com tubo-comida e tubo-cheiro vazios
29/4-5/5 lua crescente		
6-11/5 lua cheia	Espaciais ausentes	A posição da CR mudou aleatoriamente em cada sessão
12/5 lua minguante		
Informação visual (26/5/2012 - 9/6/2012)	Visuais disponíveis	CR com 7 cm de banana disponível fora do tubo-comida CSRs com 7 cm de banana falsa para fora do tubo-comida
26-27/5 lua nova		
28/5-3/6 lua crescente	Olfativas minimizadas	CR com tubo-cheiro vazio CSRs com 7 cm de banana dentro do tubo-cheiro
4-9/6 lua cheia	Espaciais ausentes	A posição da CR mudou aleatoriamente em cada sessão
Informação sonora (23/6/2012 - 7/7/2012)	Visuais ausentes	CR com uma rodela de banana escondida dentro do tubo-comida
23-26/6 lua nova	Olfativas minimizadas	CSRs com banana inacessível dentro do tubo-cheiro
27/6-2/7 lua crescente		
3/7-7/6 lua cheia	Espaciais ausentes	A posição da CR mudou aleatoriamente em cada sessão
	Som disponível	CR com som emitido por relógio (25 dB)
Informação espacial e quantitativa (21/7/2012 - 4/8/2012)	Visuais ausentes	CRs com pedaços de banana escondidos dentro dos tubos-comida
21-25/7 lua nova	Quantitativa disponível	CR3 com três metades de banana dentro do tubo-comida CR5 com uma metade de banana dentro do tubo-comida
26/7-1/8 lua crescente		
2-4/8 lua cheia	Olfativas minimizadas	CR3 com tubo-cheiro vazio CR5 com duas metades de banana dentro do tubo-cheiro CSRs com uma banana dentro do tubo-cheiro
	Espaciais disponíveis	A posição das duas CRs permaneceu constante ao longo de todo o experimento

Tabela 3: Frequência (n) e respectiva porcentagem (%) na qual cada caixa foi uma caixa com recompensa em cada experimento. O resultado do teste qui-quadrado (χ^2) para avaliar se a distribuição das caixas com recompensa durante os experimentos foi aleatória e o seu respectivo nível de significância (P) também são mostrados.

Caixa	Controle	Olfato	Sonoro	Visão	Espaço e quantidade
Nº	n (%)	n (%)	n (%)	n (%)	n (%)
1	8 (18)	7 (16)	12 (27)	7 (16)	0
2	9 (20)	10 (22)	8 (18)	8 (18)	0
3	17 (38)	9 (20)	8 (18)	15 (33)	45 (100%)
4	5 (11)	6 (13)	7 (16)	4 (9)	0
5	6 (13)	13 (29)	10 (22)	11 (24)	45 (100%)
χ^2	10	3,333	1,778	7,778	135
P	0,0400	0,5037	0,7765	0,1001	< 0,0001

Tabela 4: Resultado do teste Kruskal-Wallis (H e P; g.l. = 2 para controle, visão, sonoro e espaço/quantidade; g.l. = 3 para olfato) relacionando as latências de cada indivíduo para a primeira escolha (de uma caixa de alimentação) com as fases da lua que ocorreram em cada experimento. Os valores significativos estão destacados em negrito.

	F1	M1	F2	M2	M3	F4	M4	F51	F52	M5
Controle										
H	6,3588	2,0445	4,8246	1,3158	7,8055	0,832	1,6432	3,8209	4,0524	4,8899
P	0,0416	0,3598	0,0896	0,5179	0,0202	0,6597	0,4397	0,148	0,1318	0,0867
Olfato										
H	4,4987	3,9263	10,1451	4,6806	8,4952	10,1269	5,8838	5,4487	6,9996	9,7744
P	0,2124	0,2695	0,0174	0,1967	0,0368	0,0175	0,1174	0,1417	0,0719	0,0206
Visão										
H	0,1233	2,5471	2,5099	1,4999	2,3265	5,5483	3,3431	4,6104	0,6963	0,0132
P	0,9402	0,2798	0,2851	0,4724	0,3125	0,0624	0,188	0,0997	0,706	0,9934
Sonoro										
H	1,3653	0,6929	10,9705	0,4702	6,9711	10,5313	4,4325	13,3534	4,8151	3,7118
P	0,5053	0,7072	0,0041	0,7905	0,0306	0,0052	0,109	0,0013	0,09	0,1563
Espaço/quantidade										
H	19,0382	0,6874	7,8779	4,9769	0,8498	11,1633	3,9775	3,8665	2,2443	7,7872
P	<0,0001	0,7091	0,0195	0,083	0,6538	0,0038	0,1369	0,1447	0,3256	0,0204

3 RESULTADOS

3.1 Descrição do padrão geral de forrageio dos macacos-da-noite

Os macacos-da-noite realizaram 5397 inspeções e 16965 visitas (22362 inspeções + visitas) ao longo de todo o estudo ou uma média de 4,8 inspeções e 15,1 visitas por sessão. Assim que o acesso às caixas era liberado, todos os indivíduos iniciavam a busca pelo alimento. Um total de 1565 eventos de alimentação (média \pm d.p. = 157 ± 76 por indivíduo) foi registrado. Os animais procuraram (inspeções + visitas) menos pelo alimento durante o experimento visual ($H = 11,6529$, $P = 0,0201$, g.l. = 4) (Figura 4). Segundo o teste de Dunn, a diferença foi entre os experimentos controle e visual.

Os indivíduos dos grupos 1, 2 e 4 foram observados frequentemente marcando o interior das caixas de alimentação e os tubos-comida e cheiro com a glândula subcaudal. Nenhum evento de marcação das caixas pelo macho solitário e pelos componentes do grupo 5 foi observado. Todos os animais vocalizaram durante as inspeções e visitas às caixas. Porém, estes dados não foram avaliados neste trabalho.

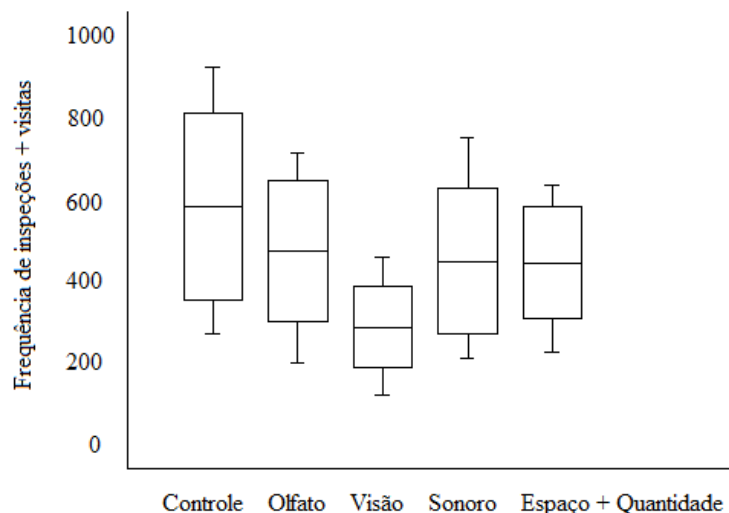


Figura 4: Frequência de inspeções + visitas (média \pm desvio padrão, mínimo e máximo) realizadas durante cada experimento por todos os indivíduos (incluindo o macho solitário).

3.2 Habilidades cognitivas

Experimento controle: a frequência com a qual cada indivíduo selecionou a CR para a sua primeira inspeção durante cada sessão (*i.e.*, foi diretamente para a CR), variou de 4 a 12. Nenhum indivíduo apresentou desempenho acima do esperado, indicando que não estavam utilizando informações não controladas pelo protocolo experimental para encontrar a recompensa. Enquanto M4 procurou pela recompensa de forma aleatória, distribuindo sua busca de forma mais equitativa entre as caixas, os outros indivíduos concentraram suas primeiras escolhas em uma ou duas caixas apenas (Tabela 5).

Experimento olfativo: o macho solitário M3 foi o único indivíduo a apresentar um número de acertos significativamente acima do acaso (14 acertos = 31%) (Tabela 6). O desempenho significativo de M3, no entanto, parece ter resultado de sua preferência pelas caixas 1 e 2 (79% das suas escolhas), as quais foram CRs em 38% das sessões (Tabela 3). Esta preferência também foi observada no experimento controle. Esta hipótese recebe suporte da análise da distribuição das primeiras inspeções corretas de M3 durante o experimento. Se M3 estivesse aprendendo (ou tivesse aprendido) a utilizar a informação olfativa, esperar-se-ia que seu desempenho melhorasse ao longo do experimento, padrão que não foi observado (Figura 5). Novamente, apenas M4 distribuiu suas primeiras escolhas de forma mais homogênea entre as caixas (Tabela 6).

Experimento visual: somente F1 apresentou um número de acertos significativamente acima do acaso (16 acertos = 35%, Tabela 7). Como 87% dos acertos da primeira escolha de F1 se concentraram nas caixas 2 e 3, as quais foram CR em 51% das sessões ao longo do experimento (Tabela 2), não é possível descartar a hipótese de que o seu desempenho esteja relacionado à sua preferência por estas caixas, em especial a caixa 2. Contudo, analisando as

primeiras escolhas de F1 ao longo do experimento é possível verificar um aumento na concentração de acertos no último terço das sessões (Figura 6), sugerindo um aprendizado. Neste experimento, F4 e M4 apresentaram uma distribuição mais homogênea da primeira escolha entre as caixas, enquanto os demais indivíduos continuaram apresentando uma preferência por determinada(s) caixa(s).

Experimento sonoro: nenhum indivíduo apresentou desempenho significativo no uso da informação sonora e todos apresentaram uma escolha desigual das caixas para a primeira inspeção (Tabela 8). O macho solitário obteve 13 acertos, aproximando-se de um desempenho significativo. Porém, a distribuição de seus acertos ao longo do experimento foi aleatória (Figura 7).

Experimento espacial e quantitativo: somente M2 apresentou um desempenho significativamente acima de 40% com 36 acertos (80%, Tabela 9). Porém, M2 já apresentava preferência pela caixa 5 (CR) nos três experimentos anteriores (olfativo, 49%; visual, 76%; sonoro, 69%), o que põe em dúvida o seu aprendizado (Figura 8). Portanto, nenhum indivíduo apresentou evidências de ter usado a informação espacial acima do acaso. Consequentemente, a diferença na quantidade de recompensa entre as duas CRs também não foi uma informação relevante na tomada de decisões de forrageio pelos macacos-da-noite. À semelhança dos experimentos anteriores, a maioria dos indivíduos apresentou um viés na escolha da primeira caixa a visitar. Apenas F4 apresentou uma escolha equitativa das caixas para sua primeira inspeção ao longo das sessões (Tabela 9).

Tabela 5: Desempenho dos indivíduos na primeira escolha em cada sessão durante o experimento controle, mostrando a quantidade de acertos (e sua respectiva %) e o resultado do teste binomial (Z e P) para os valores >9 . A frequência de escolha de cada caixa para a primeira inspeção de cada sessão (n e sua respectiva %) e o resultado do teste qui-quadrado para avaliar a preferência por determinadas caixas (χ^2 e P; g.l. = 4 para todos) também são mostrados. Os resultados significativos estão destacados em negrito.

	F1	M1	F2	M2	M3	F4	M4	F51	F52	M5
Acertos	12 (27%)	7	8	7	9	5	4	6	11 (26%)	5
Z	1,1180	1,003	.
P	0,1319	0,1581	.
Caixa	n (%)	n (%)	n (%)	n (%)	n (%)	n (%)	n (%)	n (%)	n (%)	n (%)
1	3 (7)	38 (86)	.	6 (14)	27 (60)	.	6 (14)	29 (66)	17 (41)	2 (4)
2	31 (69)	6 (14)	2 (4)	3 (7)	16 (36)	2 (4)	12 (29)	2 (5)	3 (7)	3 (7)
3	7 (16)	.	13 (29)	1 (2)	1 (2)	7 (16)	4 (9)	.	11 (26)	9 (20)
4	4 (9)	.	15 (34)	30 (68)	1 (2)	28 (62)	9 (21)	1 (2)	7 (17)	23 (51)
5	.	.	14 (32)	4 (9)	.	8 (18)	11 (26)	12 (27)	4 (10)	8 (18)
χ^2	70	124,182	23,50	65,318	64,667	55,111	4,889	68,500	13,111	15,619
P	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	0,2989	< 0,0001	0,0107	0,0036

Tabela 6: Desempenho dos indivíduos na primeira escolha em cada sessão durante o experimento olfativo, mostrando a quantidade de acertos (e sua respectiva %) e o resultado do teste binomial (Z e P) para os valores >9 . A frequência de escolha de cada caixa para a primeira inspeção de cada sessão (n e sua respectiva %) e o resultado do teste qui-quadrado para avaliar a preferência por determinadas caixas (χ^2 e P; g.l. = 4 para todos) também são mostrados. Os resultados significativos estão destacados em negrito.

	F1	M1	F2	M2	M3	F4	M4	F51	F52	M5
Acertos	10 (22%)	6	6	12 (27%)	14 (31%)	10 (22%)	5	6	5	10 (23%)
Z	0,3727	.	.	1,1180	1,8634	0,3727	.	.	.	0,4523
P	0,3550	.	.	0,1319	0,0312	0,3550	.	.	.	0,3258
Caixa	n (%)	n (%)	n (%)	n (%)	n (%)	n (%)	n (%)	n (%)	n (%)	n (%)
1	.	43 (96)	.	.	14 (31)	3 (7)	6 (14)	27 (61)	5 (12)	3 (7)
2	39 (87)	1 (2)	2 (4)	.	24 (53)	14 (31)	12 (27)	9 (21)	19 (45)	3 (7)
3	6 (13)	.	25 (57)	3 (7)	5 (11)	11 (24)	8 (18)	4 (9)	15 (36)	13 (29)
4	.	1 (2)	15 (34)	20 (44)	2 (4)	14 (31)	13 (30)	2 (5)	1 (2)	18 (41)
5	.	.	2 (4)	22 (49)	.	3 (7)	5 (11)	2 (5)	2 (5)	7 (16)
χ^2	128,00	160,667	53,500	54,222	44,000	14,000	5,773	50,773	31,333	19,636
P	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	0,0073	0,2168	< 0,0001	< 0,0001	0,0006

Regressão logística: Z = 0,3220, P = 0,7474

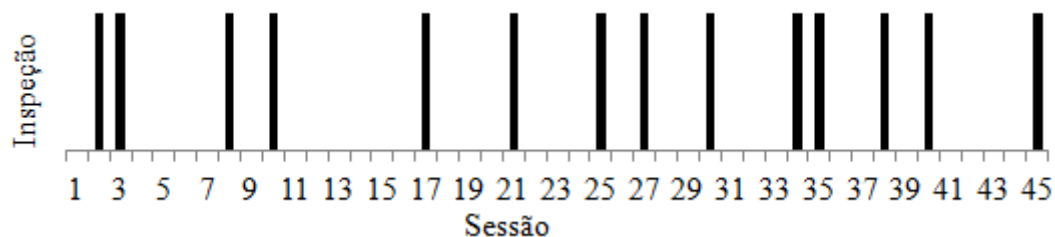


Figura 5: Desempenho de M3 no decorrer do experimento olfativo. As barras indicam as sessões nas quais o indivíduo foi diretamente para uma caixa com recompensa.

Tabela 7: Desempenho dos indivíduos na primeira escolha em cada sessão durante o experimento visual, mostrando a quantidade de acertos (e sua respectiva %) e o resultado do teste binomial (Z e P) para os valores >9 . A frequência de escolha de cada caixa para a primeira inspeção de cada sessão (n e sua respectiva %) e o resultado do teste qui-quadrado para avaliar a preferência por determinadas caixas (χ^2 e P; g.l. = 4 para todos) também são mostrados. Os resultados significativos estão destacados em negrito.

	F1	M1	F2	M2	M3	F4	M4	F51	F52	M5
Acertos	16 (35%)	7	6	10 (22%)	11 (24%)	9	8	12 (27%)	4	10 (24%)
Z	2,6087	.	.	0,3727	0,7454	.	.	1,2060	.	0,6172
P	0,045	.	.	0,3550	0,2282	.	.	0,1140	.	0,2688
Caixa	n (%)	n (%)	n (%)	n (%)	n (%)	n (%)	n (%)	n (%)	n (%)	n (%)
1	1 (2)	45 (100)	.	2 (4)	22 (49)	7 (16)	11 (24)	23 (52)	6 (15)	1 (2)
2	18 (40)	.	.	.	16 (36)	10 (22)	15 (33)	9 (20)	20 (51)	2 (5)
3	23 (51)	.	13 (30)	.	4 (9)	11 (24)	7 (16)	6 (14)	11 (28)	14 (33)
4	2 (4)	.	31 (70)	9 (20)	3 (7)	14 (31)	9 (20)	3 (7)	1 (3)	19 (45)
5	1 (2)	.	.	34 (76)	.	3 (7)	3 (7)	3 (7)	1 (3)	6 (14)
χ^2	50,444	180,000	84,409	92,889	40,000	7,778	8,889	31,455	32,667	29,190
P	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	0,1001	0,0639	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001

Regressão logística: Z = 1,7528, P = 0,0796

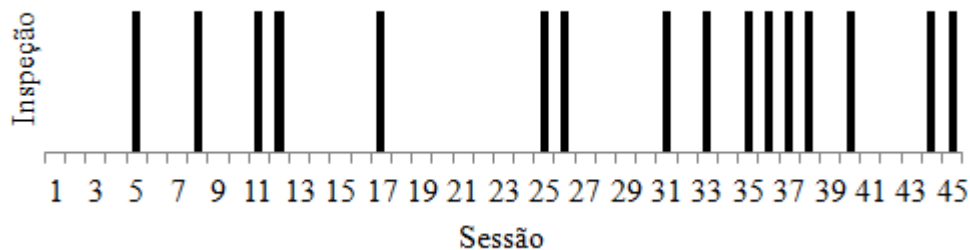


Figura 6: Desempenho de F1 durante o experimento visual. As barras indicam em quais sessões F1 foi diretamente para uma caixa com recompensa.

Tabela 8: Desempenho dos indivíduos na primeira escolha em cada sessão durante o experimento sonoro, mostrando a quantidade de acertos (e sua respectiva %) e o resultado do teste binomial (Z e P) para os valores >9 . A frequência de escolha de cada caixa para a primeira inspeção de cada sessão (n e sua respectiva %) e o resultado do teste qui-quadrado para avaliar a preferência por determinadas caixas (χ^2 e P; g.l. = 4 para todos) também são mostrados. Os resultados significativos estão destacados em negrito.

	F1	M1	F2	M2	M3	F4	M4	F51	F52	M5
Acertos	8	11	9	11 (24%)	13 (29%)	8	8	12 (27%)	6	8
Z	.	.	.	0,7454	1,5215	.	.	1,1180	.	.
P	.	.	.	0,2282	0,0641	.	.	0,1319	.	.
Caixa	n (%)	n (%)	n (%)	n (%)	n (%)	n (%)	n (%)	n (%)	n (%)	n (%)
1	.	44 (100)	3 (7)	3 (7)	33 (73)	.	10 (22)	37 (82)	4 (10)	1 (2)
2	43 (96)	.	.	.	8 (18)	4 (9)	18 (40)	6 (13)	21 (52)	5 (12)
3	2 (4)	.	15 (33)	.	2 (4)	13 (29)	4 (9)	1 (2)	11 (30)	20 (46)
4	.	.	27 (60)	11 (24)	2 (4)	13 (29)	12 (27)	.	3 (7)	17 (39)
5	.	.	.	31 (69)	.	15 (33)	1 (2)	1 (2)	.	.
χ^2	160,889	176,000	62,000	76,222	84,000	19,333	20,000	111,333	36,256	40,140
P	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	0,0007	0,0005	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001

Regressão logística: Z = -0,7310; P = 0,4648

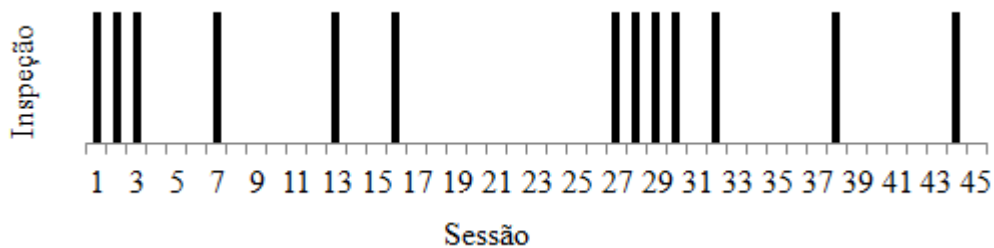


Figura 7: Desempenho de M3 durante o experimento sonoro. As barras indicam as sessões em que M3 foi diretamente para uma caixa com recompensa.

Tabela 9: Desempenho dos indivíduos na primeira escolha em cada sessão durante o experimento espacial + quantitativo, mostrando a quantidade de acertos (e sua respectiva %) e o resultado do teste binomial (Z e P) para os valores >18 em relação ao desempenho espacial e >22 em relação ao desempenho quantitativo. A frequência de escolha de cada caixa para a primeira inspeção de cada sessão (n e sua respectiva %) e o resultado do teste qui-quadrado para avaliar a preferência por determinadas caixas (χ^2 e P; g.l. = 4 para todos) também são mostrados. Os resultados significativos estão destacados em negrito.

Espaço	F1	M1	F2	M2	M3	F4	M4	F51	F52	M5
Acertos	18	0	11	36 (80%)	1	22 (50%)	9	3	9	21 (49%)
Z	.	.	.	5,4772	.	1,2172	.	.	.	1,1829
P	.	.	.	< 0,0001	.	0,1119	.	.	.	0,1185
Quantidade										
Acertos	18	0	10	1	1	14	4	1	9	19 (44%)
Caixa	n (%)	n (%)	n (%)	n (%)	n (%)	n (%)	n (%)	n (%)	n (%)	n (%)
1	.	45 (100)	.	1 (2)	29 (64)	3 (7)	3 (7)	33 (73)	12 (36)	3 (7)
2	27 (60)	.	.	.	14 (31)	9 (20)	12 (27)	6 (13)	10 (30)	2 (5)
3	18 (40)	.	10 (22)	1 (2)	1 (2)	11 (24)	4 (9)	1 (2)	9 (27)	19 (44)
4	.	.	34 (76)	8 (18)	1 (2)	11 (24)	20 (45)	3 (7)	2 (6)	17 (39)
5	.	.	1 (2)	35 (78)	.	11 (24)	5 (11)	2 (4)	.	2 (5)
χ^2	72,000	180,000	94,667	98,444	70,444	5,333	23,500	81,556	16,848	34,558
P	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	0,2548	0,0001	< 0,0001	0,0021	< 0,0001

Regressão logística: Z = 1,1023, P = 0,2703

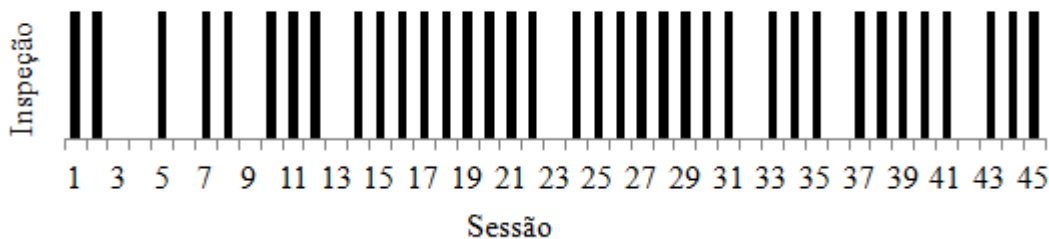


Figura 8: Desempenho de M2 ao longo do experimento espacial. As barras indicam as sessões em que M2 foi diretamente para uma caixa com recompensa.

3.3 Forrageio social

As fêmeas apresentaram menores latências para a primeira escolha do que os machos (Mann-Whitney, $Z = 4,3173$, $P < 0,0001$; Tabela 10) e, conseqüentemente, inspecionaram mais caixas de alimentação (69% *vs.* 31%; $Z = 17,8261$, $P < 0,0001$; Figura 9) e investiram mais frequentemente na estratégia de produtor do que eles. A fêmea F52, no entanto, agiu principalmente como usurpadora, monitorando o comportamento dos pais. As fêmeas também apresentaram um esforço geral de forrageio (inspeções + visitas) maior (61% *vs.* 39%, $Z = 16,7498$, $P < 0,0001$; Tabela 11) (veja os resultados das análises em nível de grupo durante todo o estudo e por experimento e de fêmeas *vs.* machos por experimento nos Apêndices 2 a 4). Estas diferenças comportamentais resultaram em um maior consumo de recompensas alimentares pelas fêmeas. Enquanto elas consumiram 62% das recompensas, os machos consumiram apenas 38% ($Z = 5,1536$, $P < 0,0001$) (Tabela 12). Este padrão foi observado em todos os recintos (Tabela 13).

Nenhum evento de partilha de alimento foi observado entre os membros dos casais. O único evento de partilha registrado durante as 94 h de registro comportamental ocorreu no experimento visual no grupo com três indivíduos. O macho M5 permitiu que sua filha F52 se alimentasse da banana (7 cm) que segurava e consumia.

Comportamentos agonísticos foram observados em todos os grupos ($G_1 = 47$ eventos, $G_2 = 178$, $G_4 = 376$, $G_5 = 124$). Excluindo-se os comportamentos agonísticos mútuos da análise pois ambos os indivíduos envolvidos são atores e receptores da interação, os machos foram os atores da maior parte das interações agonísticas nos grupos 1 (97%) e 2 (94%). Por outro lado, o macho foi o principal receptor (70%) das agressões no grupo 4. No grupo 5, a fêmea F52 foi responsável por 44% das agressões, tendo sido observada agredindo a mãe 36 vezes e o pai 10 vezes (Tabela 14). O grupo 1 apresentou diminuição significativa de redução da frequência de comportamentos agonísticos no decorrer do estudo, enquanto o grupo 2

apresentou uma forte tendência de diminuição dos comportamentos agonísticos, já os grupos 4 e 5 não apresentaram essa tendência (Figura 10).

Tabela 10: Latência (em segundos) média, mediana, mínima e máxima de cada indivíduo para realizar a primeira escolha (inspeção) durante todo o estudo.

	F1	M1	F2	M2	M3	F4	M4	F51	F52	M5
Média	1,7	1,7	3,5	12,9	10,4	6,2	9,3	10,4	15,3	10,6
Mediana	1	1	3	2	5	2	4	6	9	5
Mínima	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Máxima	16	24	24	237	253	233	189	97	242	142

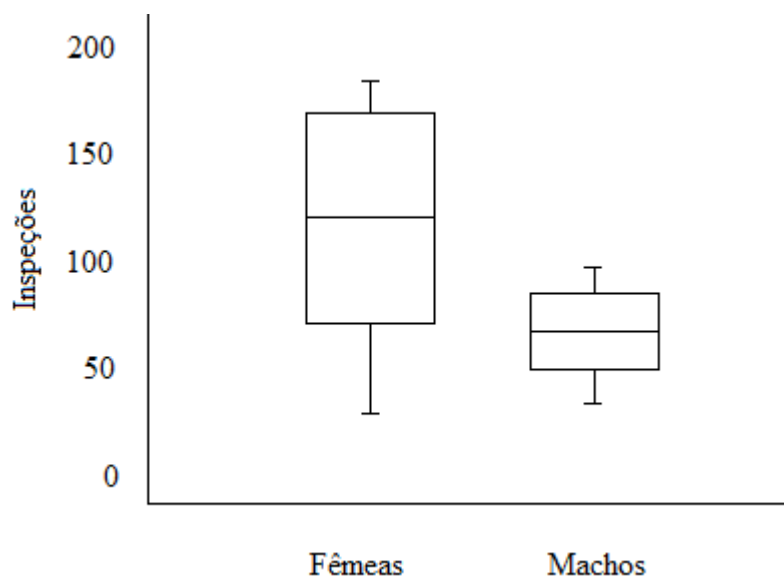


Figura 9: Frequência de inspeções individuais (média \pm desvio padrão, mínimo e máximo) realizadas por fêmeas e machos (excluindo o macho solitário) ao longo do estudo.

Tabela 11: Investimento na procura pelo alimento (frequência de inspeções + visitas, n) de cada indivíduo em cada experimento e sua respectiva % do esforço do grupo.

Experimento	F1 n (%)	M1 n (%)	F2 n (%)	M2 n (%)	F4 n (%)	M4 n (%)	F51 n (%)	F52 n (%)	M5 n (%)
Controle	679 (51)	654 (49)	817 (69)	369 (31)	932 (77)	283 (23)	652 (41)	291 (18)	652 (41)
Olfativo	544 (55)	453 (45)	696 (58)	514 (43)	725 (74)	250 (26)	504 (43)	211 (18)	455 (39)
Visual	297 (46)	355 (54)	467 (62)	291 (38)	390 (63)	231 (37)	229 (35)	132 (20)	286 (44)
Sonoro	519 (61)	333 (39)	696 (61)	449 (39)	761 (72)	304 (29)	480 (45)	222 (21)	369 (35)
Espacial + Quantitativo	573 (62)	357 (38)	398 (47)	453 (53)	630 (64)	362 (37)	433 (33)	237 (18)	646 (49)

Tabela 12: Quantidade geral de recompensas (meia rodela de banana) consumidas pelos indivíduos dos grupos durante o estudo (n) e a respectiva porcentagem de seu consumo em relação ao total consumido pelo grupo (%).

	F1 n (%)	M1 n (%)	F2 n (%)	M2 n (%)	F4 n (%)	M4 n (%)	F51 n (%)	F52 n (%)	M5 n (%)
Controle	32 (44)	40 (56)	38 (81)	9 (19)	46 (87)	7 (13)	36 (63)	·	21 (37)
Olfativo	37 (51)	36 (49)	36 (63)	21 (37)	38 (76)	12 (24)	33 (54)	2 (3)	26 (43)
Visual	35 (69)	16 (31)	32 (62)	20 (39)	38 (75)	13 (26)	29 (59)	4 (8)	16 (33)
Sonoro	34 (63)	20 (37)	31 (67)	15 (33)	33 (70)	14 (30)	36 (66)	1 (2)	18 (33)
Espacial + Quantitativo	87 (65)	46 (35)	46 (51)	45 (50)	49 (53)	43 (47)	47 (48)	1 (2)	50 (51)
Geral	225 (59)	158 (41)	183 (63)	110 (38)	204 (70)	89 (30)	181 (57)	8 (3)	131 (41)

Tabela 13: Quantidade de recompensas (meia rodela de banana) consumidas pelos indivíduos dos grupos durante o estudo e os valores do teste binomial, bilateral para verificar se algum indivíduo ingeriu uma quantidade de recompensas maior do que o esperado ao acaso. Resultados significativos em negrito.

Fêmea vs. Macho
F1 (225 = 59%, Z = 3,4235, P = 0,0006), M1(158 = 41%)
F2 (183 = 62%, Z = 4,2647, P < 0,0001), M2 (110 = 38%)
F4 (204 = 70%, Z = 6,7184, P < 0,0001), M4 (89 = 30%)
F51 (181 = 56%, Z = 8,9640, P < 0,0001), F52 (8 = 3%), M5 (131 = 41%)

Tabela 14: Frequência de interações agonísticas em cada grupo social (n). A seta parte do ator para o receptor. As interações agonísticas bidirecionais (mútuas) não foram incluídas nas análises estatísticas. Os resultados significativos estão destacados em negrito.

Interações agonísticas (n)	Interações agonísticas mútuas (n)
F1 → M1 (1 = 3%) M1 → F1 (37 = 97%; Z = 5,8400, P < 0,0001)	F1xM1 (9)
F2 → M2 (8 = 6%) M2 → F2 (126 = 94%; Z= 10,1936, P < 0,0001)	F2 X M2 (34)
F4 → M4 (166 = 70%; Z= 6,2237, P < 0,0001) M4 → F4 (69 = 30%)	F4 X M4 (118)
F51 →F52 (21 = 26%) F51 →M5 (2 = 2%) F52 →F51 (36 = 44%; Z = 2,0996, P = 0,0358) F52 →M5 (10 = 12%) M5 →F51 (5 = 6%) M5 →F52 (8 = 10%)	F51 X F52 (17) F51XM5 (9) F52XM5 (9) F51XF52XM5 (7)

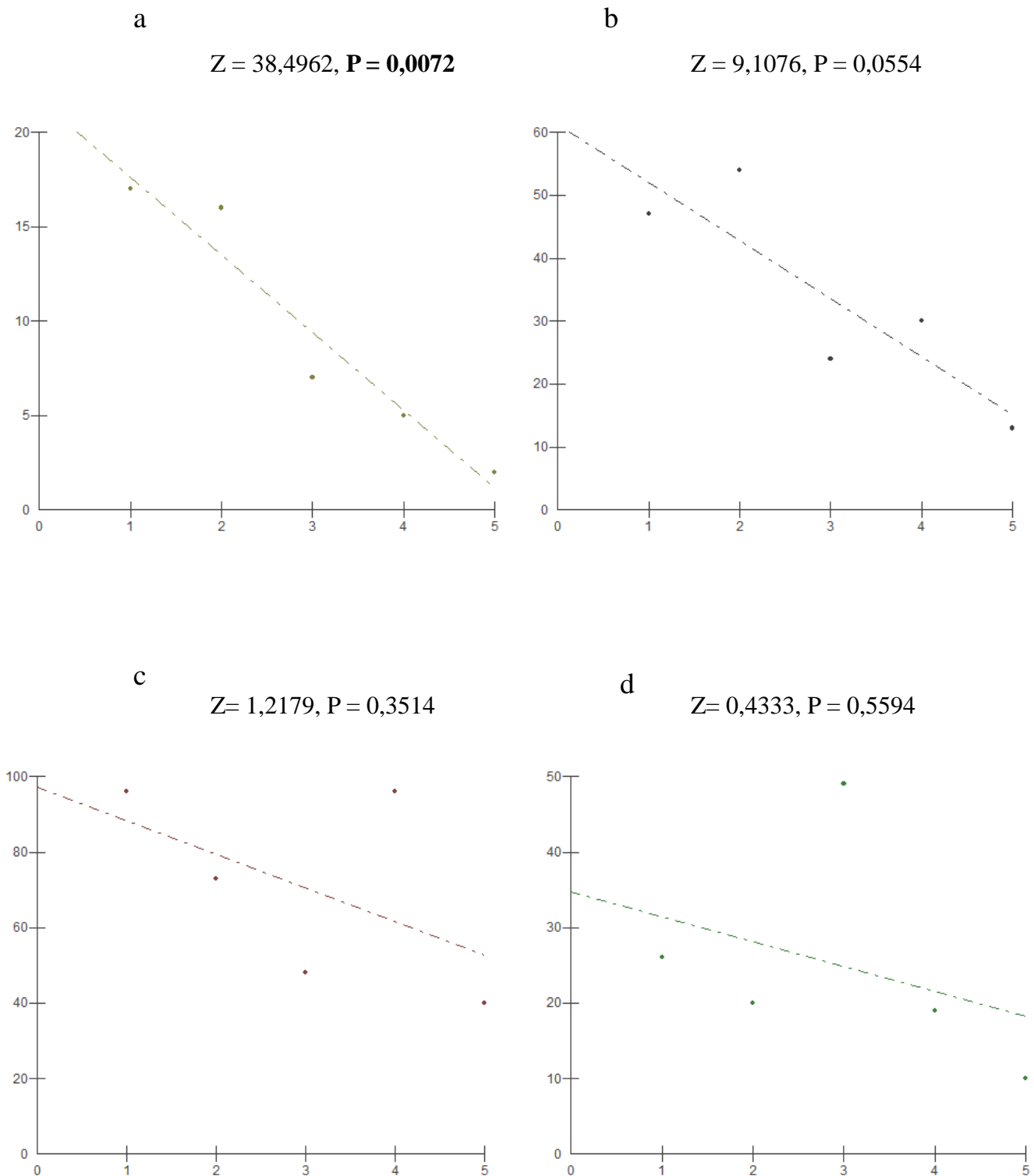


Figura 10: Regressão linear da frequência de comportamentos agonísticos ao longo do estudo nos grupos (a) 1, (b) 2, (c) 4 e (d) 5. Os resultados significativos estão destacados em negrito. Observe que os gráficos possuem diferentes escalas no eixo Y.

4. DISCUSSÃO

Os macacos-da-noite apresentaram um desempenho ao acaso na utilização das informações ecológicas (olfativa, visual, sonora, espacial + quantitativa) disponibilizadas em cada experimento para localizar as recompensas alimentares. Apenas o desempenho da fêmea F1 no último terço do experimento visual sugere que ela estivesse aprendendo a usar esta informação para localizar a banana na caixa com recompensa. Portanto, não foi possível confirmar as habilidades descritas por Bicca-Marques & Garber (2004) para *Aotus nigriceps* (informação espacial, visual e olfativa) e por Bolen & Green (1997) para *Aotus nancymae* (informação olfativa). No experimento controle nenhum indivíduo apresentou um desempenho acima do acaso, confirmando que eles não estavam usando uma informação não controlada pelo protocolo experimental.

Kamil (1994) alerta que resultados negativos em experimentos cognitivos devem ser interpretados com cautela, pois eles podem não representar as habilidades utilizadas pelos animais sob condições normais de forrageio, sendo isto particularmente relevante em estudos com animais em cativeiro. Segundo Carlstead (1996), é possível que o desempenho de animais criados em cativeiro, sujeitos a rotinas permanentes de disponibilidade de alimento e horários de alimentação, pode estar relacionado à ausência de oportunidades para aprender que o seu comportamento pode modificar o ambiente e o resultado do forrageio. Além disso, o desenho experimental pode não refletir adequadamente as características comportamentais e os processos de aprendizagem selecionados na natureza (King & Fobes, 1982; veja, também, McGuigan, 1994).

Segundo Garber & Dolins (1996), Garber & Paciulli (1997), Bicca-Marques & Garber (2004) e Gomes & Bicca-Marques (2012), o forrageio pode ocorrer em larga escala (busca pelo alimento entre parcelas alimentares), pequena escala (busca do alimento no interior de uma parcela alimentar) e microescala (seleção do alimento que está ao alcance do

forrageador). A confiabilidade das informações ecológicas, portanto, depende da escala do forrageio. Por exemplo, a informação espacial pode ser mais confiável que as dicas sensoriais (olfativa, visual e/ou sonora) durante o forrageio em larga escala. O aparato experimental utilizado neste estudo procurou simular uma situação de forrageio em pequena escala, na qual as informações olfativa, sonora, visual e espacial + quantitativa seriam úteis. Contudo, a grande proximidade entre as caixas de alimentação pode ter dificultado a sua codificação como entidades independentes pelos animais, habilidade necessária, principalmente, para um desempenho acima do acaso no experimento espacial.

A proximidade entre as caixas também deve ter resultado em um baixo ou insignificante custo energético de uma rápida exploração de todas elas em sequência. Os macacos adotaram uma estratégia baseada na escolha rápida da primeira caixa a inspecionar nas sessões experimentais, a qual foi consistente ao longo do estudo para alguns indivíduos. Eles rapidamente inspecionavam uma caixa à procura da recompensa, possivelmente na tentativa de evitar que outro integrante do grupo encontrasse e consumisse a pequena quantidade de banana disponível em cada sessão. Este “efeito caixa”, preferência demonstrada pelos indivíduos na maioria dos experimentos por uma ou um subconjunto de caixas, teve um papel central no desempenho dos animais. Apenas M2 foi beneficiado pelo “efeito caixa” no experimento espacial, no qual apresentou um desempenho acima do acaso devido à sua preferência por uma caixa com recompensa. Bolen & Green (1997) observaram preferência semelhante em *A. nancymae* em semicativeiro.

A pequena quantidade de banana fornecida como recompensa em cada sessão, a qual visou reduzir a influência do protocolo experimental no balanço da dieta dos animais e, ao mesmo tempo, manter o seu interesse em inspecionar as caixas nas três sessões diárias (lembre que eles eram expostos aos experimentos em jejum logo após despertarem das caixas-ninho e só recebiam a refeição do Criadouro após as três sessões), pode não ter representado

um estímulo suficiente para elicitare o aprendizado dos animais. Ela também pode não ter liberado a intensidade de odor necessária para a sua percepção e/ou uso na tomada de decisões de forrageio por *Aotus* spp.. Porém, a baixa latência (poucos segundos) entre o início de cada sessão e a inspeção da primeira caixa pela maioria dos indivíduos e o número de inspeções e visitas realizadas ao longo do estudo (N = 22362) indicam que os macacos-da-noite mantiveram o interesse em procurar as recompensas alimentares.

Já no experimento visual, o tamanho da recompensa (banana com 7 cm) exigiu um investimento maior de tempo para consumi-la e, com isso, os animais acabaram procurando (inspeções + visitas) menos nas caixas de alimentação. O único caso de partilha de alimento ao longo do estudo ocorreu neste experimento, talvez porque o tamanho da recompensa permitiu o seu compartilhamento. Este resultado está de acordo com o relatado por Wolovich *et al.* (2007) de que itens alimentares pequenos são consumidos em poucos segundos, o que diminui a possibilidade de partilha. Porém, o fato de ter ocorrido um único evento de partilha durante o experimento visual contrasta com o observado por Wolovich *et al.* (2006, 2008). Vale ressaltar que no experimento visual algumas recompensas não eram ingeridas totalmente pelo possuidor, ocorreram casos em que o indivíduo retirava a casca da banana e jogava no chão ou não terminava de comê-la, sendo assim, estes pedaços ficavam disponíveis para outro indivíduo consumir. Porém estes casos de alimentação não foram adicionados para realizar os testes.

A “ausência” de partilha e a ocorrência de comportamentos agonísticos entre machos e fêmeas em todos os grupos sugerem que os macacos-da-noite estavam disputando a pequena quantidade de recompensa disponível em cada sessão e que os machos não deram prioridade de acesso ao alimento para as fêmeas. Conseqüentemente, as fêmeas apresentaram uma menor latência para a primeira inspeção, investindo proporcionalmente mais do que os machos na estratégia de produtor e usufruindo da “vantagem do descobridor” para ter um maior acesso às

recompensas alimentares. Esta competição por recursos escassos após várias horas de jejum parece ter desempenhado um papel crítico na tomada de decisões de forrageio e no baixo desempenho dos macacos-da-noite no uso das dicas fornecidas. Contudo, como o desempenho do macho solitário (M3) não foi melhor do que o dos demais indivíduos, a simples presença de potenciais competidores no recinto talvez não explique, pelo menos isoladamente, a não utilização das informações ecológicas nas tomadas de decisão de forrageio. Porém, a existência de um único indivíduo solitário no estudo compromete a avaliação da influência do ambiente social, pois não é possível descartar a hipótese de que outros fatores (tais como, ausência de estímulo ou de oportunidades de aprendizado, conforme mencionado anteriormente) expliquem o desempenho ao acaso de M3. Vale ressaltar que nenhum aspecto do desempenho e padrão de forrageio social observado no grupo 2, composto por um macho *A. infulatus* e uma fêmea *A. nigriceps*, diferiu do observado nos três grupos monoespecíficos.

Segundo Koenig (2002) a diferença entre machos e fêmeas adultos no investimento em forrageio é compatível com a maior demanda energética e nutricional da reprodução para as fêmeas. Porém, um estudo realizado por Kappeler (1996) determinou que quando em cativeiro, a dominância dos recursos pela fêmea não depende diretamente do período reprodutivo, mas também da disponibilidade de alimento que pode ser limitada. Situação semelhante à deste estudo, onde uma pequena recompensa era fornecida (exceto no experimento visual) o que contribuiu para o investimento das fêmeas na estratégia de produtoras. De acordo com Koenig (2002) e Wheeler *et al.* (2013) a distribuição, qualidade e a densidade da oferta de alimento são fatores que influenciam a ocorrência de competição alimentar entre os indivíduos, o que não é esperado quando os recursos são abundantes e não limitam a reprodução. A ocorrência de interações agonísticas também pode estar relacionada à disponibilidade de alimento, pois Pruetz & Isbell (2000) ressaltam que qualquer característica

ecológica que impeça que todos os indivíduos do grupo se alimentem simultaneamente, tal como a escassez de recurso, pode ser um fator determinante para a ocorrência de interações agonísticas.

A frequente marcação das caixas com odor (urina e óleo liberado pela glândula da base da cauda) pelos indivíduos dos grupos 1, 2 e 4 corrobora o hábito de marcação dos locais de alimentação citado por Castaño *et al.* (2010) e Wright (1985). Porém, o grupo 5 não foi avistado marcando com odor o recinto ou as caixas de alimentação, caso similar a um dos grupos de estudo de Chambers *et al.* (2004). É interessante ressaltar que o grupo 5 é o único composto por um casal que já reproduziu no Criadouro (F52 e F2 são filhas deste casal) o que pode estar relacionado com uma maior integração destes indivíduos.

Em suma, esta pesquisa confirmou o maior investimento das fêmeas em forrageio, o qual resultou em um maior consumo de recompensas alimentares. Não ocorreu prioridade de acesso ao alimento por parte das fêmeas e os animais não partilharam o alimento encontrado. Somente uma fêmea apresentou um desempenho acima do acaso no uso da informação visual. Estudos futuros deverão manipular o grau de dificuldade de acesso à recompensa alimentar, os tipos de recompensa e a distribuição espacial (dispersão) e produtividade dos locais de alimentação para aumentar o benefício oriundo da utilização das dicas ecológicas na localização das áreas com alimento a fim de avaliar melhor as habilidades cognitivas e estratégias sociais utilizadas por *Aotus* spp. durante o forrageio.

REFERÊNCIAS

- Ayres M, Ayres JM, Ayres DL, Santos AS. 2007. Bioestat 5.0 - aplicações estatísticas nas áreas das ciências biológicas e médicas. Instituto de desenvolvimento sustentável mamirauá, Belém, Pará. 364 p.
- Barnard CJ, Sibly RM. 1981. Producers and scroungers: a general model and its application to captive flocks of house sparrows. *Animal Behavior* 29:543-550.
- Bicca-Marques JC. 2000. Cognitive aspects of within-patch foraging decisions in wild diurnal and nocturnal New World monkeys. Ph.D thesis, University Illinois at Urbana-Champaign, Urbana-Champaign. 387 p.
- Bicca-Marques JC. 2003. Sexual selection and foraging behavior in male and female tamarins and marmosets. In: Jones CB, ed. Sexual selection and reproductive competition in primates: new perspectives and directions. American Society of Primatologists, Norman, p 455-475.
- Bicca-Marques JC. 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 Comparative Psychology* 3:343-351.
- Bicca-Marques JC, Garber PA. 2003. Experimental field study of the relative costs and benefits to wild tamarins (*Saguinus imperator* and *S. fuscicollis*) of exploiting contestable food patches as single- and mixed-species troops. *American Journal of Primatology* 60:139-153.
- Bicca-Marques JC, Garber PA. 2004. Use of spatial, visual, and olfactory information during foraging in wild nocturnal and diurnal anthropoids: a field experiment comparing *Aotus*, *Callicebus*, and *Saguinus*. *American Journal of Primatology* 62:171-187.
- Bicca-Marques JC, Garber PA. 2005. Use of social and ecological information in tamarin foraging decisions. *International Journal of Primatology* 26:1321-1344.

- Bolen RH, Green SM. 1997. Use of olfactory cues in foraging by owl monkey (*Aotus nancymai*) and capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Journal of Comparative Psychology* 111:152-158.
- Cant JGH, Temerlin LA. 1984. A conceptual approach to foraging adaptations in primates. In: Rodman PS, Cant JGH, eds. *Adaptations for foraging in nonhuman primates*. Columbia University Press, New York. p 304-342.
- Carlstead K. 1996. Effects of captivity on the behavior of wild mammals. In: Kleiman DG, Allen ME, Thompson KV, Lumpkin S, Harris H, eds. *Wild mammals in captivity: principles and techniques*. University of Chicago Press, Chicago. p 317-333.
- Castaño JH, Ramírez DC, Botero JE. 2010. Ecología del mono nocturno andino (*Aotus lemutinus*) en fragmentos de bosque subandinos de Colombia. In: Pereira-Bengoa P, Stevenson PR, Bueno ML, Nassar-Montoya F, eds. *Primatología en Colombia: avances al principio del milenio*. 1st ed. Fundación Universitaria San Martín, Bogotá. p 69-90.
- Chambers CM, Gossett JE, Evans S. 2004. Sniffing their way around: observation on captive monkeys. In: Schrier JE, ed. *Laboratory primate newsletter*. Proviñcia, Rhode Island. p 5-7.
- Clutton-Brock TH. 1989. Mammalian mating systems. *Proceedings of Royal Society of London. B. Biological Sciences* 236:339-372.
- Dixson AF. 1998. *Primate sexuality: comparative studies of the prosimians, monkeys, apes and human beings*. Oxford university press, Oxford. 546 p.
- Donati G, Borgognini-Tarli SM. 2006. From darkness to daylight: cathemeral activity in primates. *Journal of Anthropological Sciences* 84:7-32.
- Fernandez-Duque E. 2003. Influences of moonlight, ambient temperature, and food availability on the diurnal and nocturnal activity of owl monkeys (*Aotus azarai*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 54:431-440.
- Fernandez-Duque E. 2007. The Aotinae: social monogamy in the only nocturnal haplorhines.

- In: Campbell CJ, Fuentes A, MacKinnon KC, Panger M, Bearder SK, eds. Primates in perspective. Oxford University Press, Oxford. p 139-154.
- Fernandez-Duque E. 2012. Owl monkeys (*Aotus* spp.) in the wild and in captivity. *International Zoo Yearbook* 46:80-94.
- Fernandez-Duque E, Di-Fiore A, Carrillo-Bilbao G. 2008. Behavior, ecology and demography *Aotus vociferans* in Yasuní National Park, Ecuador. *International Journal of Primatology* 29:421-431.
- Fernandez-Duque E, Erkert HG. 2006. Cathemerality and lunar periodicity of activity rhythms in owl monkeys of the Argentinian Chaco. *Folia Primatologica* 77:123-138.
- Fernandez-Duque E, De La Iglesia H, Erkert HG. 2010. Moonstruck primates: owl monkeys (*Aotus*) need moonlight for nocturnal activity in their natural environment. *Plos One* 5:1-6.
- Fernandez-Duque E, Huck M. 2013. Till death (or an intruder) do us part: intrasexual-competition in a monogamous primate. *PloS one* 8:1-5.
- Fleagle JC. 1999. Primate adaptation and evolution. 2nd ed. Academic Press, San Diego. 596 p.
- Ford SM. 1994. Taxonomy and distribution of the owl monkey. In: Baer JF, Weller RE, Kakoma I, eds. *Aotus: the owl monkey*. Academic Press, San Diego. p 1-57.
- Garber PA. 1987. Foraging strategies among living primates. *Annual Review of Anthropology* 16:339-364.
- Garber PA. 2000. The ecology of group movement: evidence for the use of spatial, temporal, and social information by some primate foragers. In: Boinski S, Garber PA, eds. *On the move: how and why animals travel in groups*. The University of Chicago Press, Chicago. p 261-298.
- Garber PA. 2004. New perspectives in primate cognitive ecology. *American Journal of Primatology* 62:133-137.

- Garber PA, Bicca-Marques JC. 2007. Field experiments: a critical approach to the study of primate cognition. In: Bicca-Marques JC, ed. *A primatologia no Brasil*, vol. 10. Sociedade Brasileira de Primatologia, Porto Alegre. p 547-563.
- Garber PA, Bicca-Marques JC, Azevedo-Lopes MA. 2009. Primate cognition: integrating social and ecological information in decision-making In: Garber PA, Estrada A, Bicca-Marques JC, Heymann E, Strier KB, eds. *South American primates: comparative perspectives in the study of behavior, ecology, and conservation*. Springer Science, New York. p 365-385.
- Garber PA, Dolins FL. 1996. Testing learning paradigms in the field: evidence for use of spatial and perceptual information and rule-based foraging in wild moustached tamarins. In: Norconk MA, Rosenberger AL, Garber P A, eds. *Adaptive radiations of neotropical primates*. Plenum Press, New York. p 201-216.
- Garber PA, Lavallee A. 1999. Experimental approaches to the study of primate cognition in natural and near-to-wild field settings. In: Garber PA & Leigh S, eds. *Reading in the biological bases of human behavior*. Pearson Custom, Needham Heights. p 71-98.
- Garber PA, Paciulli LM. 1997. Experimental field study of spatial memory and learning in wild capuchin monkeys (*Cebus capucinus*). *Folia Primatologica* 68:236-253.
- Giraldeau LA, Caraco T. 2000. *Social foraging theory*. University Press, Princeton. 362 p.
- Gomes DF, Bicca-Marques JC. 2012. Capuchin monkeys (*Cebus nigrurus*) use spatial and visual information during within-patch foraging. *American Journal of Primatology* 74:58-67.
- Hayek LAC. 1996. Appendix 10: table of random numbers. In: Wilson DE, Cole FR, Nichols JD, Rudran R, Foster MS, eds. *Measuring and monitoring biological diversity: standard methods for mammals*. Smithsonian Institution Press, Washington. p 343-353.
- Hill RA. 2006. Why be diurnal? Or, why not be cathemeral? *Folia Primatologica* 77:72-86.

- Jacobs GH, Deegan II JF, Neitz J, Crognale MA, Neitz M. 1993. Photopigments and colour vision in the nocturnal monkey, *Aotus*. *Vision Research* 33:1773-1783.
- Kamil AC. 1994. A synthetic approach to the study of animal intelligence. In: Real LA, ed. *Behavioral mechanisms in evolutionary ecology*. The University of Chicago Press, Chicago. p 11-45.
- Key C, Ross C. 1999. Sex difference in energy expenditure in non-human primates. *Proceedings of the Royal Society of London. B. Biological Sciences* 266:2479:2485.
- King JE, Fobes JL. 1982. Complex learning by primates. In: Fobes JL, King JE, eds. *Primate behavior*. Academic Press, New York. p 327-360.
- Kappeler PM. 1996. Causes and consequences of life-history variations among strepsirrhine primates. *The American Naturalist* 148:868-891.
- Kleiman DG. 1977. Monogamy in mammals. *The Quarterly review of biology* 52:39-69.
- Koenig A. 2002. Competition for resources and its behavioral consequences among female primates. *International Journal of Primatology* 23:759-783.
- MacDonald EA, Fernandez-Duque E, Evans S, Hagey LR. 2008. Sex, age and family differences in the chemical composition of owl monkey (*Aotus nancymaae*) subcaudal scent secretions. *American Journal of Primatology* 70:12-18.
- Martin RD. 1990. *Primate origins and evolution: a phylogenetic reconstruction*. Princeton University Press, Princeton. 804 p.
- Martin P, Bateson P. 1993. *Measuring behavior: an introductory guide*. 2nd ed. Cambridge University Press, Cambridge. 216 p.
- McGuigan FG. 1994. *Biological psychology: a cybernetic science*. Prentice Hall, Englewood Cliffs. 599 p.
- Migliolo RBD. 2012. Análise da percepção de cores em macaco da noite (*Aotus* spp.) e humanos: uma abordagem comportamental sob diferentes condições luminosas.

- Dissertação de mestrado. Universidade de Brasília. 116 p.
- Pruetz JD, Isbell LA, 2000. Correlations of food distribution and patch size with agonistic interactions in female vervets (*Chlorocebus aethiops*) and patas monkeys (*Erythrocebus patas*) living in simple habitats. *Behavior Ecology and Sociobiology* 49:38-47.
- Puertas P, Aquino R, Encarnación F. 1992. Uso de alimentos y competición entre el mono nocturno *Aotus vociferans* y otros mamíferos, Loreto, Peru. *Folia Amazonica* 4:151-160.
- Vickers NJ. 2000. Mechanisms of animal navigation in odor plumes. *Biological Bulletin* 198:203-212.
- Vickery WL, Giraldeau LA, Templeton JJ, Kramer DL, Chapman CA. 1991. Producers, scrounger, and group foraging. *The American Naturalist* 137:847-863.
- Wheeler BC, Scarry CJ, Koenig A. 2013. Rates of agonism among female primates: a cross-taxon perspectives. *Behavioral Ecology* 24:1369-1380.
- Wolovich CK, Evans S. 2007. Sociosexual behavior and chemical communication of *Aotus nancymaae*. *International Journal of Primatology* 28:1299-1313.
- Wolovich CK, Evans S, French JA. 2008. Dads not pay for sex but do buy the milk: food sharing and reproduction in owl monkeys (*Aotus* spp.). *Animal Behavior* 75:1155-1163.
- Wolovich CK, Feged A, Evans S, Green SM. 2006. Social patterns of food sharing in monogamous owl monkeys. *American Journal of Primatology* 68:1-12.
- Wolovich CK, Perea-Rodriguez JP, Fernandez-Duque E. 2007. Food transfers to young and mates in wild owl monkeys (*Aotus Azarai*). *American Journal of Primatology* 69:1-16.
- Wright PC. 1985. The costs and benefits of nocturnality in *Aotus trivirgatus* (the night monkey). PhD thesis, City University of New York, New York. 343 p.
- Wright PC. 1989. The nocturnal primate niche in the New World. *Journal of Human Evolution* 18:635-658.
- Wright PC. 1990. Patterns of parental care in primates. *International Journal of Primatology*

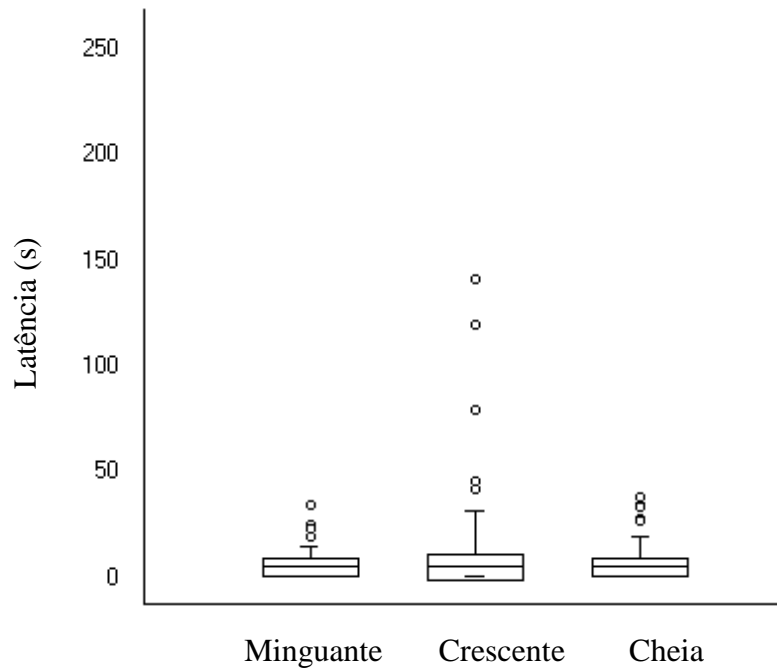
11:89-102.

Ydenberg RC, Stephens DW, Brown JS. 2007. Foraging: an overview. In: Stephens DW, Brown JS, Ydenberg RC, eds. Foraging: behavior and ecology. University of Chicago Press, Chicago. p 1-28.

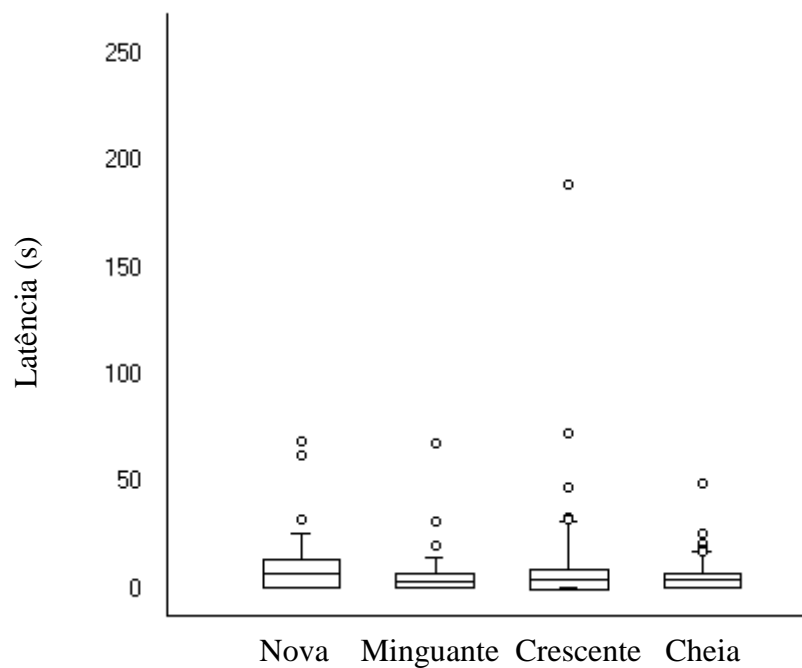
APÊNDICE 1

Latência (segundos) para a primeira escolha, de todos os indivíduos, em cada fase da lua nos experimentos (a) controle, (b) olfato, (c) visão, (d) sonoro e (e) espaço + quantidade.

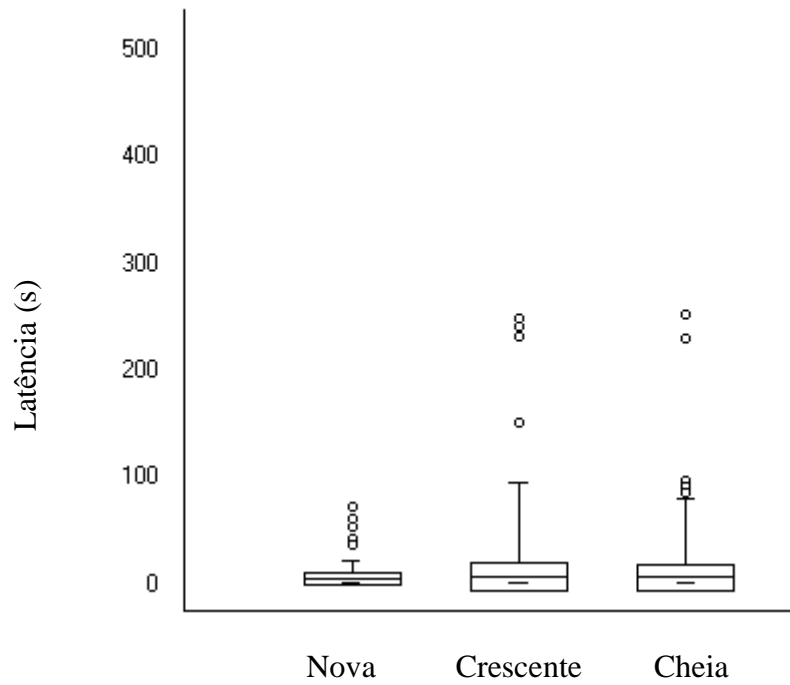
a) $H = 1,3239$, g.l. = 2, $P = 0,5158$



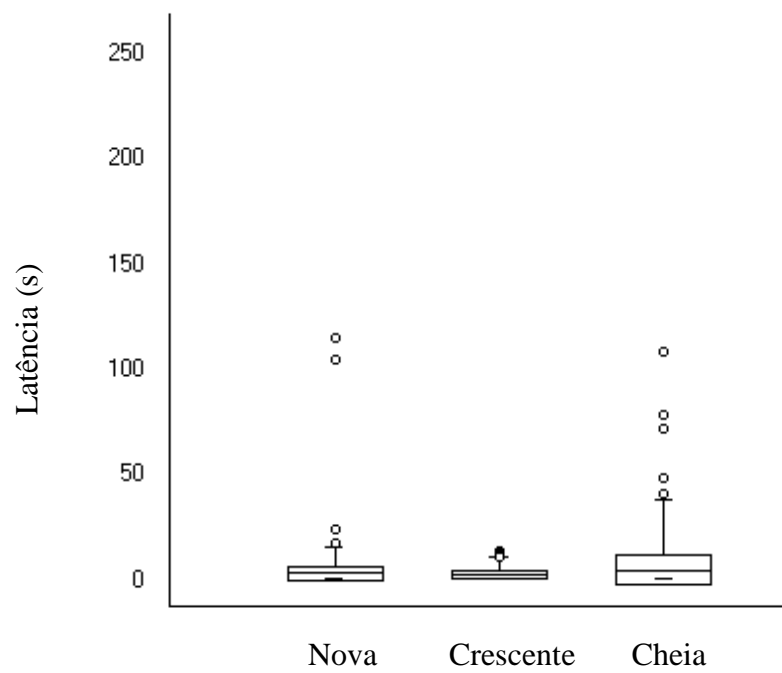
b) $H = 7,8982$, g.l. = 3, $P = 0,0482$



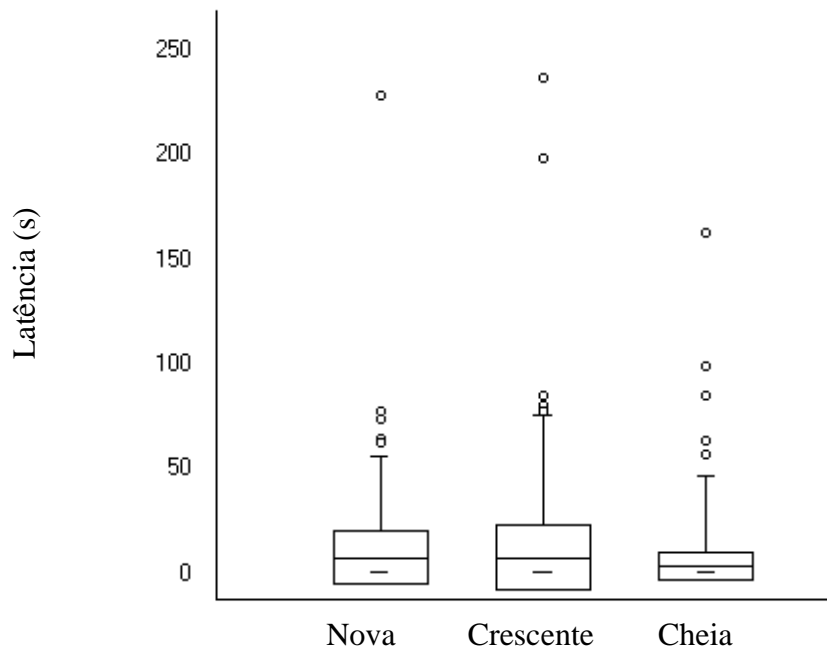
c) $H = 2,2263$, g.l. = 2, $P = 0,3285$



d) $H = 5,3213$, g.l. = 2, $P = 0,0699$



e) $H = 4,0818$, g.l. = 2, $P = 0,1299$



APÊNDICE 2

Quantidade de inspeções e de inspeções + visitas (esforço) realizadas por fêmeas e machos de cada grupo em cada experimento e os valores do teste binomial, bilateral para avaliar qual dos indivíduos investiu mais em inspeções durante o forrageio.

CONTROLE

Inspeções

F1 (155 = 70%; Z = 5,7461; **P < 0,0001**), M1 (69 = 30%)

F2 (155 = 70%; Z = 6,0678; **P < 0,0001**), M2 (65 = 30%)

F4 (186 = 84%; Z = 10,1574; **P < 0,0001**), M4 (35 = 16%)

F51 (129 = 56%; Z = 7,4462; **P < 0,0001**), F52 (51 = 22%), M5 (50 = 22%)

Esforço = inspeções + visitas

F1 (679 = 51%; Z = 0,6847; P = 0,4939), M1 (654 = 49%)

F2 (817 = 69%; Z = 13,0088; **P < 0,0001**), M2 (369 = 31%)

F4 (932 = 77%; Z = 18,6190; **P < 0,0001**), M4 (283 = 23%)

F51 (652 = 41%; Z = 6,6909; **P < 0,0001**), F52 (291 = 18%), M5 (652 = 41%)

OLFATIVO

Inspeções

F1 (166 = 75%; Z = 7,4667; **P < 0,0001**), M1 (55 = 25%)

F2 (147 = 65%; Z = 4,469; **P < 0,0001**), M2 (80 = 35%)

F4 (178 = 81%; Z = 9,1691; **P < 0,0001**), M4 (42 = 19%)

F51 (119 = 53%; Z = 6,4057; **P < 0,0001**), F52 (33 = 15%), M5 (72 = 32%)

Esforço = inspeções + visitas

F1 (544 = 55%; Z = 2,8820; **P = 0,0040**), M1 (453 = 45%)

F2 (696 = 58%; Z = 5,2321; **P < 0,0001**), M2 (514 = 42%)

F4 (725 = 74%; Z = 15,2122; **P < 0,0001**), M4 (250 = 26%)

F51 (504 = 43%; Z = 7,3304; **P < 0,0001**), F52 (211 = 18%), M5 (455 = 39%)

VISUAL

Inspeções

F1 (120 = 57%; Z = 1,9230; P = 0,0545), M1 (92 = 43%)

F2 (136 = 62%; Z = 3,5814; **P = 0,0003**), M2 (83 = 38%)

F4 (145 = 70%; Z = 5,7689; **P < 0,0001**), M4 (62 = 30%)

F51 (91 = 44%; Z = 3,4110; **P = 0,0006**), F52 (32 = 16%), M5 (83 = 40%)

Esforço = inspeções + visitas

M1 (355 = 54%; Z = 2,2715; **P = 0,0231**), F1 (297 = 46%)

F2 (467 = 62%; Z = 6,3926; **P < 0,0001**), M2 (291 = 38%)

F4 (390 = 63%; Z = 6,3805; **P < 0,0001**), M4 (231 = 37%)

M5 (286 = 44%; Z = 6,0608; **P < 0,0001**), F52 (132 = 16%), F51 (229 = 35%)

SONORO

Inspeções

F1 (172 = 77%; Z = 8,1028; **P < 0,0001**), M1 (51 = 23%)

F2 (161 = 72%; Z = 6,4667; **P < 0,0001**), M2 (64 = 28%)

F4 (159 = 71%; Z = 6,2806; **P < 0,0001**), M4 (65 = 29%)

F51 (105 = 46%; Z = 4,2473; **P < 0,0001**), F52 (30 = 13%), M5 (92 = 41%)

Esforço = inspeções + visitas

F1 (519 = 61%; Z = 6,3723; **P < 0,0001**), M1 (333 = 39%)

F2 (696 = 61%; Z = 7,2995; **P < 0,0001**), M2 (449 = 39%)

F4 (761 = 71%; Z = 14,0037; **P < 0,0001**), M4 (304 = 29%)

F51 (480 = 45%; Z = 8,2251; **P < 0,0001**), F52 (222 = 21%), M5 (369 = 34%)

ESPACIAL + QUANTITATIVO

Inspeções

F1 (170 = 77%; Z = 8,0904; **P < 0,0001**), M1 (50 = 23%)

F2 (133 = 60%; Z = 3,0270; **P < 0,0025**), M2 (88 = 40%)

F4 (125 = 56%; Z = 1,8081; **P = 0,0707**), M4 (98 = 44%)

F51 (105 = 48%; Z = 4,7936; **P < 0,0001**), F52 (39 = 18%), M5 (75 = 34%)

Esforço = inspeções + visitas

F1 (573 = 62%; Z = 7,0829; **P < 0,0001**), M1 (357 = 38%)

M2 (453 = 53%; Z = 1,8854; **P < 0,0594**), F2 (398 = 47%)

F4 (630 = 64%; Z = 8,5090; **P < 0,0001**), M4 (362 = 36%)

M5 (646 = 49%; Z = 12,4119; **P < 0,0001**), F52 (237 = 18%), F51 (433 = 33%)

APÊNDICE 3

Quantidade de inspeções e de inspeções + visitas (esforço) realizadas por fêmeas vs. machos, de cada grupo durante todo o estudo e os valores do teste binomial, bilateral para avaliar qual dos sexos investiu mais em inspeções e/ou esforço durante o forrageio.

Inspeções

F1 (783 = 71%; Z= 14,0504; **P < 0,0001**), M1 (317= 29%)

F2 (732 = 66%; Z = 10,5558; **P < 0,0001**), M2 (380 = 34%)

F4 (793 = 72%; Z = 14,8380; **P < 0,0001**), M4 (302 = 28%)

F51 (549 = 50%; Z = 11,7677; **P < 0,0001**), F52 (185 = 17%), M5 (372 = 33%)

Inspeções + Visitas (esforço)

F1 (2612 = 55%; Z= 6,6646; **P < 0,0001**), M1 (2152 = 45%)

F2 (3074 = 60%; Z = 13,9068; **P < 0,0001**), M2 (2076 = 40%)

F4 (3438 = 71%; Z = 28,7798; **P < 0,0001**), M4 (1430 = 29%)

M5 (2408 = 42%; Z = 13,853; **P < 0,0001**), F51 (2298 = 40%), F52 (1093 = 18%)

APÊNDICE 4

Quantidade de inspeções e de inspeções + visitas (esforço) realizadas por fêmeas vs. machos (exceto M3) em cada experimento e os valores do teste binomial, bilateral para avaliar qual dos sexos investiu mais em inspeções e/ou esforço durante o forrageio.

Inspeções

Controle: F (676 = 76%, Z = 12,3461, **P < 0,0001**), M (219 = 24%)

Olfato: F (643 = 72%, Z = 10,2569, **P < 0,0001**), M (249 = 28%)

Visão: F (524 = 62%, Z = 4,1375, **P < 0,0001**), M (320 = 38%)

Sonoro: F (627 = 70%, Z = 8,8861, **P < 0,0001**), M (272 = 30%)

Espaço/quantidade: F (572 = 65%, Z = 5,8411, **P < 0,0001**), M (311 = 35%)

Inspeções + visitas

Controle: F (3371 = 63%, Z = 12,1169, **P < 0,0001**), M (1958 = 37%)

Olfato: F (2680 = 62%, Z = 8,7625, **P < 0,0001**), M (1672 = 38%)

Visão: F (1515 = 57%, Z = 1,6353, P = 0,1021), M (1163 = 43%)

Sonoro: F (2678 = 65%, Z = 12,6583, **P < 0,0001**), M (1455 = 35%)

Espaço/quantidade: F (2271 = 56%, Z = 0,6931, P = 0,4886), M (1818 = 44%)

ANEXO A – Autorização CEUA



Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO
COMISSÃO DE ÉTICA NO USO DE ANIMAIS

Ofício 150/11 – CEUA

Porto Alegre, 17 de novembro de 2011.

Senhor Pesquisador:

A Comissão de Ética no Uso de Animais da PUCRS apreciou e aprovou seu protocolo de pesquisa, registro CEUA 11/00259 intitulado: **“Ecologia cognitiva e forrageio social de macacos-da-noite em cativeiro”**.

Sua investigação está autorizada a partir da presente data.

Atenciosamente,

Prof. Dra. Ananias Gonçalves Feijó
Coordenadora da CEUA/PUCRS

Ilmo. Sr.
Julio Cesar Bicca-Marques
Fabio
Nesta Universidade

PUCRS

Campus Central
Av. Ipiranga, 6690 – Prédio 60, sala 314
CEP: 90610-000
Fone/Fax: (51) 3320-3345
E-mail: ceua@pucrs.br