



MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO
UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DA AMAZÔNIA
MESTRADO EM SAÚDE E PRODUÇÃO ANIMAL

LUANA VIRGINIA PANTOJA RUIVO

ESTRATÉGIAS DE MAXIMIZAÇÃO REPRODUTIVA EM FÊMEAS DE
MACACO-DE-CHEIRO SILVESTRE, *Saimiri collinsi*,
NA AMAZÔNIA ORIENTAL

Belém

2016



**MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO
UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DA AMAZÔNIA
MESTRADO SAÚDE E PRODUÇÃO ANIMAL**

LUANA VIRGINIA PANTOJA RUIVO

**ESTRATÉGIAS DE MAXIMIZAÇÃO REPRODUTIVAS EM FÊMEAS DE
MACACO DE CHEIRO SILVESTRE, *Saimiri collinsi*, NA AMAZÔNIA
ORIENTAL**

Dissertação apresentada à Universidade Federal Rural da Amazônia, como parte das exigências do Curso de Mestrado em Saúde e Produção Animal na Amazônia: área de concentração Saúde e Meio ambiente, para obtenção do título de Mestre.

Orientadora: Anita Stone, PhD.

**Belém
2016**

LUANA VIRGINIA PANTOJA RUIVO

**ESTRATÉGIAS DE MAXIMIZAÇÃO REPRODUTIVA EM FÊMEAS DE
MACACO-DE-CHEIRO SILVESTRE, *Saimiri collinsi*, NA AMAZÔNIA
ORIENTAL**

Dissertação apresentada à Universidade Federal Rural da Amazônia, como parte das exigências do Curso de Mestrado em Saúde e Produção Animal na Amazônia: área de concentração Saúde e Meio ambiente, para obtenção do título de Mestre.

Orientadora: Profa. Dra. Anita Stone

Aprovado em 23 de fevereiro de 2016.

BANCA EXAMINADORA

Prof^a. Dr^a. Anita Roberta Stone - Orientadora
UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DA AMAZÔNIA

Prof. Dr. Felipe Leon Contrera – 1º Examinador
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARÁ

Prof. Dr. Helder Lima de Queiroz – 2º Examinador
INSTITUTO DE DESENVOLVIMENTO SUSTENTÁVEL MAMIRAUÁ

Prof. Dr. Frederico Ozanan Barros Monteiro – 3º Examinador
UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DA AMAZÔNIA

Prof. Dr^a Ana Sílvia Sardinha Ribeiro – 4º Examinador
UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DA AMAZÔNIA

Agradecimentos

À Deus pelo dom da vida e todas as oportunidades alcançadas, por tudo o que sou e o que vier a ser.

À minha família, porto seguro em todos os momentos. Aos meu pais em especial por todo esforço dedicado para me auxiliar na execução deste trabalho.

Aos meus amigos, tanto os de sempre quanto aos conquistados na trajetória. Obrigada pelas confidencias, sorrisos e distrações quando bem precisava.

Ao Sr. Edmilson, Nilda, Cíntia, enfim, toda esta família que me proporcionou um lar durante a pesquisa. Muito obrigada por todo cuidado dedicado e permitir que a distância de casa fosse mais leve. Ao Sr. Edmilson que foi fundamental no trabalho de campo. Não tenho palavras para expor minha gratidão por vocês.

A Anita Stone por toda orientação dedicada, que não foi apenas profissional. Por toda paciência e experiência transmitida. Obrigada por acreditar em mim e dedicar teu tempo a me auxiliar. Sou eternamente grata!

Agradeço aos membros da banca examinadora pela disponibilidade em participar e atenção dedicada. Agradeço aos professores Helder Lima de Queiroz e Felipe Contrera pelas contribuições e sugestões oferecidas desde o exame de qualificação, que foram de grande importância para a escrita desta dissertação.

A UFRA pela oportunidade de executar mais esta etapa profissional. A todos relacionados a esta academia que auxiliaram em meu crescimento profissional.

Aos órgãos financiadores que possibilitaram minha dedicação exclusiva à pesquisa.

Lista de Tabelas

Capítulo 1

Tabela 1. Espécies frutíferas monitoradas durante 2014-2015. Todas as espécies correspondem a frutos consumidos pelos grupos de macacos-de-cheiro deste estudo...35

Tabela 2. Períodos de gestação e nascimentos em 10 fêmeas individualmente reconhecidas no grupo social B, *Saimiri collinsi*.....34

Capítulo 2

Tabela 1. Etograma com descrição das atividades comportamentais registradas em *Saimiri collinsi* durante amostras de animais focais.....54

Tabela 2. Porcentagem de registros de forrageio e alimentação de machos e fêmeas *Saimiri collinsi*, de acordo com a fase reprodutiva.....55

Tabela 3. Lista de plantas consumidas por *Saimiri collinsi* no sítio de estudo Ananim entre junho 2014 e maio 201556

Lista de Figuras

Capítulo 1

- Figura 1: Precipitação mensal durante o período de estudo 2014-2015..... 35
- Figura 2: Abundância mensal de frutos maduros durante 2014-2015. A) Porcentagem de árvores frutificando; B) Porcentagem de espécies frutificando..... 37
- Figura 3: Distribuição de eventos reprodutivos em dois grupos de *Saimiri collinsi* (dados combinados) durante o ciclo de 2014-2015. 37

Capítulo 2

- Figura 1: Orçamento de atividades de machos e fêmeas *Saimiri collinsi*. A) Fase de acasalamento, B) Fase de gestação, C) Fase de lactação..... 58
- Figura 2: Orçamento de atividades de fêmeas *Saimiri collinsi*, de acordo com sua fase reprodutiva. 60
- Figura 3: Orçamento de vizinhos mais próximos (em um raio de 5m) de machos e fêmeas *Saimiri collinsi*. A) Fase de acasalamento, B) Fase de gestação, C) Fase de lactação. 61
- Figura 4: Orçamento de vizinhos mais próximos (em um raio de 5m) de fêmeas *Saimiri collinsi*, de acordo com sua fase reprodutiva. 63

SUMÁRIO

1.	CONTEXTUALIZAÇÃO DO TRABALHO.....	9
1.1	Custos e estratégias reprodutivas em primatas	9
1.2	Modelo de estudo: Os macacos-de-cheiro (gênero <i>Saimiri</i>).....	11
1.3	Objetivo da dissertação e estrutura dos capítulos	13
1.4	Referências Bibliográficas	15
2.	CAPÍTULO 1: OTIMIZAÇÃO DA SAZONALIDADE REPRODUTIVA EM FÊMEAS DE MACACOS-DE-CHEIRO SILVESTRES, <i>SAIMIRI COLLINSI</i> , NA AMAZÔNIA ORIENTAL	19
2.1	Introdução.....	21
2.2	Materiais e Métodos	23
2.3	Resultados	26
2.4	Discussão.....	27
2.5	Referências Bibliográficas	30
2.6	Tabelas e Figuras.....	33
3.	CAPÍTULO 2: EFEITOS DO STATUS REPRODUTIVO NA ECOLOGIA ALIMENTAR DE FÊMEAS DE MACACOS-DE-CHEIRO SILVESTRES, <i>SAIMIRI COLLINSI</i> , NA AMAZÔNIA ORIENTAL	38
3.1	Introdução.....	40
3.2	Materiais e Métodos.....	42
3.3	Resultados.....	44
3.4	Discussão.....	46
3.5	Referências Bibliográficas.....	50
3.6	Tabelas e figuras.....	54
4.	CONCLUSÕES GERAIS	64

Resumo Geral

Dentro das exigências reprodutivas dos animais, o tempo e a energia devem ser alocados de forma otimizada para maximizar o sucesso reprodutivo. Neste estudo, investigamos a relação entre os períodos reprodutivos de macacos de cheiro (*Saimiri collinsi*) silvestres e a disponibilidade de frutos no ambiente, utilizando dados de ocorrências reprodutivas e coletas fenológicas. Também verificamos possíveis diferenças estratégicas na ecologia alimentar de fêmeas de *Saimiri* em suas diferentes fases reprodutivas. Dois grupos silvestres acompanhados no Pará durante 12 meses contínuos. Os resultados mostram que os eventos reprodutivos em *Saimiri collinsi* são altamente sazonais e que o período de desmame e independência alimentar dos filhotes corresponde a um aumento na disponibilidade de frutas maduras. Isto sugere que a independência dos filhotes nos grupos de *S. collinsi* é otimizada para coincidir com o período de maior oferta de alimentos em seu habitat. Entre as fases reprodutivas, a frequência de forrageio as fêmeas foi mais alta na lactação e sua dieta consistiu em consumo maior de insetos do que os machos. Concluímos que os altos custos reprodutivos sofridos pelas fêmeas nesta espécie levam à reprodução sazonal e a mudanças nas estratégias de forrageio das fêmeas ao longo do ano.

Palavras-chave: sazonalidade reprodutiva, estratégias reprodutivas, ecologia alimentar.

1. CONTEXTUALIZAÇÃO

1.1 Custos e estratégias reprodutivas em primatas

O princípio central da teoria da bionomia é a alocação ótima de energia. Pelo fato de energia e tempo serem recursos limitados, os indivíduos devem alocar seus recursos de forma otimizada entre manutenção, crescimento e reprodução para maximizar seu *fitness*. Uma premissa das estratégias bionômicas é que os indivíduos não combinam estratégias de maximização em todas as suas demandas vitais ao mesmo tempo (JOHNSTON ET AL., 2006). Logo, existem *trade-offs* entre os vários componentes da história de vida (STEARNS, 1992). Especificamente, o aumento no investimento reprodutivo proporciona uma diminuição da energia disponível para as demais funções. E, dentre as exigências reprodutivas, o tempo e energia devem ser alocados de forma otimizada, a fim de maximizar o sucesso reprodutivo. Entre os custos da reprodução, o mais comumente relatado é a probabilidade reduzida de reprodução em períodos subsequentes (KOIVULA ET AL., 2003).

Para uma melhor compreensão, os custos reprodutivos podem ainda ser divididos em custos fisiológicos e ecológicos. Dentro dos custos fisiológicos estão aqueles considerados diretos como as exigências nutricionais e energéticas do evento reprodutivo; assim como os indiretos, onde o animal opta por reduzir o investimento em algum outro aspecto da sua fisiologia para maximizar a entrada de recursos para a reprodução. É necessário considerar que os componentes ecológicos e fisiológicos interagem fortemente e não podem ser completamente isolados uns dos outros. Logo, as estratégias reprodutivas utilizadas por diferentes espécies de primatas equilibram custos e benefícios das atividades reprodutivas, especialmente em fêmeas (SOLANKI ET AL., 2007), que investem mais em cada evento reprodutivo (TRIVERS, 1972).

Em ambientes sazonais, aqueles que sofrem modificações quanto a luminosidade, pluviosidade, temperatura e oferta de alimento durante as estações do ano e que assim podem influenciar nos eventos reprodutivos, os primatas podem sincronizar sua fase reprodutiva crítica com condições ambientais ideais. Com isto, algumas espécies são dependentes de recursos recolhidos durante o período reprodutivo para apoiar o investimento; a energia obtida para cobrir

os custos reprodutivos é obtida simultaneamente com a alimentação para a própria (“income breeders”). Em sua maioria os primatas são animais sazonais que por meio de sua sincronia com o ambiente podem obter a maximização da qualidade e disponibilidade de alimentos em épocas de necessidade energética elevada, tais como pico de lactação. Porém, existem também espécies que não podem prever esses períodos ótimos no ambiente; neste caso, seu combustível para a reprodução provem de energia reservada, adquirida anteriormente (“capital breeders”). Estes dependem de energia acumulada em algum momento anterior e armazenada até ser utilizada mais tarde.

A sazonalidade reprodutiva é definida como a concentração temporal de atividades reprodutivas, seja em estações restritas ou em picos sazonais (LINDBURG, 1987). Tal sazonalidade pode ser vista como uma estratégia para mitigar os custos da reprodução, pois possibilita que as fêmeas maximizem seu sucesso reprodutivo coincidindo certas fases reprodutivas importantes com condições favoráveis no ambiente (NEGUS E BERGER, 1972). Por exemplo, entre os primatas, podemos encontrar exemplos de espécies que ajustam suas fases reprodutivas de acordo com a quantidade de chuva e disponibilidade de recursos alimentares (ex. guaribas, *Allouatta caraya*; KOWLEWSKI E ZUNINO, 2004; macacos-da-noite, *Aotus azarai*; VAN DER HEIDE ET AL., 2012). Em primatas neotropicais, Di Bitteti e Janson (2000) analisaram os padrões de sazonalidade reprodutiva e demonstraram que a maioria das espécies segue um padrão de concentração do pico de nascimentos imediatamente antes do pico de disponibilidade de alimento, permitindo assim que o pico de lactação (em primatas pequenos) ou o desmame (em primatas maiores como *Cebus*, *Sapajus* e *Allouatta*) ocorram durante um período de máxima disponibilidade de alimentos. Essas duas estratégias reprodutivas diminuem o estresse energético das mães (quando a estação de maior disponibilidade de frutas corresponde a lactação) ou diminuem a mortalidade infantil (quando a estação de maior disponibilidade de frutas corresponde ao desmame).

A análise do comportamento de primatas fêmeas também pode fornecer *insights* sobre os diferentes custos energéticos associados a diferentes estados reprodutivos. Se considerarmos os

longos períodos de gestação e de dependência dos filhotes que caracterizam a vida de grande parte de espécies de primatas, pode-se ter uma idéia dos investimentos de tempo e energia dedicados à reprodução. Em termos energéticos, a lactação é uma atividade de alto custo para primatas fêmeas (ALTMANN, 1980; BUSS E COOPER, 1972). Altmann (1980) argumenta que, em primatas, a gravidez geralmente impõe custos energéticos mais baixos do que a lactação. No entanto, as fêmeas podem modificar seu comportamento para conservar e armazenar energia, com impactos sobre a sobrevivência da prole antes e depois do nascimento (TARDIF ET AL., 2001). Vários estudos têm relatado que as lactantes gastam mais tempo em alimentação do que quando estão em períodos de cópula ou grávidas, como em babuínos e outros macacos do Velho Mundo (ALTMANN, 1980; TAKAHASHI, 2002). Na maioria dos primatas, cuidados com a cria também envolvem outros custos energéticos associados ao transporte dos mesmos e a proteção contra predadores ou manutenção da temperatura. Por exemplo, carregar infantes impõe altos custos energéticos em primatas (TARDIF, 1997), assim como a termorregulação (SCHINO E TROISI, 1998).

Modelo de estudo: Os macacos-de-cheiro (gênero *Saimiri*)

Os macacos-de-cheiro são primatas neotropicais pequenos (650-1000g; SMITH E JUNGERS, 1997), distribuídos em populações distintas na América Central, e amplamente distribuídos em toda a Amazônia (BOINSKI, 1999). A classificação atual do gênero *Saimiri* inclui oito espécies: *S. sciureus*, *S. collinsi*, *S. vanzolinii*, *S. cassiquiarensis*, *S. macrodon*, *S. boliviensis* e *S. ustus*, todas na América do Sul, além de *S. oerstedii* na América Central (LYNCH-ALFARO ET AL., 2015). Vale ressaltar que a espécie *Saimiri sciureus* foi recentemente subdividida em *S. sciureus* (norte da Amazônia) e *S. collinsi* (sudeste da Amazônia, incluindo a maior parte do Pará; MERCÊS ET AL., 2015). A espécie focal do presente estudo é *Saimiri collinsi*.

Os macacos-de-cheiro são animais ágeis, e vivem em dosséis e níveis medianos nas árvores, mas frequentemente utilizam os níveis inferiores do dossel das florestas, podendo descer ao chão a procura de alimentos e água (BOINSKI ET AL., 2002; STONE, 2007a). Estes primatas são muito flexíveis em se adaptar a diferentes habitats, podendo ser encontrados em desde florestas primárias contínuas até florestas perturbadas pela atividade humana (ZIMBLER-DELORENZO E STONE, 2011). Alguns estudos mostraram que os macacos-de-cheiro preferem habitats alterados

(STONE, 2007a), possivelmente porque a quantidade de artrópodes nesses locais frequentemente é mais alta (JANZEN, 1973; STONE, 2004). Sua dieta é frugívora-insetívora (BALDWIN E BALDWIN, 1981; MITCHELL, 1990; LIMA E FERRARI, 2003; STONE, 2007a). Algumas espécies tornam-se altamente insetívoras durante a estação seca, quando os frutos maduros não estão disponíveis (TERBORGH, 1983; STONE 2007a). De maneira geral, os macacos-de-cheiro são primatas que adotam a estratégia de maximizar a entrada de energia, ou seja, seu orçamento de atividades é caracterizado por pouco descanso e mais tempo e energia buscando alimento e viajando entre fontes mais ricas energeticamente, de tal forma que os ganhos energéticos compensam os custos de obtenção. Sendo assim, até 75% de suas atividades diárias consiste de locomoção e forrageio (TERBORGH, 1983; LIMA E FERRARI, 2003; STONE, 2007a).

Os macacos-de-cheiro são reprodutores sazonais; isto é, possuem épocas reprodutivas definidas (BOINSKI, 1987; DI BITETTI E JANSON, 2000; STONE, 2006) e seu sistema de acasalamento é poligâmico (MITCHELL, 1990; IZAR ET AL., 2008). Os grupos sociais são multi-macho e multi-fêmea (25 a 75 indivíduos; BOINSKI, 1999). Em pelo menos duas espécies de *Saimiri* (*S. boliviensis* e *S. collinsi*), as fêmeas dominam os machos (MITCHELL, 1990; STONE, 2004). Durante a maioria do ano, os machos mantêm-se na periferia do grupo, integrando-se ao núcleo de fêmeas e juvenis somente durante a época de acasalamento (BALDWIN E BALDWIN, 1981; IZAR ET AL., 2008; STONE, 2014). Comparado com machos, os custos reprodutivos são altos para todas as primatas fêmeas, mas especialmente para fêmeas *Saimiri*, porque os infantes requerem um alto investimento materno através da gestação, lactação, transporte e proteção contra predadores.

O período de gestação de *Saimiri* (5 meses; MITCHELL, 1990; STONE, 2006) é quase um mês mais longo que o período de gestação de primatas menores como macacos-da-noite, e comparável à gestação de primatas maiores como macacos-prego (HARTWIG, 1996). Além disso, apesar de produzirem somente um infante por evento reprodutivo, as taxas de crescimento prenatal de *Saimiri* são altas comparadas aos calitriquídeos, os quais produzem gêmeos (ROSS, 1991, HARTWIG, 1996; GARBER E LEIGH, 1997). Em consequência, os filhotes de *Saimiri* nascem bem desenvolvidos (16 a 20% do peso da mãe ao nascer; ELIAS, 1977; KAACK, 1979; STONE, dados de captura não publicados). Garber e Leigh (1997) mostraram que durante os primeiros três meses de vida, os infantes possuem uma taxa de crescimento quase constante, resultando em custos

maternos que são equivalentes aos gêmeos de calitriquídeos. Aos 6 meses, os filhotes pesam aproximadamente 50% a 69% do peso da mãe (KAPLAN, 1979; SCOLLAY, 1980). Por fim, os cérebros dos infantes já estão 61% completos ao nascer (ELIAS, 1977) e o desenvolvimento pós-natal do cérebro dos infantes também ocorre extremamente rápido: 90-96% do tamanho adulto do cérebro é atingido nos primeiros dois meses de vida (MANOCHA, 1979; HARTWIG, 1995; GARBER E LEIGH, 1997; LEIGH, 2004). A idade de desmame é bastante variável dentro do gênero, variando de 6 meses até 18 meses (ZIMBER-DELORENZO E STONE, 2011). Em *Saimiri collinsi*, os filhotes desmamam aos 8 meses (STONE, 2006).

1.3 Objetivo da dissertação e estrutura dos capítulos

De forma geral, este trabalho visou investigar as estratégias reprodutivas das fêmeas da espécie *Saimiri collinsi*, em ambiente natural. Investigamos a relação entre os períodos reprodutivos e a disponibilidade de recursos frutíferos no ambiente em dois grupos de *Saimiri collinsi* em vida livre, e investigamos o efeito do estado reprodutivo das fêmeas em sua ecologia alimentar. Dados ecológicos e comportamentais foram coletados durante um período de 12 meses (junho 2014 a maio 2015). Sabemos que compreender as variações reprodutivas dos primatas, principalmente as estratégias de fêmeas, é um passo necessário para monitorar os efeitos das alterações do habitat sobre a fertilidade e desenvolver planos e políticas de conservação, adequados para as populações de primatas.

As hipóteses testadas foram:

Hipótese 1 – O pico de lactação e/ou de desmame nos grupos de *Saimiri collinsi* corresponde ao período de maior disponibilidade de recursos, para reduzir o estresse energético nas fêmeas e aumentar a chance de sobrevivência dos filhotes.

Hipótese 2 – Dado o alto investimento reprodutivo das fêmeas adultas, estas passam mais tempo forrageando, consumindo recursos alimentares de alta qualidade, e demonstram eficiência de forrageio mais alta, quando comparadas a machos adultos.

Hipótese 3– Durante o período de lactação, as fêmeas adultas passam mais tempo forrageando, consumindo recursos alimentares de alta qualidade, e demonstram eficiência de forrageio mais alta.

Assim, a dissertação foi organizada em dois capítulos, cujos objetivos estão expostos a seguir:

- **Capítulo 1: Otimização da sazonalidade reprodutiva em fêmeas de macacos-de-cheiro silvestres, *Saimiri collinsi*, na Amazônia Oriental**

Neste primeiro capítulo, testamos a hipótese 1, investigando a relação entre os períodos reprodutivos e a disponibilidade de recursos frutíferos no ambiente em dois grupos de *Saimiri collinsi*, durante um período de 12 meses (junho 2014 a maio 2015). Além disso, verificamos a ocorrência de uma estação de nascimento definida dentro dos grupos investigados.

- **Capítulo 2: Efeitos do status reprodutivo na ecologia alimentar de fêmeas de macacos-de-cheiro silvestres, *Saimiri collinsi*, na Amazônia Oriental**

Neste capítulo, investigamos as hipóteses 2 e 3. Perguntamos: as fêmeas *Saimiri* em diferentes estados reprodutivos (acasalamento, gestação e lactação) apresentam diferenças comportamentais em sua ecologia alimentar? Também examinamos o padrão de associação das fêmeas com outras classes sexo-etárias, a fim de avaliar se este se modifica de acordo com a fase reprodutiva, e melhor entender os custos associados com a reprodução.

1.4 Referências Bibliográficas

ALTMANN, J. Baboon mothers and infants. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press. 1980.

BALDWIN, J.D.; BALDWIN, J. I. The squirrel monkey, genus *Saimiri*. In: Coimbra-Filho, F.A.; Mittermeier, R.A. (Eds.). Ecology and Behavior of Neotropical Primates. Rio de Janeiro: Academia Brasileira de Ciências, pp. 277-330. 1981.

BOINSKI, S. Birth synchrony in squirrel monkeys (*Saimiri oerstedii*). Behavioral Ecology and Sociobiology 21: 393-400. 1987.

BOINSKI, S. The social organizations of squirrel monkeys: implications for ecological models of social evolution. Evolutionary Anthropology 8: 101-112. 1999.

BOINSKI, S.; SUGHRUE, K.; SELVAGGI, L. QUATRONE, R.; HENRY, M.; S.E. CROPP. An expanded test of the ecological model of primate social evolution: competitive regimes and female bonding in three species of squirrel monkeys (*Saimiri oerstedii*, *S. boliviensis* and *S. sciureus*). Behaviour 139: 227-261. 2002.

BUSS, D. H.; R. W. COOPER. Composition of squirrel monkey milk. Folia Primatologica 17: 255-291. 1972.

DI BITETTI, M; JANSON, C.H. When will the stork arrive? Patterns of birth seasonality in Neotropical primates. American Journal of Primatology 50:109-130. 2000.

ELIAS, M.F. Relative maturity of *Cebus* and squirrel monkeys at birth and during infancy. Developmental Psychobiology 10: 519-528. 1977.

GARBER, P.A.; LEIGH, S.R. Ontogenetic variation in smallbodied New World primates: implications for patterns of reproduction and infant care. Folia Primatologica 68:1-22. 1997.

HARTWIG, W.C. Effect of life history on the squirrel monkey (Platyrrhini, *Saimiri*) cranium. American Journal of Physical Anthropology 97: 435-449. 1995.

HARTWIG, W.C. Perinatal life history traits in New World monkeys. American Journal of Primatology 40: 99-130. 1996.

IZAR P.; STONE, A.I.; CARNEGIE, S.; NAKAI, E. Sexual selection, female choice and mating systems. In: Garber P.A., Estrada A., Bicca-Marques J., Heymann E., Strier K., (Eds). South American primates: comparative perspectives in the study of behavior, ecology, and conservation. New York: Springer Press, pp. 157-198. 2008.

JANZEN, D.H. Sweep samples of tropical foliage insects: description of study sites, with data on species abundances and size distributions. Ecology 54: 659-681. 1973.

- JOHNSTON, S.L.; GRUNE, T.; BELL L.M.; MURRAY, S.J.; SOUTER, D.M.; ERWIN, S.S.; YEARSLEY, J.M.; GORDON, I.J.; ILLIUS, A.W.; SPEAKMAN, J.R. Having it all: historical energy intakes do not generate the anticipated trade-offs in fecundity. *Proceedings Of The Royal Society B: Biological Sciences* 273: 1369-1374. 2006.
- KAACK, B.; WALKER, L.; BRIZZEE, K. R. The growth and development of the squirrel monkey, *Saimiri sciureus*. *Growth* 43: 116-135. 1979.
- KAPLAN, J. N. Growth and development of infant squirrel monkeys during the first six months of life. In: Ruppenthal, G. C. and Reese, D. J. (Eds), *Nursery Care of Nonhuman Primates*. New York: Plenum Press. pp. 153-164. 1979.
- KOIVULA, M.; KOSTELA, E.; MAPPE, T.; OKSANEN, T.A. Cost of reproduction in the wild: manipulation of reproductive effort in the bank vole. *Ecology* 84: 398-405. 2003.
- KOWALEWSKI, M.; ZUNINO, G.E. Birth seasonality in *Alouatta caraya* in northern Argentina. *International Journal of Primatology* 25: 383-400. 2004.
- LEIGH, S.R. Brain growth, life history and cognition in primate and human evolution. *American Journal of Primatology* 62:139–164. 2004.
- LIMA, E. M.; FERRARI, S. F. Diet of a free-ranging group of squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*) in Eastern Brazilian Amazonia. *Folia Primatologica* 74: 150-158. 2003.
- LINDBURG, D.G. Seasonality of reproduction in primates. In: Mitcheck, G. and Erwin, J. (Eds). *Comparative primate biology, vol 2B: Behavior, cognition and motivation*. Liss: New York: Liss, pp. 167-218. 1987.
- LYNCH-ALFARO, J.W.; BOUBLI, J.P.; PAIM, F.P.; RIBAS, C.C.; DA SILVA, M.N.F.; MESSIAS, M.R.; ROHE, F.; MERCES, M.P.; SILVA JUNIOR, J.S.; SILVA C.R.; PINHO, G.M.; KOSHKARIAN, G.; NGUYEN, N.T.T.; HARADA, M.L.; RABELO, R.M.; QUEIROZ, H.L.; ALFARO, M.R.; FARIAS, I. P. Biogeography of squirrel monkeys (genus *Saimiri*): South-Central Amazon origin and rapid pan-Amazonian diversification of a lowland primate. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 82: 436-454. 2015.
- MANOCHA, S.L. Physical growth and brain development of captive-bred male and female squirrel monkeys, *Saimiri sciureus*. *Experientia* 35:96–98. 1979.
- MERCÊS, M.P.; LYNCH-ALFARO, J.W.; FERREIRA, W.A.S.; HARADA, M.L.; SILVA-JÚNIOR, J.S. Morphology and mitochondrial phylogenetics reveal that the Amazon River separates two eastern squirrel monkey species: *Saimiri sciureus* and *S. collinsi*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 82: 426-435. 2015.
- MITCHELL, C.L. The ecological basis for female social dominance: a behavioral study of the squirrel monkey (dissertation). Princeton University, Princeton, NJ. 1990.

- NEGUS, N.C.; BERGER, P.J. Environmental factors and reproductive processes in mammalian populations. In: Velardo, J.T. and Kaspro, B.A. (Eds). *Biology of reproduction: basic and clinical studies*. New Orleans: Pan American Association of Anatomy, pp. 89-98. 1972.
- ROSS, C. 1991. Life history patterns on New World monkeys. *International Journal of Primatology* 12: 481-502.
- SCHINO, G.; TROISI, A. Mother-infant conflict over behaviour thermoregulation in Japanese macaques. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 43: 81-86. 1998.
- SCOLLAY, P. A. Cross-sectional morphometric data on a population of semifree-ranging squirrel monkeys, *Saimiri sciureus* (Iquitos). *American Journal of Physical Anthropology* 53: 309-316. 1980.
- SMITH, R.J.; JUNGERS, W.L. Body mass in comparative primatology. *Journal of Human Evolution* 32: 523-559. 1997.
- SOLANKI, G.S.; KUMAR, A.; SHARMA, B.K.. Reproductive strategies of *Trachypithecus pileatus* in Arunachal Pradesh, India. *International Journal of Primatology* 28: 1075-1083. 2007.
- STEARNS, S. C. *The evolution of life histories*. Oxford, UK: Oxford University Press. 1992.
- STONE, A.I. Is fatter sexier? Reproductive strategies of male squirrel monkeys. *International Journal of Primatology* 35: 628-642. 2014.
- STONE, A.I. Responses of squirrel monkeys to seasonal changes in food availability in an Eastern Amazonian rainforest. *American Journal of Primatology* 69: 142-157. 2007a.
- STONE, A.I. Foraging ontogeny is not linked to delayed maturation in squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*). *Ethology* 112:105–115. 2006.
- STONE, A. Juvenile feeding ecology and life history in a neotropical primate, the squirrel monkey (*Saimiri sciureus*). 178 p. Tese (Doutorado em Biologia) – Program in Ecology and Evolutionary Biology, University of Illinois, Urbana-Champaign. 2004.
- TAKAHASHI, H. Female reproductive parameters and fruit availability: factors determining onset of estrus in Japanese macaques. *American Journal of Primatology* 51: 141-153. 2002.
- TARDIF, S.D. The bioenergetics of parental behaviour and evolution of alloparental care in marmosets and tamarins. In: Solomon, N.G. and French J.A. (Eds). *Cooperative breeding in mammals*. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 11-33. 1997.
- TARDIF, S.D.; POWER, M.; OFTEDAL, O.T.; POWER, R.A.; LAYANE, D.G.. Lactation, maternal behaviour and infant growth in common marmoset monkeys (*Callithrix jacchus*): effects of maternal size and litter size. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 51: 17-25. 2001.

TERBORGH, J. Five New World Primates. Princeton: Princeton University Press. 1983.

TRIVERS, R. L. Parental investment and sexual selection. In: Campbell, B.G. (Ed.), Sexual selection and the descent of man 1871-1971 (1 ed.). Chicago: Aldine Publishing Company. 1972.

VAN DER HEIDE, G.; FERNANDEZ-DUQUE, E.; IRIART, D.; JUAREZ, C.P. Do forest composition and fruit availability predict demographic differences among groups of territorial owl monkeys (*Aotus azarai*)? International Journal of Primatology 33: 184-207. 2012.

ZIMBLER-DE LORENZO, H. S.; STONE, A.I. Integration of field and captive studies for understanding the behavioral ecology of the squirrel monkey, *Saimiri* sp. American Journal of Primatology 73: 607–622. 2011.

2. CAPÍTULO 1: OTIMIZAÇÃO DA SAZONALIDADE REPRODUTIVA EM FÊMEAS DE MACACOS-DE-CHEIRO SILVESTRES, *SAIMIRI COLLINSI*, NA AMAZÔNIA ORIENTAL

(Artigo a ser submetido ao periódico *International Journal of Primatology*)

RESUMO

Muitos mamíferos coincidem suas atividades reprodutivas com fatores como temperatura, chuva e disponibilidade de alimentos em seu habitat. Por exemplo, em primatas, os períodos de máxima disponibilidade de frutos frequentemente coincidem com o pico de lactação e do desmame. Este trabalho investiga a relação entre os períodos reprodutivos e a disponibilidade de recursos frutíferos no ambiente em dois grupos silvestres de macacos-de-cheiro (*Saimiri collinsi*) no Pará, os quais foram acompanhados durante 12 meses (junho 2014 a maio 2015). Neste período, quantificamos a ocorrência de acasalamentos, gravidez, nascimentos e fêmeas lactantes. Também foram coletados dados fenológicos na área de estudo durante o período. Os resultados mostram que os eventos reprodutivos em *Saimiri collinsi* são altamente sazonais. Verificamos que 89% dos nascimentos (n= 18 filhotes) ocorreram nos meses de dezembro e janeiro, e o início do desmame ocorreu em março. O período de desmame e independência alimentar dos filhotes correspondeu a um aumento na disponibilidade de frutas maduras. Isto indica que a independência dos filhotes nos grupos de *S. collinsi* é otimizada para coincidir com o período de maior oferta de alimentos em seu habitat. Estes resultados sugerem que a estratégia de sazonalidade reprodutiva dos macacos-de-cheiro não necessariamente reduz o estresse energético das fêmeas lactantes, mas provavelmente aumenta a chance de sobrevivência dos filhotes.

Palavras-chave: custos reprodutivos; sazonalidade reprodutiva; bionomia.

ABSTRACT

Many mammals coincide their reproductive activities with factors such as ambient temperature, rainfall and food availability. For example, in primates, the periods of maximum fruit production often coincide with the peak of lactation and weaning. This study investigates the relationship between reproductive phases and the availability of fruit in the habitat of two wild squirrel monkey (*Saimiri collinsi*) groups in the state of Pará (Brazil), which were followed for 12 months (June 2014 to May 2015). During this time, we quantified the occurrence of matings, gestations, births and number of lactating females. We also collected phenological data during the study period. Our results show that reproductive events are highly seasonal in *S. collinsi*. We found that 89% of births (n=18) took place in December and January, and weaning began in March. The period of weaning and infant foraging independence corresponded to an increase of available ripe fruits. This indicates that the period of infant nutritional independence is optimally timed to coincide with the period of greater food production in this habitat. Our results suggest that the strategy of seasonal breeding in squirrel monkeys does not necessarily reduce the energetic stress on lactating females, but likely improves infant survivorship as they transition into independence.

Keywords: reproductive costs; reproductive seasonality; life history.

2.1 INTRODUÇÃO

Muitos mamíferos coincidem suas atividades reprodutivas com fatores como temperatura, chuva e disponibilidade de alimentos no hábitat (BRONSON E HEIDEMAN, 1994). A sazonalidade reprodutiva pode ocorrer quando o ambiente é sazonalmente previsível a cada ano, e quando indivíduos podem maximizar seu *fitness* coincidindo certas fases reprodutivas importantes com condições favoráveis no ambiente (NEGUS E BERGER, 1972). Por exemplo, em primatas, os períodos de máxima disponibilidade de frutos frequentemente coincidem com o pico da lactação e/ou desmame (ex. babuínos; ALTMANN, 1980; LEE, 1996). Tecot (2010) demonstrou que em lêmures que se reproduzem sazonalmente (*Eulemur fulvus*) a estratégia reprodutiva ótima mostrou-se coincidir não a lactação, e sim a fase pré-reprodutiva e a fase de independência dos infantes (desmame) com a abundância de frutos no hábitat. Além disso, a mortalidade infantil foi mais alta para infantes que nasceram fora do pico de nascimento nesta população de lêmures (TECOT, 2010). Overdorff et al. (1999) demonstraram que a mortalidade infantil em lêmures (*Eulemur fulvus*) aumentou quando o pico de frutos maduros coincidiu com o período de gestação, em vez de ocorrer durante a lactação e o desmame.

Entre os primatas neotropicais, também podemos encontrar exemplos de espécies que ajustam suas fases reprodutivas de acordo com a quantidade de chuva e disponibilidade de recursos alimentares (ex. *Allouatta caraya*; KOWALEWSKI E ZUNINO, 2004; *Aotus azarae*; VAN DER HEIDE ET AL., 2012). Di Bitteti e Janson (2000) analisaram os padrões de sazonalidade reprodutiva em primatas neotropicais, e demonstraram que a maioria das espécies segue um padrão de concentração do pico de nascimentos imediatamente antes do pico de disponibilidade de alimento, permitindo assim que o pico de lactação (em primatas pequenos) ou o desmame (em primatas maiores como *Cebus*, *Sapajus* e *Allouatta*) ocorram durante um período de máxima disponibilidade de alimentos. Estas duas estratégias reprodutivas diminuem o estresse energético das mães (quando a estação de maior disponibilidade de frutas corresponde a lactação) ou diminuem a mortalidade infantil (quando a estação de maior disponibilidade de frutas corresponde ao desmame). Ambas as estratégias são vantajosas, visto que maximizam a energia por meio da alocação em “trade-offs” (DI BITTETI E JANSON, 2000).

Os macacos-de-cheiro (gênero *Saimiri*) são pequenos primatas neotropicais (650-1000 gramas; SMITH E JUNGERS 1997) que vivem em grandes grupos sociais com vários machos, fêmeas e juvenis (25-75 indivíduos; BOINSKI 1999). Estes primatas ocorrem em habitats variados, desde florestas primárias até habitats alterados (ZIMBLER DE LORENZO E STONE, 2011). Em ambientes com variações sazonais no regime de chuvas e temperatura, como é o caso das florestas tropicais, há uma alteração na disponibilidade, distribuição e abundância dos alimentos ao longo do ano (TERBORGH, 1983; JANSON E CHAPMAN, 1999). Os macacos-de-cheiro são frugívoros e insetívoros e sua preferência alimentar adapta-se à estação; tornam-se altamente insetívoros durante a estação seca, quando os frutos maduros estão escassos (TERBORGH, 1983; MITCHELL, 1990; LIMA E FERRARI, 2003). A área de vida de *Saimiri collinsi*, espécie focal deste estudo, está em torno de 100 a 150 ha, e as distâncias percorridas por dia podem ser de 2 a 3 km (LIMA E FERRARI, 2003; STONE 2007a). Frutos e flores comuns em sua dieta incluem *Attalea maripa* (inajá), *Inga spp.* (ingá), *Symphonia globulifera* (ananim) e *Cecropia spp.* (imbaúba) (STONE, 2004).

Os grupos de macacos-de-cheiro são caracterizados pela presença de várias fêmeas reprodutivas e reprodução altamente sazonal, sendo este gênero o mais sazonal dentre os primatas neotropicais (DI BITETTI E JANSON 2000). Um estudo anterior em *Saimiri collinsi* demonstrou que o período de acasalamento ocorre ao longo de oito semanas, seguido de gestação por cinco meses e nascimentos em um período de aproximadamente seis semanas (STONE, 2006). Além de mostrarem reprodução sazonal, o investimento materno nestes primatas é extremamente alto. Os filhotes de *Saimiri* são altamente precoces: necessitam de um alto investimento materno durante a gestação, são grandes relativos ao peso da mãe e também requerem recursos em termos de lactação e transporte (TARDIF, 1994; GARBER E LEIGH, 1997). Os machos não ajudam a carregar os filhotes. O período de amamentação dura entre 6 e 18 meses, dependendo da espécie (ZIMBLER-DE LORENZO E STONE, 2011). Lee (1987) argumenta que, em primatas, o pico da lactação corresponde à fase de crescimento mais rápida do infante. Em *Saimiri*, esta fase ocorre nas primeiras semanas após o nascimento (GARBER E LEIGH, 1997).

Por sua reprodução altamente sazonal e alto investimento materno os macacos-de-cheiro são um ótimo modelo para testar o efeito da disponibilidade de recursos no padrão reprodutivo de primatas. Neste estudo, prevê-se que seria vantajoso para as fêmeas se os períodos reprodutivos-

chave (como lactação e desmame) corresponderem a períodos de maior disponibilidade de frutos no ambiente. Com isto, estudamos a relação entre os períodos reprodutivos e a disponibilidade de recursos frutíferos no ambiente em dois grupos de *Saimiri collinsi*, durante um período de 12 meses (junho 2014 a maio 2015). Duas hipóteses foram testadas: Se o pico de lactação de *Saimiri collinsi* corresponde ao período de maior disponibilidade de recursos, para reduzir o estresse energético nas fêmeas; e a época de desmame dos filhotes de *Saimiri collinsi* corresponderia ao período de maior disponibilidade de recursos, visando aumentar a chance de sobrevivência dos filhotes ao tornarem-se independentes.

2.2 MATERIAIS E MÉTODOS

2.2.1 Área de estudo

Este estudo foi realizado na Vila Ananim, no município de Peixe-Boi, localizado 150 km a leste de Belém, Pará, Brasil (01° 11' S, 47° 19' W). O sítio de 800 hectares é constituído por propriedades privadas de florestas de terra firme que incluem floresta primária e secundária. De acordo com Stone (2007a), a precipitação é altamente sazonal, com uma estação chuvosa de janeiro a junho e uma estação seca de julho a dezembro.

2.2.2 Grupos de estudo

Os animais estudados pertencem à espécie recém revalidada *Saimiri collinsi* Osgood, 1916 (LAVERGNE et al., 2010). Mercês et al. (2015) confirmou seu status taxonômico desta forma e delimitou a sua distribuição geográfica, que abrange a área do presente estudo. Além dos macacos-de-cheiro, os primatas na região incluem calitriquídeos (*Saguinus ursulus*), macacos-da-noite (*Aotus infulatus*) e bugios (*Alouatta belzebul*). O grupo A era formado por 46 indivíduos dos quais 10 eram machos, 16 fêmeas e 20 eram juvenis/infantes. O grupo B era constituído por 10 machos, 20 fêmeas e 20 juvenis e infantes.

Desde 2012, capturas para marcação individual dos animais têm ocorrido nos dois grupos sociais (STONE ET AL., 2015). No início da pesquisa, três indivíduos estavam individualmente reconhecidos no Grupo A, e 13 indivíduos estavam individualmente reconhecidos no Grupo B.

Ao final da captura de novembro 2014, sete animais eram reconhecíveis no Grupo A e 16 no Grupo B.

2.2.3 Coleta de Dados

Dados ambientais

Utilizamos um pluviômetro (instalado na casa de apoio à 1 km aproximadamente do sítio de estudo) para diariamente registrar a precipitação anual (1 de julho 2014 a 31 de maio 2015). A coleta de dados de fenologia foi realizada mensalmente pelo monitoramento de 77 árvores frutíferas na área de estudo dos grupos, representando 22 espécies (Tabela 1). Somente espécies consumidas pelos macacos-de-cheiro (STONE, 2004 e L. Ruivo, observação pessoal) foram amostradas, para permitir uma amostragem adequada de espécies comuns na dieta dos macacos (NORCONCK, 1996; DORAN ET AL., 2002). Durante cada observação mensal, a presença ou ausência de flores, frutos imaturos, frutos maduros ou folhas foram registradas.

Dados referentes aos macacos-de-cheiro

Cada grupo social foi acompanhado e monitorado por um período mínimo de cinco dias por mês (6:00-15:00 horas), desde junho de 2014 até maio de 2015. Os grupos foram monitorados por um assistente de campo nos demais dias do mês (apenas para coleta de dados referentes à dieta e aos dias de nascimento de filhotes). No mês de novembro, os grupos não foram acompanhados sistematicamente devido ao procedimento anual de captura (STONE ET AL., 2015). Os grupos foram observados em dias alternados. Estimando apenas o horário de observação executado por mim durante o ano (isto é, não incluindo as horas em que os grupos foram monitorados pelo assistente de campo), o grupo A foi observado por 152 horas e o grupo B durante 151 horas. Para categorizar os períodos reprodutivos dos grupos sociais, as fêmeas adultas foram divididas em três categorias de acordo com seu estado reprodutivo: fêmeas não-reprodutivas (não grávidas e não lactantes); fêmeas grávidas; fêmeas lactantes. Categorizamos as fêmeas baseado em observações visuais. O diagnóstico de gestação foi realizado com base na distensão abdominal observada durante as visualizações. Após aproximadamente dois meses de gestação, as fêmeas *Saimiri* apresentam o abdômen distendido, e podemos inferir que há gravidez. Reafirmando isto nas capturas anuais anteriores (2012 e 2013), as fêmeas que antes eram vistas grávidas (visualmente)

na captura foi possível confirmar a gestação. Usamos o comportamento de amamentação como o critério para classificar a fêmea na categoria “lactante”.

Durante o acompanhamento diário dos grupos, coletamos dados com um gravador de voz, os quais foram passados para um caderno de dados dentro de 24 horas. Um censo foi realizado a cada mês (durante os cinco dias de acompanhamento) para a contagem do número de indivíduos em cada classe sexo-etária (macho adulto, fêmea adulta, juvenil, filhote) presente no grupo, com ênfase nos animais individualmente identificados. Além de registrar os animais visíveis, também utilizamos o método *ad libitum* para registrar a época dos eventos e comportamentos reprodutivos, tais como cópulas, inspeção genital das fêmeas por machos, a ocorrência da engorda reprodutiva em machos (STONE, 2014), o número de fêmeas grávidas, presença e número de filhotes (com datas de nascimento, sempre que possível) e eventos de amamentação.

2.2.4 Análise de dados

O total de chuva a cada mês foi tabulado. Para cada mês, calculamos a porcentagem de árvores frutificando, e a porcentagem de espécies frutificando, das 77 árvores amostradas. Usamos os dados pluviométricos e os dados fenológicos para avaliar se existe uma correspondência entre pluviosidade e picos frutíferos neste sítio de estudo, usando testes de Mann-Whitney.

Dados coletados via censo e *ad libitum* foram examinados para determinar se o pico de lactação e/ou de desmame nos grupos de *Saimiri* correspondem ao período de maior disponibilidade de frutas maduras. Também determinamos quando se mostra o pico de nascimentos (se este existir).

2.3 RESULTADOS

2.3.1 Clima e recursos frutíferos

A Figura 1 mostra o padrão de pluviosidade no sítio de estudo. Em geral, o ano nesta região pode ser dividido em duas estações distintas: a estação chuvosa (janeiro a junho) e a estação seca (julho a dezembro). Não observamos um período de seca propriamente dito, apenas redução na quantidade de chuva, com exceção do mês de novembro em que não houve um dia de chuva. Entretanto a precipitação total durante o ano 2014-2015 foi 2,318 mm.

A abundância de frutos maduros foi mais alta na estação chuvosa (especialmente de fevereiro a junho), tanto na proporção de árvores frutificando como na proporção de espécies frutificando (Figura 2). Porém, esta diferença foi significativa somente para a proporção de espécies que frutificaram (Mann-Whitney $U=29$, $n=6$, $p=0,04$) e não para a proporção de árvores que frutificaram (Mann-Whitney $U=19$, $n=6$, $p=0,63$). No restante do ano, a oferta de frutos oscilou, com quedas consideráveis no segundo semestre de 2014. A diversidade de frutas disponíveis foi mais alta no mês de junho (50% das espécies amostradas frutificaram; $n=22$ espécies) e mais baixa no mês de janeiro (9% das espécies). Apesar de não monitoradas sistematicamente, observamos que as palmeiras de *Attalea maripa* (espécie de fruta mais comum na dieta dos macacos; STONE, 2007a) frutificaram durante 7 meses, mostrando um declínio na estação seca.

2.3.2 Reprodução

O período de acasalamento ocorreu entre 15 de junho a 15 de setembro de 2014, observando-se diretamente 10 cópulas, com o maior número de ocorrências observadas no mês de agosto ($n=6$) (Figura 3). Em setembro, o número de machos perseguindo as fêmeas se reduziu, e concomitantemente neste mês já observamos algumas fêmeas grávidas nos dois grupos. Visualizamos um mínimo de 8 fêmeas grávidas no grupo A e 10 no grupo B (incluindo fêmeas indentificadas e não-identificadas). Até o mês de fevereiro de 2015, havia uma fêmea grávida no grupo B, mas 10 fêmeas foram vistas grávidas em outubro e novembro de 2014.

Verificamos que 89% dos nascimentos (n= 18 filhotes avistados) ocorreram nos meses de dezembro e janeiro, com os primeiros nascimentos ocorrendo no dia 26 de dezembro (n=4 filhotes avistados no grupo B). No dia 27 de dezembro, 5 fêmeas no grupo A carregavam filhotes. O restante dos nascimentos ocorreram até o meio de fevereiro. Em cada grupo, detectamos nove fêmeas acompanhadas de filhotes até maio de 2015. Este foi o número mínimo observado, pois existem fêmeas não-marcadas em ambos os grupos sociais. Assim, não foi possível quantificar o desaparecimento de filhotes.

A partir do dia 23 de janeiro, começamos a observar filhotes fora das costas de suas mães, descansando nas árvores ao redor (Figura 4). A partir do dia 17 de março, observamos filhotes locomovendo-se de forma independente por curtos períodos. Em abril, observamos infantes iniciando o forrageio por insetos e por frutos. A Tabela 2 mostra a trajetória reprodutiva de 10 fêmeas identificadas no grupo B. Das nove fêmeas identificadas que engravidaram, sete foram vistas com filhotes em meses subsequentes. Quatro destas fêmeas gestantes foram avistadas subsequentemente não-grávidas, porém ainda assim carregavam um infante no período de nascimento. Por isso, suspeitamos que tais fêmeas estavam temporariamente carregando filhotes de outras fêmeas, o que é comum nesta espécie (STONE, 2004; PINHEIRO, 2015).

2.4 DISCUSSÃO

Os resultados obtidos sugerem que a disponibilidade de recursos no ambiente tem influência adaptativa sobre a reprodução desta população de *S. collinsi*. Muitos animais que apresentam reprodução sazonal encaixam-se em ambientes previsíveis em fatores como a pluviosidade, temperatura e oferta de alimentos (CLUTTON-BROCK ET AL., 1989). Ao considerarmos os dados pluviométricos da área de estudo, observamos que o padrão de pluviosidade se mantém de acordo com o padrão encontrado por Stone (2007a), também na área do Ananim. Em ambos os estudos, a abundância de frutos maduros consumidos pelos macacos foi maior na estação chuvosa. Tais dados indicam que as estações reprodutivas de *Saimiri* acompanham os padrões ambientais; isto é, há uma sincronia na sazonalidade reprodutiva destes primatas com a ambiental. Trevino (2007) observou que macacos-de-cheiro criados em cativeiro (*S. sciureus*) também exibiram padrões de sazonalidade reprodutiva, e estes padrões se diferenciaram conforme o recinto em que

os macacos estavam alojados. Aqueles expostos a recintos ao ar livre apresentaram padrões semelhantes aos animais de vida livre.

A nossa primeira hipótese, de que o pico da lactação em *S. collinsi* corresponde ao pico de maior disponibilidade de recursos frutíferos no ambiente, não foi apoiada. Porém, a segunda hipótese proposta neste estudo foi comprovada. Um período crítico para os filhotes é a época de desmame (ALTMANN, 1980; LEE, 1996), e este foi subsidiado por um ambiente energeticamente rico, provavelmente aumentando a chance de sobrevivência infantil. Ou seja, esta é uma estratégia que beneficia os filhotes e, conseqüentemente, o sucesso reprodutivo de suas mães (DI BITTETI E JANSON, 2000). Resultados semelhantes foram obtidos por Overdorff et al. (1999) e Tecot (2010) para lêmures. O período de desmame coincidir com disponibilidade de frutos auxilia na segurança de uma nutrição adequada ao filhote. Assim, uma forma de aumentar a garantia de sobrevivência infantil é cronometrar o desmame ao período em que a disponibilidade de alimentos é o ideal para o filhote começando a se alimentar. É interessante notar que em outros primatas com reprodução sazonal, nem sempre é a fase do desmame que corresponde à abundância de recursos no ambiente. Por exemplo, em várias espécies de primatas folívoros, a fase de concepção corresponde à disponibilidade maior de recursos (NISHIMURA, 2003; BORRIES ET AL., 2005; JIN ET AL., 2009), o que poderia ser outra estratégia reprodutiva.

Observamos que o mês de novembro se encaixou como atípico na estação seca, com grande oferta de frutos apesar do nível pluviométrico chegar a zero. Diversas explicações são possíveis para este resultado. O pico de frutos no mês de novembro corresponde ao período em que as fêmeas estão no terço final da sua gestação. Considerando o pequeno tamanho desta espécie, a gestação é energeticamente cara (GARBER E LEIGH, 1997), e é possível que esta fase reprodutiva das fêmeas esteja sincronizada com a oferta de frutos em novembro. No entanto, este pico de frutificação em novembro não foi observado no estudo de Stone (2007), realizado no mesmo sítio de pesquisa, apesar do padrão pluviométrico mostrar-se o mesmo durante os dois estudos. Portanto, consideramos mais provável que o fator responsável por essa discrepância seja a diferença no tamanho da amostra fenológica. Comparado com Stone (2007), o número de árvores amostradas neste estudo foi bastante reduzida. Sabe-se que apesar da floração e frutificação ocorrerem com a distribuição de chuvas, algumas espécies frutificam “irregularmente” sem manifestar relação fenológica com variáveis ambientais (PINTO ET AL., 2005). Desta forma, é

possível que, dada a pequena amostra neste estudo, as árvores que apresentam padrões irregulares apresentaram uma direção oposta às demais amostras.

Além da reprodução sazonal, observamos uma grande sincronia de nascimentos nesta população de *Saimiri*. O nascimento de filhotes ocorreu em um curto período, o que denominamos de “estação de nascimento” (DI BITTETI E JANSON, 2000). Em duas noites no mês de dezembro, metade das fêmeas pariram, um fenômeno também observado por Boinski (1987) e Stone (2004). Que vantagem poderia ser tirada do nascimento sincronizado? Boinski (1987) sugere que tal sincronia favorece a proteção dos filhotes contra predadores aéreos, pois diversas fêmeas encontram-se vigilantes ao mesmo tempo. Além disso, a probabilidade de cada filhote ser carregado por um gavião, por exemplo, diminui (efeito diluição; DUNCAN E VIGNE, 1979; FOSTER E TREHEME, 1981). A presença de várias fêmeas simultaneamente demonstrando cuidado parental pode também ajudar na cooperação do cuidado pelos filhotes. Sabemos que no gênero *Saimiri*, as mães podem temporariamente “trocar” de filhotes (STONE, 2004), e existe cuidado aloparental (MITCHELL, 1990; STONE, 2004; PINHEIRO, 2015; este estudo).

Finalmente, salientamos que estudos recentes demonstram que primatas com reprodução sazonal podem ser afetados por mudanças climáticas associadas ao aquecimento global, já que a reprodução é sincronizada com fatores climáticos (WIEDERHOLT E POST, 2011). Isto poderia limitar o tamanho de certas populações de primatas. Em vista disso, estudos que nos ajudam a melhor entender os fatores que afetam o padrão reprodutivo de primatas são importantes para sua conservação.

2.5 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALTMANN, J. Baboon mothers and infants. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press. 1980.

BOINSKI, S. Birth synchrony in squirrel monkeys (*Saimiri oerstedii*). Behavioral Ecology and Sociobiology 21: 393-400. 1987.

BOINSKI, S. The social organizations of squirrel monkeys: implications for ecological models of social evolution. *Evolutionary Anthropology* 8: 101-112. 1999.

BORRIES, C.; SUAREZ, A.; TERRANOVA, P.; KOENIG, A. Seasonal patterns of ecology, behavior, and reproduction in Phayre's leaf monkeys [abstract]. *American Journal of Primatology* 66:110. 2005.

BRONSON, F. H.; HEIDEMAN, P. D. Seasonal regulation of reproduction in mammals. In Knobil, E. E Neil, J.D. (Eds.). *The physiology of reproduction* (2nd ed.). New York: Raven Press. 1994.

CLUTTON-BROCK, T.; ALBON, S.; GUINNESS, F. Fitness costs of gestation and lactation in wild mammals. *Nature* 337: 260-262. 1989.

DI BITETTI, M.; JANSON, C.H. When will the stork arrive? Patterns of birth seasonality in Neotropical primates. *American Journal of Primatology* 50:109-130. 2000.

DORAN, D.; McNEILAGE, A.; GREER, D.; BOCIAN, C.; MEHLMAN, P; SHAH, N. Western lowland gorilla diet and resource availability: new evidence, cross-site comparisons, and reflections on indirect sampling methods. *American Journal of Primatology* 58: 91-116.

DUNCAN, P.; VIGNE, N. The effect of group size in horses on the rate of attacks by bloodsucking flies. *Animal Behaviour* 27: 623-625. 1979.

FOSTER, W.A.; TREHERNE, J.E. Evidence for the dilution effect in the selfish herd from fish predation on a marine insect. *Nature* 295: 466-470. 1981.

GARBER P.A.; LEIGH, S.R. Ontogenetic variation in small-bodied New World primates: implications for patterns of reproduction and infant care. *Folia Primatologica* 68:1-22. 1997.

JANSON, C. H.; CHAPMAN, C. A. Resources and primate community structure. In Fleagle, J.G., Janson, C.H and Reed, K.E. (Eds.), *Primate Communities*. Cambridge, UK: Cambridge University Press, pp. 237-267. 1999.

JIN, T.; WANG, Z.; ZHAO, Q.; YIN, L.; QIN, G.; RAN, W.; PAN, W. Reproductive parameters of wild *Trachypithecus leucocephalus*: seasonality, infant mortality and interbirth interval. *American Journal of Primatology* 71: 558-566. 2009.

KOWALEWSKI, M.; ZUNINO, G.E. Birth seasonality in *Alouatta caraya* in northern Argentina. *International Journal of Primatology* 25: 383-400. 2004.

LAVERGNE, A.; RUIZ-GARCÍA, M.; CATZEFLIS, F.; LACOSTE, S.; CONTAMIN, H.; MERCEREAU-PUJALON, O.; LACOSTE, V; THOISY, B. Phylogeny and phylogeography of squirrel monkey (Genus *Saimiri*) based on Cytochrome *b* genetic analysis. *American Journal of Primatology* 72: 242-253. 2010.

- LEE, P. C. The meanings of weaning: growth, lactation, and life history. *Evolutionary Anthropology* 5: 87–98. 1996.
- LEE, P.C. Nutrition, fertility and maternal investment in primates. *Journal of Zoology* 213: 409-422. 1987.
- LIMA, E.M.; FERRARI, S.F.. Diet of a free-ranging group of squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*) in eastern Brazilian Amazonia. *Folia Primatologica* 74: 150-158. 2003.
- MERCÊS, M. P.; LYNCH-ALFARO, J.W.; FERREIRA, W.A.S.; HARADA, M.L; SILVA-JÚNIOR, J.S. 2015. Morphological and molecular differentiation between *Saimiri sciureus* and *Saimiri collinsi* (Primates; Cebidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 82: 426-43. 2015.
- MITCHELL, C.L. The ecological basis for female social dominance: a behavioral study of the squirrel monkey (Ph.D. dissertation). Princeton University, Princeton, NJ. 1990
- NEGUS, N.C.; BERGER, P.J. Environmental factors and reproductive processes in mammalian populations. In: Velardo, J.T. and Kaspro, B.A. (Eds). *Biology of reproduction: basic and clinical studies*. New Orleans: Pan American Association of Anatomy, pp. 89-98. 1972.
- NISHIMURA, A. Reproductive parameters of wild female *Lagothrix lagotricha*. *International Journal of Primatology* 24: 707–722. 2003.
- NORCONCK, M.A. Seasonal variation in the diets of white-faced and bearded sakis (*Pithecia pithecia* and *Chiropotes satanas*) in Guri Lake, Venezuela. In: Norconck, M.A, Rosenberger, A.L. and Garber, P.A. (Eds.). *Adaptive Radiations of Neotropical Primates* New York: Plenum Press. pp. 403-423.
- OVERDORFF, D. J.; MERENLENDER, A. M.; TALATA, P.; TELO, A.; FORWARD, Z. A. Life history of *Eulemur fulvus rufus* from 1988–1998 in SE Madagascar. *American Journal of Physical Anthropology* 108: 295–310. 1999.
- PINHEIRO, T.M. 2015. Sistema social do macaco-de-cheiro (*Saimiri collinsi*) em cativo. (Ph.D. dissertation). Universidade Federal do Pará, Belém. 2015.
- PINTO, A. M.; RIBEIRO, R. J.; ALENCAR, J.C.; BARBOSA, A. P. Fenologia de *Simarouba amara* Aubl. na reversa florestal Adolfo Ducke, Manaus, AM. *Acta Amazonica* 35: 347-352. 2005.
- SMITH, R.J.; JUNGERS, W.L. Body mass in comparative primatology. *Journal of Human Evolution* 32: 523-559. 1997.
- STONE, A.I. Is fatter sexier? Reproductive strategies of male squirrel monkeys. *International Journal of Primatology* 35: 628-642. 2014.
- STONE, A.I. Responses of squirrel monkeys to seasonal changes in food availability in an Eastern Amazonian rainforest. *American Journal of Primatology* 69: 142-157. 2007a.

STONE, A.I. Foraging ontogeny is not linked to delayed maturation in squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*). *Ethology* 112:105–115. 2006.

STONE, A. Juvenile feeding ecology and life history in a neotropical primate, the squirrel monkey (*Saimiri sciureus*). 178 p. Tese (Doutorado em Biologia) – Program in Ecology and Evolutionary Biology, University of Illinois, Urbana-Champaign. 2004.

STONE, A.I.; CASTRO, P.H.G.; MONTEIRO, F.O.B.; RUIVO, L.P.; SILVA JUNIOR, J.S. A novel method for capturing and monitoring a small neotropical primate, the squirrel monkey (*Saimiri collinsi*). *American Journal of Primatology* 77: 239-245. 2015.

TARDIF, S. Relative energetic cost of infant care in small-bodied neotropical primates and its relation to infant-care patterns. *American Journal of Primatology* 34: 133-143. 1994.

TECOT, S.R. It's all in the timing: birth seasonality and infant survival in *Eulemur rubriventer*. *International Journal of Primatology* 31: 71-735. 2010.

TERBORGH, J. *Five New World Primates*. Princeton: Princeton University Press. 1983.

TREVINO, H.S. Seasonality of reproduction in captive squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*). *American Journal of Primatology* 69: 1001-1012. 2007.

VAN DER HEIDE, G.; FERNANDEZ-DUQUE, E.; IRIART, D.; JUAREZ, C.P. Do forest composition and fruit availability predict demographic differences among groups of territorial owl monkeys (*Aotus azarai*)? *International Journal of Primatology* 33: 184-207. 2012.

WIEDERHOLT, R.; POST, E. Birth seasonality and offspring production in threatened neotropical primates related to climate. *Global Change Biology* 17: 3035–3045. 2011.

ZIMBLER-DE LORENZO, H. S.; STONE, A.I. Integration of field and captive studies for understanding the behavioral ecology of the squirrel monkey, *Saimiri* sp., *American Journal of Primatology* 73: 607–622. 2011.

2.6. TABELAS E FIGURAS

Tabela 1. Espécies frutíferas monitoradas mensalmente durante 2014-2015. Todas as espécies correspondem a frutos ou flores consumidos pelos grupos de macacos-de-cheiro deste estudo.

Família	Espécie
Leguminosae-Mim.	<i>Inga edulis</i>
Leguminosae-Mim.	<i>Inga fagifolia</i>
Anacardiaceae	<i>Mangifera indica</i>
Passifloraceae	<i>Passiflora glandulosa</i>
Leguminosae-Mim.	<i>Inga thibaudiana</i>
Leguminosae-Mim.	<i>Inga macrophylla</i>
Theophrastaceae	<i>Clavija lancefolia</i>
Anacardiaceae	<i>Tapirira guianensis</i>
Clusiaceae	<i>Vismia guianensis</i>
Apocynaceae	<i>Lacmellea aculeata</i>
Malpighiaceae	<i>Byrsonima amazonica</i>
Leguminosae-Mim.	<i>Stryphnodendron pulcherrimum</i>
Melastomataceae	<i>Miconia affinis</i>
Araliaceae	<i>Schefflera morototoni</i>
Apocynaceae	<i>Ambelania acida</i>
Lauraceae	<i>Nectandra sp.</i>
Moraceae	<i>Cecropia obtusa</i>
Boraginaceae	<i>Cordia exaltata</i>
Leguminosae-Mim.	<i>Inga Alba</i>
Annonaceae	<i>Rollinia exsucca</i>
Annonaceae	<i>Xylopia aromática</i>
Burseraceae	<i>Trattinnickia rhoifolia</i>
Sapindaceae	<i>Talisia longifolia</i>
Arecaceae	<i>Attalea maripa</i>
Lacistemataceae	<i>Lacistema pubescens</i>
Clusiaceae	<i>Symphonia globulifera (FLORES)</i>
Leguminosae-Mim.	<i>Inga sp.</i>
Fabacea	<i>Inga stipuloris dc.</i>
Fabacea	<i>Inga edulis mart</i>
Moraceae	<i>Maquira guianensis aubi</i>
Humiriacea	<i>Sacoglottis guianensis bonth</i>
Anacardiacea	<i>Thyrsodium paraense huber</i>
Simaroubacea	<i>Simarouba amara aubi</i>
Sapindaceae	<i>Cupania scrobiculata rich</i>

Tabela 2. Fêmeas identificadas no grupo social B e marcação do período gestacional e de nascimento.

Fêmea	GESTAÇÃO			NASCIMENTO		
	SETEMBR O	OUTUBR O	NOVEMBR O	DEZEMBR O	JANEIR O	FEVEREIR O
AF 5	X				X	
AF 6		X			X	
AF 7						
AF 8		X	Não- grávida		X*	
AF 9						X*
AF 10		X				
AF 11		X		X		
AF 12				X*		
AF 13			X			
AF 14						X*
AF 15				X*		

*Possivelmente o filhote de outra fêmea no grupo.

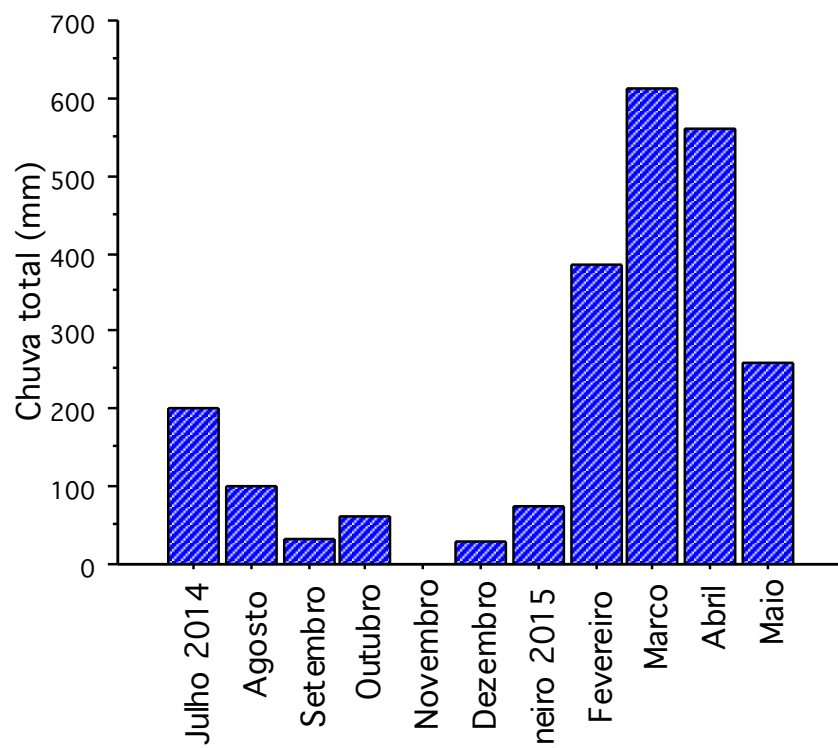


Figura 1: Precipitação mensal durante o período de estudo, 2014-2015, na localidade Ananim.

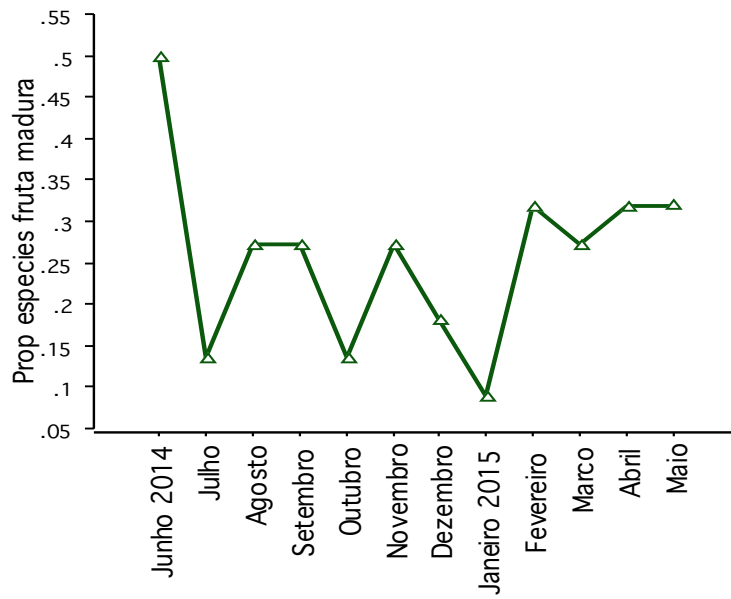
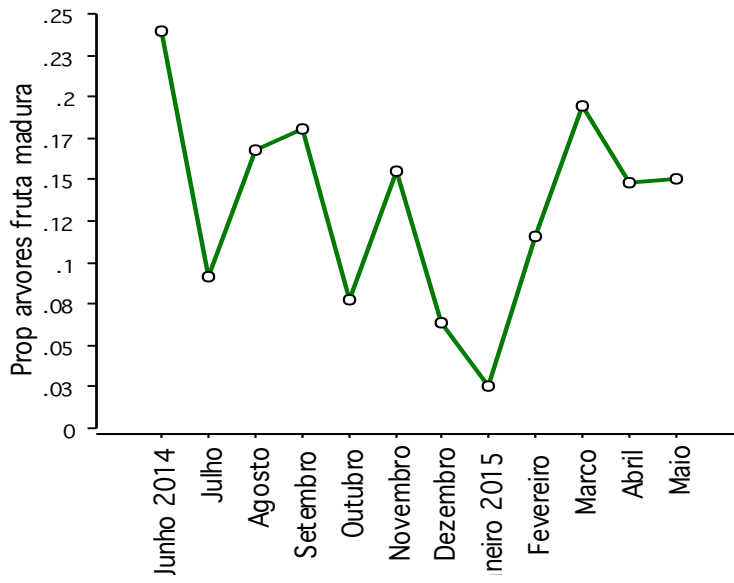


Figura 2: Abundância mensal de frutos maduros durante 2014-2015. A) Porcentagem de árvores frutificando; B) Porcentagem de espécies frutificando.

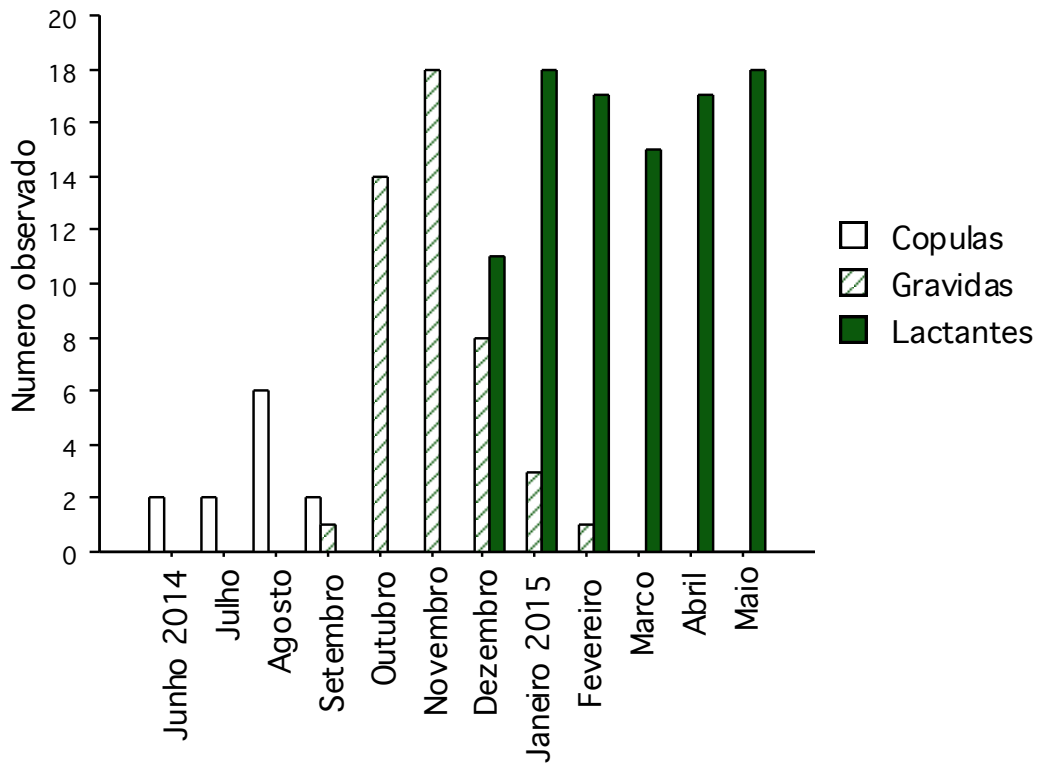


Figura 3: Distribuição de eventos reprodutivos em dois grupos de *Saimiri collinsi* (dados combinados) durante o ciclo de 2014-2015.

3. CAPÍTULO 2: EFEITOS DO STATUS REPRODUTIVO NA ECOLOGIA ALIMENTAR DE FÊMEAS DE MACACOS-DE-CHEIRO SILVESTRES, *SAIMIRI COLLINSI*, NA AMAZÔNIA ORIENTAL

(Artigo a ser submetido ao periódico *American Journal of Primatology*)

RESUMO

Primatas fêmeas podem apresentar diferentes estratégias comportamentais que refletem seus estágios reprodutivos. A lactação representa a fase de maior requerimento energético para as fêmeas. Dentro deste contexto, esperamos verificar se fêmeas de *Saimiri collinsi* em diferentes fases reprodutivas mostram diferenças significativas em sua ecologia alimentar. Para isto acompanhamos, via o método de amostra por animal focal, dois grupos silvestres de macacos-de-cheiro (*Saimiri collinsi*) no Pará, durante 12 meses (junho 2014 a maio 2015). Neste período, quantificamos o efeito do sexo (macho vs. fêmea) e das fases reprodutivas (acasalamento, gravidez e lactação) na frequência de atividades diárias, de dieta e vizinhos mais próximos. Obtivemos efeitos significativos do sexo e da fase reprodutiva na frequência de forrageio, com as fêmeas forrageando mais que machos na fase de gestação. Entre as fases reprodutivas, a frequência de forrageio das fêmeas foi mais alta na lactação, bem como a frequência de comportamentos sociais. As fêmeas consumiram mais insetos que os machos; entre as mesmas houve um efeito significativo da fase reprodutiva na quantidade de insetos e plantas consumidos. Estes dados sugerem que a reprodução de fêmeas *Saimiri* é bastante onerosa, e não somente na fase da lactação. Portanto, suas estratégias comportamentais são fundamentais para reduzir os déficits energéticos sofridos.

Palavras-chave: forrageio; custos reprodutivos; diferenças sexuais.

ABSTRACT

Female primates may follow different behavioral strategies that reflect their reproductive state. Lactation represents the most energetically costly for females. In this study, we examined whether female squirrel monkeys in different reproductive phases showed significant differences in their foraging ecology. We sampled two wild groups of squirrel monkeys (*Saimiri collinsi*) using the focal animal method, during 12 months (June 2014 to May 2015). During this time, we quantified the effect of sex (females vs. males) and of reproductive state (mating, gestation and lactation) on activity budgets, dietary composition and nearest neighbors. We found significant effects of both sex and reproductive phase on time spent foraging, with females foraging more than males during the gestation phase. Among reproductive phases, more time was spent on foraging and social behaviors during lactation. Females consumed more insects than did males; among females, time spent eating prey and fruit varied according to reproductive state. These data suggest that reproduction is a very costly activity for female *Saimiri*, and not only during lactation. Therefore, adopting the appropriate behavioral strategies is essential to reduce energetic deficits in females.

Keywords: foraging; reproductive energetics; sex differences

3.1 INTRODUÇÃO

Em muitas espécies de primatas, como em outros mamíferos, os machos e as fêmeas seguem diferentes estratégias de forrageamento e alimentação. Quando presentes, tais diferenças podem se manifestar na dieta, tempo dedicado ao forrageio, tempo dedicado ao descanso e eficiência de forrageio (FRAGASZY, 1986; ROSE, 1994; VASEY, 2005). Por exemplo, machos adultos em *Cebus olivaceus* passam menos tempo forrageando e mais tempo descansando comparado a fêmeas (FRAGASZY, 1990). Além disso, as fêmeas podem passar mais tempo alimentando-se que os machos (BOINSKI, 1988; VASEY, 2005), e comendo itens mais energeticamente ricos (SAUTHER, 1998). As diferenças intersexuais no investimento reprodutivo muitas vezes explicam diferenças sexuais na ecologia de forrageio, como tempo gasto em forrageio comparado com demais atividades (GAUTIER-HION, 1980; HEMINGWAY, 1999; VASEY, 2005). Isto ocorre porque o recurso limitante para primatas fêmeas é a aquisição de alimentos de alta qualidade, dado seu investimento reprodutivo (TRIVERS, 1972). Por meio do consumo de alimentos de qualidade, ricos em nutrientes e energia, as fêmeas podem maximizar seu *fitness*. E, ao contrário dos machos, as fêmeas têm que arcar com os altos custos energéticos da gestação, lactação e cuidado/transporte de infantes.

As fêmeas podem individualmente seguir diferentes estratégias comportamentais, dependendo de seu status reprodutivo (lactante, gestante, não-reprodutiva). Tanto a distribuição de recursos alimentares no ambiente como a fase reprodutiva muitas vezes determinam os padrões de alimentação das fêmeas, como seu orçamento de atividades (VASEY, 2005). A lactação é considerada a atividade reprodutiva mais “cara” para primatas fêmeas (POND, 1977; ALTMANN, 1980; WEINER, 1989), às vezes coincidindo com o período de maior disponibilidade de frutos no habitat (BOINSKI, 1988; VASEY, 2005). Em diversas espécies de mamíferos, fêmeas lactantes passam mais tempo forrageando que fêmeas não-lactantes, como foca-comum, *Phoca vitulina* (BOWEN ET AL., 2001), esquilos, *Spermophilus columbianus* (MACWHIRTER, 1991) e carneiros selvagens, *Ovis canadensis* (RUCKSTUHL E FESTA-BIANCHET, 1998). Em primatas, também, vários estudos têm demonstrado que fêmeas lactantes passam uma proporção maior do seu tempo se alimentando, comparadas com fêmeas não-lactantes (ALTMANN, 1980; SAUTHER, 1994; KOENIG ET AL., 1997). Em outros casos, as fêmeas lactantes consomem uma maior quantidade de alimento (TARNAUD, 2006), alimentam-se de maneira mais eficiente

(MACCABE E FEDIGAN, 2007), ou obtêm mais energia ou proteína (HERRERA E HEYMANN, 2004; MACCABE E FEDIGAN, 2007; SERIO-SILVA ET AL., 1999). Em alguns primatas, como babuínos, os custos energéticos das fêmeas aumentam à medida que o infante cresce e portanto estas passam mais tempo forrageando na segunda metade do período de lactação (DUNBAR ET AL., 2002). Já em outras espécies, as fêmeas no início de sua lactação maximizam sua obtenção de energia (TARNAUD, 2006; MACCABE E FEDIGAN, 2007).

Os macacos-de-cheiro (*Saimiri*), além de apresentarem reprodução altamente sazonal (DI BITTETI AND JANSON, 2000; ver capítulo 1), apresentam alto investimento materno (TARDIF, 1994; GARBER E LEIGH, 1997). O período de gestação de *Saimiri* (5 meses; MITCHELL, 1990; STONE, 2006) é considerado longo (HARTWIG, 1996). Além disso, apesar de produzirem somente um infante por evento reprodutivo, as taxas de crescimento pre-natal de *Saimiri* são altas comparadas aos calitriquídeos, os quais produzem gêmeos (ROSS, 1991; HARTWIG, 1996; GARBER AND LEIGH, 1997). Em consequência, os filhotes de *Saimiri* nascem bem desenvolvidos (16 a 20% do peso da mãe ao nascer; ELIAS, 1977; KAACK, 1979; STONE, dados de captura não publicados). Além disso, o cérebro dos filhotes de *Saimiri* desenvolve-se rapidamente, atingindo 96% de seu tamanho nos primeiros dois meses de vida (GARBER E LEIGH, 1997; LEIGH, 2004). Estudos em cativeiro também mostram que o leite materno de *Saimiri* é bastante alto em energia e gordura, comparado ao leite de outros primatas (MILLIGAN ET AL., 2008).

Por serem onívoros (comem frutas, flores e invertebrados; JANSON E BOINSKI, 1992), passarem a maioria do dia forrageando (STONE, 2007a), apresentarem reprodução sazonal e altos custos reprodutivos, os macacos-de-cheiro tornam-se um bom modelo para investigar as estratégias comportamentais seguidas por fêmeas em diferentes estados reprodutivos. Sabemos que em pelo menos uma espécie de *Saimiri* (*Saimiri oerstedii*) as fêmeas forrageiam e se alimentam mais que machos, os quais passam mais tempo em vigilância contra predadores (BOINSKI, 1988). No presente estudo, prevemos que fêmeas em diferentes fases reprodutivas mostrem diferenças significativas em sua ecologia alimentar. Especificamente, esperamos que durante os períodos de gravidez e lactação, as fêmeas apresentem estratégias comportamentais que as ajudem a arcar com o custo adicional da reprodução. As seguintes variáveis são examinadas em diferentes fases reprodutivas, e também comparadas entre machos e fêmeas: a) orçamento de

atividades (especialmente tempo gasto em forrageio e em descanso), b) eficiência de forrageio, c) dieta. Também examinamos o padrão de associação das fêmeas com outras classes sexo-etárias durante o ano, a fim de avaliar se este se modifica de acordo com a fase reprodutiva.

3.2 MATERIAIS E MÉTODOS

3.2.1 Área de estudo

O estudo foi realizado na Vila Ananim, no município de Peixe Boi, localizado 150 km a leste de Belém, Pará (01° 11' S, 47° 19' W). O sítio é constituído por propriedades privadas de florestas de terra firme que incluem floresta primária e secundária (cerca de 800 ha). A precipitação é altamente sazonal, com uma estação chuvosa de janeiro a junho e uma estação seca de julho a dezembro (STONE, 2007a; ver capítulo 1). O acasalamento (2 meses) e a gestação (5 meses) ocorrem na estação seca, enquanto que os nascimentos, lactação e desmame ocorrem na estação chuvosa.

3.2.2 Grupos de estudo

O grupo A vive em 120 ha e contém 46 indivíduos. O grupo B vive em 150 ha e contém 50 indivíduos. A composição aproximada dos grupos é de: 10 machos adultos, 16-20 fêmeas adultas e 20 juvenis e infantes. Desde 2012, capturas para marcação individual dos macacos têm ocorrido nos dois grupos sociais (STONE ET AL., 2015). No início da pesquisa, três indivíduos estavam individualmente reconhecidos no Grupo A, e 13 indivíduos estavam individualmente reconhecidos no Grupo B. Ao final da captura de novembro 2014, sete animais eram reconhecíveis no Grupo A e 16 no Grupo B. Os machos adultos (> 5 anos) são facilmente distinguíveis das fêmeas adultas por seu tamanho maior, testículos visíveis e cabeça achatada. As fêmeas adultas (> 3 anos) podem ser distinguidas das fêmeas juvenis por terem costeletas mais escuras e terem mamilos visíveis.

A dieta destes primatas é insetívora-frugívora, com aproximadamente 75% do tempo de forrageio sendo dedicado a insetos (STONE, 2007a). As frutas consumidas pelos macacos neste sítio variam desde frutos pequenos (ex. *Lacistema pubescens*) até frutas maiores (ex. *Cecropia* sp).

3.2.3 Coleta de dados comportamentais

Dados comportamentais foram coletados ao longo de 600 horas de observação. Cada um dos dois grupos sociais foi acompanhado e monitorado por um período mínimo de cinco dias por mês (6:00-15:00 horas), desde junho 2014 até maio de 2015. Os grupos foram monitorados por um assistente de campo nos demais dias do mês (apenas para coleta de dados referentes à dieta e ao nascimento de filhotes). No mês de novembro, os grupos não foram acompanhados devido ao procedimento anual de captura (STONE ET AL. 2015). Para a coleta de dados ao longo do ano, as fêmeas adultas foram divididas em três categorias de acordo com seu estado reprodutivo: fêmeas não-reprodutivas (não grávidas e não lactantes, mas possivelmente acasalando); fêmeas grávidas e fêmeas lactantes. Categorizamos as fêmeas baseado em observações visuais. Após aproximadamente seis a oito semanas de gestação, as fêmeas *Saimiri* apresentam o abdômen destendido, e podemos inferir que há gravidez.

Durante o acompanhamento diário dos grupos, dados foram coletados com um gravador de voz. Usamos o método de amostra por animal focal (ALTMANN, 1974) para quantificar os orçamentos de atividades e dieta dos machos e das fêmeas adultas. Cada indivíduo focalizado foi seguido por um período mínimo de quatro minutos e máximo de 10 minutos, com sua atividade (Tabela 1) e vizinho mais próximo em um raio de 5m (fêmea, macho, juvenil ou sozinho) registrados em intervalos de 1 minuto. Isso nos permitiu criar orçamentos de atividades de animais focais em cada categoria, além de permitir o cálculo da eficiência de forrageio, e a identificação de itens específicos na dieta (flores, frutos e insetos). Todas as espécies de plantas ingeridas pelos macacos durante o estudo foram coletadas e identificadas pelos especialistas do herbário do Museu Paraense Emílio Goeldi, onde estão depositadas.

3.2.4 Análise de dados

Utilizamos testes ANOVA para analisar o efeito do sexo (macho x fêmea) e das fases reprodutivas (acasalamento, gravidez e lactação) na frequência de atividades diárias e de vizinhos mais próximos. Observações instantâneas dentro de cada amostra focal não são estatisticamente independentes. Sendo assim, consideramos cada amostra focal (e não cada registro individual) como um dado. “Atividade” e “vizinho mais próximo” foram convertidos em variáveis

quantitativas como a proporção de registros em que o animal estava realizando uma atividade/tinham um vizinho dentro da amostra focal (BOINSKI, 1988; FRAGASZY 1990; STONE 2007b). A proporção de registros de “alimentação” divididos por registros de “forrageio” foi calculado a cada mês para gerar a eficiência de forrageio (STONE, 2007b). Os dados foram transformados (SULLIVAN, 1988; CHILDRESS AND LUNG, 2003) para atender às condições paramétricas. Todos os testes foram “two-tailed” e os dados são apresentados como a média \pm SE. Todos os testes foram rodados no software Statiew, com nível de significância de $p < 0.05$.

3.3 RESULTADOS

3.3.1 Orçamento de atividades

Examinamos o efeito do sexo do animal focal em sua frequência de atividades, durante cada fase reprodutiva do ano. Esses resultados estão apresentados na Figura 1. Na estação de acasalamento, as fêmeas se deslocaram mais que os machos ($t_{135}=2.63$, $p=0.009$) mas passaram menos tempo em atividades sociais ($t_{135}=-3.51$, $p=0.006$). Durante a fase de gestação, as fêmeas forragearam mais ($t_{163}=2.36$, $p=0.01$) e descansaram menos ($t_{163}=-3.65$, $p=0.003$) que os machos. Durante a fase de nascimentos/lactação, as fêmeas descansaram menos ($t_{526}=-3.61$, $p=0.003$) mas passaram mais tempo em atividades sociais ($t_{526}=1.93$, $p=0.05$), quando comparadas aos machos. Não houve efeito do sexo na frequência de alimentação em nenhuma fase do ano ($t_{828}=-0.98$, $p=0.92$). Além disso, não houve diferença entre machos e fêmeas em sua eficiência de forrageio ($t_{681}=-1.45$, $p=0.14$).

A seguir, utilizamos somente as amostras focais de fêmeas para examinar quaisquer diferenças no orçamento de atividades durante of ciclo reprodutivo (acasalamento, gestação, lactação), utilizando ANOVA (Figura 2). O tempo gasto em forrageio variou durante o ano ($F_2=1.60$, $p<0.0001$), sendo mais alto nas fases de gestação e lactação (post-hoc Fisher’s test: $p=0.004$ e $p=0.001$). Não houve efeito do status reprodutivo na proporção de tempo gasto em

alimentação ($F_2=1.51$, $p=0.22$). Houve variação no tempo gasto em descanso ($F_2=21.35$, $p<0.0001$); as fêmeas descansaram mais no acasalamento (post-hoc Fisher's test: $p<0.0001$). O tempo gasto em deslocamento também variou durante o ano ($F_2=21.09$, $p<0.0001$), com as fêmeas se deslocando menos durante a lactação (post-hoc Fisher's test: $p <0.0001$). Interações sociais foram mais comuns na lactação, comparado a outras fases ($F_2=5.19$, $p<0.006$). A eficiência de forrageio das fêmeas não variou de acordo com seu status reprodutivo ($F_2=0.47$, $p=0.95$).

3.3.2 Dieta

A Tabela 2 mostra a proporção de registros de forrageio e alimentação por insetos, frutas e flores, de acordo com a fase reprodutiva e o sexo dos animais focais. Em todas as épocas do ano, as fêmeas consumiram mais insetos que os machos ($\chi^2= 17.9$, $df=1$, $p<0.0001$). Observamos 29 registros de fêmeas consumindo flores (geralmente flores de *Passiflora glandulosa*, *Tapirira guianensis*, *Inga stipularis* dc. e um cipó não-identificado), enquanto que apenas seis registros foram obtidos para os machos. Para as fêmeas, houve um efeito significativo da fase reprodutiva na quantidade de insetos e plantas (frutos e flores) consumidas ($\chi^2= 10,0$, $df=1$, $p=0,006$). Não encontramos este efeito nos machos ($\chi^2= 5,8$, $df=1$, $p=0,06$). Os macacos consumiram um total de 39 espécies de plantas durante os 12 meses (Tabela 3). As fêmeas comeram mais espécies de plantas que os machos (21 vs. 10). Durante a lactação, as fêmeas consumiram uma variedade maior de espécies de frutos e flores (8 vs. 5).

3.3.3 Vizinhos mais próximos

Examinamos o efeito do sexo no orçamento de vizinhos mais próximos, em diferentes épocas reprodutivas. Esses resultados estão apresentados na Figura 3. Durante o acasalamento, comparado aos machos, as fêmeas passaram mais tempo próximas a machos ($t_{134}=3.67$, $p=0.0003$) e menos tempo próximas a outras fêmeas ($t_{135}=-2.46$, $p=0.01$). Durante a gestação, as fêmeas passaram menos tempo próximas a machos ($t_{163}=-2.03$, $p=0.04$). Durante a fase de nascimento/lactação, as fêmeas passaram menos tempo com machos ($t_{526}=-7.56$, $p<0.0001$) e mais tempo com outras fêmeas ($t_{526}=5.99$, $p<0.0001$). Comparado a fêmeas, nesta fase os machos passaram mais tempo sozinhos ($t_{526}=-2.24$, $p=0.02$).

Em seguida, utilizamos somente as amostras focais de fêmeas para examinar quaisquer diferenças no orçamento de vizinhos mais próximos durante o ciclo reprodutivo (acasalamento, gestação, lactação), utilizando ANOVA (Figura 4). O status reprodutivo afetou o tempo próximo a machos adultos ($F_2=27.38$, $p<0.0001$): as fêmeas ficaram próximas a machos durante o acasalamento (post-hoc Fisher's test: $p<0.0001$). O tempo próximo a outras fêmeas também variou durante o ano ($F_2=11.51$, $p<0.0001$): as fêmeas passaram menos tempo com outras fêmeas durante o acasalamento (post-hoc Fisher's test: $p<0.0001$). O tempo gasto sozinhas também variou ($F_2=7.71$, $p=0.0005$), e as fêmeas passaram mais tempo sozinhas durante a gestação do que durante a lactação (post-hoc Fisher's test: $p=0.0002$). Não houve diferença no tempo próximo a juvenis ($F_2=2.89$, $p=0.06$).

3.4 DISCUSSÃO

Vários estudos têm encontrado variações durante o ano no orçamento de atividades e na ecologia alimentar de primatas fêmeas. Presume-se que tais variações temporais sejam

consequências dos custos de gravidez e de lactação, ambas fases energeticamente caras (CLUTTON-BROCK, 1977; ALTMANN, 1980). Neste estudo, examinamos diversos aspectos da ecologia alimentar e comportamentos gerais de *Saimiri collinsi*, com respeito ao sexo dos indivíduos (machos x fêmeas) e ao período reprodutivo das fêmeas (acasalamento, gravidez, lactação). Como previsto, as fêmeas em diferentes fases reprodutivas mostraram diferenças significativas em sua ecologia alimentar e comportamentos. Machos e fêmeas também diferiram em vários aspectos de seu comportamento.

Verificamos que as fêmeas grávidas forragearam mais que os machos, quando observados dentro do mesmo período de tempo. As fêmeas adotaram estratégias para o acúmulo de energia (através do aumento na busca por alimento, por exemplo) durante a gestação para contornar os déficits energéticos que são vividos durante esta fase. Outros estudos em primatas (e.g. ALTMANN, 1980; MCCABE E FEDIGAN, 1997) não demonstraram um aumento de forrageamento durante a fase de gestação, mas somente durante a lactação. Porém, especialmente no gênero *Saimiri*, a gestação é uma fase de alto custo energético (GARBER E LEIGH, 1997). Uma explicação alternativa para o aumento de forrageio observado durante a gestação é que esta ocorre na estação seca, quando há uma escassez de frutos no ambiente (ver capítulo 1; STONE, 2007a). Assim, a busca por insetos preenche a maior parte do orçamento de atividades dos grupos na estação seca (STONE, 2007a). Os machos neste estudo, porém, não aumentaram sua frequência de forrageio na estação seca, sugerindo que o custo da gestação é o fator que leva as fêmeas a forragearem mais nesta época. Na busca por insetos, as fêmeas gestantes também passaram mais tempo sozinhas. Esse padrão corrobora o encontrado por Stone (2007b), que verificou que durante o forrageio por insetos a presença de outro indivíduo próximo é menos provável. Tal padrão difere do consumo por frutas, em que o grupo apresenta-se mais coeso, com indivíduos mais próximos um ao outro, especialmente quando forrageiam na palmeira *Attalea maripa* (STONE, 2004).

Durante a lactação, a necessidade energética das fêmeas consiste em obter energia para si, e para manter seu filhote (produção de leite e transporte do infante). Neste estudo, as lactantes forragearam mais, se deslocaram menos e foram mais sociáveis. Este aumento de forrageio provavelmente relaciona-se com o seu intenso requerimento por energia, característico desta fase (POND, 1977), e funciona como uma estratégia comportamental para tentar manter seu equilíbrio metabólico na lactação. A mesma tática não é vista em todos os primatas. Por exemplo, Rose

(1994) estudando fêmeas *Cebus capucinus*, constatou que as fêmeas grávidas e lactantes forragearam menos que as cíclicas, talvez como uma estratégia de conservação de energia. Uma estratégia diferente foi encontrada por MacCabe e Fedigan (2007) também para *C. capucinus* lactantes: o tempo gasto em forrageio não aumentou, mas as taxas de ingestão de frutos e insetos foram mais altas. Dunbar et al. (2002) verificaram que no babuíno *Theropitecus gelada*, as fêmeas forragearam mais durante a fase do desmame, e não durante o pico da lactação como vimos em nosso estudo.

Nos macacos-de-cheiro, como estratégia para resgatar energia, as fêmeas reduziram atividades como deslocamento, visto que seria bastante dispendioso carregar os filhotes em grandes percursos. Os filhotes de *Saimiri* nascem grandes relativamente comparados à mãe (ELIAS, 1977) e crescem rapidamente nos três primeiros meses (GARBER E LEIGH, 1997). Para nossa surpresa, constatamos que, mesmo reduzindo o deslocamento, o tempo de descanso das fêmeas não aumentou. Provavelmente, o tempo que seria gasto em descanso e/ou deslocamento foi canalizado para procura de alimento e para interações sociais. Entre babuínos, fêmeas lactantes também aumentam o tempo de alimentação ao custo de repouso (DUNBAR E DUNBAR, 1988). Além do tempo gasto em busca por alimento, podemos especular que alguma parte do dia das fêmeas *Saimiri* foi utilizada em vigilância contra predadores. A mortalidade infantil causada por aves de rapina chegou a 50% em uma população de *S. oerstedii* na Costa Rica (BOINSKI, 1987). A ameaça de predadores pode atuar como uma restrição adicional sobre as atividades das fêmeas em lactação, como tem sido relatado em outros primatas (BARRETT ET AL., 2006).

As fêmeas são mais vigilantes durante o aleitamento e fêmeas vigilantes ficam geralmente estacionárias durante a vigilância de seus arredores. Stone (no prelo) também verificou que as fêmeas de *S. collinsi* forrageiam mais em palmeiras do que os machos, provavelmente porque as palmeiras oferecem mais proteção contra predadores. Finalmente, além da vigilância, fêmeas *Saimiri* apresentaram comportamento característico em auxiliar uma às outras no cuidado com a prole, como por exemplo carregando os filhotes. Pudemos observar em diversas ocasiões fêmeas que não tinham filhotes transportando filhotes de outras fêmeas, assim como visto em cativeiro para esta espécie (PINHEIRO, 2015).

Na lactação, a variedade de frutos e flores consumidos pelas fêmeas foi maior do que nas outras fases (MCCABE E FEDIGAN, 2007), em macacos vervet (*Chlorocebus aethiops*: LEE, 1987) e em chimpanzés (*Pan troglodytes*; MURRAY ET AL., 2009). Isto demonstra que a lactação é o período em que as primatas fêmeas provavelmente enfrentam as mais altas demandas energéticas (DIAS ET AL., 2011). Por outro lado, a maximização da ingestão por proteínas pelas lactantes também foi observada em guaribas (*Alouatta palliata*: SERIO-SILVA ET AL., 1999; *Alouatta pigra*: DIAS ET AL., 2011) e em zogue-zogues (*Callicebus cupreus*; HERRERA E HEYMANN, 2004).

Finalmente, a partir dos resultados é possível inferir que nem os machos e nem as fêmeas mantêm o consumo de nutrientes de forma constante durante o ano. Cada sexo adota um orçamento de atividade que visa contornar a escassez de recursos e reduzir seus requisitos energéticos. Porém, observamos diferenças marcantes entre os sexos em seus padrões de atividades e comportamentos, provavelmente como consequência de diferenças nos custos reprodutivos (conforme já discutido), mas também do dimorfismo sexual e de seus papéis sociais dentro dos grupos. De fato, variações entre os sexos muitas vezes são mais óbvias que variações entre indivíduos de diferentes classes etárias em primatas (AGOSTINI E VISALBERGHI, 2005). Por exemplo, em *S. collinisi*, os machos foram mais sociais que as fêmeas na fase de acasalamento, já que neste período os machos investem bastante tempo e energia aproximando-se de fêmeas, além do aumento no contato competitivo com outros machos (STONE, 2014). Já na lactação, as fêmeas foram mais sociais que os machos, enquanto que estes permaneceram na periferia do grupo, com pouca interação com fêmeas e juvenis (STONE, 2004). As fêmeas também apresentaram uma variação na dieta maior do que os machos. Comeram mais insetos, flores e espécies diferentes de plantas, especialmente nas fases de nascimento e lactação. Isso sugere que as fêmeas buscam alimentos de mais alta qualidade (alimentos ricos em energia e nutrientes) que os machos, visto que sua demanda energética é maior. Conjuntamente, os dados deste estudo sugerem que as fêmeas seguem diferentes estratégias comportamentais que os machos, especialmente durante as épocas de gravidez e lactação. Sendo assim, as fêmeas comportam-se como maximizadoras de tempo gasto na alimentação, enquanto que os machos dedicam mais tempo a outras atividades, o que é especialmente importante na fase de acasalamento (SCHOENER, 1971). Sabemos que durante a fase de acasalamento, os machos passam menos tempo forrageando e alimentando-se que em

outras épocas do ano (STONE, 2014). Em conclusão, o presente estudo demonstra que diferenças sexuais em estratégias de forrageio ocorrem em *Saimiri collinsi*, bem como diferenças entre as fêmeas durante suas diferentes fases reprodutivas ao longo do ano.

3.5 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AGOSTINI, I.; VISALBERGHI, E. Social influences on the acquisition of sex-typical foraging patterns by juveniles in a group of wild tufted capuchin monkeys (*Cebus nigritus*). *American Journal of Primatology* 65: 335-351. 2005.

ALTMANN, J. Observational study of behaviour: sampling methods. *Behaviour* 49: 227–267. 1974.

ALTMANN, J. Baboon mothers and infants. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press. 1980.

BARRETT, L.; HALLIDAY, J.; HENZI, S. P. The ecology of motherhood: the structuring of lactation costs by chacma baboons. *Journal of Animal Ecology* 75: 875–886. 2006.

BOINSKI, S. Birth synchrony in squirrel monkeys (*Saimiri oerstedii*): a strategy to reduce neonatal predation. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 21: 393-400. 1987.

BOINSKI, S. Sex differences in the foraging behavior of squirrel monkeys. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 23:177-186. 1988.

BOWEN, W. D.; IVERSON, S. J.; BONESS D. J.; OFTEDAL, O. T. Foraging effort, food intake and lactation performance depend on maternal mass in a small phocid seal. *Functional Ecology* 15: 325–334. 2001.

CHILDRESS, M. J.; LUNG, M. A. Predation risk, gender and the group size effect: does elk vigilance depend upon the behaviour of conspecifics? *Animal Behaviour* 66: 389-398. 2003.

CLUTTON-BROCK, T. H.; ALBON, S. D.; GUINNESS, F. E. Fitness costs of gestation and lactation in wild mammals. *Nature* 337: 260–262. 1989.

DIAS, P.A.D.; RANGEL-NEGRIN, A.; CANALES-ESPINOSA, D. A. Effects of lactation on the time-budgets and foraging patterns of female black howlers (*Alouatta pigra*). *American Journal of Physical Anthropology* 145: 137-146. 2011.

DI BITETTI, M.; JANSON, C.H. When will the stork arrive? Patterns of birth seasonality in Neotropical primates. *American Journal of Primatology* 50:109-130. 2000.

DUNBAR, R. I. M.; DUNBAR, P. Maternal time budgets of gelada baboons. *Animal Behaviour* 36: 970–980. 1988.

DUNBAR, R. I. M.; HANNAH-STEWART, L.; DUNBAR, P. Forage quality and the costs of lactation for female gelada baboons. *Animal Behaviour* 64: 801–805. 2002.

ELIAS, M. F. Relative maturity of *Cebus* and squirrel monkeys at birth and during infancy. *Developmental Psychobiology* 10: 519-528. 1977.

- FRAGASZY, D. Sex and age differences in the organization of behaviour in wedge-capped capuchins, *Cebus olivaceus*. Behavioural Ecology 1: 81–94. 1990.
- FRAGASZY, D. Time budgets and foraging behaviour in wedge-capped capuchins (*Cebus olivaceus*): Age and sex differences. In Taub, D.M and Kung, F.A. (Eds.), Current perspectives in primate social dynamics New York: Van Nostrand Reinhold. pp. 159–174. 1986.
- GARBER, P.A.; LEIGH SR. Ontogenetic variation in smallbodied New World primates: implications for patterns of reproduction and infant care. Folia Primatologica 68:1–22. 1997.
- GAUTIER-HION, A. Seasonal variation of diet related to species and sex in a community of Cercopithecus monkeys. Journal of Animal Ecology 49: 237-269. 1980.
- HARTWIG, W.C. Perinatal life history traits in New World monkeys. American Journal of Primatology 40:99–130. 1996.
- HEMINGWAY, C.A. Time budgets and foraging in a Malagasy primate: do sex differences reflect reproductive condition and female dominance? Behavioral Ecology and Sociobiology 45: 311-322. 1999.
- HERRERA, E.; HEYMANN, E. Does mom need more protein? Preliminary observations on differences in diet composition in a pair of red titi monkeys (*Callicebus cupreus*). Folia Primatologica 75: 150–153. 2004.
- JANSON, C. H.; BOINSKI, S. Morphological and behavioral adaptations for foraging in generalist primates: the case of the Cebines. American Journal of Physical Anthropology 88: 483-498. 1992.
- KAACK, B.; WALKER, L.; BRIZZEE, K. R. The growth and development of the squirrel monkey, *Saimiri sciureus*. Growth 43: 116-135. 1979.
- KOENIG, A.; BORRIES, C.; CHALISE, M. K.; WINKLER, P. Ecology, nutrition, and timing of reproductive events in an Asian primate, the Hanuman langur (*Presbytis entellus*). Journal of Zoology 243: 215–235. 1997.
- LEE, P. Nutrition, fertility, and maternal investment in primates. Journal of Zoology 213:409–422. 1987.
- LEIGH, S.R. Brain growth, life history and cognition in primate and human evolution. American Journal of Primatology 62: 139–164. 2004.
- MACCABE, G. M.; FEDIGAN, L. M. Effects of reproductive status on energy intake, ingestion rates, and dietary composition of female *Cebus capucinus* at Santa Rosa, Costa Rica. International Journal of Primatology 28: 837–851. 2007.

- MACWHIRTER, R. B. Effects of reproduction on activity and foraging behaviour of adult female Columbian ground squirrels. *Canadian Journal of Zoology* 69: 2209- 2216. 1991.
- MLLIGAN, L.A.; GIBSON, S.V.; WILLIAMS, L.E.; POWER, M.L. The composition of milk from Bolivian squirrel monkeys (*Saimiri boliviensis boliviensis*). *American Journal of Primatology* 70: 35-43. 2008.
- MITCHELL, C.L. The ecological basis for female social dominance: a behavioral study of the squirrel monkey (Ph.D. dissertation). Princeton University, Princeton, NJ. 1990.
- MURRAY, C. M.; LONSDORF, L. V.; EBERLY, L. E.; PUSEY, A. E. Reproductive energetics in free-living female chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*). *Behavioral Ecology* 20: 1211–1216. 2009.
- PINHEIRO, T.M. 2015. Sistema social do macaco-de-cheiro (*Saimiri collinsi*) em cativeiro. (Ph.D. dissertation). Universidade Federal do Pará, Belém. 2015.
- POND, C. M. The significance of lactation in the evolution of mammals. *Evolution* 31: 177–199. 1977.
- ROSE, L. M. Sex differences in diet and foraging behavior in white-faced capuchins (*Cebus capucinus*). *International Journal of Primatology* 15: 95–114. 1994.
- ROSS, C. 1991. Life history patterns on New World monkeys. *International Journal of Primatology* 12: 481-502.
- RUCKSTUHL, K. E.; FESTA-BIANCHET, M. Do reproductive status and lamb gender affect the foraging behavior of bighorn ewes? *Ethology* 104: 941-954. 1998.
- SAUTHER, M. L. Changes in the use of wild plant foods in free-ranging ring-tailed lemurs during lactation and pregnancy: some implications for hominid foraging strategies. In: ETKIN, N.L. (Ed). *Eating on the wild side: the pharmacologic, ecologic, and social implications of using noncultigens*. Tucson: University of Arizona Press. Pp. 240–246. 1994.
- SAUTHER, M. L. Interplay of phenology and reproduction in ring-tailed lemurs: implications for ring-tailed lemur conservation. *Folia Primatologica* 69:309–320. 1998.
- SCHOENER, T.W. Theory of feeding strategies. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2: 369-404. 1971.
- SERIO-SILVA, J. C.; HERNANDEZ-SALAZAR, L. T.; RICO-GRAY, V. Nutritional composition of the diet of *Alouatta palliata mexicana* females in different reproductive states. *Zoo Biology* 18: 507–513. 1999.

- STONE, A. Juvenile feeding ecology and life history in a neotropical primate, the squirrel monkey (*Saimiri sciureus*). 178 p. Tese (Doutorado em Biologia) – Program in Ecology and Evolutionary Biology, University of Illinois, Urbana-Champaign. 2004.
- STONE, A. I. Foraging ontogeny is not linked to delayed maturation in squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*). *Ethology* 112:105–115. 2006.
- STONE, A. I. Responses of squirrel monkeys to seasonal changes in food availability in an Eastern Amazonian rainforest. *American Journal of Primatology* 69: 142-157. 2007a.
- STONE, A. I. Ecological risk aversion and foraging behaviors of juvenile squirrel monkeys. *Ethology* 113: 782-792. 2007b.
- STONE, A.I. Is fatter sexier? Reproductive strategies of male squirrel monkeys. *International Journal of Primatology* 35: 628-642. 2014.
- STONE, A.I.; CASTRO, P.H.G.; MONTEIRO, F.O.B.; RUIVO, L.P; SILVA JUNIOR, J.S. A novel method for capturing and monitoring a small neotropical primate, the squirrel monkey (*Saimiri collinsi*). *American Journal of Primatology* 77: 239-245. 2015.
- SULLIVAN, K. A. Ontogeny of time budgets in yellow-eyes juncos: adaptation to ecological constraints. *Ecology* 69: 118-124. 1988.
- TARDIF, S. Relative energetic cost of infant care in small-bodied neotropical primates and its relation to infant-care patterns. *American Journal of Primatology* 34: 133-143. 1994.
- TARNAUD, L. Feeding behavior of lactating brown lemur females (*Eulemur Fulvus*) in Mayotte: influence of infant age and plant phenology. *American Journal of Primatology* 68: 966–977. 2006.
- TRIVERS, R. L. Parental investment and sexual selection. In: Campbell, B.G. (Ed.), *Sexual selection and the descent of man 1871-1971* (1 ed.). Chicago: Aldine Publishing Company. 1972.
- VASEY, N. Activity budgets and activity rhythms in red ruffed lemurs (*Varecia rubra*) on the Masoala Peninsula, Madagascar: Seasonality and reproductive energetics. *American Journal of Primatology* 66: 23–44. 2005.
- WEINER, J. Metabolic constraints to mammalian energy budgets. *Acta Theriologica* 34: 3–35. 1989.

3.6 TABELAS E FIGURAS

Tabela 1. Etograma com descrição das atividades comportamentais registradas em *Saimiri collinsi* durante amostras de animais focais.

Comportamento	Definição
Forrageio	Buscar ou manipular alimentos
Alimentação	Alimento na boca, mastigando ou ingerindo.
Deslocamento	Em movimento, sem que se caracterize outro comportamento
Descanso	Parado, inerte, sem que se caracterize outro comportamento
Social	Promovendo interações intraespecíficas (e.g. cópula, brincadeira, perseguição)

Tabela 2. Porcentagem de registros de forrageio e alimentação de machos e fêmeas *Saimiri collinsi*, de acordo com a fase reprodutiva do ano.

Item alimentar	Fêmeas (N=2310 observações)			Machos (N=908 observações)		
	Acasalamento	Gestação	Lactação	Acasalamento	Gestação	Lactação
Insetos	91.5%	85%	84.3%	73%	76%	73%
Frutas	8%	10.2%	15%	27%	24%	26.2%
Flores	0.5%	4.8%	0.7%	0%	0%	0.8%

Tabela 3. Lista de plantas consumidas por *Saimiri collinsi* no sitio de estudo Ananim entre junho 2014 e maio 2015. A parte consumida foi fruta madura, salvo quando outra parte estiver indicada.

Anacardiaceae

Mangifera indica

Tapirira guianensis (fruto e flor)

Thyrsodium paraense huber

Annonaceae

Rollinia exsucca

Xylopia aromatica

Apocynaceae

Lactema aculeata

Ambelania acida

Araliaceae

Schefflera morototoni

Arecaceae

Attalea maripa

Boraginaceae

Cordia exaltata

Burseraceae

Trattinnickia rhoifolia

Clusiaceae

Vismia guianensis

Symphonia globulifera (flor)

Fabaceae

Inga edulis mart

Inga stipuloris dc. (flor)

Humiriaceae

Sacoglottis guianensis bonth

Lacistemataceae

Lacistema pubescens

Lauraceae

Nectandra sp.

Leguminosae

Inga edulis

Inga fagifolia

Inga thibaudiana

Inga macrophyla

Inga alba

Inga sp.

Strypnodendron pulcherrimum

Malpigiaceae

Byrsonima amazonica

Melastomataceae

Miconia afinis

Moraceae

Cecropia obtusa

Maquira guianensis aubi

Passifloraceae

Passiflora glandulosa (flor)

Sapindaceae

Talisia longifolia

Cupania scrobiculata rich

Simaroubaceae

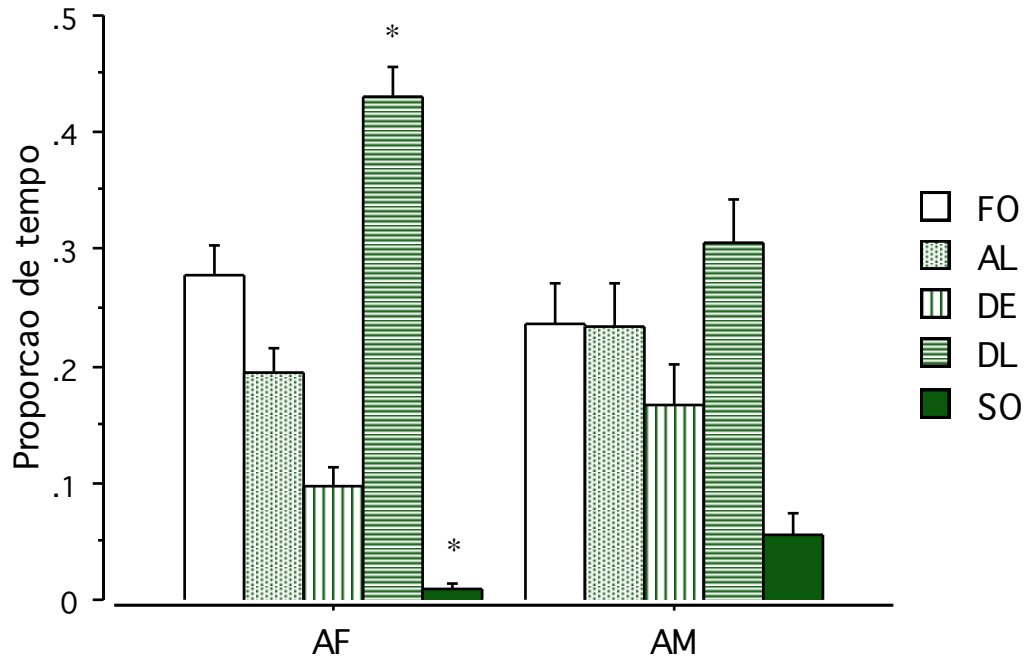
Simarouba amara aubi

Theophrasetaceae

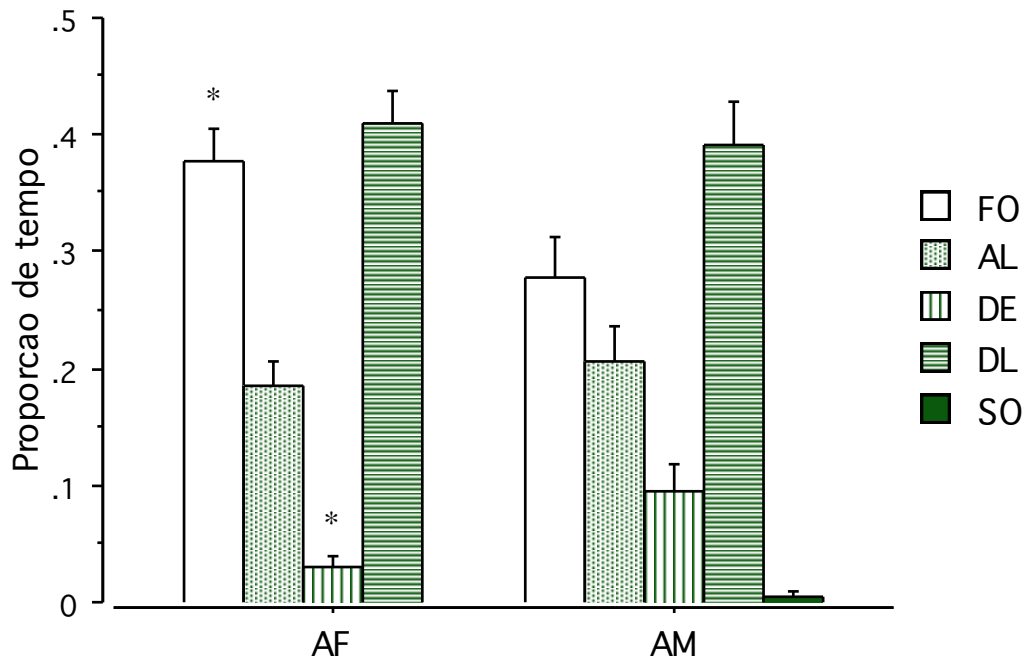
Clavija lancefolia

Mais cinco espécies não-indentificadas

1A)



B)



C)

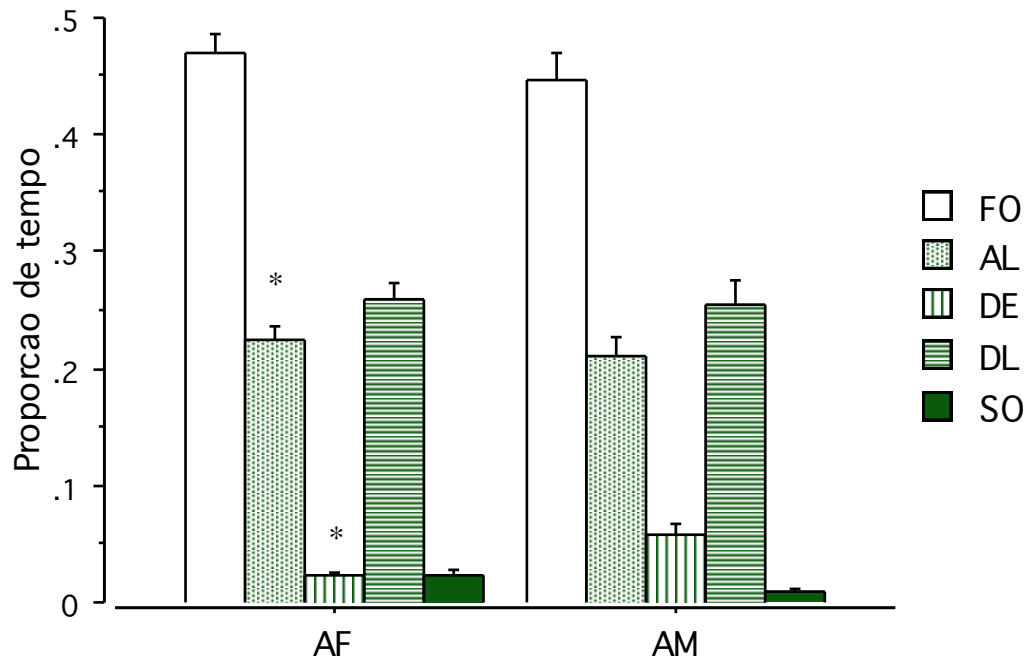


Figura 1: Orçamento de atividades de machos (AM) e fêmeas (AF) *Saimiri collinsi*, durante 12 meses. A) Fase de acasalamento; B) Fase de gestação; C) Fase de lactação.

FO=forrageio; AL=alimentação; DE=descanso; DL=deslocamento; SO=social.

2)

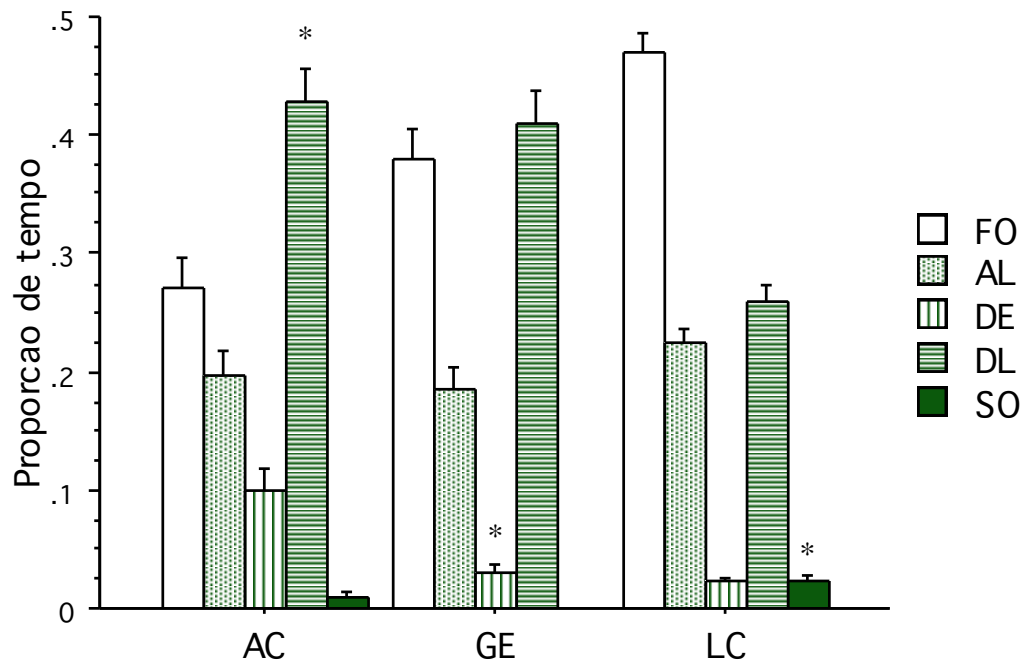
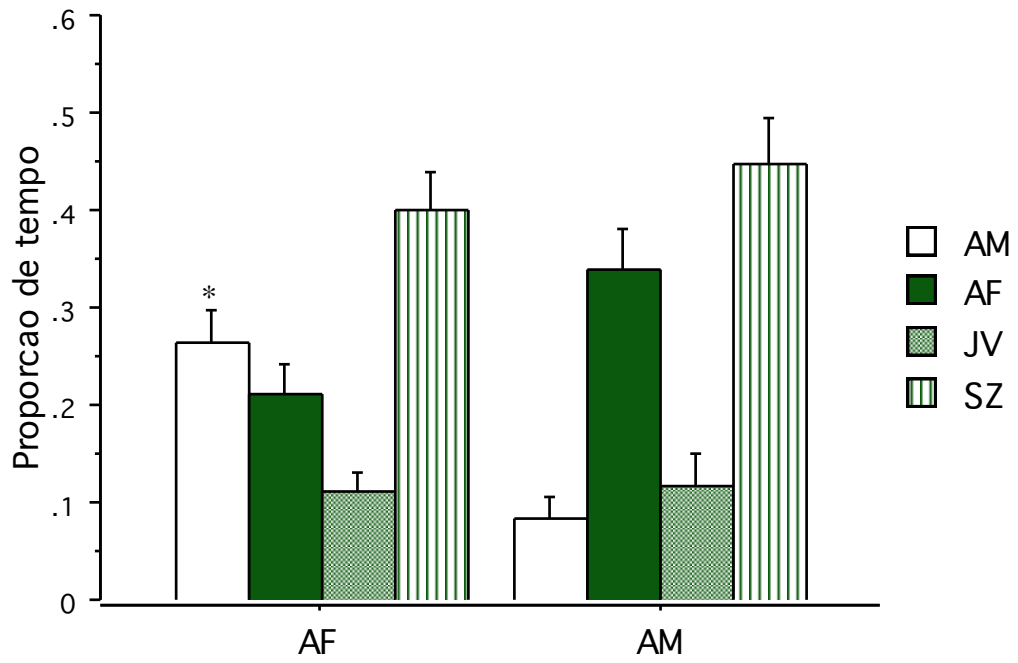
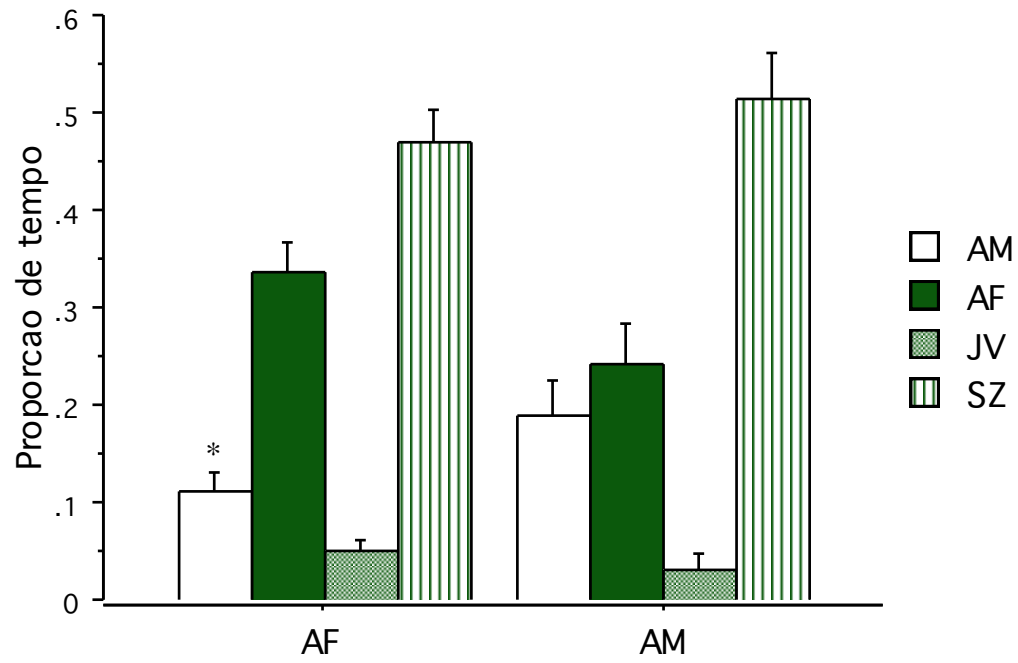


Figura 2. Orçamento de atividades de fêmeas *Saimiri collinsi*, de acordo com sua fase reprodutiva. AC= acasalamento; GE= gestação; LC=lactação.

3A)



B)



C)

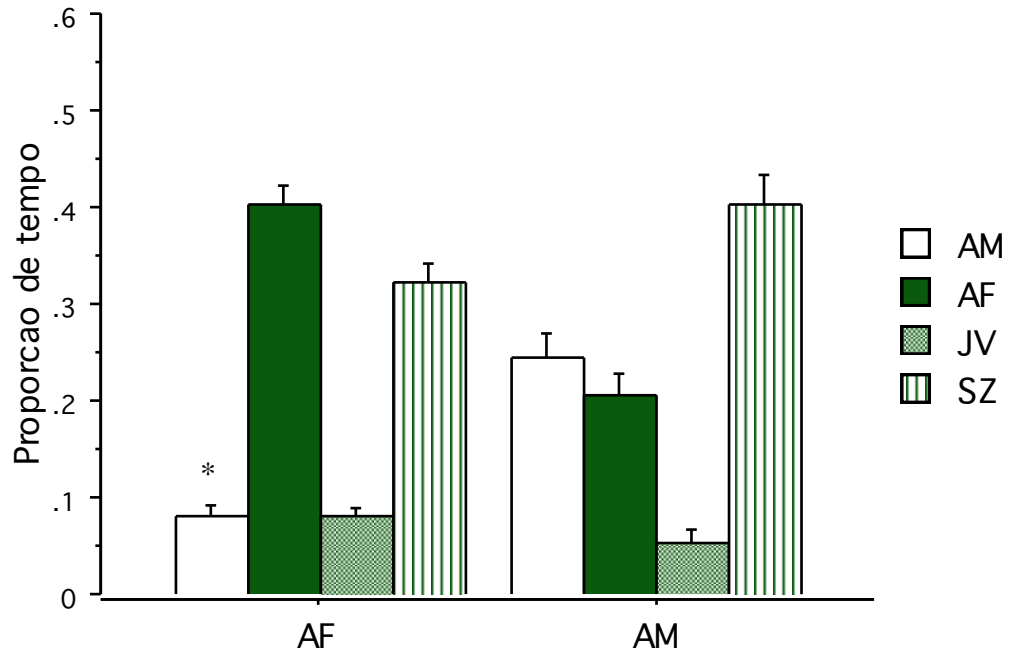


Figura 3: Orçamento de vizinhos mais próximos (em um raio de 5m) de machos (AM) e fêmeas (AF) *Saimiri collinsi*, durante 12 meses. A) Fase de acasalamento; B) Fase de gestação; C) Fase de lactação.

AM=macho adulto; AF=fêmea adulta; JV=juvenil; SZ= sozinho.

4)

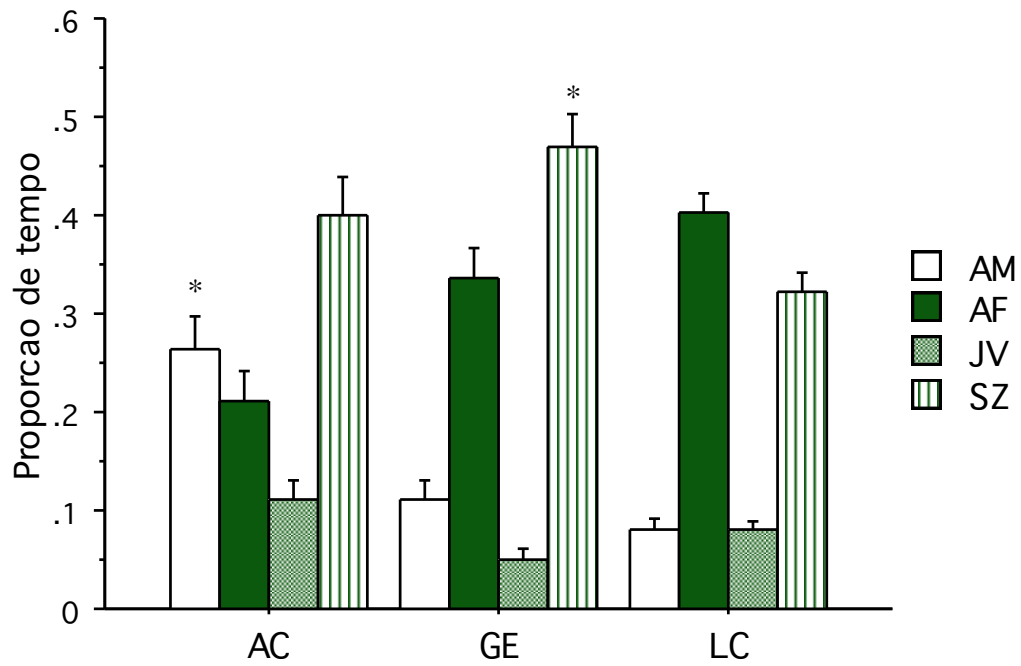


Figura 4. Orçamento de vizinhos mais próximos de fêmeas *Saimiri collinsi*, de acordo com sua fase reprodutiva. AC= acasalamento; GE= gestação; LC=lactação.

4. CONCLUSÕES GERAIS

Algo notório é o alto custo energético da reprodução para a espécie *Saimiri collinsi*, em especial as fêmeas responsáveis pela gestação, lactação, transporte, cuidado e vigilância de sua prole. Este custo é explicado ao verificar na literatura informações bionômicas da espécie. Como a gestação que além de consistir em período relativamente longo (5 meses) também apresenta como produto uma única cria. Sendo esta grande (16 a 20% do peso ao nascer) e com uma formação cerebral bastante avançada. A lactação, fase considerada crítica não somente para esta espécie de primata mas mamíferos em geral, também foi um estágio em que se constatou uma maior dedicação da fêmea para manter a si e ao filhote. Pelos custos reprodutivos estarem evidenciados em *Saimiri* foram detalhadas as estratégias utilizadas pelos mesmos pra superar tais obstáculos e assim cumprir seu papel de perpetuar a espécie.

A partir desta pesquisa entre os dois capítulos visualizamos estratégias que se complementam favorecendo a fêmea direta e indiretamente, ou seja não somente suprindo a sua necessidade energética como também resguardando sua cria. Ao investigar a sazonalidade reprodutiva descobre-se que esta pode ser vista como uma estratégia de maximização que permiti as espécies coincidirem fases importantes da sua reprodução com condições ambientais favoráveis.

Observou-se a sazonalidade bastante demarcada na espécie estudada e a disponibilidade de recursos no ambiente com influência adaptativa sobre a reprodução desta população de *S. collinsi*. E por sua vez os filhotes sendo beneficiados com o período de desmame coincidindo com o período de maior oferta de frutos. Uma estratégia interessante que possibilita uma “facilidade” para estes indivíduos em adquirir recursos, visto sua dificuldade em obter uma eficiência de forrageio equiparada aos adultos que já apresentam técnicas de forrageio ao seu favor. Além disto um aumento na população resulta em maior utilização de recursos, logo um ambiente provido de alimento beneficia a todos os indivíduos que dependem daquele habitat. Inclusive a fêmea que está saindo de uma fase dispendiosa como a lactação e necessita de um suporte energético adequado para sua manutenção.

Já estudando as fêmeas no segundo capítulo foi constatado a modificação do seu comportamento e ecologia nas fases reprodutivas mais onerosas para as mesmas. Estratégia agora que as beneficia diretamente. Quando comparadas aos machos na fase gestacional estas forragearam mais. O que demonstra que estas contam com estratégias para o acúmulo de energia (através do aumento na busca por alimento, por exemplo) durante a gestação para tamponar os déficits energéticos que são vividos durante a mesma e principalmente na lactação. Não somente quanto ao comportamento mais a sua dieta também refletiu variação maior que machos. Elas comeram mais insetos, flores e espécies de plantas. Isto nos permite afirmar que fêmeas buscam alimentos de mais alta qualidade (alimentos ricos em energia e nutrientes) que machos.

Quando as fêmeas foram comparadas entre suas diferentes fases reprodutivas o que se tem são diferenças significativas em sua ecologia. As lactantes forragearam mais, se deslocaram menos e foram mais sociáveis. Elas também em diferentes fases reprodutivas mostram diferenças significativas em sua ecologia: lactantes forragearam mais, se deslocaram menos e foram mais sociáveis.