

ANDRÉ LUIZ BARBOSA MENDES

Cooperação em Sagüis comuns *Callithrix jacchus*: Condições e Restrições

Tese apresentada à Universidade
Federal do Rio Grande do Norte para
obtenção do título de Doutor em
Psicobiologia.

Natal

2010

Livros Grátis

<http://www.livrosgratis.com.br>

Milhares de livros grátis para download.

ANDRÉ LUIZ BARBOSA MENDES

Cooperação em Sagüis *Callithrix jacchus*: Condições e Restrições

Tese apresentada à Universidade Federal do Rio Grande do Norte para obtenção do título de Doutor em Psicobiologia.

Orientadora: Renata G. Ferreira

Co-orientador: John F. Araújo

Natal

2010

Catálogo da Publicação na Fonte. UFRN / Biblioteca Setorial do Centro de Biociências

Mendes, André Luiz Barbosa.

Cooperação em Sagüis comuns *Callithrix jacchus*: condições e restrições / André Luiz Barbosa Mendes – Natal, RN, 2010.

124 f.

Orientadora: Renata G. Ferreira.

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

1. Cooperação primatas – Tese. 2. Sagüi – Tese. 3. Atenção Social – Tese. I. Ferreira, Renata G. II. Universidade Federal do Rio Grande do Norte. III. Título.

RN/UF/BSE-CB

CDU 599.821/.822

Título: “Cooperação em Saguís comuns *Callithrix jacchus*: Condições e restrições”

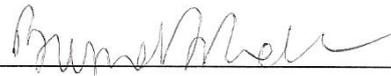
Autor: André Luiz Barbosa Mendes

Data da defesa: 13 de novembro de 2009

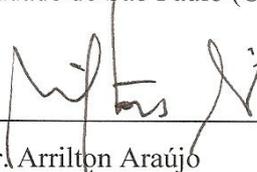
Banca Examinadora:



Prof. Dra. Nicola Schiel
Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE)



Prof. Dra. Briseida Dôgo de Resende
Universidade de São Paulo (USP)



Prof. Dr. Arrilton Araújo
Universidade Federal do Rio Grande do Norte (UFRN)



Prof. Dra. Maria de Fátima Arruda de Miranda
Universidade Federal do Rio Grande do Norte (UFRN)



Prof. Dra. Renata Gonçalves Ferreira
Universidade Federal do Rio Grande do Norte (UFRN)

AGRADECIMENTOS

Como procurei mostrar ao longo desse trabalho a cooperação é importante na vida de todos, embora nem todos cooperem...

Apesar disso, durante a minha jornada na pós-graduação tive a felicidade de encontrar várias pessoas que me ajudaram, direta e indiretamente, para que eu conseguisse chegar ao “fim da estrada” do doutorado, deixo aqui a minha gratidão a elas.

À minha amada Rosi, pelo apoio incondicional em todos os momentos da minha vida;

A meus Pais, pelo suporte material e emocional que sempre me deram;

À professora Renata, pela paciência, dedicação e por ter aceitado me orientar, mesmo “pegando o barco andando”;

Ao professor John, por todos os ensinamentos e apoio durante a minha pós-graduação;

Às professoras Emília e Fátima Arruda pelo empréstimo de textos e valiosas sugestões dadas na minha qualificação;

À amiga Jordana, pela dedicação no cuidado com os sagüis e companheirismo durante os experimentos;

Aos amigos Kliger e Valéria, por estarem sempre me dando motivação para seguir adiante;

Ao Flávio, pela atenção com os cuidados veterinários dos animais;

Aos colegas de laboratório, Breno, Katiane e Fabiano, pela ajuda nos experimentos;

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Desenho esquemático do aparato mecânico e sua posição em relação às gaiolas dos animais.....	70
Figura 2. Desenho esquemático do aparato elétrico e sua posição em relação às gaiolas dos animais.....	70
Figura 3. Número de sessões necessárias para cada animal aprender a usar os dois aparatos.....	70
Tabela 1. Desempenho individual mediano no aparato elétrico.....	71
Tabela 2. Desempenho individual mediano no aparato mecânico.....	72
Tabela 3. Indivíduos com maior índice de puxadas corretas por díade.....	73
Tabela 4. Indivíduos com maior índice de olhares sociais por díade.....	74
Figura 4. Overhead view showing characteristics of the mechanical apparatus and respective experimental phases. The black dot indicates the location of the reward in the respective phase	107
Figura 5. Overhead view showing the electrical apparatus and respective experimental phases. Arrows indicate which subject pulled and which plate was moved.....	108
Figura 6. Median RCP of the subjects during all the phases of the mechanical apparatus.....	109
Figura 7. Median RSG of the subjects during all the phases of the mechanical apparatus.....	110
Figura 8. Median RCP of all phases in the electrical apparatus.....	111
Figura 9. Median RSG of the subjects during all the phases of the electrical apparatus....	112

SUMÁRIO

AGRADECIMENTOS.....	4
LISTA DE FIGURAS.....	5
RESUMO GERAL.....	7
ABSTRACT.....	9
APRESENTAÇÃO GERAL.....	11
OBJETIVO GERAL.....	12
1. INTRODUÇÃO	
1.1. Seis Caminhos para a Evolução do Comportamento Cooperativo.....	13
1.2. Os Pequenos Primatas Como Modelo de Estudo de Cognição e Cooperação.....	41
2. ARTIGOS EMPÍRICOS	
2.1. Artigo 1 - Variação individual em tarefas de cooperação em sagüis (<i>Callithrix jacchus</i>).....	57
2.1. Artigo 2 - Lack of social attention affects cooperation among unrelated common marmosets (<i>Callithrix jacchus</i>).....	88
3. DISCUSSÃO E CONCLUSÃO	
3.1. DISCUSSÃO GERAL.....	116
3.2. CONCLUSÕES GERAIS.....	122
4. ANEXOS	
4.1 ANEXO 1 - Seqüência de um experimento realizado com o aparato mecânico.....	123
4.2. ANEXO 2 - Seqüência de um experimento realizado com o aparato elétrico.....	124

Resumo Geral

O comportamento de cooperação não constitui mais um dilema para a Teoria da Evolução, já existindo modelos que explicam a evolução deste comportamento por meio da Seleção Natural em nível de indivíduo. Entretanto, ainda são poucos os estudos sobre os fatores proximais que interferem no comportamento cooperativo. No estudo da influência da cognição na cooperação, muitos autores tem se interessado por situações nas quais os indivíduos decidem se vão agir cooperativamente e selecionam parceiros com diferentes qualidades para cooperar. Dos fatores estudados, destaca-se a necessidade de compreensão do aparato e de comunicação entre os parceiros para a ocorrência de cooperação. Recentemente, ganha destaque a proposta de que a capacidade de cooperar seria maior em espécies com cuidado cooperativo a prole. Assim sendo, o sagüi (*Callithrix jacchus*) é um macaco do Novo Mundo que se destaca como uma espécie valiosa para esse tipo de estudo, pois apresenta ações cooperativas na natureza, como partilha de alimento e defesa comunitária de território. O nosso experimento investigou se sagüis fêmeas não aparentadas ($n = 6$) são capazes de cooperar usando um aparato elétrico e um mecânico, se essa cooperação é um subproduto de ações individuais ou envolve atenção social, e se ocorre variação inter-individual no uso dos aparatos e formação de papéis (produtor/parasita) nas díades. Usamos o número de recompensas obtidas pelos animais (Índice de Puxadas Corretas) como indicadores de cooperação e os olhares para os parceiros (Índice de Olhares Sociais) como indicadores de atenção social e comunicação. Os resultados indicam que o tipo de aparato não foi uma limitação para a ocorrência de cooperação entre os sagüis, mas mesmo assim não foi verificado formação de papéis nas díades. O desempenho dos animais nos dois aparatos apresentou uma grande variação quanto ao tempo de aprendizagem, não tendo esta, correlação com as performances nas fases teste. Em ambos os aparatos os níveis dos olhares sociais nas fases controle apresentaram correlações eventuais com outras fases, porém os dados

demonstram que não houve atenção social, isto é, os sagüis percebiam que doavam comida aos parceiros, mas não que o parceiro estava doando para eles. Isso indica que os poucos atos cooperativos observados foram um subproduto de atos individuais e não cooperação verdadeira.

Palavras – chaves: Cognição; Sagüi; Cooperação; Tarefa de resolução de problemas; Atenção social.

Abstract

The cooperative behavior is no longer a dilemma for the theory of evolution, since there are models that explain the evolution of this behavior by means of natural selection at the individual level. However, there have been few studies on the proximal factors that interfere with cooperative behavior. In the study of the influence of cognition on cooperation, many authors have been interested in situations in which individuals decide whether to act cooperatively and select partners with different qualities to cooperate. Of the factors studied, we highlight the need for understanding the apparatus and communication between partners to the occurrence of cooperation. Recently, highlight is the proposal that the ability to cooperate would be greater in species with cooperative breeding system. Thus, the common marmoset (*Callithrix jacchus*) is a New World monkey which stands as a valuable species for this type of study because it presents cooperative actions in nature, such as sharing food and protection of the community territory. Our experiment investigated whether common marmosets unrelated females ($n = 6$) were able to cooperate using an electrical and a mechanical apparatus, if this cooperation is a byproduct of individual actions or involve social attention, if it occurs inter-individual variation in the use of devices and formation of roles (producer / scrounger) in dyads. We use the number of rewards obtained by animals (Ratio of Correct Pulls) as indicators of cooperation and glances for partners (Ratio of Correct Glances) as indicators of social attention and communication. The results indicate that the type of apparatus was not a constraint for the occurrence of cooperation between the marmosets, but still has not been verified formation of roles in the dyads. The performance of animals in the two devices showed a large variation in the learning time, not having relationship with the performance in the tests phase. In both devices the level of social glances at control phases were casually correlated with any other phase, but the data showed that there was not social attention, that is, the monkeys realized that they gave food to the partners, but the partners did

not realize which was donating to them. This indicates that the few cooperative actions observed were a by-product of individual acts and not true cooperation.

Keywords: Cognition; Common Marmoset; Cooperation; Problem Solving Task; Social Attention.

Apresentação Geral

Esta seção tem a finalidade de mostrar como a presente tese está organizada objetivando facilitar a compreensão do trabalho.

O primeiro capítulo é a introdução que se encontra subdividida em dois artigos teóricos: a) Seis Caminhos para a Evolução do Comportamento Cooperativo e b) Os Pequenos Primatas Como Modelo de Estudo de Cognição e Cooperação. Planejamos publicar o primeiro artigo como uma revisão na revista *Psicologia Reflexão e Crítica*.

O segundo capítulo apresenta os artigos empíricos: a) Variação individual em tarefas de cooperação em sagüis (*Callithrix jachhus*), o qual planejamos publicar na revista *Psicologia Teoria e Pesquisa*; e b) Lack of social attention affects cooperation among unrelated common marmosets (*Callithrix jacchus*). Este artigo foi submetido à revista *Animal Cognition*.

O terceiro capítulo é composto da Discussão/Conclusão Geral, no qual apresentamos uma discussão geral acerca dos dois artigos empíricos e suas conclusões.

Por fim, na seção de anexos mostramos duas imagens retiradas de vídeos dos experimentos realizados com os dois aparatos cooperativos.

Objetivo Geral

O objetivo desse estudo foi analisar o comportamento cooperativo em sagüis fêmeas não aparentadas. Especificamente, busca-se investigar se há diferenças individuais na aprendizagem e formação de papéis sociais durante a execução da tarefa e se a cooperação é um subproduto de ações individuais nos aparatos ou envolve o uso de atenção social e comunicação.

1.1. Artigo Teórico 1

Esse artigo será submetido ao periódico *Psicologia Reflexão e Crítica* (Qualis A1).

Título do artigo:

Seis Caminhos para a Evolução do Comportamento Cooperativo

Autores:

André Luiz Barbosa Mendes

Jordana Costa Barbalho

John Fontenele Araújo

Renata Gonçalves Ferreira

Afiliação:

Departamento de Fisiologia, Centro de Biociências, Universidade Federal do Rio Grande do (UFRN), Natal – RN.

Resumo

A evolução do comportamento cooperativo tem intrigado muitos pesquisadores de diferentes áreas. Nas ciências humanas após o surgimento da psicologia evolucionista houve um maior interesse em se estudar os comportamentos humanos a partir da perspectiva evolutiva. Este artigo revisa os modelos da biologia que tentam explicar a existência do comportamento cooperativo na natureza, analisando as condições distais para sua ocorrência.

Palavras-chave: Cooperação, Psicologia evolucionista, Evolução.

Abstract

The evolution of cooperative behavior has intrigued many researchers in different areas. In the human sciences after the emergence of evolutionary psychology there has been increasing interest in studying human behavior from the evolutionary perspective. This article reviews the theories of biology that attempt to explain the existence of cooperative behavior in nature, analyzing the distal conditions to its occurrence.

Keywords: Cooperation, Evolutionary psychology, Evolution.

No uso comum, a palavra cooperação tem vários significados. De acordo com o dicionário Houaiss (2001) essa palavra se refere a “atuar, juntamente com outros, para um mesmo fim; contribuir com trabalho, esforços, auxílio; colaborar”. No dicionário Michaelis (1998) ela é definida como “operar simultaneamente; trabalhar em comum, auxiliar, ajudar”. Verifica-se que estas definições incluem na verdade dois fenômenos: 1) agir ao mesmo tempo (que pode resultar em benefício imediato para o ator) e 2) agir para o benefício de outrem. Para a biologia esta não é uma distinção trivial. Etimologicamente o primeiro significado é mais correto (do latim: cum- contigüidade, operatione- ato ou efeito de operar, ação de um poder ou faculdade que resulta em certo efeito). Entretanto, é o segundo significado que trás maiores dificuldades para a teoria da evolução, por sua implicação altruísta (ver também Macedo, 2007).

Neste artigo iremos adotar a definição de cooperação proposta por Noë (2006): cooperação seriam “todas as interações ou séries de interações que, como uma regra (ou ‘em média’), resultam em um ganho líquido para todos os participantes”. O termo inclui todos os outros que têm sido usados para interações com recompensas mútuas e relacionamentos como reciprocidade, altruísmo recíproco, mutualismo, simbiose, ação coletiva, etc.

Adotamos esse conceito porque ele sugere que a definição do comportamento cooperativo é expressa melhor em termos de estratégias individuais que podem conter elementos comportamentais, morfológicos e fisiológicos. Desse modo, concorda com a perspectiva Darwiniana de que são selecionadas as estratégias que, em regra, aumentam a aptidão do indivíduo. Por outro lado, ao adotarmos esta definição assumimos que uma estratégia não pode ser identificada apenas pela sua forma, mas principalmente pela sua função, que se torna aparente somente como o resultado médio de muitos eventos (Noë, 2006).

O estudo do comportamento cooperativo foi um importante tópico discutido por Charles Darwin em seu livro *A Origem das Espécies* (1859/2004). Darwin reconheceu que esses comportamentos apresentavam “uma dificuldade especial” (p. 204) e até mesmo perigosa para toda a sua teoria da evolução por meio da seleção natural. Isso porque, como essa teoria afirma que a seleção natural resulta da reprodução diferencial de indivíduos que competem por alimentos em número limitado, o mais provável seria a ocorrência de comportamentos egoístas que assim aumentariam a sobrevivência dos indivíduos e conseqüentemente o seu sucesso reprodutivo. Entretanto, os comportamentos de cooperação fazem exatamente o oposto, auxiliam um potencial competidor, criando desse modo um paradoxo para a teoria da seleção natural.

A cooperação tem sido descrita em todos os níveis da organização biológica, desde moléculas, organelas e células, a indivíduos ou grupos da mesma espécie e mesmo de espécies diferentes (Hammerstein, 2003; van Schaik & Kappeler, 2006). Isso pode ser visto, por exemplo, no caso do fungo mucoso que é formado por cerca de cem mil células chamadas plasmódios que podem existir isoladamente até que as condições ambientais se tornem impróprias. Quando isso ocorre, essas células cooperam se agrupando como uma “lesma” que se locomove a procura de um local com condições mais propícias. Se após certo tempo não for encontrado um local melhor, o organismo muda a sua forma novamente para a de um chapéu mexicano apoiado em um caule fino. Nessa forma, o chapéu do fungo pode produzir até 80 mil esporos que podem ser transportados por insetos para outros locais mais favoráveis onde eles originam novas colônias de plasmódios independentes. Entretanto, as 20 mil células do caule são deixadas para trás e morrem. Isso mostra que esse tipo de fungo possui células distintas, que quando necessário cooperam entre si formando um organismo temporário (Ridley, 2000). Segundo Novak (2006) é a maior eficiência em ações cooperativas que

explica a evolução da unicelularidade para a multicelularidade, assim como a formação de organismos multicelulares sistêmicos.

Em nível de indivíduos ou grupos, na natureza observamos exemplos freqüentes de comportamentos cooperativos como formação de coalizões, catação mútua, gritos de alarme, proteção contra ataques de predadores, ajuda a membros do grupo feridos, ajuda na reprodução de outros indivíduos (procriação cooperativa), amamentação de filhotes de outras fêmeas, defesa comunal de fontes de alimento ou de território entre outros (van Schaik & Kappeler, 2006).

A ocorrência de comportamentos cooperativos foi interpretada durante muito tempo sob a perspectiva da seleção de grupo (Wynne-Edwards, 1962, citado por Cartwright, 2002). Segundo este modelo, alguns indivíduos assumem comportamentos custosos (i.e. se sacrificam) em prol do bem maior que é a sobrevivência do grupo ou da espécie. Nesse modelo um grupo que tem a maior aptidão é o que possui características que irão aumentar a probabilidade de que ele sobreviva tempo suficiente para produzir uma prole viável. Grupos com indivíduos altruístas teriam maior sucesso de permanência temporal do que grupos compostos apenas por indivíduos egoístas ou uma mistura de altruístas e egoístas. Além disso, essa teoria afirma que todos os membros de uma espécie, como um grupo, irão partilhar características favoráveis (Nowak, 2006).

A validade da teoria de seleção de grupo é controversa até hoje. Segundo Maynard-Smith (1974) grupos compostos apenas por indivíduos altruístas seriam “invadidos” por indivíduos egoístas, que se multiplicariam na população, transformando um grupo altruísta num grupo misto, ou totalmente egoísta. Segundo este autor, o altruísmo só poderia permanecer numa população caso não houvesse possibilidade de imigração e caso os eventuais mutantes egoístas fossem banidos do grupo. Cartwright (2002) afirma que as condições para que a seleção de grupo funcione são muito restritivas e que, portanto,

raramente seriam percebidas na natureza. Por outro lado, Wilson & Wilson (2007) sugerem que a seleção de grupo é teoricamente possível e, além disso, relatam evidências de sua ocorrência, como por exemplo, em um estudo de campo feito com leões, onde foi observado que elas partilham o território, mas que somente uma pequena proporção dessas fêmeas paga os custos da defesa territorial. Porém, se poucas fêmeas aceitarem as responsabilidades da liderança, o território poderá ser perdido. Ou seja, se leões em número suficiente cooperarem para defender o território ele será mantido, entretanto, esse esforço coletivo é vulnerável de ser explorado por trapaceiros. As líderes não ganham benefícios adicionais pela liderança, mas promovem uma oportunidade para que as “preguiçosas” tenham chance também. Os autores relatam que os esforços feitos para encontrar uma vantagem “dentro do grupo” para a defesa territorial falharam, deixando somente a seleção “entre-grupos” como a alternativa mais provável.

Nowak (2006) sugere que é possível a seleção natural agir não só nos indivíduos, mas nos grupos também, sem prejudicar o modelo da evolução em nível de genes. Nesse caso, os cooperadores ajudam outros no seu próprio grupo, os desertores não. Quando um grupo alcança certo tamanho ele se divide em dois. Isso gera competição entre os grupos, já que alguns podem crescer mais rápidos e se dividirem frequentemente. Os grupos formados somente por cooperadores crescem mais rápido do que os formados exclusivamente por desertores. O autor conclui que a seleção no nível “interno” dos grupos favorece os desertores, mas a seleção no nível “entre-grupos” favorece os cooperadores.

Discordando da seleção de grupo e seguindo as idéias de Darwin sobre a evolução da cooperação, Hamilton (1964) definiu o gene como a unidade de evolução, com a seleção natural agindo em nível de indivíduos, não de grupo. Para explicar a ocorrência de comportamentos cooperativos, Hamilton criou um modelo teórico chamado seleção de parentesco, no qual ele argumentou que tais comportamentos são mais prováveis de ocorrer

entre indivíduos aparentados, porque estes indivíduos partilham mais genes que são idênticos por descendência do que indivíduos aleatoriamente escolhidos da população. Para justificar sua afirmação ele criou o conceito de aptidão abrangente, onde afirma que a consequência da reprodução é a disseminação dos genes do indivíduo. Entretanto, a passagem de genes para próxima geração pode ocorrer pela reprodução direta do indivíduo, ou pela reprodução de indivíduos que partilham genes com o indivíduo (reprodução indireta). A aptidão total de um indivíduo (aptidão abrangente) é a soma da reprodução direta e indireta de seus genes. Assim, auxílio a parentes próximos automaticamente aumenta a propagação dos genes do cooperador, ou seja, os benefícios dos atos cooperativos direcionados a parentes também resultam na passagem de genes do executor desses atos. Isso ficou conhecido como regra de Hamilton e pode ser expresso matematicamente pela seguinte equação: $B > C$, onde B é o benefício dos atos cooperativos para o receptor; r é o coeficiente de parentesco entre os indivíduos e C é o custo do ato altruísta para o executor.

Reconhecimento do parente existe em várias espécies (solitárias e sociais) indicando que esta capacidade precede a cooperação (Alcock, 2001). A teoria da seleção de parentesco explica a existência de indivíduos estéreis em formigas e abelhas que trabalham e morrem em prol da colônia. Já que esses organismos apresentam um sistema de determinação sexual haplodiplóide, o grau de parentesco entre irmãs é de 75%, maior que entre mãe e filhas (50%). Assim, a regra de Hamilton explica que, devido à aptidão abrangente, comportamentos cooperativos de fêmeas estéreis que ajudem a mãe a gerar irmãs permitem que seus genes se espalhem na população (Alcock, 2001). Entretanto, a verificação de que as rainhas acasalam com até 18 machos em um vôo nupcial, põe em dúvida esta explicação, pois resulta em irmãs que tem similaridade genética menor que 0,5. Novas explicações ainda estão em elaboração. De qualquer forma, comportamentos cooperativos em direção a parentes, desde ajudantes no

ninho em pássaros, a gritos de alarme no esquilo de Belding são explicados por seleção de parentesco (Alcock, 2001).

Apesar da seleção de parentesco fornecer um modelo aceitável para explicar a evolução da cooperação entre indivíduos aparentados, o trabalho de Hamilton não conseguiu resolver o problema da cooperação entre indivíduos não aparentados, sendo necessária uma abordagem diferente para esse caso (van Schaik & Kappeler, 2006). Uma solução foi apresentada por Trivers (1971), que propôs o modelo do altruísmo recíproco, situação em que dois indivíduos alternam entre dar e receber benefícios com um atraso de tempo. Ele sugeriu que o altruísmo recíproco é comum entre animais que apresentam muito tempo de convívio, porque eles teriam mais oportunidades para trocar atos altruístas. Entretanto, para o altruísmo recíproco ser um sistema viável três condições devem existir: (1) Os animais devem ser capazes de reconhecer indivíduos; (2) Os indivíduos não devem conseguir trapacear sem o cooperador ser capaz de puni-los, por exemplo banindo-os do grupo; (3) deve haver uma grande chance que os papéis de cooperador e beneficiário sejam revertidos de modo que o beneficiário do ato cooperativo seja capaz de retribuir para o cooperador no futuro (Cartwright, 2002).

Um exemplo bem analisado de altruísmo recíproco foi o caso do morcego vampiro (*Desmodus rotundus*) estudado por Wilkinson (1984). Essa espécie pode sobreviver até 48 horas sem comida. Wilkinson descobriu que se um morcego não tem sucesso na procura por alimento ele retorna para a caverna e pede comida para os outros coespecíficos. Muitas vezes ele consegue que um indivíduo doador regurgite sangue para ele. Assim, observa-se que o doador está se comportando altruisticamente em relação ao indivíduo faminto, já que ele está fornecendo um alimento que teve um custo energético para ser adquirido. Quando Wilkinson analisou os graus de parentesco desses animais ele encontrou que os morcegos se

comportavam de modo altruísta somente com indivíduos aparentados ou animais não aparentados que tinham um contato próximo com regularidade.

A teoria de seleção de parentesco explica porque os morcegos doavam alimento para os coespecíficos aparentados, mas não consegue explicar porque essa doação ocorreu também para os não aparentados. A teoria do altruísmo recíproco explica essa situação. Observa-se que o custo da doação para um morcego que conseguiu se alimentar naquele dia é pequeno. Esse custo é compensado pelo fato de que agora, o morcego que recebeu ajuda tem condições de sair para forragear e quando for necessário ele pode retribuir o favor caso o altruísta não consiga se alimentar em outro dia (Cartwright, 2002).

Em primatas, a ocorrência de altruísmo recíproco pode ser vista nas coalizões, um comportamento em que um indivíduo assume o risco de entrar num conflito para ajudar um dos oponentes. Em coalizões há uma decisão clara e um risco evidente (Ferreira, 2003). Além disso, os indivíduos trocam comportamentos similares, por exemplo, coalizão por coalizão, como descrito por De Waal (2007) entre chimpanzés cativos, ou trocam coalizões por catação, como demonstrado para várias espécies de macacos do velho mundo (Schino et al., 2007; Arnold & Whiten, 2003) ou ainda trocam coalizões por favores sexuais, como descrito para macacos-prego por Ferreira, Izar e Lee (2006). Esses tipos de coalizões podem ser estáveis por muitos anos e garantem que indivíduos não-aparentados se beneficiem mutuamente.

No seu artigo sobre altruísmo recíproco, Trivers (1971) reconheceu que o relacionamento de dois indivíduos expostos repetidamente a situações que envolvem reciprocidade é análogo ao jogo do dilema do prisioneiro. Este jogo foi criado por Flood e Dresner da Rand Corporation e tem esse nome devido ao seguinte cenário: dois suspeitos de um crime são interrogados pela polícia em salas separadas. Se quiserem, cada um pode testemunhar contra o outro para reduzir a sua própria pena. O comportamento de cooperação no contexto desse jogo passa a significar ficar calado não entregando o parceiro e o

comportamento de deserção significa denunciar o parceiro à polícia. Considera-se que mesmo que os dois suspeitos não confessem o crime, a polícia tem evidências para condená-los a um ano de prisão. Entretanto, se ambos entregarem um ao outro eles podem pegar 3 anos de prisão, mas caso um deles entregue o parceiro ele poderá sair livre e o outro indivíduo irá para a cadeia por 5 anos. Nessa situação surge o dilema, porque se os dois ficarem calados serão condenados a uma pena menor, mas a tentação pela deserção é maior, pois cada um lucra mais se denunciar o outro (Ridley, 2000; Dugatkin, 1997).

A teoria dos jogos proposta por Maynard-Smith (1974) se destaca como uma das ferramentas mais viáveis no estudo da evolução da cooperação por altruísmo recíproco. Essa teoria propõe que diferentes estratégias serão usadas quando os indivíduos competirem por recursos limitados. As estratégias seriam determinadas ações que estariam disponíveis no repertório de um animal (Cartwright, 2002). Dessas diferentes estratégias será selecionada aquela que não for superada por outra estratégia alternativa, sendo chamada de “estratégia evolutivamente estável” (EEE). Caso contrário, ocorrerá um balanço dinâmico entre a frequência de estratégias encontrada na população a cada momento (EEE mista).

A teoria dos jogos é usada como um meio de calcular matematicamente estratégias eficientes e as conseqüências de adotá-las vai depender da frequência das outras estratégias presentes na população. Isso foi explorado por Axelrod e Hamilton (1981) que usaram simulações de computador para examinar o sucesso de um conjunto de estratégias no jogo do dilema do prisioneiro com repetição. A melhor estratégia encontrada foi a chamada olho-por-olho (Tit-For-Tat ou TFT). Essa estratégia era caracterizada por: sempre o jogador começa cooperando e depois passa a copiar a última jogada do adversário (Ridley, 2000). Axelrod (1984) sugeriu que o sucesso da estratégia olho-por-olho foi devido as suas características de: a) ”gentileza”, a olho-por-olho nunca é a primeira a desertar; b) “retaliação”, desencoraja o parceiro de tentar desertar; c) “perdão”, essa estratégia lembra somente a última jogada,

ajudando assim a restabelecer a cooperação; d) “clareza”, que torna essa estratégia facilmente compreensível para o outro jogador, aumentando as chances de cooperação por mais tempo.

Entretanto TFT pode levar a uma seqüência de comportamentos egoístas, quando ocorre um ciclo de repetições de estratégia “desertar”. Mais recentemente outra estratégia conseguiu vencer a Tit-for-Tat, a Win-stay-lose-shif (WSLS), que admite algumas deserções seguidas de cooperação desde que ainda ocorra lucro líquido para o cooperador. Entretanto, esta estratégia não consegue invadir uma população composta por egoístas (Galliard & Ferriere, 2008).

A abordagem padrão da teoria dos jogos considera que as populações são homogêneas de modo que todos os indivíduos interagem igualmente entre si. Entretanto, em condições reais duas dificuldades emergem, e dois novos modelos teóricos foram propostos como solução. A primeira dificuldade é que o altruísmo recíproco depende de encontros repetidos com os mesmos indivíduos onde ambos devem ser capazes de ajudar. Isso nem sempre é possível, ocorrendo muitas vezes interações únicas, onde um indivíduo ajuda outro, mas não existe possibilidade de reciprocidade direta, como em uma doação de sangue por exemplo. Cooperações deste tipo são explicadas por um mecanismo de reciprocidade indireta (Alexander, 1974) onde o benefício para o cooperador se dá através do ganho de uma boa reputação, que por sua vez, será recompensada por outros indivíduos. Para esse mecanismo promover a cooperação é necessário que a probabilidade q de saber a reputação de alguém, exceda a razão custo-benefício do ato altruísta: $q > c/b$ (Nowak, 2006).

A segunda dificuldade refere-se ao fato de as populações reais não serem homogêneas, pois são influenciadas por estruturas sociais onde alguns indivíduos interagem mais freqüentemente do que outros. Nesta situação pode-se considerar que um cooperador tenha um custo c para cada vizinho que recebe um benefício b . Os desertores não têm nenhum custo, mas os seus vizinhos não recebem benefícios. Nesta situação os cooperadores podem

prevalecer formando aglomerados em rede, onde eles se ajudam mutuamente resultando em uma “reciprocidade em rede”. Desse modo, para a reciprocidade em rede permanecer num grupo sugere-se que a razão custo-benefício deve ser maior do que o número médio de vizinhos k por indivíduo: $b/c > k$ (Nowak, 2006).

Desde o início dos estudos da cooperação foi percebido que os atos cooperativos apresentam um problema chave a ser resolvido: o indivíduo cooperador é vulnerável de ser explorado por parceiros egoístas. Um dos fatores que contribui para essa exploração é o atraso de tempo inerente a reciprocidade. Isso pode ocorrer quando uma dupla está trocando atos altruístas e em um dado momento um dos indivíduos que já recebeu o benefício pode desistir de retribuir quando a sua vez chegar ou mesmo dando menos do que recebeu. Um segundo fator que pode contribuir para a exploração são os indivíduos que saem do grupo (free-riders) e que, portanto, acabam sem contribuir ou contribuem de forma desigual para a criação ou manutenção de um benefício. Além desses fatores, a estabilidade da cooperação pode ser ameaçada quando um indivíduo tenta evitar algum possível risco inerente ao mutualismo. Isso acontece quando o benefício só pode ser conseguido através de alguma ação coletiva custosa (ex. defesa em grupo contra um predador) e um dos indivíduos desiste no momento crítico da ação expondo desse modo os seus parceiros a um risco de dano físico (van Schaik & Kappeler, 2006). Boyd e Richerson (1992) através de modelagem matemática destacam que a cooperação (ou qualquer outro comportamento) só se estabiliza com a punição dos trapaceiros (free-riders), num processo denominado cooperação por coerção.

Dos seis modelos para explicar a evolução de comportamentos cooperativos (seleção de grupo, seleção de parentesco, altruísmo recíproco, altruísmo indireto e reciprocidade em rede, cooperação por coerção), à exceção da seleção de parentesco, a formação de grupos sociais entre indivíduos não aparentados, e a permanência espaço-temporal deste grupo é pré-requisito fundamental, no que Nowak (2006) chamou de viscosidade social. Ademais,

habilidade cognitiva é um fator proximal chave para a ocorrência da cooperação, pois ela é necessária para reconhecer parceiros de cooperação, reputações e vizinhos, evitar e punir free-riders, coordenar ações no tempo e no espaço.

Evolução da Cooperação e Cognição

No estudo da influência da cognição na cooperação, muitos autores tem se interessado por situações nas quais os indivíduos decidem se vão agir cooperativamente e selecionam parceiros com diferentes qualidades para cooperar. Esse tipo de decisão tem sido descrita em várias espécies, variando de mamíferos a peixes, que se unem para forragear, cuidar de filhotes, evitar predadores e defender recursos (Clutton-Brock, 2002; Connor, 1996; Bshary & Grutter, 2006).

Analisando a influência da cognição no comportamento cooperativo de caça em chimpanzés selvagens (*Pan troglodytes*), Boesch & Boesch (1989) propuseram quatro níveis de crescente complexidade cognitiva: (a) Similaridade – todos os caçadores se concentram na mesma presa, mas sem coordenação espacial ou temporal entre eles; (b) Sincronia – cada caçador realiza ações semelhantes na mesma presa e tenta sincronizar temporalmente suas ações com as dos outros indivíduos; (c) Coordenação – os caçadores realizam ações semelhantes na mesma presa e tentam coordenar suas ações no tempo e espaço; e (d) Colaboração – Os indivíduos realizam ações complementares objetivando a captura da presa. Percebe-se que nas últimas três categorias os indivíduos precisam observar o parceiro e então ajustar o seu próprio comportamento ao dele. Essa maior atenção aumentará as chances de que o ato cooperativo tenha mais sucesso para todos os envolvidos e não seja somente um evento ao acaso (Chalmeau, Visalberghi, & Gallo, 1997)

Considerando-se as demandas cognitivas necessárias para a cooperação de acordo com a teoria de seleção de parentesco (Hamilton, 1964, citado por Axelrod & Hamilton, 1981),

percebe-se a importância do reconhecimento de indivíduos como aparentados ou não. Em alguns casos, os animais interagem exclusivamente com parentes em certo estágio da sua vida e, portanto, tratam todos que encontram como aparentados, não sendo necessário usar sua capacidade de memória ou reconhecimento de indivíduos para cooperar. Um dos problemas desse comportamento é a possibilidade de ser parasitado por indivíduos oportunistas (Dugatkin & Alfieri, 2002). Por exemplo, o pássaro “chupim de cabeça-castanha” (*Molothrus ater*) coloca os seus ovos nos ninhos de outras espécies (Ortega & Ortega, 2001). Por seguirem uma regra inflexível, os indivíduos parasitados criam os filhotes adotivos como se fossem sua própria prole.

Entretanto, a situação mais comum na natureza é os indivíduos terem contato com outros que podem ser aparentados ou não. Neste caso, para cooperar se faz necessário que esses animais sejam capazes de distinguir entre os dois tipos. Dugatkin e Alfieri (2002) sugerem que somente a capacidade de reconhecer categorias é necessária nesta situação. Isto ocorre porque na maior parte dos casos os animais não utilizam estratégias condicionais do tipo, “faça x quando alguém fizer y”, onde seriam necessárias o uso da memória e do reconhecimento de indivíduos. A regra mais comum na cooperação com seleção de parentesco é se um indivíduo é detectado como parente, ele é tratado de um modo, caso contrário é tratado de outra maneira.

As influências dos fatores cognitivos sobre a cooperação dependem também das condições ecológicas dos indivíduos analisados. Mesmo em espécies sociais, é raro encontrar algum tipo de interação recíproca que terá o mesmo parceiro por longo tempo, a não ser em casos onde os indivíduos estejam ligados fisicamente ou exista uma escassez de novos parceiros em certo local. Neste caso, pode-se considerar que esses sujeitos estão “presos” em uma situação semelhante ao do dilema do prisioneiro e a estratégia mais robusta a ser utilizada por eles é a olho-por-olho. Para que essa estratégia tenha sucesso será necessário que

esses indivíduos recorram apenas à memória de um evento específico do jogo (cooperação ou trapaça), não sendo necessário que eles se lembrem do indivíduo com quem jogaram (Dugatkin & Alfieri, 2002).

Um cenário mais provável para que ocorra o uso do olho-por-olho é aquele onde os sujeitos podem trocar de parceiros prontamente (Dugatkin, 1997). Nessa situação eles precisarão se lembrar não só dos eventos que ocorreram (cooperação ou trapaça), mas também dos indivíduos e suas ações anteriores (Dugatkin & Alfieri, 2002).

Além desses fatores citados anteriormente, Noë (2006) propõem que no estudo da cooperação deve-se considerar os mecanismos comportamentais que possibilitam as interações cooperativas acontecerem. Ele sugere que os indivíduos cooperadores podem aumentar os seus benefícios se comunicando com os seus parceiros, o que ele chamou de “cooperação comunicativa”, diferente de “cooperação instrumental”, caracterizada apenas por aprendizado instrumental. O trabalho de Hauser, Chen, Chen e Chuang (2003) com tamarins considerou esses dois modos de cooperação nos seus experimentos. Os autores diferenciaram entre o comportamento produzido pela presença das recompensas alimentares somente, o que pode ser considerado como aprendizado instrumental, do comportamento produzido pela disposição de cooperar com o parceiro que forneceu a recompensa. Eles encontraram que a doação de comida para o parceiro era influenciada pelos atos cooperativos anteriores do coespecífico. Assim, os indivíduos não doavam comida quando, anteriormente, a cooperação do parceiro era motivada por ações egoístas (ele recebia a recompensa junto com o parceiro). Entretanto, se um tamarin doasse comida sem obter nenhum benefício imediato, o beneficiado tinha uma maior chance de retribuir esse ato no próximo encontro.

No experimento de Chalmeau et al. (1997) foi utilizado um aparato elétrico onde dois indivíduos tinham que puxar simultaneamente uma alavanca para que a máquina liberasse um reforço alimentar para ambos. Os autores verificaram que os animais não conseguiram

perceber a necessidade de sincronizar suas puxadas com as do parceiro e assim falharam na tarefa cooperativa. Por outro lado, Mendres e de Waal (2000) usando um aparato cooperativo totalmente mecânico e mais intuitivo, conseguiram demonstrar que díades de macaco-prego são capazes de perceber a necessidade da presença de um parceiro para sincronizar os seus movimentos e conseqüentemente terem acesso a um reforço alimentar.

A ligação entre os fatores distais e proximais para a ocorrência de cooperação foi destacada por Clutton-Brock (2002) e Silk et al. (2005). Segundo estes autores um caminho parcimonioso para a evolução da habilidade cognitiva de cooperação seria a origem em espécies com sistema de reprodução cooperativa em que a habilidade de auxiliar parentes teria sido extrapolada para o auxílio de indivíduos não aparentados.

Considerações Finais

Observamos que, atualmente, os comportamentos cooperativos não constituem mais um problema para a teoria da evolução por meio da seleção natural, pois já existem várias teorias que explicam a sua ocorrência em diferentes espécies. Entretanto, os aspectos cognitivos e de ordem proximal (contexto imediato dos indivíduos que interagem) podem modular a ocorrência da cooperação.

No estudo teórico da cooperação é importante distinguir a cooperação entre parentes próximos e a cooperação nas quais as relações genéticas não desempenham nenhum papel. Esta pode ser subdividida em interações entre coespecíficos (indivíduos da mesma espécie) e interações entre heteroespecíficos (indivíduos de espécies diferentes). Outras distinções podem ser feitas tendo por base o número de interações entre os mesmos participantes e o número de indivíduos que interagem (Noë, 2006). Problemas de ação coletiva, nos quais mais de dois, e geralmente muitos parceiros tem que contribuir simultaneamente (Nunn & Levis, 2001; Ostrom, 2001) e mercados biológicos, nos quais os indivíduos podem escolher entre

múltiplos parceiros (Noë & Hammerstein, 1994, 1995), tendem a ter um conjunto de estratégias muito mais rico do que interações de dois parceiros.

Os humanos destacam-se pela alta frequência de comportamentos cooperativos, principalmente, entre indivíduos não-aparentados. A teoria da evolução prevê uma história evolutiva das adaptações, isto é, se uma espécie apresenta uma característica bem desenvolvida, deve ser possível observar, ao menos, traços destas características em espécies filogeneticamente próximas. Os dados da literatura mostram que a cooperação entre não aparentados ocorre em poucas espécies, sendo mais estudados os casos em mamíferos (Chiropteros e cetáceos) e, mais especificamente, em primatas não-humanos (ver Tomasello & Call, 1997; Chalmeau & Gallo, 1996; Ferreira et al., 2006; Melis, Hare & Tomasello, 2006). Até que ponto esta exacerbada ocorrência de cooperação em humanos é devida à maior inteligência humana ou a questões de definição e dificuldades metodológicas no estudo de outras espécies ainda não está claro.

Neste artigo não abordamos a questão da cultura humana, e de como ela favorece a cooperação entre indivíduos não aparentados. Também não foi discutido até que ponto a cultura da cooperação é um mecanismo adaptativo ou epifenômeno de capacidades cognitivas. Com essa revisão buscamos ter oferecido uma visão geral da abordagem evolutiva acerca de comportamentos cooperativos que possa auxiliar na fundamentação de estudos que contemplem a complexidade biológica e cultural da cooperação humana.

Referências

- Alcock, J. (2001). The evolution of social behavior. In: *Animal Behavior: An Evolutionary Approach* (pp. 420-455). Sunderland, MA: Sinauer Associates, Inc.
- Alencar, A. I., Siqueira, J. O. & Yamamoto, M. E. (2008). Does group size matter? Cheating and cooperation in Brazilian school children. *Evolution and Human Behavior*, 29, 42–48.
- Alexander, R. D. (1974). The evolution of social behavior. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 5, 325-83.
- Arnold, K. & Whiten, A. (2003). Grooming Interactions among the Chimpanzees of the Budongo Forest, Uganda: Tests of Five Explanatory Models. *Behaviour*, 140, 519-552.
- Axelrod, R. & Hamilton, W. D. (1981). The Evolution of Cooperation. *Science*, 211, 1390-1396.
- Axelrod, R. (1984). *The Evolution of Cooperation*. New York: Basic Books.
- Boesch, C. & Boesch, H. (1989). Hunting Behavior of Wild Chimpanzees in the Tai National Park. *American Journal of Physical Anthropology*, 78, 547-573.
- Boyd, R. & Richerson, P. (1992). Punishment allows the evolution of cooperation (or anything else) in sizable groups. *Ethology and socio-biology*, 13, 171-195.
- Bshary, R., & Grutter, A. S. (2006). Image scoring and cooperation in a cleaner fish mutualism. *Nature*, 441, 975–978.
- Cartwright, J. A. (2002). Evolutionary explanations of animal behavior. In: C. Flanagan (Ed.) *Determinants of Animal Behaviour* (pp. 11-43). New York: Psychology Press.
- Chalmeau, R. & Gallo, A. (1996). Cooperation in primates: Critical analysis of behavioural criteria. *Behavioural Processes*, 35, 101-111.
- Chalmeau, R., Visalberghi, E. & Gallo, A., (1997). Capuchin monkeys, *Cebus apella*, fail to understand a cooperative task. *Animal Behaviour*, 54, 1215–1225.

- Connor, R. C. (1996). Partner preferences in by-product mutualism and the case of predator inspection in fish. *Animal Behaviour*, 51, 451–454.
- Clutton-Brock, T. (2002). Breeding together: Kin selection and mutualism in cooperative vertebrates. *Science*, 296, 69–72.
- Darwin, C. (2004). *A Origem das Espécies*. Rio de Janeiro: Ediouro. (Original published in 1859).
- De Waal, F. (2007). Poder – Sangue de Maquiavel. In: *Eu, Primata*, (pp. 57-109). São Paulo: Companhia das Letras.
- Dicionário Multimídia Michaelis. Versão 5.1 (1998).
- Dicionário Houaiss Da Língua Portuguesa. Versão 1.0 (2001).
- Dugatkin, L. A. (1997). *Cooperation Among Animals: An Evolutionary Perspective*. New York: Oxford University Press.
- Dugatkin, L. A. & Alfieri, M. S. (2002). A Cognitive Approach to the Study of Animal Cooperation. In: Marc Bekof, Colin Allen e Gordon M. Burghardt. (Orgs.) *The Cognitive Animal: Empirical and Theoretical Perspectives on Animal Cognition*, (pp. 413-419). Cambridge: The MIT Press
- Ferreira, R.G. (2003) Coalitions and social dynamics of a semi-free ranging *Cebus apella* group. Tese de Doutorado, Universidade de Cambridge, UK.
- Ferreira, R.G., Izar, P., Lee, P.C. (2006). Exchange, affiliation and protective interventions in semifree-ranging brown capuchin monkeys (*Cebus apella*). *American Journal of Primatology*, 68, 765-776.
- Galliard J. F. & Ferriere, R. (2008). The adaptive evolution of social traits. In: E. Danchin, L.A. Giraldeau, F. Cézilly (Eds) *Behavioral ecology* (pp. 547-576). New York: Oxford University Press.

- Hammerstein, P. (Ed.). (2003). Why is reciprocity so rare in social animals? A protestant appeal. In: *Genetic and Cultural Evolution of Cooperation*. (pp. 83–93). Cambridge, MA: MIT Press.
- Hamilton, W.D. (1964). The genetical theory of social behaviour (I and II), *J. Theor. Biol.*, 7, 1–16, 17–32.
- Hauser, M.D., Chen, M.K., Chen, F., & Chuang, E., (2003). Give unto others: genetically unrelated cotton-top tamarin monkeys preferentially give food to those who altruistically give food back. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 270, 2363–2370.
- Macedo, R. H. F. (2007). Cooperação Animal. In: M. E. Yamamoto e G. L. Volpato (Eds.) *Comportamento Animal* (pp. 141-155). Natal: EDUFRN.
- Maynard-Smith, J. (1974). The Theory of Games and the Evolution of Animal Conflicts. *J. Theor. Biol.*, 47, 209-221.
- Melis, A. P., Hare, B. & Tomasello, M. (2006). Chimpanzees Recruit the Best Collaborators. *Science*, 311, 1297-1300.
- Mendres, K. A. & de Waal, F. B. M. (2000). Capuchins do cooperate: the advantage of an intuitive task. *Animal Behaviour*, 60, 523–529.
- Milinski, M. (2006). Reputation, personal identity and cooperation in a social dilemma. In: C. P. van Schaik & P. M. Kappeler (Eds.) *Cooperation in Primates and Humans: Mechanisms and Evolution* (pp. 263-274). New York: Springer.
- Noë, R. & Hammerstein, P. (1994). Biological markets: supply and demand determine the effect of partner choice in cooperation, mutualism and mating. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 35, 1–11.
- Noë, R. & Hammerstein, P. (1995). Biological markets. *Trends in Ecology and Evolution*, 10, 336–339.

- Noë, R. (2006). Cooperation experiments: coordination through communication versus acting apart together. *Animal Behaviour*, 71, 1–18.
- Nowak, M. A. (2006). Five rules for the evolution of cooperation. *Science*, 314, 1560-1563.
- Nunn, C. L. & Lewis, R. J. (2001). Cooperation and collective action in animal behaviour. In: R. Noë, J. A. R. A. M. van Hooff & P. Hammerstein (Orgs.) *Economics in Nature. Social Dilemmas, Mate Choice and Biological Markets* (pp. 42–66). Cambridge: Cambridge University Press.
- Ortega, C. P. & Ortega, J. C. (2001). Effects of brown-headed cowbirds on the nesting success of chipping sparrows in southwest colorado. *The Condor*, 103, 127–133.
- Ostrom, E. (2001). Social dilemmas and human behaviour. In: R. Noë, J. A. R. A. M. van Hooff & P. Hammerstein (Orgs.) *Economics in Nature. Social Dilemmas, Mate Choice and Biological Markets* (pp. 23–41). Cambridge: Cambridge University Press.
- Ridley, M. (2000). *As origens da virtude: um estudo biológico da solidariedade*. Rio de Janeiro: Editora Record.
- Schino, G., di Sorrentino, E. P. & Tiddi, B. (2007). Grooming and coalitions in Japanese macaques (*Macaca fuscata*): Partner choice and the time frame reciprocation. *Journal of Comparative Psychology*, 121, 181-188.
- Silk, J. B., Brosnan, S. F., Vonk, J., Henrich, J., Povinelli, D. J., Richardson, A. S., Lambeth, S. P., Mascaró, J. & Schapiro, S. J. (2005). Chimpanzees are indifferent to the welfare of unrelated group members. *Nature*, 437, 1357-1359.
- Tomasello, M. & Call, J. (1997). *Primate Cognition*. New York: Oxford University Press.
- Trivers, R. L. (1971). The Evolution of Reciprocal Altruism. *The Quarterly Review of Biology*, 1, 35-57.

van Schaik, C. P. & Kappeler, P. M. (Eds.) (2006). Cooperation in primates and humans: closing the gap. In: *Cooperation in Primates and Humans: Mechanisms and Evolution* (pp. 3-24). New York: Springer.

Wilson, D.S. & Wilson, E.O. (2007). Rethinking the theoretical foundation of sociobiology. *The Quarterly Review of Biology*, 82, 327-348.

Wilkinson, G. S. (1984). Reciprocal food sharing in the vampire bat. *Nature*, 308, 181-184.

Regras do Periódico

O manuscrito submetido a este periódico não pode ter sido publicado em outro veículo de divulgação (revista, livro, etc.) e não pode ser simultaneamente submetido ou publicado em outro lugar.

Todas as submissões de manuscritos devem seguir as Normas de Publicação da APA: Publication Manual of the American Psychological Association (5ª edição, 2001), no que diz respeito ao estilo de apresentação do manuscrito e aos aspectos éticos inerentes à realização de um trabalho científico. A cópia do parecer do Comitê de Ética em Pesquisa, quando pertinente, deve ser encaminhada na submissão do manuscrito. Sem esta cópia o manuscrito não iniciará o processo editorial. Excetuam-se situações específicas onde há conflito com a necessidade de se assegurar o cumprimento da revisão cega por pares, regras do uso da língua portuguesa, ou procedimentos internos da revista, inclusive características da submissão eletrônica. A omissão de informação no detalhamento que se segue implica que prevalece a orientação da APA. Os manuscritos devem ser redigidos em português.

Para um guia rápido em português, consulte [Uma Adaptação do Estilo de Normalizar de Acordo com as Normas da APA](#). Para exemplos de seções do manuscrito (em inglês), sugere-se [Psychology With Style: A Hypertext Writing Guide \(for the 5th edition of the APA Manual\)](#).

Os textos originais deverão ser submetidos via internet mediante cadastro do(a) autor(a) no sítio da revista (www.ufrgs.br/prc). Como a revisão dos manuscritos é cega quanto à identidade dos autores, é responsabilidade destes a verificação de que não há elementos capazes de identificá-los em qualquer outra parte do manuscrito, inclusive nas propriedades do arquivo. O e-mail com os dados dos autores não será encaminhado aos consultores *ad hoc*.

I. Passos da submissão eletrônica

A submissão eletrônica de manuscritos segue dois passos: e-mail de encaminhamento e sua apresentação formal, descritos a seguir. Os autores serão comunicados imediatamente sobre o recebimento do manuscrito e poderão acompanhar o processo de editoração eletrônica utilizando seu nome de usuário e senha.

Passo 1: O(a) autor(a) principal envia um e-mail de encaminhamento a editora (prcrev@ufrgs.br), autorizando o início do processo editorial de seu manuscrito (em nome dos co-autores, se for o caso) e garantindo que todos os procedimentos éticos exigidos foram atendidos. **Não envie cópia do manuscrito como anexo do e-mail ao editor.** O manuscrito deve ser submetido apenas eletronicamente (conforme Passo 2). Esse e-mail substitui a folha de rosto identificada e deve informar também:

- título em português e em inglês (máximo de 15 palavras);
- nome e afiliação institucional (nome da instituição por extenso) de cada um dos autores;
- nomes dos autores como devem aparecer em citações;
- endereço de correspondência do(a) autor(a) com o qual a editora poderá se corresponder (recomendamos que sejam utilizados endereços institucionais);
- agradecimentos e observações.

Passo 2: Apresentação formal do manuscrito. Os textos originais deverão ser submetidos via internet mediante cadastro do(a) autor(a) no sítio da revista na Internet (www.ufrgs.br/prc).

II. Manuscritos

Os manuscritos para submissão deverão estar em formato doc e não deverão exceder o número máximo de páginas (iniciando no Resumo como página 1) indicado para cada tipo de manuscrito (incluindo Resumo, Abstract, Figuras, Tabelas, Anexos e Referências, além do corpo do texto), que seriam:

Artigos (15-25 páginas): relatos de alta qualidade de pesquisas originais, baseadas em investigações sistemáticas e completas. Também serão aceitos, porém em número restrito, ensaios teóricos ou de revisão com análise crítica, problematizada e oportuna de um corpo abrangente de investigação, relativa a assuntos de interesse para o desenvolvimento da Psicologia, preferencialmente numa área de pesquisa para a qual os autores contribuem.

Comunicações breves (10-15 páginas): relatos breves de pesquisa ou de experiência profissional com evidências metodologicamente apropriadas; manuscritos que descrevem novos métodos ou técnicas serão também considerados.

Resenhas (3-10 páginas): revisão crítica de obra recém publicada, orientando o(a) leitor(a) quanto às suas características e usos potenciais. Autores devem consultar a Editora Geral antes de submeter resenhas ao processo editorial. Deve ter título e o livro resenhado deve aparecer nas referências finais do texto.

III. Diretrizes Gerais

A. Papel: Tamanho A4 (21 x 29,7cm). O manuscrito não deve passar de 25 páginas, desde o Resumo até as Referências, incluindo as Tabelas, Figuras e Anexos.

B. Fonte: Times New Roman, tamanho 12, ao longo de todo o texto, incluindo Referências, Notas de Rodapé, Tabelas, etc.

C. Margens: 2,5 cm em todos os lados (superior, inferior, esquerda e direita).

D. Espaçamento: espaço **duplo** ao longo de todo o manuscrito, incluindo Folha de Rosto, Resumo, Corpo do Texto, Referências, etc.

E. Alinhamento: esquerda

F. Recuo da primeira linha do parágrafo: tab = 1,25cm

G. Numeração das páginas: no canto direito na altura da primeira linha de cada página.

H. Cabeçalho de página: as primeiras duas ou três palavras do título devem aparecer cinco espaços à esquerda do número da página. O cabeçalho é usado para identificar as páginas do manuscrito durante o processo editorial. Usando MS Word, quando o número da página e o cabeçalho são inseridos em uma página, automaticamente aparecem em todas as outras.

I. Endereços da Internet: Todos os endereços "URL" (links para a internet) no texto (ex.: <http://pkp.sfu.ca>) deverão estar ativos.

J. Ordem dos elementos do manuscrito: Folha de rosto sem identificação, Resumo e Abstract, Corpo do Texto, Referências, Anexos, Notas de Rodapé, Tabelas e Figuras. Inicie cada um deles em uma nova página.

IV. Elementos do manuscrito:

A. Folha de rosto sem identificação: título em português (máximo 15 palavras, maiúsculas e minúsculas, centralizado) e o título em inglês compatível com o título em português.

B. Resumos em português e inglês: Parágrafos com no máximo 120 palavras (artigos), ou 100 palavras (comunicações breves), com o título Resumo escrito centralizado na primeira linha abaixo do cabeçalho. Ao fim do resumo, listar pelo menos três e no máximo cinco palavras-chave em português (em letras minúsculas e separadas por ponto e vírgula), preferencialmente derivadas do [Terminologia em Psicologia, da Biblioteca Virtual em Saúde - Psicologia](#). O resumo em inglês (*Abstract*), que deve ser fiel ao resumo em português, porém, não uma tradução "literal" do mesmo. Ou seja, a tradução deve preservar o conteúdo do resumo, mas também adaptar-se ao estilo gramatical inglês. Psicologia & Sociedade tem, como procedimento padrão, fazer a revisão final do abstract, reservando-se o direito de corrigi-lo, se necessário. Isto é um item muito importante de seu trabalho, pois em caso de publicação estará disponível em todos os indexadores da revista. O *abstract* deve ser seguido das *keywords*(versão em inglês das palavras-chave).

C. Corpo do Texto: Não é necessário colocar título do manuscrito nessa página. As subseções do corpo do texto não começam cada uma em uma nova página e seus títulos devem estar centralizados, e ter a primeira letra de cada palavra em letra maiúscula (por exemplo, Resultados, Método e Discussão, em artigos empíricos). Os subtítulos das subseções devem estar em itálico e ter a primeira letra de cada palavra em letra maiúscula (por exemplo, os subtítulos da subseção Método: *Participantes*, ou *Análise dos Dados*).

As palavras **Figura**, **Tabela**, **Anexo** que aparecerem no texto devem ser escritas com a primeira letra em maiúscula e acompanhadas do número (Figuras e Tabelas) ou letra (Anexos) ao qual se referem. Os locais sugeridos para inserção de figuras e tabelas deverão ser indicados no texto.

Sublinhados, Itálicos e **Negritos** Sublinhe palavras ou expressões que devam ser enfatizadas no texto impresso, por exemplo, "estrangeirismos", como *self*, *locus*, e palavras que deseje grifar. Não utilize itálico (menos onde é requerido pelas normas de publicação), negrito, marcas d'água ou outros recursos que podem tornar o texto visualmente atrativo, pois trazem problemas sérios para editoração.

Dê sempre crédito aos autores e às datas de publicação de todos os estudos referidos. Todos os nomes de autores cujos trabalhos forem citados devem ser seguidos da data de publicação. Todos os estudos citados no texto devem ser listados na seção de Referências.

Exemplos de citações no corpo do manuscrito:

Os exemplos abaixo auxiliam na organização de seu manuscrito, mas certamente não esgotam as possibilidades de citação em seu trabalho. Utilize o Publication Manual of the American Psychological Association (2001, 5ª edição) para verificar as normas para outras referências.

1. Citação de artigo de autoria múltipla:

Artigo com dois autores: cite os dois nomes sempre que o artigo for referido:

Carvalho e Beraldo (2006) fizeram a análise qualitativa...

Esta análise qualitativa (Carvalho & Beraldo, 2006).

Artigo com três a cinco autores: cite todos os autores só na primeira citação e nas seguintes cite o primeiro autor seguido de et al., data:

A literatura desta área foi revisada por Mansur, Carrthery, Caramelli e Nitriini (2006)...

Isto foi descrito em outro artigo (Mansur et al., 2006).

Artigo com seis ou mais autores: cite no texto apenas o sobrenome do(a) primeiro(a) autor(a), seguido de "et al." e data.

Porém, na seção de <u>Referências Bibliográficas</u> todos os nomes dos autores deverão ser relacionados.

2. Citações de obras antigas e reeditadas

De fato, Skinner (1963/1975)... na explicação do comportamento (Skinner, 1963/1975). Na seção de referências, citar Skinner, B. F. (1975). *Contingências de reforço*. São Paulo: Abril Cultural. (Original published in 1963)

NOTA: Citações com menos de 40 palavras devem ser incorporadas no parágrafo do texto, entre aspas. Citações com mais de 40 palavras devem aparecer sem aspas em um parágrafo no formato de bloco, com cada linha recuada 5 espaços da margem esquerda. Citações com mais de 500 palavras, reprodução de uma ou mais figuras, tabelas ou outras ilustrações devem ter permissão escrita do detentor dos direitos autorais do trabalho original para a reprodução. A permissão deve ser endereçada aos autores do trabalho submetido. Os direitos obtidos secundariamente não serão repassados em nenhuma circunstância. A citação direta deve ser exata, mesmo se houver erros no original. Se isso acontecer e correr o risco de confundir o leitor, acrescente a palavra [sic], sublinhado e entre colchetes, logo após o erro. Omissão de material de uma fonte original deve ser indicada por três pontos (...). A inserção de material, tais como comentários ou observações devem ser feitos entre colchetes. A ênfase numa ou mais palavras deve ser feita com fonte sublinhada, seguida de [grifo nosso].

Atenção: Não use os termos apud, op. cit, id. ibidem, e outros. Eles não fazem parte das normas da APA (2001, 5ª edição).

D. Referências:

Inicie uma nova página para a seção de Referências, com este título centralizado na primeira linha abaixo do cabeçalho. Apenas as obras consultadas e mencionadas no texto devem aparecer nesta seção. Continue utilizando espaço duplo e não deixe um espaço extra entre as citações. As referências devem ser citadas em ordem alfabética pelo sobrenome dos autores, de acordo com as normas da APA (veja alguns exemplos abaixo). Utilize o Publication Manual of the American Psychological Association (2001, 5ª edição) para verificar as normas não mencionadas aqui.

Em casos de referência a múltiplos estudos do(a) mesmo(a) autor(a), utilize ordem cronológica, ou seja, do estudo mais antigo ao mais recente. Nomes de autores não devem ser substituídos por travessões ou traços.

Exemplos de referências :

1. Artigo de revista científica:

Bosa, C. A. & Piccinini, C. A. (1996). Comportamentos interativos em crianças com temperamento fácil e difícil. *Psicologia Reflexão e Crítica*, 9, 337-352.

2. Artigo de revista científica paginada por fascículo: Proceder de acordo com o indicado acima, e incluir o número do fascículo entre parênteses, sem sublinhar, após o número do volume.

3. Artigo de revista científica editada apenas em formato eletrônico

Silva, S. C. da (2006, February). Estágios de Núcleo Básico na formação do psicólogo, experiências de desafios e conquistas. <i>Psicologia para América Latina, 5</i>, 2006, Retrieved in May 12, 2006, from <http://scielo.bvs-psi.org.br>

4. Livros

Koller, S. H. (2004). <i>Ecologia do desenvolvimento humano: Pesquisa e intervenção</i>. São Paulo: Casa do Psicólogo.

5. Capítulo de livro

Dell'Aglio, D. D., & Deretti, L. (2005). Estratégias de *coping* em situações de violência no desenvolvimento de crianças e adolescentes. In C. S. Hutz (Ed.), *Violência e risco na infância e adolescência: pesquisa e intervenção* (pp. 147-171). São Paulo: Casa do Psicólogo.

6. Obra antiga e reeditada em data muito posterior

Bronfenbrenner, U. (1996). *A ecologia do desenvolvimento humano: experimentos naturais e planejados*. Porto Alegre: Artes Médicas. (Original published in 1979).

7. Autoria institucional

American Psychiatric Association (1988). *DSM-III-R, Diagnostic and statistical manual of mental disorder* (3a ed. revisada). Washington, DC: Author.

E. Anexos: Evite. Somente devem ser incluídos se contiverem informações consideradas indispensáveis, como testes não publicados ou descrição de equipamentos ou materiais complexos. Os Anexos devem ser apresentados cada um em uma nova página. Os Anexos devem ser indicados no texto e apresentados no final do manuscrito, identificados pelas letras do alfabeto em maiúsculas (A, B, C, e assim por diante), se forem mais de um.

F. Notas de rodapé: Devem ser evitadas sempre que possível. No entanto, se não houver outra possibilidade, devem ser indicadas por algarismos arábicos no texto e apresentadas após os Anexos. O título (Notas de Rodapé) aparece centralizado na primeira linha abaixo do cabeçalho. Recue a primeira linha de cada nota de rodapé em 1,25cm e numere-as conforme as respectivas indicações no texto.

G. Tabelas: Devem ser elaboradas em Word (.doc) ou Excel. No caso de apresentações gráficas de tabelas, use preferencialmente colunas, evitando outras formas de apresentação como pizza, etc. Nestas apresentações evite usar cores. Cada tabela começa em uma página separada. A palavra Tabela é alinhada à esquerda na primeira linha abaixo do cabeçalho e seguida do número correspondente à tabela. Dê um espaço duplo e digite o título da tabela à esquerda, em itálico e sem ponto final, sendo a primeira letra de cada palavra em maiúsculo. Não devem exceder 17,5 cm de largura por 23,5 cm de comprimento

H. Figuras: Devem ser do tipo de arquivo JPG e apresentadas em uma folha em separado. Não devem exceder 17,5 cm de largura por 23,5 cm de comprimento. A palavra Figura é alinhada à esquerda na primeira linha abaixo do cabeçalho e seguida do número correspondente à figura. Dê um espaço duplo e digite o título da figura à esquerda, em itálico e sem ponto final, sendo a primeira letra de cada palavra em maiúsculo.

As palavras Figura, Tabela e Anexo que aparecerem no texto devem, sempre, ser escritas com a primeira letra em maiúscula e devem vir acompanhadas do número (para Figuras e Tabelas) ou letra (para Anexos) respectivos ao qual se referem. A utilização de expressões como "a Tabela acima" ou "a Figura abaixo" não devem ser utilizadas, porque no processo de editoração a localização das mesmas pode ser alterada. As normas da APA (2001, 5ª edição) não incluem a denominação de Quadros ou Gráficos, apenas Tabelas e Figuras.

1.2. Artigo Teórico 2

Os pequenos primatas como modelo de estudo de cognição e cooperação

Este capítulo tem como objetivo rever os estudos sobre cognição e cooperação envolvendo os pequenos primatas do Novo Mundo. Para isso inicialmente serão apresentadas características gerais desse grupo e em seguida serão revisados estudos sobre cognição e cooperação em *Callithrix*.

Os primatas apresentam características corporais primitivas da Classe Mammalia, tais como membros pentadáctilos e clavícula, entretanto, possuem também características diferentes relacionadas ao aumento do tamanho cerebral, mobilidade dos dedos, aumento da importância da visão e do período pós-natal, entre outras (Fleagle 1998).

Na ordem Primates, entre os primatas do novo mundo, os menores indivíduos são encontrados na subfamília Callitrichinae que inclui os sagüis (*Callithrix*), sagüis pigmeus (*Cebuella*), micos (*Saguinus*), micos leão dourado (*Leontopithecus*) e macacos de Goeldi (*Callimico*). Essa subfamília pode ser dividida em dois grupos: Callimini, composta pelo gênero *Callimico*; e Callitrichini, composta pelos outros quatro gêneros (Rylands et al. 2000).

Os Callitrichinae são primatas pequenos com o peso médio variando entre 126 g na espécie *Cebuella pygmaea* e 587 g em *Leontopithecus rosalia* (Ford 1994). Entretanto, eles têm esqueletos com troncos, caudas e pernas relativamente grandes. Todos os dedos, exceto o polegar, terminam em cutículas ou garras ao invés das unhas típicas de outras espécies de primatas (Fleagle 1998).

Essas características morfológicas típicas dos Callitrichinae são um tópico muito debatido quanto à sua história evolutiva. Hershkovitz (1977) argumenta que essas características são primitivas e indicam uma origem independente de um ancestral primata (não-antropóide) muito primitivo. Outros (Garber 1992; Martin 1992) propõem que essas características

anatômicas são especializações relacionadas ao seu pequeno tamanho e/ou adaptações ecológicas para a insetivoria e exploração de goma (ver também Rylands et al. 2000).

Callithrix

Em geral esse gênero é encontrado primariamente no sul dos rios Amazonas e Madeira no Brasil e na fronteira da Bolívia, mas o *Callithrix jacchus* está presente do extremo norte da floresta atlântica costeira à caatinga do nordeste brasileiro (Rylands & de Faria 1993). Os *Callithrix* se alimentam de frutas, insetos e goma, preferindo habitats secos, de transição e florestas secundárias.

Os indivíduos desse gênero são animais de pequeno porte, com peso entre 300 e 450 g (Araújo et al. 2000). Os *Callithrix* vivem em grupos de até 20 indivíduos, incluindo vários machos e fêmeas adultos (Digby et al. 2007). Esses grupos podem conter uma ou duas fêmeas reprodutoras com os seus irmãos e/ou prole adulta (Faulkes et al. 2003). Yamamoto e colaboradores (2009) sugerem a ocorrência de três sistemas de acasalamento para *Callithrix jacchus*: (1) monogamia, ou mais especificamente monoginia, porque ainda não se possui informação genética sobre a paternidade que permita determinar se apenas um macho se reproduz; (2) monoginia com tentativas de acasalamento pelas fêmeas subordinadas (pseudo-poliginia) e (3) poliginia.

Apesar da ocorrência desses diferentes sistemas de acasalamento, em grupos de *Callithrix jacchus* a situação mais freqüente é a de uma só fêmea se reproduzir (Arruda et al. 2005). Um dos mecanismos usados para se conseguir isso é a inibição da ovulação das fêmeas subordinadas pelas dominantes. Entretanto, Hubrecht (1989) relata que as filhas de fêmeas dominantes são capazes de se reproduzir em cativeiro já que elas foram capazes de copular com machos não-aparentados que estavam em outra gaiola.

Esse monopólio extremo da reprodução por uma ou duas fêmeas é encontrado somente neste grupo (Abbot et al. 2009). Essa característica levou ao desenvolvimento de dois modelos teóricos que tentam explicar essa assimetria reprodutiva: (a) modelo de assimetria ótima, que sugere que os indivíduos dominantes podem controlar a reprodução dos subordinados e que quando esses se reproduzem, isso representa uma concessão do dominante. (b) modelo do controle incompleto, que afirma que os subordinados se reproduzem porque os dominantes são incapazes de controlar efetivamente a reprodução dos subordinados (Yamamoto et al. 2009).

Em geral, os sagüis demonstram baixas frequências e intensidades de agressões intra-grupo, mas os comportamentos agonistas podem aumentar após mudanças na composição do grupo (Sussman et al. 2005). A obtenção da dominância depende raramente de agressão quando uma posição está vaga no grupo, enquanto que a manutenção da dominância requer um pouco de intimidação ou ameaça (Lazaro-Perea et al. 2000). No campo, foi visto que uma fêmea reprodutora é dominante sobre uma segunda fêmea reprodutora e todos os indivíduos reprodutores são dominantes em relação aos não-reprodutores (Souza et al. 2005). Em estudos de laboratório, os reprodutores também são dominantes sobre os não-reprodutores, mas é geralmente impossível detectar uma relação de dominância clara entre as fêmeas reprodutoras (Saltzman et al. 2008).

O sagüi bem como outros Calitriquídeos apresenta um comportamento de marcação de cheiro que tem a finalidade de permitir que esses animais se comuniquem através de sinais químicos complexos. Considera-se que esse tipo de comunicação é de grande importância nessa família tendo em vista que eles apresentam as glândulas de cheiro mais desenvolvidas entre os primatas (Epple et al. 1993).

As fêmeas de Calitriquídeos enfrentam uma grande exigência energética durante a reprodução. Isso ocorre porque geralmente dão a luz a gêmeos e podem engravidar

novamente logo após o parto, enquanto ainda estão amamentando os filhotes. O pai e outros indivíduos não-reprodutores podem agir como ajudantes, carregando os filhotes, partilhando comida com eles, vigiando e defendendo o território de modo a proteger os infantes de predadores (Snowdon 1996).

Como visto, os sistemas sociais e de acasalamento dos Calitriquídeos são variáveis entre os gêneros e nas populações das mesmas espécies. Uma das características marcantes dessa subfamília é que os indivíduos apresentam altas taxas reprodutivas, com crescimento pós-natal rápido (Rylands 1996). As taxas de reprodução são elevadas entre os Calitriquídeos, porque todos os quatro gêneros produzem freqüentemente gêmeos e ocasionalmente até trigêmeos, sendo que os dois gêneros de sagüis produzem anualmente duas ninhadas e tem uma maior taxa reprodutiva em relação aos outros (Garber 1994).

Estudos experimentais sobre cognição em *Callithrix*

Devido ao seu pequeno tamanho e facilidade de reprodução em laboratório, os primatas da família Callitrichinae têm sido bastante utilizados em pesquisas biomédicas e comportamentais. Nesta parte descreveremos estudos que buscam verificar a capacidade cognitiva destes animais, sendo dada ênfase as pesquisas relativas à cognição e atenção social.

A memória espacial de *Callithrix jacchus* foi testada em laboratório por MacDonald e colaboradores (1994) utilizando-se três experimentos que simulavam uma tarefa de forrageio. Esse tipo de tarefa permite que os animais usem dois tipos de estratégias: (a) “win-stay” que necessita que o animal se lembre que naquele local tinha comida previamente e desse modo continue retornando ao mesmo lugar; e (b) “win-shift” que precisa que o indivíduo se lembre que ele já visitou aquele local e que portanto não existe mais alimento lá, devendo assim evitá-lo. No primeiro teste experimental os animais puderam forragear livremente entre oito locais que continham comida. O objetivo dessa fase foi observar se os sagüis iriam evitar

revisitar os locais onde eles tinham esgotado o alimento e que estratégias eles estariam usando no forrageio. Os autores encontraram que os animais aparentemente usaram a sua memória espacial para evitar voltar aos locais onde o alimento tinha sido totalmente consumido anteriormente.

No segundo experimento foi utilizada uma estratégia do tipo “win-stay”, de modo que para ter sucesso nessa tarefa, os macacos tinham que retornar para quatro locais que previamente continham comida. Foi visto que eles foram capazes de lembrar precisamente os locais que antes continham o reforço alimentar.

Por fim, no terceiro experimento os animais foram testados em uma estratégia do tipo “win-shift”, desta vez para ter sucesso era necessário que os sagüis evitassem os mesmos quatro locais que antes continham alimento. Os autores relataram que os macacos tiveram um desempenho acima do acaso nessa tarefa, mas cometeram muitos erros comparados com os testes anteriores, portanto eles sugerem que os sagüis podem preferir tarefas que requerem uma estratégia do tipo “win-stay”.

Para avaliar a capacidade cognitiva de sagüis (*Callithrix jacchus*) em ambiente natural, Halsey e colaboradores (2006) usaram uma tarefa que consistia de dois fios com um reforço alimentar preso a apenas um deles. Para ter sucesso o animal precisava puxar o fio correto e assim ter acesso ao reforço. Esse tipo de tarefa permite testar a capacidade de percepção e o entendimento de conexões entre objetos. Os autores encontraram que 12 de 13 indivíduos tiveram sucesso em completar o teste, mas eles relatam que esse resultado foi ruim quando comparado com outros estudos semelhantes feitos em condições de laboratório. Para eles uma possível explicação é que o ambiente natural impõe uma série de dificuldades aos animais como a necessidade de vigilância contra predadores, por exemplo.

Outros trabalhos analisaram a capacidade cognitiva de sagüis (*Callithrix jacchus*) através de experimentos de imitação. Bugnyar e Huber (1997) fizeram um estudo em que indivíduos

sem experiência prévia observaram um coespecífico demonstrar uma de duas técnicas possíveis (puxar ou empurrar) para abrir uma porta que dava acesso a um reforço alimentar. Os autores analisaram as ações dos macacos quando tiveram acesso à porta em um teste subsequente e compararam o seu desempenho com o de outros indivíduos que não puderam observar o demonstrador. Eles encontraram que os indivíduos observadores mostraram menos comportamento exploratório e alguns apresentaram uma forte tendência em usar a mesma técnica de abertura da porta que o indivíduo demonstrador. Entretanto, essa preferência inicial se extinguiu ao longo de cinco sessões, com os observadores adotando posteriormente uma solução mais simples semelhante à encontrada pelos coespecíficos que não observaram o demonstrador. Os autores sugerem que apesar de não terem encontrado diferenças entre os grupos, os resultados indicam que os sagüis são capazes de aprenderem habilidades motoras simples através da observação de um indivíduo demonstrador.

Em outro experimento sobre imitação em *Callithrix jacchus*, Voelkl e Huber (2000) permitiram que dois grupos de sagüis observassem um demonstrador usando uma de duas técnicas alternativas (com a boca ou com a mão) para remover a tampa de uma série de tubos plásticos que continham uma recompensa alimentar. Posteriormente, foi permitido aos sagüis observadores acesso aos tubos. Os autores relatam que os indivíduos que observaram o demonstrador usar a mão para remover a tampa, quando tiveram contato com os tubos usaram somente a mão para retirar a tampa dos mesmos. Do mesmo modo, os indivíduos que viram o demonstrador usar somente a boca para abrir a tampa, na sua vez usaram mais a boca também. Para os autores, isso sugere que eles aprenderam o comportamento do demonstrador, pois abrir os tubos com a boca foi uma ação incomum de ser vista. Isso é apoiado pela comparação com um terceiro grupo (controle) que nunca viu o demonstrador agindo e que raramente usou a boca quando teve acesso aos tubos. Esses achados corroboram o trabalho de

Bugnyar e Huber (1997), fornecendo mais uma evidência de que sagüis possuem capacidade cognitiva suficiente para aprender por imitação.

As habilidades de aprendizado social de sagüis (*Callithrix jacchus*) foram testadas em laboratório por Fritz e colaboradores (2002). Neste experimento os macacos tinham que aprender a rota de escape de um boneco em forma de inseto para melhorar o seu sucesso de caça. O inseto sempre fazia a mesma rota e, além disso, para garantir o interesse dos animais os pesquisadores colocavam uma recompensa alimentar no boneco. Os indivíduos foram divididos em dois grupos: o tutor, no qual dois subgrupos tinham a oportunidade de assistir a um coespecífico diferente cada um, caçando o inseto e comendo o reforço alimentar; e o controle que teve o mesmo número de observações do tutor, mas pode assistir somente ao inseto fugindo sem a presença do caçador. Os autores compararam o desempenho dos dois grupos e encontraram que o grupo tutor apresentava um aprendizado mais rápido que o controle. Segundo eles, isso sugere que a caça de insetos tem um contexto de aprendizado social relevante para os sagüis. Foi observada também uma diferença na aquisição da habilidade de caça entre os dois subgrupos tutor. Uma das causas pode ter sido diferenças individuais quanto à habilidade de caça dos sagüis ou então um efeito da identidade do demonstrador, pois os mesmos animais já tinham estado juntos em um experimento anterior (Voelkl e Huber 2000).

O efeito das interações sociais no aprendizado de sagüis (*Callithrix jacchus*) foi estudado por Caldwell e Whiten (2003). Nessa investigação eles utilizaram uma tarefa que envolvia deslizar horizontalmente uma pequena porta para ter acesso a uma recompensa alimentar. Para isso foram utilizados cinco grupos, sendo que cada um teve uma experiência diferente antes do teste: o grupo (O) observou, sem ter contato físico, um coespecífico treinado realizando a tarefa; o grupo (S) pôde interagir com o demonstrador durante o uso do aparato, sendo possível o surgimento de um parasitismo por parte do observador; o grupo (I) teve

somente interação individual com o aparato; o grupo (J) teve interações no aparato em conjunto com outro indivíduo não-treinado no uso do mesmo; e o grupo (C) não teve nenhuma experiência no aparato.

Os autores encontraram que mais indivíduos do grupo (S) aprenderam o novo comportamento mais rápido em comparação com os do grupo (O). Posteriormente, foi permitido que os animais do grupo (O) tivessem contato físico com o demonstrador durante a manipulação do aparato, conseqüentemente o seu sucesso na resolução da tarefa aumentou. Para os autores a interação social com o coespecífico demonstrador pode ter facilitado o aprendizado porque permitiu que os sujeitos entendessem a relação entre o aparato e o reforço alimentar, ou ainda porque o contato social facilitou a interação com o aparato. Entretanto, quando se considera os outros grupos é sugerido que somente esses fatores não são responsáveis pelo efeito observado. Os autores propõem que o resultado encontrado é provavelmente dependente de uma interação de vários fatores, principalmente oportunidades de aprendizado individual, apoio social e uma atenção maior ao demonstrador.

Nos experimentos de imitação deve-se observar que a habilidade de repetir uma determinada ação não depende somente da capacidade imitativa de um indivíduo, mas também do grau de atenção ao demonstrador. Esse importante fator foi estudado recentemente em saguís por Range e Huber (2007). Durante as sessões experimentais um indivíduo podia observar através de dois orifícios um coespecífico que podia estar engajado em uma tarefa (procurando um objeto, manipulando-o ou se alimentando) ou então somente descansando. O uso dos dois orifícios permitiu uma melhor quantificação do tempo e da frequência de observação do observador. Os autores verificaram que os macacos prestaram mais atenção a coespecíficos que estavam atuando em uma tarefa em comparação com aqueles que estavam somente descansando ou explorando a gaiola. Além disso, foi encontrada uma grande variação individual na atenção, indo de menos de 10% a mais de 49%. Esses valores também

foram influenciados pela identidade do demonstrador, sendo visto um aumento na atenção quando o mesmo era do sexo oposto. De modo geral, os sagüis apresentaram um nível de atenção curto, com duração média de 6 segundos e sem diferença entre os sexos. Este estudo mostrou a importância de se medir o real interesse de um observador em relação a um modelo, pois este fator é de grande importância em experimentos de aprendizado social.

Os primatas como outros animais, se movem em um ambiente onde certos objetos precisam ser reconhecidos como sendo os mesmos através de repetidas aparições e desaparecimentos ao longo do tempo. Essa capacidade cognitiva de permanência de objeto permite a um sujeito entender que os objetos continuam a existir, mesmo quando eles não estão mais disponíveis para percepção imediata. A teoria de Piaget tem se mostrado muito útil como uma estrutura para estudos comparativos, porque os procedimentos de Piaget são eficientes em comparações entre espécies já que a metodologia envolve observações muito detalhadas (similares aos procedimentos etológicos) e também porque as atividades podem ser feitas por sujeitos não-verbais (Mendes & Huber 2004).

Assim, levando em conta os estágios de Piaget, Mendes e Huber (2004) pesquisaram qual o nível de permanência de objetos que os sagüis possuem e analisaram suas atividades de procura. Para isso eles realizaram um experimento que consistiu de nove tarefas de procura que correspondiam aos estágios Piagetianos 3 – 6. Essas tarefas consistiam de testes nos quais os sujeitos tinham que procurar e encontrar objetos que eram ocultos atrás de telas. As tarefas de 1 a 5 envolviam o deslocamento visível de objetos e as tarefas de 6 a 9 envolviam deslocamentos invisíveis. Os autores encontraram que as taxas de sucesso variaram muito entre as diferentes tarefas e animais, mas que as performances da maioria dos sujeitos foram acima do acaso. Foram realizadas 24 sessões experimentais, porém os autores relatam não terem observado uma melhoria no desempenho das tarefas ao longo das sessões. Dos 11 indivíduos analisados no experimento, somente dois apresentaram um excelente desempenho

na tarefa de deslocamento invisível. Para os autores, isso sugere que esta espécie é capaz de representar a existência e os movimentos de objetos ocultos, mas somente alguns sagüis mais “inteligentes” ou experientes são capazes de alcançar o estágio Piagetiano 6.

Os estudos sobre a capacidade de cooperação em sagüis apresentam resultados contraditórios. Em laboratório, um dos primeiros trabalhos a analisar esta temática foi realizado por Koenig e Rothe (1991) usando um grupo familiar de oito indivíduos. Os autores procuraram examinar como as contribuições individuais dos membros da família podem variar em relação ao estado reprodutivo, idade, sexo e relações sociais. Os autores relataram a ocorrência de comportamentos cooperativos, como o transporte dos filhotes, somente por parte dos pais, um filho adulto e uma filha sub-adulta. Já a cooperação na defesa contra intrusos teve a participação de somente dois indivíduos (um filho adulto e uma filha sub-adulta). Os autores encontraram que durante o período de estudo a participação individual no transporte dos filhotes não se alterou, entretanto, na defesa do território foram vistas mudanças na participação dos indivíduos que dependiam da presença dos filhotes. Os autores sugerem que essas diferenças na participação em comportamentos cooperativos são causadas por uma divisão de tarefas dentro da família.

Em outro experimento realizado em condições de laboratório, Werdenich e Huber (2002) estudaram um grupo familiar de oito indivíduos (*Callithrix jacchus*) e treinaram os animais individualmente a puxar uma corda para movimentar um braço que tinha um prato com reforço. Após essa fase eles formaram díades e aumentaram o comprimento do braço, de modo que um indivíduo sozinho não podia puxar a corda e segurar o prato ao mesmo tempo. Portanto, nessa etapa era necessário que cada animal assumisse um determinado papel e que a dupla sincronizasse suas ações. Usando esse aparato mecânico os autores concluíram que os animais foram capazes de cooperar porque todos os oito indivíduos tiveram sucesso na tarefa com pelo menos um parceiro. Entretanto, somente aquelas díades em que o indivíduo

dominante assumiu o papel de “parasita” (scrounger) e o subordinado assumiu o papel de produtor tiveram sucesso na tarefa cooperativa. Desse modo, os autores sugeriram que a cooperação em sagüis depende da distribuição de papéis e da tolerância de indivíduos de hierarquias superiores.

Em outro estudo sobre cooperação em sagüis, Burkart e colaboradores (2007) utilizaram quinze animais não-aparentados em uma tarefa cooperativa. Inicialmente os sagüis foram treinados individualmente no papel de doador, que consistia em escolher entre duas bandejas e puxar a que continha o reforço alimentar. Para os sujeitos entenderem melhor o seu papel de doador, o reforço estava sempre do lado do parceiro receptor, portanto, nesta fase de treino eles tinham que se dirigir ao compartimento do animal receptor para pegar o alimento. No teste de cooperação, o doador não podia entrar no compartimento do receptor, desse modo, foi considerado que o animal estaria cooperando quando ele puxasse a bandeja com reforço para o seu parceiro pegar. Além disso, os autores compararam as puxadas da bandeja com reforço quanto o receptor estava presente e quando ausente. Eles encontraram que os sagüis puxavam mais vezes a bandeja com reforço na presença do parceiro. Segundo os autores isso indica que os sujeitos tinham um comportamento prosocial intencional. Entretanto, as fêmeas ajudantes não mostraram essa mesma tendência. Para os autores, isso pode ser devido ao fato de que na natureza esses indivíduos participam menos do cuidado com os filhotes, portanto, observa-se que fatores sociais podem modular esse tipo de comportamento.

Conclusão

Os pequenos primatas compõem uma família com características diferenciais, sendo a principal o pequeno tamanho e, para os *Callithrix jacchus*, o cuidado cooperativo dos filhotes. De forma geral, os sagüis são bons modelos para estudos sobre funções cognitivas consideradas “superiores”, possuindo capacidade de: memória espacial (MacDonald et al.

1994), imitação (Bugnyar & Huber 1997), atenção social (Voelkl & Huber 2000; Range & Huber 2007), estágio Piagetiano 5 de permanência de objetos (Mendes & Huber 2004), cooperação (Werdenich & Huber 2002) e comportamentos pró – sociais (Burkart et al. 2007). O hábito onívoro e forrageador extrativista, assim como uma organização social com cuidado cooperativo de filhotes correlacionam-se de forma causal a estas habilidades cognitivas. Entretanto, ainda falta muito a ser descoberto, principalmente no tocante à importância de variáveis individuais, de atenção social e formação de papéis para a execução de comportamentos cooperativos.

Referências Bibliográficas

- Abbot, D. H., Digby, L. & Saltzman, W.** 2009. Reproductive skew in female common marmosets: contributions of infanticide and subordinate self-restraint. In: *Reproductive Skew in Vertebrates: Proximate and Ultimate Causes* (Org. por Reinmar Hager e Clara B. Jones), pp. 337-368. Cambridge: Cambridge University Press.
- Araújo, A., Arruda, M. F., Alencar, A. I., Albuquerque, F., Nascimento, M. C. & Yamamoto, M. E.** 2000. Body Weight of Wild and Captive Common Marmosets (*Callithrix jacchus*). *International Journal of Primatology*, 21, 317-324.
- Arruda, M. F., Araújo, A., Sousa, M. B. C., Albuquerque, F. S., Albuquerque, A. C. S. R. & Yamamoto, M. E.** 2005. Two Breeding Females Within Free-Living Groups May Not Always Indicate Polygyny: Alternative Subordinate Female Strategies in Common Marmosets (*Callithrix jacchus*). *Folia Primatologica*. 76, 10-20.
- Bugnyar, T. & Huber, L.** 1997. Push or pull: an experimental study on imitation in marmosets. *Animal Behaviour*, 54, 817-831.
- Burkart, J. M., Fehr, E., Efferson, C., & van Schaik, C. P.,** 2007. Other-regarding preferences in a non-human primate: Common marmosets provision food altruistically. *PNAS*, 50, 19762–19766.
- Caldwell, C. A. and Whiten, A.,** 2003. Scrounging facilitates social learning in common marmosets, *Callithrix jacchus*. *Animal Behaviour*, 65, 1085-1092.
- Digby, L. J., Ferrari, S. F. & Saltzman, W.** 2007. Callitrichines: the role of competition in a cooperatively breeding species. In: *Primates in Perspective* (Eds. C. Campbell, A. Fuentes, K. C. MacKinnon, M. Panger & S. Bearder), pp. 85-106. Oxford: Oxford University Press.
- Epple, G., Belcher, A. M., Küderling, I., Zeller, U., Scolnick, L., Greenfield, K. L. & Smith III, A. B.** 1993. Making sense out of scents: species differences in scent glands, scent-marking behavior, and scent-marking composition in the Callitrichidae. In: *Marmosets and*

Tamarins: systematics, behaviour, and ecology (Org. por A. B. Rylands,), pp. 123-151.
Oxford: Oxford University Press.

Faulkes, C. G., Arruda, M. F. & Monteiro da Cruz, M. A. O. 2003. Matrilineal genetic structure within and among populations of the cooperatively breeding common marmoset, *Callithrix jacchus*. *Molecular Ecology*, 12, 1101-1108.

Fleage, J. G. 1998. *Primate Adaptation and Evolution*. San Diego, USA: Academic Press.

Ford, S. M. 1994. Evolution of sexual dimorphism in body weight in platyrrhines. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 34, 221–244.

Fritz, J., Kemps, J., Völkl, B., Huber, L. 2002. The effect of demonstrators' pre-experience on social learning in marmosets. In: Conferência - Perspectives on imitation from cognitive neuroscience to social science. Royaumont Abbey: França.

Garber, P. A. 1992. Vertical clinging, small body size, and the evolution of feeding adaptations in the callitrichinae. *American Journal of Physical Anthropology*, 88, 469–482.

Garber, P. A. 1994. Phylogenetic approach to the study of tamarin and marmoset social systems. *American Journal of Primatology*, 34, 199-219.

Halsey, L. G., Bezerra, B. M. & Souto, A. S., 2006. Can wild common marmosets (*Callithrix jacchus*) solve the parallel strings task? *Animal Cognition*, 9, 229–233.

Hershkovitz, P. 1977. *Living New World Monkeys (Platyrrhini)*, With an Introduction to Primates, vol.1. Chicago: University of Chicago Press.

Hubrecht, R. C. 1989. The fertility of daughters in common marmoset (*Callithrix jacchus jacchus*) family groups. *Primates* 30, 423–432.

Koenig, A. & Rothe, H. 1991. Social relationships and individual contribution to cooperative behavior in captive common marmosets (*Callithrix jacchus*). *Primates*, 32, 183-195.

- Lazaro-Perea, C., Castro, C. S. S., Harrison, R., Araújo, A., Arruda, M. F., Snowdon, C. T.** 2000. Behavioral and demographic changes following the loss of the breeding female in cooperatively breeding marmosets. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 48, 137–146.
- Macdonald, S. E., Pang, J. C. & Gibeault, S.** 1994. Marmoset (*Callithrix jacchus jacchus*) spatial memory in a foraging task: win-stay versus win-shift strategies. *J Comp Psychology*, 108, 328-334.
- Martin, R.D.** 1992. Goeldi and the dwarfs: The evolutionary biology of the small New World monkeys. *Journal of Human Evolution.*, 22, 367–393.
- Mendes, N. & Huber, L.** 2004. Object Permanence in Common Marmosets (*Callithrix jacchus*). *Journal of Comparative Psychology*, 118, 103-112.
- Range, F. and Huber, L.,** 2007. Attention in common marmosets: implications for social-learning experiments. *Animal Behaviour*, 73, 1033-1041.
- Rothe, H. & Darms, K.** 1993. The social organization of marmosets: a critical evaluation of recent concepts. In: *Marmosets and Tamarins: systematics, behaviour, and ecology* (Org. por A. B. Rylands.), pp. 176-199. Oxford: Oxford University Press.
- Rylands, A. B.** 1996. Habitat and the evolution of social and reproductive behavior in callitrichidae. *American Journal of Primatology*, 38, 5-18.
- Rylands, A. B. & de Faria D. S.** 1993. Habitats, feeding ecology, and home range size in the genus *Callithrix*. In: *Marmosets and Tamarins: systematics, behaviour, and ecology* (Org. por A. B. Rylands.), pp. 262–272. Oxford: Oxford University Press.
- Rylands, A. B., Schneider, H., Langguth, A., Mittermeier, R. A., Groves, C. P. & Rodríguez-Luna, E.** 2000. An assessment of the diversity of New World primates *Neotropical Primates*, 8, 61-93.

- Saltzman, W. Liedl, K. J. Salper, O. J., Pick, R. R. & Abbot, D. H.** 2008. Post-conception reproductive competition in cooperatively breeding common marmosets (*Callithrix jacchus*). *Hormones and Behavior*, 53, 274-286.
- Snowdon, C. T.** 1996. Infant care in cooperatively breeding species. In: *Parental care: evolution, mechanisms and adaptative significance* (Eds. J. A. Rosenblatt, C. T. Snowdon), pp. 643-689. San Diego: Academics.
- Souza, M. B. C., Albuquerque, A. C. S. R., Albuquerque, F. S., Araujo, A., Yamamoto, M. E. & Arruda M. F.** 2005. Behavioral strategies and hormonal profiles of dominant and subordinate common marmoset (*Callithrix jacchus*) females in wild monogamous groups. *American Journal of Primatology*, 67, 37-50.
- Sussman, R. W., Garber, P. A. & Cheverud, J. M.** 2005. Importance of cooperation and affiliation in the evolution of primate sociality. *American Journal of Physical Anthropology*, 128, 74-83.
- Voelkl, B. & Huber, L.,** 2000. True imitation in marmosets. *Animal Behaviour*, 60, 195-202.
- Werdenich, D. & Huber, L.** 2002. Social factors determine cooperation in marmosets. *Animal Behaviour*, 64, 771-781.
- Yamamoto, M. E., Arruda, M. F., Alencar, A. I., Sousa, M. B. C. & Araújo, A.** 2009. Mating Systems and Female-Female Competition in the Common Marmoset, *Callithrix jacchus*. In: *The Smallest Anthropoids, Developments in Primatology: Progress and Prospects* (Org. por Susan M. Ford, Leila M. Porter, Lesa C. Davis), pp. 119-134. New York: Springer.

2.1. Artigo Empírico 1

Esse artigo será submetido ao periódico *Psicologia Teoria e Pesquisa* (Qualis A2).

Título do artigo:

Variação Individual em tarefas de cooperação em sagüis (*Callithrix jachhus*)

Autores:

André Luiz Barbosa Mendes

Jordana Costa Barbalho

John Fontenele Araújo

Renata Gonçalves Ferreira

Afiliação:

Departamento de Fisiologia, Centro de Biociências, Universidade Federal do Rio Grande do (UFRN), Natal – RN.

Varição individual em tarefas de cooperação em sagüis (*Callithrix jacchus*)

Resumo

Esse artigo analisou o desempenho de sagüis (*Callithrix jacchus*) em duas tarefas cooperativas. Foram estudadas seis fêmeas adultas não aparentadas mantidas em gaiolas individuais. Os animais foram treinados a usar dois tipos de aparatos cooperativos: um elétrico e outro mecânico. As variáveis analisadas foram o índice de puxadas corretas (IPC) e o índice de olhares sociais (IOS). Verificamos uma grande variação inter-individual no aprendizado e manipulação de ambos os aparatos, mas não ocorreu formação de papéis nas díades.

Palavras-chave: Cooperação, sagüis, papéis sociais, variação individual

Abstract

This article analyzed the performance of marmosets (*Callithrix jacchus*) in two cooperative tasks. We studied six unrelated adult females kept in individual cages. The animals were trained to use two types of cooperative devices: one electric and one mechanical. The variables analyzed were ratio of correct pulls (RCP) and the ratio of social glances (RSG). We found a large inter-individual variation in learning and manipulation of both devices, but it did not happen formation of roles in the dyads.

Keywords: Cooperation, common marmosets, social roles, individual variation.

Introdução

Os comportamentos cooperativos são freqüentes na natureza e tem sido descritos em todos os níveis da organização biológica (van Schaik & Kappeler, 2006). Entretanto, a cooperação não ocorre de forma eqüitativa entre os indivíduos, sendo mais comum entre parentes, e sujeitos com fortes laços sociais (Silk, 2006). Ademais, estudos naturalísticos (Halsey, Bezerra e Souto, 2006) e experimentais (Hauser, Chen, Chen e Chuang, 2003) mostram que a ocorrência de cooperação pode ser modulada por características individuais, bem como por peculiaridades das díades ou de mais indivíduos envolvidos no ato cooperativo.

Vários estudos sobre cognição têm mostrado que alguns indivíduos comportam-se diferentemente durante as fases experimentais, sugerindo que diferenças individuais influenciam a performance nos testes (Werdenich & Huber, 2002; Cronin, Schroeder, Rothwell, Silk & Snowdon, 2009).

Distinção entre parceiros pode ser vista, por exemplo, nos experimentos realizados por de Waal e Davis (2003) com macaco prego (*Cebus apella*). Neste trabalho os autores utilizaram uma tarefa cooperativa na qual uma dupla de macacos tinha oportunidades variáveis para monopolizar o reforço alimentar, já que em algumas sessões o reforço era oferecido agrupado e em outras, disperso. Os resultados mostraram, como esperado, que os animais cooperaram por mais tempo com indivíduos aparentados do que com não aparentados. Além disso, foi visto que os macacos prego são capazes de tomar decisões quanto à cooperação baseados em quem é o seu parceiro e o que esperar dele. Desse modo, observou-se que dominantes cooperaram com subordinados em todas as condições, mas subordinados cooperaram com dominantes somente quando o reforço estava disperso. Isto é explicado pelo fato de que quando o alimento está disperso, ambos os animais podem ter

acesso ao reforço. Por outro lado, quando o alimento está concentrado, o dominante o monopoliza.

Um estudo que demonstrou a importância das características do parceiro na cooperação foi realizado por Melis, Hare e Tomasello (2006) utilizando chimpanzés. Os autores apresentaram aos animais uma tarefa cooperativa na qual eles tinham que decidir quando e qual parceiro seria recrutado para ajudar. No primeiro experimento, os indivíduos recrutaram um colaborador somente quando a resolução da tarefa necessitava de colaboração. No segundo experimento, os chimpanzés recrutaram o indivíduo que tinha sido o melhor colaborador baseado em suas experiências prévias com ele, mostrando assim que esses animais distinguem parceiros que tenham melhores habilidades cooperativas para uma determinada tarefa.

Os primatas do grupo dos Calitriquídeos têm se destacado devido a sua excelente performance cognitiva em diferentes tarefas (revisado em Burkart & van Schaik, 2009). Neste grupo, o sagüi (*Callithrix jacchus*) é uma espécie importante para experimentos de cooperação, pois vive em grupos familiares de até 15 indivíduos (Ferrari & Lopes-Ferrari, 1989; Digby & Barreto, 1993) com alto grau de tolerância entre si (Aureli & Schaffner, 2006). Eles são considerados reprodutores cooperativos, pois apresentam dispersão da prole do grupo natal, supressão reprodutiva das subordinadas e cuidado com filhotes que não seus parentes (Yamamoto, Arruda, Alencar, Souza e Araújo, 2009). Geralmente somente a fêmea dominante é capaz de se reproduzir, mas existem relatos de grupos com duas fêmeas reprodutoras (Arruda et al., 2005; Yamamoto et al., 2009). Além disso, apresentam comportamentos cooperativos influenciados pela hierarquia dos co-específicos, como cuidado com os filhotes, defesa de território e partilha de alimento (Ferrari, 1987; Feistner & Price, 1990; McConkey, 2000; Koenig & Rothe, 1991).

Variações individuais em uma tarefa cooperativa foram vistas em pequenos primatas por Cronin e colaboradores (2009), estudando tamarins (*Saguinus oedipus*). Neste trabalho foi utilizado um aparato cooperativo no qual os animais podiam escolher entre duas bandejas com diferentes opções de reforço. No primeiro experimento, os parceiros podiam estar presentes ou não no aparato e os macacos tinham a opção de escolher entre a bandeja (1,0), ou seja, com reforço apenas para o doador, ou a bandeja (1,1) em que ambos receberiam o reforço. Foi visto que a maioria dos indivíduos não diferenciou a escolha das bandejas levando em conta a presença ou ausência do parceiro, exceto por um animal que significativamente escolheu a bandeja (1,1) quando o parceiro estava ausente. Em um segundo experimento, as únicas opções disponíveis eram a bandeja (0,1), na qual só o parceiro recebia o reforço, ou a bandeja (0,0), que não tinha reforço para ambos os sujeitos. Os autores encontraram novamente, que quase todos os indivíduos não doaram reforço para o seu parceiro. Entretanto, foi relatado que um animal preferiu mais a opção (0,1) quando o parceiro estava presente e outro escolheu essa opção quando o parceiro estava ausente.

Neste trabalho utilizamos dois diferentes aparatos cooperativos com o objetivo de verificar a ocorrência de (1) variação inter-individual no uso de aparatos e tendência a cooperação e, (2) formação de papéis (produtor/parasita).

Método

Sujeitos

Estudamos seis fêmeas não aparentadas de sagüis (*Callithrix jacchus*) com 2-3 anos de idade provenientes do Núcleo de Primatologia da Universidade Federal do Rio Grande do Norte, que nunca participaram de experimentos cooperativos antes. Os animais foram mantidos em uma sala com temperatura controlada (25 - 27°C) e um ciclo claro-escuro de 12:12h. Os sujeitos permaneceram durante o experimento em gaiolas individuais medindo 58

x 70 x 38 cm. Cada gaiola possuía dois poleiros, uma caixa-ninho e uma garrafa de água. Os animais eram alimentados pela manhã (10:00 h) logo após as sessões experimentais e a tarde (15:00 h). Os pratos de alimento permaneciam nas gaiolas por 2 horas de modo a garantir que os animais estivessem motivados na próxima sessão.

Aparatos Experimentais

Tendo em vista que alguns autores (Mendres & de Wall, 2000; Chalmeau, Visalberghi e Gallo, 1997) demonstraram a importância de se considerar a influência do tipo de aparato em tarefas cooperativas, nós usamos dois diferentes aparatos com os mesmos indivíduos, um mecânico e outro elétrico.

A duração das fases experimentais nos dois aparatos foi variada, pois em algumas os indivíduos tiveram sucesso rapidamente mantendo esse comportamento por várias sessões. Em outras fases, os animais extinguiram o comportamento de puxar, levando-nos assim a encerrar mais rapidamente essa fase experimental.

Aparato Mecânico:

Consistia de uma ferramenta em forma de L semelhante à utilizada no trabalho de Hauser e colaboradores (2003) (ver Fig. 1). Esse aparato era composto de uma alavanca ligada a dois pequenos pratos onde era colocada a recompensa. Devido a essa característica, somente um sujeito podia puxar a alavanca por vez, assumindo um papel ativo (condição ativa) enquanto o outro animal ficava no papel passivo (condição passiva). Este sistema era colocado na frente das gaiolas da dupla. Para terem acesso ao reforço o indivíduo produtor tinha que esticar o braço para fora da grade e puxar a alavanca na sua direção posicionando a ponta desta no espaço entre as grades. Só era permitido aos animais puxarem a alavanca quando nós a abastecíamos com o reforço e em seguida a posicionávamos dentro do alcance

das mãos do produtor. Além disso, não limitamos o número de vezes em que um indivíduo podia puxar a alavanca e conseguir reforço dentro do tempo disponível em cada fase.

Fases experimentais:

Cada fase ocorria imediatamente após a outra. Os animais eram testados por cinco dias seguidos e descansavam por dois dias.

a) Treino: Os sagüis foram treinados diariamente por dez minutos, até conseguirem puxar as alavancas sozinhos por pelo menos duas sessões consecutivas.

b) Controle: Durante 15 dias, um animal de cada vez puxava a alavanca para conseguir o reforço para si mesmo (4 minutos cada sujeito).

c) Cooperação – reciprocidade rápida: Durante 7 dias, um animal puxava e somente o seu parceiro recebia a recompensa (4 minutos cada sujeito). Após 4 minutos os papéis eram invertidos.

d) Remodelagem 1: Durante 8 dias, a fase controle foi repetida de modo a garantir que todas as duplas estivessem motivadas.

e) Reforço Duplo: Durante 10 dias, o indivíduo produtor puxava a alavanca e ambos ganhavam a recompensa (4 minutos cada sujeito).

f) Remodelagem 2: Durante 5 dias, nós repetimos a fase controle para garantir que todas as duplas estivessem motivadas.

g) Cooperação – reciprocidade lenta: Durante 15 dias, um animal puxava e somente o seu parceiro recebia o reforço (4 minutos cada sujeito). Nesta fase a troca de papéis ocorreu somente na sessão seguinte.

Aparato Elétrico:

O sistema consistia de dois braços mecânicos que possuíam um pequeno prato na ponta destinado a colocação da recompensa alimentar. Os braços podiam realizar movimentos de 90° para frente e para trás (movidos por um motor elétrico). Durante todas as sessões experimentais estavam disponíveis duas alavancas que quando puxadas colocavam em movimento o braço correspondente na direção da gaiola (Fig. 2).

A tarefa consistiu em puxar uma alavanca colocada no topo da gaiola para trazer os pratos ao alcance, desse modo os sujeitos podiam pegar a recompensa esticando os braços através das grades da gaiola. Para colocar o braço do aparato em movimento era necessário que o indivíduo aplicasse na alavanca uma força correspondente a pelos menos 117 gramas e movesse a alavanca para baixo 0,4 cm. Os animais estavam livres para puxar a alavanca a qualquer momento, mesmo na ausência de reforço alimentar. Quando isso acontecia, os pesquisadores esperavam o sujeito parar de puxar a alavanca e traziam o braço de volta para reabastecê-lo com o alimento.

Fases experimentais:

Cada fase ocorria imediatamente após a outra. Os animais eram testados por cinco dias seguidos e descansavam por dois dias.

a) Treino: As dúades foram treinadas por dez minutos diários até aprenderem a puxar as alavancas sozinhas por pelo menos duas sessões consecutivas.

b) Controle: Durante 8 dias, os dois sujeitos poderiam puxar por até 5 minutos a sua alavanca correspondente e receberem a recompensa.

c) Cooperação com tempo livre: Durante 20 dias, os sujeitos tiveram a oportunidade de puxar a alavanca livremente durante 5 minutos, sendo que a recompensa era dada ao seu parceiro.

d) Remodelagem: Nós repetimos a fase controle por 16 dias visando aumentar a motivação dos animais.

e) Cooperação com ação sincronizada: Durante 10 dias por 10 minutos cada díade tinha que puxar a alavanca ao mesmo tempo para que os dois indivíduos recebessem o reforço.

Protocolo Geral

Em ambos os aparatos os experimentos sempre foram realizados pela manhã (9:00 h) e usamos sempre a mesma díade em todos os testes, mas em cada sessão foi alternado o indivíduo da díade que começou primeiro.

Em todos os experimentos foram oferecidas recompensas alimentares atrativas (larvas de tenébrios) em ordem aleatória. Em cada sessão, após a preparação do aparato nós primeiro mostrávamos a recompensa para o indivíduo e em seguida abastecíamos os pratos. Após o animal pegar a recompensa nós esperávamos os sujeitos mastigarem a mesma para pudermos reabastecer o prato e continuávamos abastecendo-o até o fim da sessão.

Registro dos Dados

Todas as sessões foram gravadas com duas câmeras de vídeo (uma para cada animal). Nós assistimos as gravações para quantificar os olhares para o parceiro e usamos o programa Etholog 2.2 (Ottoni, 2000) para transferir esses dados para o computador. Foi considerado que um indivíduo olhou para o parceiro quando ele virou a sua cabeça completamente na direção correspondente à posição do outro animal.

As frequências de puxadas e reforço consumido foram obtidas diretamente durante o experimento. Nós definimos a puxada, em ambos os aparatos, como uma ação que resultava em qualquer movimento dos pratos, não importando se os sujeitos alcançavam a recompensa

ou não. Do mesmo modo, se um animal começou a puxar e parou, ou retirou a sua mão da alavanca e então puxou novamente nós contamos 2 puxadas.

Para medir o sucesso nas puxadas durante uma sessão, foi calculado o índice de puxadas corretas (IPC), que é definido como o número de recompensas recebidas dividido pelo número de puxadas totais. Para quantificar o quanto os sagüis olharam para os parceiros de aparato foi calculado o índice de olhares sociais (IOS), que foi definido como o tempo (em segundos) em que um indivíduo olha para o parceiro dividido pelo tempo total da sessão (foram incluídos somente os olhares para a direita e esquerda e excluídos os olhares para frente, pois não existiam animais nesta posição).

Análise dos Dados

Nós testamos se os dados tinham uma distribuição normal usando o teste Kolmogorov-Smirnov bi-caudal e o resultado foi negativo. Por isso, o teste não-paramétrico de Wilcoxon foi usado para fazer comparações entre as fases em cada aparato. O N de todas as análises foi o número de sessões experimentais. Testamos a ocorrência de correlações para o IOS e IPS nos dois aparatos através do teste Spearman's rho, para verificar se houve relação entre o tempo de aprendizagem na fase treino e o desempenho nas fases teste e relação entre o desempenho na fase controle e nas fases teste. Todas as análises foram realizadas usando o programa SPSS 16.0.

Resultados

Treino

Para o aparato elétrico observou-se que o animal 1 foi o primeiro a aprender satisfatoriamente o uso do aparato e o animal 5 foi o que levou mais tempo (Fig. 3). No aparato mecânico, pôde-se observar uma melhora no aprendizado de um modo geral, com os

indivíduos 2, 3, 4 e 5 sendo os mais rápidos em alcançar o critério de aprendizagem. Entretanto, o animal 1 precisou de mais tempo para aprender essa tarefa comparado com o aparato anterior e o indivíduo 6 teve o mesmo desempenho nos dois aparatos (Fig. 3).

Desempenho Individual

Verificou-se que não houve correlação entre o tempo de aprendizagem dos aparatos com os IPC e IOS nas diferentes fases nos dois aparatos (Tabelas 1 e 2), mostrando assim que as diferentes capacidades de aprendizado dos indivíduos não influenciaram no seu desempenho nos aparatos. Do mesmo modo, não foi encontrada correlação entre o IPC na fase controle e o IPC nas diferentes fases testes nos dois aparatos (Tabelas 1 e 2). Isso sugere que o desempenho dos animais durante as puxadas, estava sendo modulado pelas características de cada fase experimental.

Em relação ao IOS, foi encontrada correlação significativa no aparato mecânico, na condição ativa, somente entre o IOS da fase controle e o IOS da fase de reforço duplo ($r_s = 0,502$, $N = 60$, $p = 0,001$) e, na condição passiva, apenas entre o IOS na fase controle e o IOS na fase de cooperação – reciprocidade rápida ($r_s = 0,305$, $N = 42$, $p = 0,049$). No aparato elétrico, foi verificada correlação só entre os IOS da fase controle e os IOS da fase de cooperação com ação sincronizada ($r_s = 0,565$, $N = 45$, $p = 0,001$). Em conjunto, pode-se perceber que essas poucas correlações encontradas foram casuais.

Desempenho das Díades

Puxadas

A tabela 3 mostra que no aparato elétrico foi encontrada diferença na díade 1 – 2 em uma fase ($Z = -2,253$; $N = 9$; $p = 0,024$). Na díade 3 – 4 nas fases controle e cooperação com tempo livre ($Z = -2,429$; $N = 9$; $p = 0,015$ e $Z = -2,576$; $N = 20$; $p = 0,010$, respectivamente).

E na díade 5 – 6 em todas as fases ($Z = -2,310$; $N = 9$; $p = 0,021$; $Z = -1,979$; $N = 20$; $p = 0,048$; $Z = -2,585$; $N = 16$; $p = 0,010$; $Z = -2,240$; $N = 10$; $p = 0,025$, respectivamente). No aparato mecânico, de todas as díades somente foi verificada diferença significativa na dupla 5 – 6 durante as fases controle e cooperação – reciprocidade lenta ($Z = -2,207$; $N = 15$; $p = 0,027$ e $Z = -2,023$; $N = 7$; $p = 0,043$, respectivamente). Esses resultados indicam que o desempenho de todas as duplas foi muito variável e que portanto, não ocorreu formação de papéis.

Olhares Sociais

Na tabela 4 verifica-se que no aparato elétrico a díade 1 – 2 apresentou diferenças nos olhares sociais nas fases controle e cooperação com tempo livre ($Z = -2,366$; $N = 7$; $p = 0,018$ e $Z = -3,823$; $N = 20$; $p = 0,001$). Para a díade 3 – 4 foi encontrada diferença significativa somente na fase de remodelagem ($Z = -2,409$; $N = 16$; $p = 0,016$), e na díade 5 – 6 em todas as fases, ($Z = -2,521$; $N = 8$; $p = 0,012$; $Z = -3,696$; $N = 20$; $p = 0,001$; $Z = -3,305$; $N = 14$; $p = 0,001$; $Z = -2,803$; $N = 10$; $p = 0,005$, respectivamente).

Para o aparato mecânico, durante a condição ativa, foram encontradas diferenças significativas na díade 1 – 2 (tabela 4) nas fases controle, remodelagem 1, reforço duplo e remodelagem 2 ($Z = -3,181$; $N = 15$; $p = 0,001$; $Z = -2,371$; $N = 8$; $p = 0,018$; $Z = -2,803$; $N = 10$; $p = 0,005$; $Z = -2,023$; $N = 5$; $p = 0,043$, respectivamente). Na díade 3 – 4 observaram-se diferenças somente na fase de reforço duplo ($Z = -2,395$; $N = 10$; $p = 0,017$) e na díade 5 – 6 nas fases de reforço duplo ($Z = -2,701$; $N = 10$; $p = 0,007$), remodelagem 1 ($Z = -2,100$; $N = 8$; $p = 0,036$) e remodelagem 2 ($Z = -2,023$; $N = 5$; $p = 0,043$).

Na condição passiva no aparato mecânico (tabela 4), foram verificadas diferenças na díade 1 – 2 nas fases controle ($Z = -1,789$; $N = 15$; $p = 0,074$), cooperação – reciprocidade rápida ($Z = -2,366$; $N = 7$; $p = 0,018$), reforço duplo ($Z = -2,803$; $N = 10$; $p = 0,005$) e cooperação – reciprocidade lenta ($Z = -2,375$; $N = 7$; $p = 0,018$). Na díade 3 – 4 ocorreram

diferenças significativas nas fases controle ($Z = 3,181$; $N = 15$; $p = 0,001$), reforço duplo ($Z = -2,701$; $N = 10$; $p = 0,007$) e remodelagem 1 ($Z = -2,100$; $N = 8$; $p = 0,036$). Para a dupla 5 – 6 verificou-se diferenças nos olhares sociais nas fases controle ($Z = -3,408$; $N = 15$; $p = 0,001$), reforço duplo ($Z = -2,599$; $N = 10$; $p = 0,009$), remodelagem 1 ($Z = -2,240$; $N = 8$; $p = 0,025$), cooperação – reciprocidade lenta ($Z = -2,375$; $N = 7$; $p = 0,018$) e remodelagem 2 ($Z = -2,023$; $N = 5$; $p = 0,043$). Como visto anteriormente para o IPC, os dados dos olhares sociais também não nos permite sugerir um papel diferenciado das díades que possa indicar a formação de papéis.

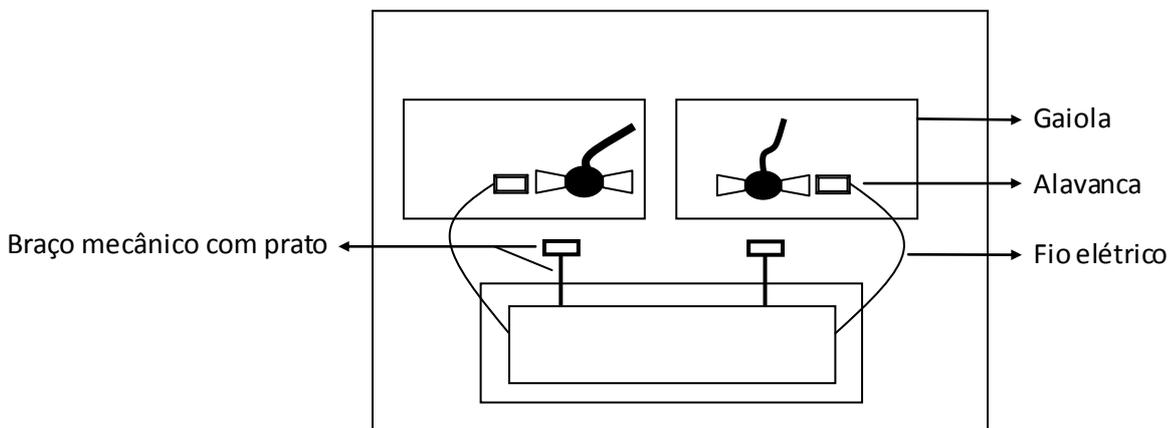
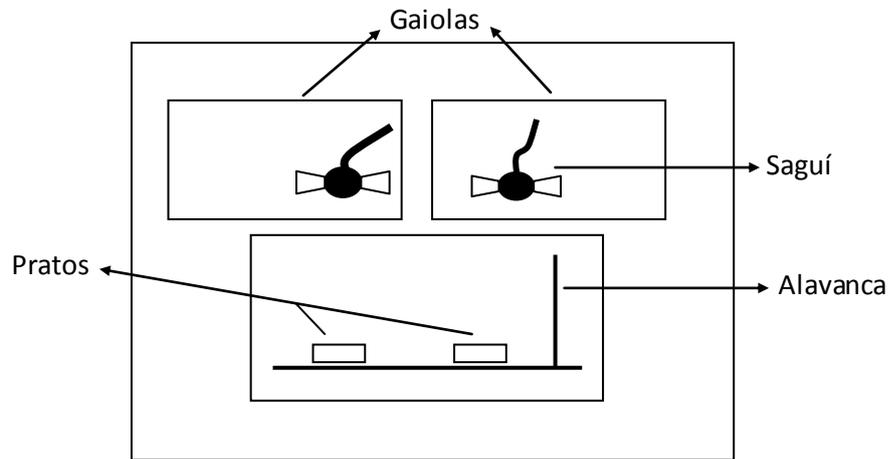


Figura 2. Desenho esquemático do aparato elétrico e sua posição em relação às gaiolas dos animais. Vista superior.

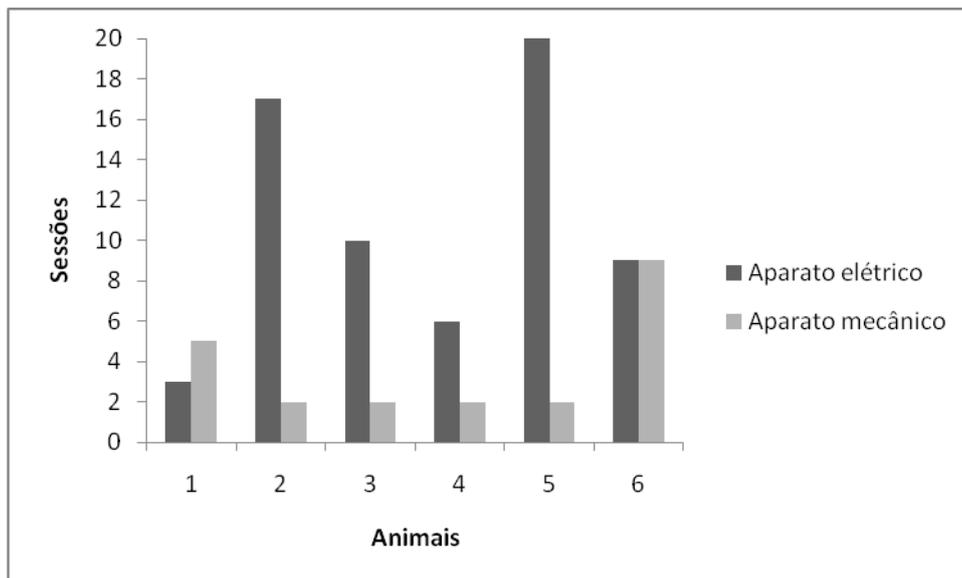


Figura 3. Número de sessões necessárias para cada animal aprender a usar os dois aparatos.

Tabela 1. Desempenho individual mediano no aparato elétrico.

Fases	Anima is	IPC	IOS	Tempo de Apend. Aparato (sessões)
Controle	1	0,798	0,915	3
	2	1,000	0,472	17
	3	0,602	0,885	10
	4	0,775	0,842	6
	5	0,509	0,610	20
	6	0,625	0,961	9
Coop. Tempo Livre	1	0,230	0,918	
	2	0,314	0,231	
	3	0,222	0,866	
	4	0,437	0,869	
	5	0,333	0,691	
	6	0,244	0,944	
Remodelagem	1	0,618	0,750	
	2	0,515	0,600	
	3	0,368	0,600	
	4	0,371	0,800	
	5	0,476	0,300	
	6	0,567	1,000	
Coop. Ação Sincronizada	1	0,199	0,849	
	2	0,243	0,619	
	3	0,081	0,775	
	4	0,081	0,857	
	5	0,196	0,330	
	6	0,364	0,994	

Nota: IPC = índice de puxadas corretas; IOS = índice de olhares sociais.

Tabela 2. Desempenho individual mediano no aparato mecânico.

Fases	Animaís	IOS Passivo	IOS Ativo	IPC	Tempo de Aprend. Aparato (sessões)
Controle	1	0,908	0,553	1,000	5
	2	0,799	0,043	1,000	2
	3	0,869	0,632	1,000	2
	4	0,575	0,567	1,000	2
	5	0,418	0,246	1,000	2
	6	0,880	0,467	1,000	9
Cooperação – Reciprocidade rápida	1	0,886	0,806	1,000	
	2	0,243	0,651	1,000	
	3	0,804	0,802	0,500	
	4	0,651	0,529	1,000	
	5	0,381	0,574	1,000	
	6	0,714	0,853	1,000	
Rem. 1	1	0,926	0,917	1,000	
	2	0,898	0,000	1,000	
	3	0,856	0,749	1,000	
	4	0,579	0,441	1,000	
	5	0,475	0,229	1,000	
	6	0,803	0,884	1,000	
Reforço Duplo	1	0,804	0,876	1,000	
	2	0,237	0,132	1,000	
	3	0,805	0,690	1,000	
	4	0,618	0,554	1,000	
	5	0,316	0,384	1,000	
	6	0,702	0,674	1,000	
Rem. 2	1	0,898	1,000	1,000	
	2	0,979	0,020	1,000	
	3	0,661	0,088	1,000	
	4	0,683	0,280	1,000	
	5	0,527	0,093	1,000	
	6	0,812	0,857	1,000	
Cooperação – reciprocidade lenta	1	0,500	0,850	1,000	
	2	0,000	0,850	0,900	
	3	0,600	0,550	1,000	
	4	0,500	0,576	1,000	
	5	0,200	0,650	1,000	
	6	0,800	0,800	0,733	

Nota: IPC = índice de puxadas corretas; IOS = índice de olhares sociais; Rem. = remodelagem.

Tabela 3. Indivíduos com maior índice de puxadas corretas por díade.

Aparato elétrico #1					Aparato mecânico #2					
Díades	Controle	Coop. Tempo Livre	Rem.	Coop. Ação Sincronizada	Controle	Cooperação	Rem. 1	Reforço duplo	Rem. 2	Altru. Rec.
1 - 2	2*	-	-	-	-	-	-	-	-	-
3 - 4	4*	4*	-	-	-	-	-	-	-	-
5 - 6	6*	5*	6*	6*	5*	-	-	-	-	5*

Nota: Rem. = remodelagem, Altru. Rec. = altruísmo recíproco e Coop. = cooperação; áreas marcadas com (-) representam ausência de diferenças entre os indivíduos; *diferenças significativas ao nível de $p \leq 0,05$. #1: baseado num período de 7 dias, após o qual o comportamento se extinguiu, #2 baseado num período de 15 dias, após o qual o comportamento se extinguiu

Tabela 4. Indivíduos com maior índice de olhares sociais por díade.

Aparato elétrico					Aparato mecânico						
Díades	Controle	Coop. Tempo Livre	Rem.	Coop. Ação Sincronizada	Controle	Coop. – Rec. Rápida	Rem 1	Reforço Duplo	Rem 2	Coop. – Rec. Lenta	
1 - 2	1*	1*	-	-	At.	1*	-	1*	1*	1*	-
					Pas.	1*	1*	-	1*	-	1*
3 - 4	-	-	4*	-	At.	-	-	-	3*	-	-
					Pas.	3*	-	3*	3*	-	-
5 - 6	6*	6*	6*	6*	At.	-	-	6*	6*	6*	-
					Pas.	6*	-	6*	6*	6*	6*

Nota: Rem. = remodelagem; Coop. = cooperação; Rec. = reciprocidade; At. = ativo; Pas. = passivo; áreas marcadas com (-) representam ausência de diferenças entre os indivíduos; *diferenças significativas ao nível de $p \leq 0,05$.

Discussão

Como relatado em outros trabalhos com Calitriquideos (Hauser e cols., 2003; Cronin, Kurian & Snowdon, 2005; Werdenich & Huber, 2002), observamos uma grande variação entre indivíduos no tempo de aprendizagem para ambos os aparatos (Fig. 3). Entretanto, os animais variaram o tempo de aprendizagem nos diferentes aparatos (isto é, apesar do bom desempenho do animal 1 no aparato elétrico, no aparato mecânico os animais 2, 3, 4 e 5 aprenderam mais rápido). Estes dados indicam que o desempenho exibido pelos indivíduos não foi resultante de um simples aprendizado instrumental (estímulo-reforço) que foi extrapolado para os outros testes, mas parece indicar diferentes níveis motivacionais nas diferentes condições experimentais de cada fase pelas quais os sujeitos foram submetidos (Nöe, 2006).

Consideramos que nas fases controle dos dois aparatos os animais apresentaram um alto grau de motivação e, conseqüentemente, o seu melhor desempenho nas puxadas, tendo em vista que podiam obter o reforço para si mesmos sem depender do parceiro. Por isso, utilizamos essa fase como padrão para comparação com as fases teste. Esperávamos que os animais que aprendessem mais rápido em cada aparato continuassem com essa boa performance nas fases subseqüentes, entretanto, verificamos que um aprendizado mais veloz não se refletiu no IPC e no IOS apresentados nas fases seguintes. Esse mesmo efeito foi relatado em sagüis por Werdenich e Huber (2002), e em *Saguinus oedipus* por Hauser e cols. (2003) e Cronin e cols. (2005).

As correlações encontradas nos IOS entre algumas fases dos aparatos foram eventuais, não se mantendo ao longo de todas as fases, como seria esperado se características dos indivíduos estivessem tornando-os mais ou menos propensos no uso do aparato e de comportamento colaborativo.

No estudo de Werdenich e Huber (2002) com um grupo familiar de sagüis, os autores verificaram a ocorrência da formação de diferentes papéis nas variadas combinações de díades. Entretanto, alguns indivíduos não apresentaram um papel definido sendo classificados como mistos, enquanto outros, mesmo mudando de parceiro permaneceram sempre no mesmo papel. Em outro artigo, Burkart, Fehr, Efferson e van Schaik (2007) demonstraram que sagüis machos e fêmeas não aparentados, independente da sua hierarquia no grupo, podem apresentar diferentes papéis e são capazes de cooperar entre si, com exceção das fêmeas ajudantes. Esse resultado contrasta com os estudos de campo, que mostram que as fêmeas em geral são competidoras mesmo quando são aparentadas (Arruda et al., 2005; Yamamoto et al., 2009).

Entretanto, de acordo com as tabelas 3 e 4 do nosso trabalho, pode-se perceber que não ocorreu formação de papéis (trabalhador/parasita) em ambos os aparatos, pois o desempenho das díades foi muito variável entre as etapas experimentais, especialmente no aparato mecânico, em que não foram verificadas diferenças significativas nas díades na maioria das fases. Apesar de alguns animais serem mais ativos em algumas fases que os parceiros, não foi possível definir um padrão de comportamento diferenciado na díade ao longo das diversas fases, nem complementaridade de ações dos indivíduos (por exemplo, o indivíduo que mais olha também puxa bastante, ou um indivíduo olha e outro puxa). Em outras palavras não há formação de papéis.

A grande variação individual e a ausência de formação de papéis no nosso trabalho podem dever-se a três fatores. Primeiro, a cooperação observada nestas fêmeas pode ser vista como um “efeito colateral,” não constituindo, portanto, uma cooperação verdadeira. Neste caso, não se espera uma definição de papéis já que cada indivíduo está baseando suas decisões em ações individuais. Segundo, outros trabalhos sugerem que fêmeas ajudantes de *Callitrix jacchus* são competidoras, e não apresentam tendências pró-sociais (Strier, 2004; Bukart e

cols., 2007). Neste caso, a ausência de cooperação e formação de papéis pode dever-se a fatores da história de vida da espécie em estudo, como por exemplo o viés reprodutivo existente nos sagüis, que pode influenciar na composição e tamanho do grupo (Abbott, Digby & Saltzman, 2009). Finalmente, pode-se sugerir que o surgimento dos papéis sociais ocorre, na verdade, durante interações sociais na vida em grupo e não apenas durante a realização de tarefas. Em todos os outros trabalhos citados os indivíduos realizavam os testes enquanto em presença de outros membros do grupo social. No nosso caso, as fêmeas eram mantidas isoladas (apesar de em contato visual, auditivo e olfativo) durante o experimento. Esta ausência de papéis sociais (assim como de cooperação) pode estar refletindo a falta de contato social direto.

Em resumo, conclui-se que apesar destas fêmeas de sagüis terem apresentado cooperação durante 7 ou 15 dias, não pôde ser detectada variações individuais regulares com relação à tendências manipulativas (ou colaborativas) e não houve diferenciação de papéis entre as díades. Este resultado pode ser visto de duas maneiras, ou as fêmeas dividiram as tarefas equitativamente entre si, sendo uma díade mista, tal qual Werdenich e Huber (2002) encontraram, ou a cooperação observada no nosso estudo foi um “efeito colateral” de ações individuais.

Referências

- Abbott, D. H., Digby L. & Saltzman, W. (2009). Reproductive skew in female common marmosets: contributions of infanticide and subordinate self-restraint. Em R. Hager e C. B. Jones (Orgs.), *Reproductive Skew in Vertebrates: Proximate and Ultimate Causes* (pp. 337-368). Cambridge: Cambridge University Press.
- Arruda, M. F., Araújo, A., Sousa, M.B.C., Albuquerque, F.S., Albuquerque, A.C.S.R. & Yamamoto, M.E. (2005). Two Breeding Females within Free-Living Groups May Not Always Indicate Polygyny: Alternative Subordinate Female Strategies in Common Marmosets (*Callithrix jacchus*). **Folia Primatologica**, 76, 10-20.
- Aureli, F. & Schaffner, C. (2006). Causes, consequences and mechanisms of reconciliation: the role of cooperation. Em P. M. Kappeler e C. P. van Schaik (Orgs.), *Cooperation in Primates and Humans: Mechanisms and Evolution* (pp. 121-138). New York: Springer.
- Burkart, J. M., Fehr, E., Efferson, C., & van Schaik, C. P. (2007). Other-regarding preferences in a non-human primate: Common marmosets provision food altruistically. **PNAS**, 50, 19762–19766.
- Burkart, J. M. & van Schaik, C. P. (no prelo). Cognitive consequences of cooperative breeding in primates? **Animal Cognition**
- Chalmeau, R., Visalberghi, E. & Gallo, A. (1997). Capuchin monkeys, *Cebus apella*, fail to understand a cooperative task. **Animal Behaviour**, 54, 1215–1225.
- Cronin, K. A., Kurian, A. V. & Snowdon, C. T. (2005). Cooperative problem solving in a cooperatively breeding primate (*Saguinus oedipus*). **Animal Behavior**, 69, 133–142.

- Cronin, K. A., Schroeder, K. K. E., Rothwell, E. S., Silk, J. B. & Snowdon, C. T. (2009). Cooperatively breeding cottontop tamarins (*Saguinus oedipus*) do not donate rewards to their long-term mates. **Journal of Comparative Psychology**, 123, 231-241.
- De Waal, F. B. M. & Davis, J. M. (2003). Capuchin cognitive ecology: cooperation based on projected returns. **Neuropsychologia**, 41, 221–228.
- Digby, L. J. & Barreto, C. E. (1993). Social organization in a wild population of *Callithrix jacchus*. I. Group composition and dynamics. **Folia Primatologica**, 61, 123–134.
- Feistner, A. T. C. & Price, E. C. (1990). Food-sharing in cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*). **Folia Primatologica**, 54, 34–45.
- Ferrari, S. F. (1987). Food transfer in a wild marmoset group. **Folia Primatologica**, 48, 203–206.
- Ferrari, S. F. & Lopes-Ferrari, M. A. (1989). A re-evaluation of the social organization of the Callitrichidae, with reference to the ecological differences between genera. **Folia Primatologica**, 52, 132–147.
- Halsey, L. G., Bezerra, B. M. & Souto, A. S. (2006). Can wild common marmosets (*Callithrix jacchus*) solve the parallel strings task? **Animal Cognition**, 9, 229–233.
- Hauser, M. D., Chen, M. K., Chen, F., & Chuang, E. (2003). Give unto others: genetically unrelated cotton-top tamarin monkeys preferentially give food to those who altruistically give food back. **Proceedings of the Royal Society B**, 270, 2363–2370.
- Koenig, A. & Rothe, H. (1991). Social Relationships and Individual Contribution to Cooperative Behaviour in Captive Common Marmosets (*Callithrix jacchus*). **Primates**, 32, 183-195.
- McConkey, K. R. (2000). Food sharing in black lion tamarins (*Leontopithecus chrysopygus*). **American Journal of Primatology**, 52, 47–54.
- Mendres, K. A. & De Waal, F. B. M. (2000). Capuchins do cooperate: the advantage of an intuitive task. **Animal Behaviour**, 60, 523–529.

Melis, A. P., Hare, B. & Tomasello, M. (2006). Chimpanzees recruit the best collaborators. **Science**, 311, 1297- 1300.

Noë, R. (2006). Cooperation experiments: coordination through communication versus acting apart together. **Animal Behaviour**, 71, 1–18.

Otoni, E. B. (2000). EthoLog 2.2: A tool for the transcription and timing of behavior observation sessions. **Behavior Research Methods, Instruments, & Computers**, 3, 446-449.

Silk, J. B. (2006). Who are more helpful, humans or chimpanzees? **Science**, 311, 1248-1249.

Strier, K. B. (2004). Why is female kin bonding so rare? Comparative sociality of neotropical primates. Em P. C. Lee (Editor), *Comparative Primate Socioecology* (pp. 300-319). Cambridge University Press: Cambridge/UK.

van Schaik, C. P. & Kappeler, P. M. (2006). Cooperation in primates and humans: closing the gap. Em P. M. Kappeler e C. P. van Schaik (Orgs.), *Cooperation in Primates and Humans: Mechanisms and Evolution* (pp. 3-24). New York: Springer.

Werdenich, D. & Huber, L. (2002). Social factors determine cooperation in marmosets. **Animal Behaviour**, 64, 771–781.

Yamamoto, M. E, Arruda, M. F., Alencar, A. I., Souza, M. B. C. & Araújo, A. (2009). Mating Systems and Female–Female Competition in the Common Marmoset, *Callithrix jacchus*. Em S. M. Ford, L. M. Porter, L. C. Davis (Orgs.), *The Smallest Anthropoids: The Marmoset/Callimico Radiation* (pp. 119-134). New York: Springer.

* André Mendes: coleta de dados, desenho experimental, análise dos dados e escrita;

* Jordana C. Barbalho: coleta de dados

* Dr. John F. Araujo (co-orientador): desenho experimental e análise dos dados;

* Dr. Renata G. Ferreira (orientadora): desenho experimental, análise dos dados e escrita.

Regras do Periódico

Psicologia: Teoria e Pesquisa adota as normas de publicação baseadas no *Publication Manual of the American Psychological Association* (5ª edição, 2001), exceto em situações específicas onde há conflito com a necessidade de se assegurar o cumprimento da revisão cega por pares, regras do uso da língua portuguesa, normas gerais da ABNT, procedimentos internos da revista, inclusive características de infra-estrutura operacional. A omissão de informação no detalhamento que se segue implica que prevalece a orientação da APA. Os manuscritos devem ser preferencialmente redigidos em português. São aceitos manuscritos redigidos em inglês, espanhol e francês e, a critério do [Conselho Editorial](#), em outras línguas.

A submissão dos manuscritos originais deve ser feita eletronicamente. Os arquivos (texto, figuras e tabelas) devem ser submetidos em formato Word (.doc), redigidos em espaço duplo (distância entre linhas igual a 1 cm), em fonte tipo Times New Roman, tamanho 12. A página deverá ser tamanho A4, com formatação de margens superior, inferior, esquerda e direita igual a 3 cm. No arquivo de texto, cada linha escrita não deve conter mais do que 80 caracteres.

Para estimar a equivalência entre página impressa da publicação e página de manuscrito, o autor deve tomar como referência que 1 página impressa da revista corresponde a 3 páginas de manuscrito. A folha de rosto despersonalizada (ver item 1.1 abaixo) não deve ser numerada nem somada ao número total de páginas.

Paralelamente ao envio dos arquivos de texto, figuras e tabelas deverá haver o encaminhamento à revista de carta assinada pelo autor principal, na qual esteja explicitada a intenção de submissão ou re-submissão do trabalho para publicação. Essa carta deverá ser enviada por e-mail, com assinatura eletrônica. Em caso de trabalho de autoria múltipla, a versão final deverá ser acompanhada de carta assinada por todos os autores. Instruções para redação de carta de *acordo de publicação*, sem a qual o trabalho não entrará no prelo, deverá ser encaminhada pela revista ao autor principal.

A apresentação dos trabalhos deve seguir a seguinte ordem:

1. Arquivo de texto:

1.1 *Folha de rosto despersonalizada* contendo apenas:

- . Título pleno em português, não devendo exceder 12 palavras;
- . Sugestão de título abreviado para cabeçalho, não devendo exceder 4 palavras;
- . Título pleno em inglês, compatível com o título em português.

1.2 *Folha de rosto personalizada* contendo:

- . Título pleno em português;
- . Sugestão de título abreviado;

- . Título pleno em inglês;
- . Nome de cada autor, seguido por afiliação institucional;
- . Indicação do autor a quem o leitor do artigo deve enviar correspondência, seguido de endereço completo, de acordo com as normas do correio. O endereço eletrônico deve também ser indicado;
- . Indicação de endereço para correspondência com o editor sobre a tramitação do manuscrito, incluindo fax, telefone e endereço eletrônico;
- . Se necessário, indicação de atualização de afiliação institucional;
- . Se apropriado, parágrafo reconhecendo apoio financeiro, colaboração de colegas e técnicos, origem do trabalho (anteriormente apresentado em evento, derivado de tese ou dissertação, coleta de dados efetuada em instituição diferente da instituição dos autores etc.), e outros fatos de divulgação eticamente necessários.

1.3 Folha contendo *Resumo*, em português.

O resumo deve ter o máximo de 120 palavras para trabalhos nas categorias 1, 2, 3 e 4, e o máximo de 50 palavras para trabalhos nas categorias 5, 6 e 7. As categorias 8 e 9 não admitem resumo. Ao resumo devem-se seguir as palavras-chave para fins de indexação do trabalho. Devem ser escolhidas palavras-chave que classifiquem o trabalho com precisão adequada, que permitam que ele seja recuperado junto com trabalhos semelhantes, e que possivelmente seriam evocadas por um pesquisador efetuando levantamento bibliográfico.

No caso de relato de pesquisa, o resumo deve incluir: descrição sumária do problema investigado, características pertinentes da amostra, método utilizado para a coleta de dados, resultados e conclusões, suas implicações ou aplicações.

O resumo de uma revisão crítica ou de um estudo teórico deve incluir: tópico tratado (em uma frase), objetivo, tese ou construto sob análise, fontes usadas (observação feita pelo autor, literatura publicada) e conclusões.

1.4 Folha contendo *Abstract*, em inglês, compatível com o texto do resumo.

O *Abstract* deve obedecer às mesmas especificações para a versão em português, seguido de *key words*, compatíveis com as palavras-chave.

1.5 Texto propriamente dito.

Em todas as categorias de trabalho original, o texto deve ter uma organização de reconhecimento fácil, sinalizada por um sistema de títulos e subtítulos que reflitam a organização. No caso de relatos de pesquisa, o texto deverá, obrigatoriamente, apresentar: introdução, método, resultados e discussão. As notas não bibliográficas deverão ser reduzidas a um mínimo e colocadas ao pé das páginas, ordenadas por algarismos arábicos que deverão aparecer imediatamente após o segmento de texto ao qual se refere a nota. Os locais sugeridos para inserção de figuras e tabelas deverão ser indicados no texto. As citações de autores

deverão ser feitas de acordo com as [normas da APA](#), exemplificadas no item IV. No caso de transcrição na íntegra de um texto, a transcrição deve ser delimitada por aspas e a citação do autor seguida do número da página citada. Uma citação literal com 40 ou mais palavras deve ser apresentada em bloco próprio, na mesma posição de um novo parágrafo. O tamanho da fonte deve ser 12, como no restante do texto.

1.6 Referências, ordenadas de acordo com as regras gerais que se seguem. Trabalhos de autoria única e do mesmo autor são ordenados por ano de publicação, o mais antigo primeiro. Trabalhos de autoria única precedem trabalhos de autoria múltipla, quando o sobrenome é o mesmo. Trabalhos em que o primeiro autor é o mesmo, mas co-autores diferem, são ordenados por sobrenome dos co-autores. Trabalhos com a mesma autoria múltipla são ordenados por data, o mais antigo primeiro. Trabalhos com a mesma autoria e a mesma data são ordenados alfabeticamente pelo título, desconsiderando a primeira palavra se for artigo ou pronome, exceto quando o próprio título contiver indicação de ordem. A formatação da lista de referências deve ser apropriada à tarefa de revisão e de editoração, com espaço duplo e tamanho de fonte 12, parágrafo normal com recuo no nome do autor, sem deslocamento das margens; grifos devem ser indicados em itálico.

1.7 Apêndices, apenas quando contiverem informação original importante, ou destacamento indispensável para a compreensão de alguma seção do trabalho. Recomenda-se evitar Apêndices.

Citação no Texto

Citação de artigo de autoria múltipla

1. Dois autores

O sobrenome dos autores é explicitado em todas as citações, usando “e” ou “&”, conforme a seguir:

. Use “e” quando houver citação dos autores no texto e apenas a data do trabalho entre parênteses.

Ex: “O método proposto por Siqueland e Delucia (1969) ...”

. Use “&” quando a citação for colocada toda entre parênteses.

Ex: “o método foi proposto para o estudo da visão (Siqueland & Delucia, 1969)”

2. De três a cinco autores

O sobrenome de todos os autores é explicitado na primeira citação, como acima. Da segunda citação em diante, só o sobrenome do primeiro autor é explicitado, seguido de “e cols.” (ou “& cols.”):

Ex: “Spielberger, Gorsuch e Lushene (1994) verificaram que” [primeira citação no texto]

Ex: “Spielberger e cols. (1994) verificaram que” [citação subsequente, primeira no parágrafo]

Ex: “Spielberg e cols. verificaram” [omite o ano em citações subsequentes dentro de um mesmo parágrafo]

Exceção: Se a forma abreviada gerar aparente identidade de dois trabalhos em que os co-autores diferem, os co-autores são explicitados até que a ambigüidade seja eliminada. Os trabalhos de Hayes, S. C., Brownstein, A. J., Haas, J. R. & Greenway, D. E. (1986) e Hayes, S. C., Brownstein, A. J., Zettle, R. D., Rosenfarb, I. & Korn, Z. (1986) são assim citados:

Ex: “Hayes, Brownstein, Haas e cols. (1986) e Hayes, Brownstein, Zettle e cols. (1986) verificaram que ...”

Na seção de Referências, todos os nomes devem ser relacionados.

3. Seis ou mais autores

No texto, desde a primeira citação, só o sobrenome do primeiro autor é mencionado, seguido de “e cols.” (ou “& cols”), exceto se este formato gerar ambigüidade, caso em que a mesma solução indicada no item anterior deve ser utilizada.

Na seção de Referências, todos os nomes devem ser relacionados.

Citações de trabalho discutido em uma fonte secundária

O texto usa como fonte um trabalho discutido em outro, sem que o original tenha sido lido (por exemplo, um estudo de Flavell, citado por Shore, 1982). No texto, use a seguinte citação:

Ex: “Flavell (conforme citado por Shore, 1982) acrescenta que os estudantes...”

Na seção de Referências, informe apenas a fonte secundária, no caso Shore (1982), utilizando o formato apropriado.

Citação de trabalhos clássicos reeditados

. Quando a data do trabalho é desconhecida ou muito antiga, citar o nome do autor seguido de “sem data”.

Ex: “Piaget (sem data) mostrou que...” ou (Piaget, sem data).

. Em obra cuja data original é desconhecida, mas a data do trabalho lido é conhecida, citar o nome do autor seguido de “tradução” ou “versão” e data da tradução ou da versão.

Ex: “Conforme Aristóteles (tradução 1931)” ou (Aristóteles, versão 1931).

. Quando data original e consultada são diferentes, mas conhecidas, citar autor, data do original e data da versão consultada.

Ex: “Já mostrava Pavlov (1904/1980)” ou (Pavlov, 1904/1980).

Citação de comunicação pessoal

Citação de comunicação pessoal deve ser evitada, por não oferecer informação recuperável por meios convencionais. Se inevitável, deve aparecer no texto, mas não na seção de Referências. Citar autor, escrever “comunicação pessoal” e indicar data com dia, mês e ano da comunicação.

Ex: “Conforme mostra Zannon (comunicação pessoal, 30 de outubro de 1994)...” ou (Zannon, comunicação pessoal, 30 de outubro de 1994).

Seção de Referências

Organizar a seção de referências por ordem alfabética dos sobrenomes dos autores. Com o mesmo autor ou autores, organizar pela data de publicação, com as mais antigas vindo antes das mais novas. Referências com o mesmo primeiro autor, mas com diferentes segundos ou terceiros autores, devem ser organizadas por ordem alfabética dos segundos ou terceiros autores (ou quartos ou quintos...).

Tipos comuns de referência

1. Relatório técnico

Birney, A. J., & Hall, M. M. (1981). *Early identification of children with written language disabilities* (relatório nº 81-1502). Washington: National Education Association.

2. Trabalho apresentado em congresso, mas não publicado

Miguel, C., Carr, J. E., & Sidener, T. (2002, maio). *Interpolation of reinforcement and behavior during extinction*. Trabalho apresentado na reunião anual da Association for Behavior Analysis, Toronto, Canadá.

3. Trabalho apresentado em congresso com resumo publicado em publicação seriada regular

Tratar como publicação em periódico, acrescentando logo após o título a indicação de que se trata de resumo.

Silva, A. A., & Engelmann, A. (1988). Teste de eficiência de um curso para melhorar a capacidade de julgamentos corretos de expressões faciais de emoções [Resumo]. *Ciência e Cultura*, 40 (7, Suplemento), 927.

4. Trabalho apresentado em congresso com resumo publicado em publicação especial

Tratar como publicação em livro, informando sobre o evento de acordo com as informações disponíveis em capa.

Todorov, J. C., Souza, D. G., & Bori, C. M. (1992). Escolha e decisão: a teoria da maximização momentânea [Resumo]. Em Sociedade Brasileira de Psicologia (Org.), *Resumos de comunicações científicas, XXII Reunião Anual de Psicologia* (p. 66). Ribeirão Preto: SBP.

5. Teses ou dissertações não publicadas

Bohm, C. H. (2009). *Síndrome do intestino irritável: um exercício em análise funcional do comportamento*. Dissertação de Mestrado, Universidade de Brasília, Brasília.

6. Livros

. Primeira edição:

Lasch, C. (1979). *The culture of narcissism: American life in an age of diminishing expectations*. New York: Warner Books.

. Obra reeditada:

Vasconcelos, L. A. (1983). *Brincando com histórias infantis: uma contribuição da Análise do Comportamento para o desenvolvimento de crianças e jovens* (2ª ed.). Santo André: ESETEC.

7. Capítulo de livro

Massimi, M. (2005). O processo de institucionalização do saber psicológico no Brasil do século XIX. Em A. M. Jacó-Vilela, A. A. L. Ferreira & F. T. Portugal (Orgs.), *História da Psicologia: rumos e percursos* (pp. 75-83). Rio de Janeiro: Nau.

Catania, C. (2000). Ten points every behavior analyst needs to remember about reinforcement. Em J. C. Leslie & D. Blackman (Eds.), *Experimental and applied analysis of human behavior* (pp. 23-37). Reno: Context Press.

8. Livro traduzido para o português

Se a tradução em língua portuguesa de um trabalho em outra língua é usada como fonte, citar a tradução em português e indicar ano de publicação do trabalho original.

Goodal, J. (1991). *Uma janela para a vida: 30 anos com os chimpanzés da Tanzânia* (E. F. Alves, Trad.). Rio de Janeiro: Jorge Zahar (Trabalho original publicado em 1990).

No texto, citar o ano da publicação original e o ano da tradução.

Ex: (Goodal, 1990/1991).

9. Artigo em periódico científico

Informar o periódico e o volume.

Carvalho, A. M., & Pereira, A. S. P. (2008). Qualidade em ambientes de um programa de educação pública. **Psicologia: Teoria e Pesquisa**, 24, 269-277.

Indicar número do periódico, entre parênteses, apenas quando a paginação é reiniciada a cada número.

10. Obras antigas com reedição em data muito posterior

Pavlov, I. P. (1980). Os primeiros passos certos no caminho de uma nova investigação (R. Moreno, Trad.), *Textos Escolhidos, Coleção Os Pensadores* (pp. 3-14). São Paulo: Abril Cultural. (Trabalho original publicado em 1904)

Franco, F. M. (1946). *Tratado de educação física dos meninos*. Rio de Janeiro: Agir. (Trabalho original publicado em 1790)

11. Obra no prelo

Não forneça ano, volume ou número de páginas até que o artigo esteja publicado. Respeitada a ordem de nomes, é a última referência do autor.

Melchiori, L. E., Alves, Z. M. M. B., Souza, D. C., & Bugliani, M. A. (no prelo). Família e creche: crenças a respeito de temperamento e desempenho de bebês. **Psicologia: Teoria e Pesquisa**.

12. Autoria institucional

American Psychiatric Association (1988). *DSM-III-R, Diagnostic and statistical manual of mental disorder* (3ª ed. revisada). Washington: Autor.

13. Artigos consultados na mídia eletrônica

Giavoni, A., & Tamayo, A. (2003). Inventário masculino dos esquemas de gênero do autoconceito (IMEGA). **Psicologia: Teoria e Pesquisa** 19, 249-260. Retirado em 23/04/2004 do SciELO (*Scientific Electronic Library Online*), <http://www.scielo.br/ptp>

O artigo foi submetido ao periódico *Animal Cognition* (Qualis A1).

Título do artigo:

Lack of social attention affects cooperation among unrelated common marmosets (*Callithrix jacchus*)

Autores:

André Luiz Barbosa Mendes

Jordana Costa Barbalho

Renata Gonçalves Ferreira

John Fontenele Araújo

Afiliação:

Departamento de Fisiologia, Centro de Biociências, Universidade Federal do Rio Grande do (UFRN), Natal – RN.

Resumo

A atenção social tem um papel crucial na cooperação, mas a sua importância tem sido negligenciada na maioria dos estudos. Nós estudamos se díades de sagüis fêmeas não aparentadas foram capazes de cooperar e testamos se a cooperação é um efeito de atos individuais ou se ela envolveu atenção social e coordenação. Nós calculamos o número de puxadas corretas como um indicador de cooperação comportamental e o número de olhares sociais como um indicador de atenção social. Os resultados indicaram que os atos cooperativos foram devido a um subproduto de ações individuais, com os sagüis prestando pouca atenção ao parceiro. Ou seja, eles perceberam que davam comida aos parceiros, mas eles não olharam para o ator que estava doando a comida a eles. Nós sugerimos que esta falta de atenção social, quando eles recebem a comida, justifica a falta de reciprocidade e coordenação necessárias para a verdadeira cooperação.

Lack of cooperation and social attention among unrelated common marmosets (*Callithrix jacchus*)

André Luiz Barbosa Mendes¹, Jordana Costa Barbalho¹, John Fontenele Araújo¹, and Renata Gonçalves Ferreira¹

¹Department of Physiology, Psychobiology Post-Graduate Program, Biological Science Center, Universidade Federal do Rio Grande do Norte (UFRN), Natal, Brazil.

Abstract

Social attention has a crucial role in cooperation, but its importance has been neglected in most studies. We studied if dyads of unrelated female common marmosets were able to cooperate, and tested whether the cooperation is a by-product of individual acts or if it involved social attention and coordination. We calculated the number of correct pulls at two apparatuses as indicative of behavioral cooperation and number of social glances as indicative of social attention. Results indicate that cooperative acts were due to a by-product of individual actions, with marmosets paying little attention to their partner. Actors looked at partners when giving food, but recipients did not look at the actor that was donating food to them. We suggest that this lack of social attention when receiving a reward underlies the lack of reciprocity and coordination needed for true cooperation.

Keywords: Cooperation; Common marmoset; Social attention; Cognition; Problem solving;

Correspondence concerning this article should be addressed to André Luiz B. Mendes, Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Departamento de Fisiologia, Campus Universitário BR-101 s/n, Lagoa Nova II, Caixa postal 1511. Natal – RN. Brazil.

E-mail: mendesalb@yahoo.com

Introduction

Cooperation is a behavior that can be described by its form and/or by its consequence. Dugatkin (1997), for example, defines cooperation as “an outcome that—despite potential relative costs to the individual—is ‘good’ in some appropriate sense for the members of a group, and whose achievement requires collective action”. Chalmeau and Gallo (1996) argue for a distinction between cooperation as a by-product of individual actions and true cooperation. The crucial factor for distinguishing between these two types would be the occurrence of communication or social attention between participants. In this case, cognition is an underlying constraint for the occurrence of cooperation. For example, a classical concept based on cognitive demands involved in the hunting behavior of wild chimpanzees was suggested by Boesch and Boesch (1989). They proposed four levels of cooperation: similarity, synchrony, coordination and collaboration. Similarity occurs when subjects are performing similar actions towards the same prey, but it does not require one animal to take account of the actions of its partner(s). That is, although similarity of actions resembles cooperation, it might result from similar responses elicited by similar events. In synchrony subjects need to adjust their actions in time with one another. On the other hand, coordination and collaboration imply adjustment to the behavior of a partner(s) in time and space. This involves a higher level of cognitive demand, since collaboration requires the partner(s) to perform complementary actions.

In general, studies on cooperation use problem solving tasks, where individuals take turns providing food to each other (Hauser et al. 2003) or have to work together to gain access to food (Cronin et al. 2005). Using an evolutionary approach, the former tests the occurrence of cooperation via reciprocal altruism and memory score keeping, while the latter tests cooperation via mutualistic synchronization of movements and social attention. Depending on the paradigm, individuals are tested for their understanding of when cooperation is necessary (if a goal can be achieved alone), how cooperation works (who is taking which role) and who is an effective cooperation partner (Bugnyar 2008).

In nature, the occurrence of cooperation is more common between relatives. Thus, cognitive studies more frequently analyze cooperation between related individuals than between unrelated individuals (Wilkinson 1984; DeNault and McFarlane 1995). However, laboratory work on jays (Stephens et al. 2002) and capuchins (de Waal 2000) provides evidence for cooperation between non relatives, although, other studies have either failed to

replicate these findings (Bercovitch 1988; Noë 1990; Hemelrijk and Ek 1991) or have demonstrated that the pattern of altruistic behavior can be better explained as by-product mutualism (Chalmeau et al. 1997) or some other form of indirect reciprocation (Connor 1995, 1996; Stephens et al. 1997).

The common marmoset (*Callithrix jacchus*) has several characteristics that make it suitable for cooperation studies. They normally live in extended family groups of 5–15 individuals (Ferrari and Lopes-Ferrari 1989; Digby and Barreto 1993) with high social tolerance among all group members (Burkart et al. 2007) and active food sharing with infants (Ferrari 1987; Feistner and Price 1990; McConkey 2000). They are considered to be cooperative breeders, as they present delayed dispersal of offspring from the natal group, reproductive suppression of subordinates, and care of infants that are not genetic relatives (Yamamoto et al. 2009). Common marmosets emit food calls in response to food discovery (Brown et al. 2004), engage in communal territory defense (Bales et al. 2000), exhibit a high degree of action coordination in the wild (Snowdon 2001) and are able to successfully complete a cognitive demanding task in a natural environment (Halsey et al. 2006). Moreover, in laboratory studies it was found that they are attentive towards conspecifics engaged in a problem-solving task (Range and Huber 2007), are capable of learning motor skills through conspecific observation (Bugnyar and Huber 1997; Caldwell and Whiten 2003; Voelkl and Huber 2000) and are able to wait for a food reward (Stevens et al. 2005).

Werdenich and Huber (2002) investigated the proximate causation of cooperation in common marmosets. They used an apparatus consisting of a movable lever with a food bowl at one end. A length of string was fixed between the opposite end of the lever and the wire mesh. To get a reward, the monkey had to pull the string to bring the food bowl within reach. In the cooperation test, the authors increased the distance between the point at which the string could be reached and the point at which the bowl could be grasped, thus making it impossible for one monkey to pull the string and reach the bowl simultaneously. Therefore, a marmoset could obtain a reward only if another individual pulled the string. This test showed that paired family members were able to cooperate in this problem solving task, but only in one situation: if the subordinate took the role of the actor (pulling the string) and the dominant took the role of the scrounger (retrieving the bowl).

In another experiment with common marmosets, Burkart et al. (2007) trained unrelated individuals of different sex to choose between two trays: (0,1), where only the recipient received food and (0,0), where both marmosets gained nothing. The trays were

longer on one side and contained two food bowls each; therefore, they could only be pulled by the donor. If one tray was pulled, the other was blocked, so that the animals had to make an exclusive choice in each trial. Using this type of apparatus, the authors observed over a few sessions that unrelated individuals spontaneously provided food to nonreciprocating partners, indicating this species is capable of prosocial behavior. However, they found that female helpers did not cooperate with male conspecifics. The authors suggested that this behavior is consistent with some naturalistic observations indicating that female helpers engage less in infant carrying.

Despite the results obtained by Burkart and colleagues (2007) with female helpers, it is unclear whether this age-sex category is prone to non-cooperation. Moreover, their results were in contrast to considerable evidence showing that females generally performed better than males on food tasks (Box et al. 1995; Box 1997; Michels 1998; Yamamoto et al. 2004).

In this work we tested if unrelated female common marmosets can cooperate via reciprocal altruism and via synchronization of movements using two different apparatuses, and if possible cooperation is a by-product or if it involves social attention. We predicted that if females cooperated they would pull the handle more often in cooperative phases than in the control phase. We also predicted that if social exchange took place, glances towards the partner would be higher during cooperation phases than during the control phase.

Materials and Methods

Subjects

We used six non-related female common marmosets (*Callithrix jacchus*), aged 2-3 years, from the Primatological Center of Universidade Federal do Rio Grande do Norte. These subjects had never participated in a cooperative experiment before. The experimental room had controlled temperature (25 - 27°C) and a light-dark cycle of 12:12h. During experiments, subjects were housed in individual wire mesh cages measuring 58 x 70 x 38 cm. Each cage had two perches, a nest box and a bottle of water. Animals were fed in the morning (10:00 h) after experimental sessions and in the afternoon (15:00 h). The food dishes were removed two hours later to ensure that the subjects would be motivated in the following session.

Experimental Apparatuses

The work of Mendres and de Wall (2000) and Chalmeau et al. (1997) raised an important question about the influence of intuitive apparatuses in cooperative tasks. In order to account for this difference, we used two apparatuses, one mechanical and one electrical, with the same individuals. The mechanical apparatus can be considered more intuitive than the electrical, because it resembles the natural action of pulling a branch to reach food.

The duration of the phases in the two experimental apparatus varied, because in some phases individuals succeeded quickly by keeping this behavior for several sessions. In other phases, the behavior of pulling was extinct, forcing the experimental phase to be concluded before programmed.

Mechanical Apparatus

We used an L-shaped tool based on Hauser et al. (2003) (see Fig. 1). The apparatus had only one handle and two small plates that contained the reward. This apparatus was designed for only one subject in the active role (actor) and other individual in the passive role (receiver). This system was located in front of the dyads' cages, and to obtain food one subject (the actor) had to stick its arm through the wire mesh, grab and pull the handle positioning the end in any space between the mesh. To bring the plates within reach, the marmosets had to pull at least 123 grams over a distance of 21 cm. With this L-shaped tool, the animals only pulled when we baited the plates and pushed the handle within reach of their hands.

Experimental Phases

Each phase took place immediately after the other. The animals were tested for five consecutive days and rested for two days.

a) Training: Subjects were trained daily for ten minutes, until they pulled the handle by themselves for at least two consecutive sessions. The mean time required for the subjects to reach the criterion was 3.7 ± 2.9 days.

b) Control: During 15 days, one subject at a time, pulled the handle to obtain the food (4 minutes for each trial).

c) Cooperation - short time reciprocity: During 7 days one animal pulled and its partner received the reward (4 minutes for each trial). After 4 minutes the roles were reversed. Each dyad underwent 2 trials daily.

d) Remodeling: During 8 days we repeated the control phase to ensure that all dyads were motivated.

e) Double reward: During 10 days the actor pulled and both gained a reward (4 minutes each).

f) Remodeling 2: During 5 days, we repeated the control phase to ensure that all dyads were motivated.

g) Cooperation - long time reciprocity: During 15 days one animal pulled and its partner received the reward (4 minutes each). In this phase roles were exchanged only in the following session.

Electric Apparatus

The system consisted of two mechanical arms and a small plate at each end containing the reward. These arms moved 90° forward or backward (driven by an electric motor). During the experimental sessions two handles triggered the movement of the corresponding arm into the cage (Fig. 2).

The task consisted of pulling a handle placed on top of the cage to bring the plates within reach, enabling the subjects to grab the reward through the mesh. To set the arm in motion, the subject had to apply force to the handle (at least 117 grams) to move it 0.4 cm. The animals were free to pull the handle at anytime, even in the absence of food reward. When this occurred, experimenters waited for the subject to stop pulling and brought the arm back to refill the plate.

Experimental Phases

Each phase took place immediately after the other. The animals were tested for five consecutive days and rested for two days.

a) Training: Dyads were trained for ten minutes a day, until they learned to pull the handle by themselves for at least two consecutive sessions. The mean time required to reach the criterion was 10.8 ± 6.5 days (mean \pm standard deviation).

b) Control: During 8 days both subjects pulled their respective handle for 5 minutes and received rewards.

c) Free time cooperation: During 20 days both subjects were given the opportunity to pull the handle freely for 5 minutes, but the reward was given to the partner. Electrical arms moved independently.

d) Remodeling: We repeated the control phase for 16 days to raise the animals' motivation.

e) Synchronous action cooperation: During 10 days each dyad had to pull the handle simultaneously for 10 minutes for both animals to receive the reward.

[Figure 1 and 2 about here]

General Protocol

We always conducted the trials in the morning (9:00 h), using the same dyad for the entire experiment, but in each subsequent session we alternated which individual in the dyad was first.

In all the experiments we offered each subject attractive food rewards (mealworms). After preparing the apparatus we showed the reward to each animal and then baited the plates. We waited for the subjects to ingest the reward before placing another on the plate, and continued baiting until the end of the trial.

Data Scoring

All sessions were recorded with two video cameras (one for each animal). We examined the recordings to quantify glance directions and used Etholog 2.2 software (Ottoni, 2000) to transfer these data to computer. We considered that an animal looked toward its partner when a subject turned its head completely ($> 45^\circ$) in the corresponding direction.

The frequencies of pull and food rewards consumed were recorded during the experiment. We defined a pull, for both apparatuses, as an action that resulted in any movement of the plates, regardless of whether the subjects reached the rewards or not (i.e. if an animal started to pull and stopped, or withdrew its hand from the handle, and then pulled again we considered it as 2 pulls).

To measure successful pulls per session, we calculated the ratio of correct pulls (RCP), defined as the number of rewards received divided by the number of pulls. We used a similar procedure to calculate the ratio of social glances (RSG), defined as the duration (in seconds) of glances toward the partner divided by total glance time (we only included glances to the right and left sides, and excluded looking forward because there was not no subject in this position).

Data analyses

Data departed from normal distribution (one-sample Kolmogorov-Smirnov). Therefore, the Wilcoxon Signed Ranks (Z) test was used to compare the phases in each apparatus. The N used for all tests was the number of experimental sessions. We tested the occurrence of correlations for the RSG and RCP in the two devices using the Spearman's rho test, to see if there was a relationship between time for learning during training and the performance in the test phases, and relationship between performance in the control phase and the test phases. All statistics were calculated using SPSS 16.0 software.

Results

Mechanical apparatus

Pulls

During the control phase, despite some individual variation, subjects pulled the handle above chance, and stabilized at 100% of successful pulls after the 10th experimental day (Fig. 3). In cooperation - short time reciprocity phase, we found that all marmosets started giving food to each other, but this pulling behavior decreased continuously until extinction in session 7. During the remodeling phase pulling behavior peaked again, reaching maximum values, significantly higher than those of the control phase ($Z = - 3.202$; $N = 48$; $p = 0.001$) and cooperation: short time reciprocity ($Z = - 3.744$; $N = 42$; $p = 0.001$), indicating that the decrease during the cooperation: short time reciprocity phase was not due to lack of skill in apparatus handling.

During the double reward phase RCP reached maximum score again, significantly higher than that of the control and cooperation - short time reciprocity phases ($Z = - 3.428$; $N = 60$; $p = 0.001$; $Z = - 2.814$; $N = 42$; $p = 0.005$, respectively), but not statistically different from remodeling 1 ($Z = - 0.001$; $N = 48$; $p = 1.000$).

During remodeling 2, RCP was also maximum, and higher than control and cooperation: short time reciprocity ($Z = - 2.530$; $N = 30$; $p = 0.011$ and $Z = - 2.814$; $N = 30$; $p = 0.005$, respectively), but not higher than remodeling 1 or double reward phases ($Z = 0.000$; $N = 30$; $p = 1.000$ for both).

During cooperation - long time reciprocity phase RCP values decreased, with values not statistically different from the control phase ($Z = - 1.551$; $N = 60$; $p = 0.121$), lower than

in the remodeling 1, remodeling 2 and double reward phases ($Z = - 2.023$; $N = 48$; $p = 0.043$, $Z = - 2.023$; $N = 30$; $p = 0.043$; $Z = - 2.207$; $N = 60$; $p = 0.027$, respectively) but higher than cooperation - short time reciprocity phase ($Z = - 2.031$; $N = 42$; $p = 0.042$). As in cooperation - short time reciprocity phase, there was a decreasing tendency of RCP over the course of the cooperation - long time reciprocity phase and three individuals extinguished pulling behavior before the end of this phase.

Social Glances

In the control phase the marmosets seldom glanced toward the partner in the active role (i.e. when they pulled and received the reward), but when they were in the passive role (i.e. when they did not pull nor receive the reward) their RSG was above chance (Fig. 4). That is, there was a tendency to look toward the subject that was eating.

In the cooperation - short time reciprocity phase, they looked more toward the partner in the active condition than in the control phase ($Z = - 2.932$; $N = 42$; $p = 0.003$). Conversely, the time spent glancing toward the partner in the passive condition was above chance, but lower than the control phase ($Z = - 3.445$; $N = 42$; $p = 0.001$). That is, there was a tendency toward looking at who is eating; this time, the individual pulling the handle looked toward the reward recipient.

During remodeling, social glances reverted to the pattern exhibited during the control phase. In the double reward phase, the ratio of social glances was above chance in the passive and active conditions (Fig. 4). However, in the passive condition, animal glances toward the partner were lower than in control ($Z = - 4.211$; $N = 60$; $p = 0.001$) and remodeling phases ($Z = - 3.118$; $N = 48$; $p = 0.002$) but not significantly different from the cooperation - short time reciprocity phase ($Z = - 0.219$; $N = 42$; $p = 0.827$). Marmosets in the active condition looked more toward the partner than in the control phase ($Z = - 2.861$; $N = 60$; $p = 0.004$), but there was no statistical difference compared to the cooperation ($Z = - 1.882$; $N = 42$; $p = 0.060$) and remodeling phases ($Z = - 1.439$; $N = 48$; $p = 0.150$).

During remodeling 2, we found no differences in the RSG in the passive condition compared with control phase ($Z = - 0.569$; $N = 30$; $p = 0.569$), and remodeling 1 ($Z = -1.471$; $N = 30$; $p = 0.141$), but RSG values were higher than during tests phases of cooperation - short time reciprocity phase ($Z = -3.281$; $N = 30$; $p = 0.001$) and double reward ($Z = -2.232$; $N = 30$; $p = 0.026$). This demonstrates, once again, that only when observing the actors and not

receiving food (control, remodeling 1, and remodeling 2 phases) individuals look more to partners. Also, that when subjects were in the active condition, individuals do not look to partners when in non-test phases (control, remodeling 1, and remodeling 2) but look towards partner during test phases (cooperation - short time reciprocity phase, double reward and cooperation - long term reciprocity).

During the cooperation - long term reciprocity phase, when the marmosets were in the passive role (i.e. not pulling but receiving food), the glances toward the partner were lower than in the control, cooperation - short time reciprocity, remodeling and double reward phases ($Z = - 4.814$; $N = 45$; $p = 0.001$; $Z = - 2.495$; $N = 42$; $p = 0.013$; $Z = - 4.193$; $N = 45$; $p = 0.001$ and $Z = - 3.010$; $N = 45$; $p = 0.002$, respectively). Conversely, in the active condition (i.e. pulling but not receiving the reward) the subjects looked more toward the partner than in the control ($Z = - 3.585$; $N = 48$; $p = 0.001$), remodeling ($Z = - 2.857$; $N = 48$; $p = 0.004$) and double reward phases ($Z = - 2.215$; $N = 48$; $p = 0.027$), but we found no differences compared to the cooperation - short time reciprocity phase ($Z = - 0.631$; $N = 42$; $p = 0.528$).

[Figure 3 and 4 about here]

Electric Apparatus

Pulls

In the control phase RCP in all the sessions was above chance (0.7) (Fig. 5). During free time cooperation, we found that marmoset RCP fell below chance level (0.3) and was significantly lower than in the control phase ($Z = - 6.255$; $N = 54$; $p = 0.001$). Therefore, according to our criteria (cooperate only when $RCP \geq 0.5$), marmosets did not cooperate in this phase. During remodeling individuals increased their RCP compared to the free time cooperation phase, but the values were still lower than those of the control phase. In the synchronous action cooperation phase, all the subjects decreased their RCP (Fig. 5) compared to the control ($Z = - 6.333$; $N = 54$; $p = 0.001$), free time cooperation ($Z = - 2.882$; $N = 60$; $p = 0.004$) and remodeling phases ($Z = - 6.125$; $N = 60$; $p = 0.001$).

Social Glances

Marmosets glanced toward the partner above chance in all the phases (Fig. 6). However, there was no statistical difference between the control and free time cooperation phases ($Z = -0.231$, $N = 46$; $p = 0.817$). During synchronous action cooperation they glanced less toward the partner than in the control and free time cooperation phases ($Z = -2.125$; $N = 45$; $p = 0.034$ and $Z = -1.905$; $N = 71$; $p = 0.057$, respectively).

[Figure 5 and 6 about here]

Discussion

These unrelated female marmosets learned to use the apparatus pulling the mechanical or electrical arm to receive a reward. However, results indicate that these females did not cooperate with each other on both the test of delayed reciprocity and of simultaneous actions.

During the use of the mechanical apparatus, pull rates resulting in rewards steadily decreased during the short term and long term reciprocity phases, reaching extinction after 7 and 15 days respectively. However, the rate of correct pulls peaked again during interspersed sessions of individualistic pulls/rewards. Analyses of social glances indicate that during cooperation phases, animals in the active condition (pulling but not receiving) looked towards their partners, but in the passive condition (receiving but not pulling) they decreased their rate of social glances. These data indicate marmosets could see that they donated food, but they failed to observe the food-donating role of the partner. Although the persistence of pulls over a 15 - day period could be interpreted as cooperation, we suggest that the lack of social glances by food recipients accounted for the extinction of cooperation, since it hindered any possibility of behavior reciprocation that would ensure maintenance of the cooperative behavior. Therefore, the cooperation observed for 15 days can be considered a by-product of individual actions.

Hauser et al. (2003), studying unrelated cotton-top tamarins with a similar apparatus, observed this same tendency of decreasing altruistic food giving across sessions when the same pair is repeatedly involved. These authors, however, did not analyze glance directions to confirm if lack of social attention was responsible for the extinction of cooperation in their group.

The design of the electrical apparatus allowed us to study marmoset cooperative behavior in a non-simultaneous cooperation task (free time cooperation phase) and in a

simultaneous task (synchronous action cooperation phase). The latter was more cognitively demanding because dyads needed to synchronize their actions to succeed. In laboratory conditions, cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*) were able to synchronize actions (Cronin et al. 2005), and we expected that our subjects could do likewise in this phase. Our results, however, reveal that marmosets performed poorly when pulling together and that social glances either remained the same or decreased during cooperative phases compared to control phases. These results further indicate that lack of social attention hinders cooperation.

In contrast to our findings, Werdenich and Huber (2002) showed that dyads from a family group were capable of cooperating in an instrumental task. However, this cooperation only occurred in dyads where the dominant was the scrounger and the subordinate was the producer. Burkart et al. (2007) found that marmosets (except female helpers) provide food to partners and care about the payoff to others. It should be pointed out that these authors conducted their cooperative experimental sessions for only 3 consecutive days. Considering the one or two week delay for cooperation to extinguish observed in this study, we do not know if Burkart's group would also have stopped pulling if there had been more sessions. However, we can assert that both our study group and Burkart's were able to maintain cooperation for a short period of time.

Interestingly, in Burkart's study only the female helper age-sex category did not exhibit prosocial behavior. The authors suggest that this occurred because female helpers engage less in infant carrying in the wild; thus, this age-sex category would be naturally prone to not cooperate. In nature, female marmosets compete for the chance to copulate, their reproduction is usually related to dominance status: the dominant female receives little or no aggression and has complete ovarian function (Yamamoto et al. 2009). These dominant females suppress subordinate female ovulation, although grooming interaction takes place between them (Dietz 2004; Strier 2004). Overall, these studies indicate that the type of dyad is important for the occurrence of cooperation, and that social status and sex influence the willingness of individuals to cooperate. The fact that the marmoset females in our study did not exhibit social attention towards each other may be a consequence of their social relations in the wild.

Our results suggest that cooperation among these female marmosets can occur at least for a brief period and, as proposed by Boesch and Boesch (1989), can be considered a case of "similarity", that is, performance of the same action by two or more individuals without coordination in time and space. This finding is similar to that obtained by Chalmeau et al.

(1997) in a study with capuchin monkeys (*Cebus apella*). As in our study, the authors found that the monkeys could not perceive that they had to pull together and that the few successful occurrences were due to chance. In conclusion, even though other authors claim that this cooperative breeding species can cooperate (Werdenich and Huber 2002; Burkart et al. 2007), we found unrelated female common marmosets can, at best, cooperate at the level of similarity proposed by Boesch and Boesch (1989). Although we only measured direct, but not peripheral glances (or vocalizations) toward partners, our data indicate that female marmosets in experimental conditions are incapable of social attention about who is giving food, and as a result, cannot maintain cooperation for a long period. Therefore, they did not fall under the concept of cooperation suggested by Chalmeau and Gallo (1996) and Noë (2006), where both individuals must exchange information and communicate with each other to act in a truly cooperative way.

Acknowledgments

We thank Breno T. S. Carneiro, Katiane Santana, Fabiano Fortes for help during experiments, and José D. Paliza for construction of the electrical apparatus. We thank FAPERN, CNPq and CAPES for funding projects of this team. The authors declare that they have no conflict of interest. All research conducted was in compliance with the UFRN guidelines for animal care and use and the legal requirements of Brazil, under the licence n° 1/24/92/0039-0.

References

- Bales, K., Dietz, J., Baker, A., Miller, K., Tardif, S.D., 2000. Effects of Allocare-Givers on Fitness of Infants and Parents in Callitrichid Primates. *Folia Primatologica*, 71:27–38.
- Bercovitch, F. B., 1988. Coalitions, cooperation and reproductive tactics among adult male baboons. *Animal Behaviour*, 36: 1198–1209.
- Boesch, C. and Boesch, H. 1989. Hunting Behavior of Wild Chimpanzees in the Tai National Park. *American Journal of Physical Anthropology*, 78: 547-573.
- Box, H.O., Rohrhuber, B., Smith, P., 1995. Female tamarins (*Saguinus*—*Callitrichidae*) feed more successfully than males in unfamiliar foraging tasks. *Behav. Process.*, 34:3–12.
- Box, H.O., 1997. Foraging strategies among male and female marmosets and tamarins (*Callitrichidae*): new perspectives in an underexplored area. *Folia Primatologica*, 68:296–306.
- Brown, G.R., Almond, R.E.A., van Bergen, Y., 2004. Begging, Stealing, and Offering: Food Transfer in Nonhuman Primates. In: P. J. B. Slater, J. S. Rosenblatt, T. J. Roper, C.T. Snowdon, H. J. Brockmann, M. Naguib (Editors), *Advances in the Study of Behavior* 34, Academic Press pp. 265–295.
- Bugnyar, T. and Huber, L. 1997. Push or pull: an experimental study on imitation in marmosets. *Animal Behaviour*, 54: 817-831.
- Bugnyar, T., 2008. Animal Cognition: Rooks Team up to Solve a Problem. *Current Biology*, 18: R530-R532.
- Burkart, J. M., Fehr, E., Efferson, C., and van Schaik, C. P., 2007. Other-regarding preferences in a non-human primate: Common marmosets provision food altruistically. *PNAS*, 50: 19762–19766.
- Caldwell, C. A. and Whiten, A., 2003. Scrounging facilitates social learning in common marmosets, *Callithrix jacchus*. *Animal Behaviour*, 65: 1085-1092.
- Connor, R. C., 1995. Altruism among non-relatives: alternatives to the ‘Prisoner’s Dilemma’. *Trends Ecol. Evol.*, 10: 84–86.

- Connor, R. C., 1996. Partner preferences in by-product mutualism and the case of predator inspection in fish. *Animal Behaviour*, 51: 451–454.
- Chalmeau, R. and Gallo, A., 1996. Cooperation in primates: Critical analysis of behavioural criteria. *Behavioural Processes*, 35: 101-111.
- Chalmeau, R., Visalberghi, E. and Gallo, A., 1997. Capuchin monkeys, *Cebus apella*, fail to understand a cooperative task. *Animal Behaviour*, 54: 1215–1225.
- Cronin, K. A., Kurian, A. V. and Snowdon, C. T., 2005. Cooperative problem solving in a cooperatively breeding primate (*Saguinus oedipus*). *Animal Behavior*, 69: 133–142.
- DeNault, L. K. and McFarlane, D. A., 1995. Reciprocal altruism between male vampire bats, *Desmodus rotundus*. *Animal Behaviour*, 49: 855–856.
- De Waal, F. B. M., 2000. Attitudinal reciprocity in food sharing among brown capuchin monkeys. *Animal Behaviour*, 60: 253-261.
- Dietz, J. M. 2004. Kinship Structure and Reproductive Skew in Cooperatively Breeding Primates. In: B. Chapais and C. M. Berman (Editors). *Kinship and Behavior in Primates*, Oxford University Press/ New York, NY, pp. 223-241.
- Digby, L. J. and Barreto, C. E., 1993. Social organization in a wild population of *Callithrix jacchus*. I. Group composition and dynamics. *Folia Primatologica*, 61: 123–134.
- Dugatkin, L. A. 1997. *Cooperation Among Animals: An Evolutionary Perspective*. New York: Oxford University Press.
- Feistner, A. T. C. and Price, E. C., 1990. Food-sharing in cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*). *Folia Primatologica*, 54: 34–45.
- Ferrari, S. F., 1987. Food transfer in a wild marmoset group. *Folia Primatologica*, 48: 203–206.
- Ferrari, S. F. and Lopes-Ferrari, M. A., 1989. A re-evaluation of the social organization of the Callitrichidae, with reference to the ecological differences between genera. *Folia Primatologica*, 52: 132–147.

- Halsey, L. G., Bezerra, B. M. and Souto, A. S., 2006. Can wild common marmosets (*Callithrix jacchus*) solve the parallel strings task? *Animal Cognition*, 9: 229–233.
- Hauser, M.D., Chen, M.K., Chen, F., and Chuang, E., 2003. Give unto others: genetically unrelated cotton-top tamarin monkeys preferentially give food to those who altruistically give food back. *Proc. R. Soc. Lond. B* 270: 2363–2370.
- Hemelrijk, C. & Ek, A., 1991. Reciprocity and interchange of grooming and ‘support’ in captive chimpanzees. *Animal Behaviour*, 41: 923–935.
- McConkey, K. R., 2000. Food sharing in black lion tamarins (*Leontopithecus chrysopygus*). *American Journal of Primatology*, 52: 47–54.
- Mendres, K. A. and De Waal, F. B. M., 2000. Capuchins do cooperate: the advantage of an intuitive task. *Animal Behaviour*, 60: 523–529.
- Michels, A.M., 1998. Sex differences in food acquisition and aggression in captive common marmosets (*Callithrix jacchus*). *Primates*, 39:549–556.
- Noë, R., 1990. A veto game played by baboons: a challenge to the Prisoner’s Dilemma as a paradigm for reciprocity and cooperation. *Animal Behaviour*, 39: 78–90.
- Noë, R., 2006. Cooperation experiments: coordination through communication versus acting apart together. *Animal Behaviour*, 71: 1–18.
- Ottoni, E. B., 2000. EthoLog 2.2: A tool for the transcription and timing of behavior observation sessions. *Behavior Research Methods, Instruments, & Computers*, 3: 446-449.
- Range, F. and Huber, L., 2007. Attention in common marmosets: implications for social-learning experiments. *Animal Behaviour*, 73: 1033-1041.
- Snowdon, C. T. 2001. Social processes in communication and cognition in callitrichid monkeys: a review. *Animal Cognition*, 4, 247–257.
- Stephens, D.W., Anderson, J. P. & Benson, K. E., 1997. On the spurious occurrence of Tit for Tat in pairs of predator-approaching fish. *Animal Behaviour*, 53: 113–131.
- Stephens, D.W., McLinn, C. M. & Stevens, J. R. 2002. Discounting and reciprocity in an iterated Prisoner’s Dilemma. *Science*, 298: 2216–2218.

- Stevens, J. R., Hallinan, E. V. & Hauser, M. D., 2005. The ecology and evolution of patience in two New World monkeys. *Biology Letters*, 1: 223-226.
- Strier, K. B. 2004. Why is female kin bonding so rare? Comparative sociality of neotropical primates. In: P. C. Lee (Editor), *Comparative Primate Socioecology*, Cambridge University Press, Cambridge/UK, pp. 300-319.
- Voelkl, B. and Huber, L., 2000. True imitation in marmosets. *Animal Behaviour*, 60: 195-202.
- Werdenich, D. and Huber, L. 2002. Social factors determine cooperation in marmosets. *Animal Behaviour*, 64: 771–781.
- Wilkinson, G. S., 1984. Reciprocal food sharing in the vampire bat. *Nature*, 308: 181–184.
- Yamamoto, M .E, Domeniconi, C. and Box. H., 2004. Sex differences in common marmosets (*Callithrix jacchus*) in response to an unfamiliar food task. *Primates*, 45: 249–254.
- Yamamoto, M .E, Arruda, M. F., Alencar, A. I., Souza, M. B. C., Araújo, A. 2009. Mating Systems and Female–Female Competition in the Common Marmoset, *Callithrix jacchus*. In: S. M. Ford, L. M. Porter, L. C. Davis (Editors), *The Smallest Anthropoids: The Marmoset/Callimico Radiation*, Springer, New York/ NY, pp. 119-134.

- * André Mendes: experimental design, data collection, data analyses and writing
- * Jordana C. Barbalho: data collection
- * Dr. John F. Araujo (advisor): experimental design and data analyses
- * Dr. Renata G. Ferreira (advisor): experimental design, data analyses and writing

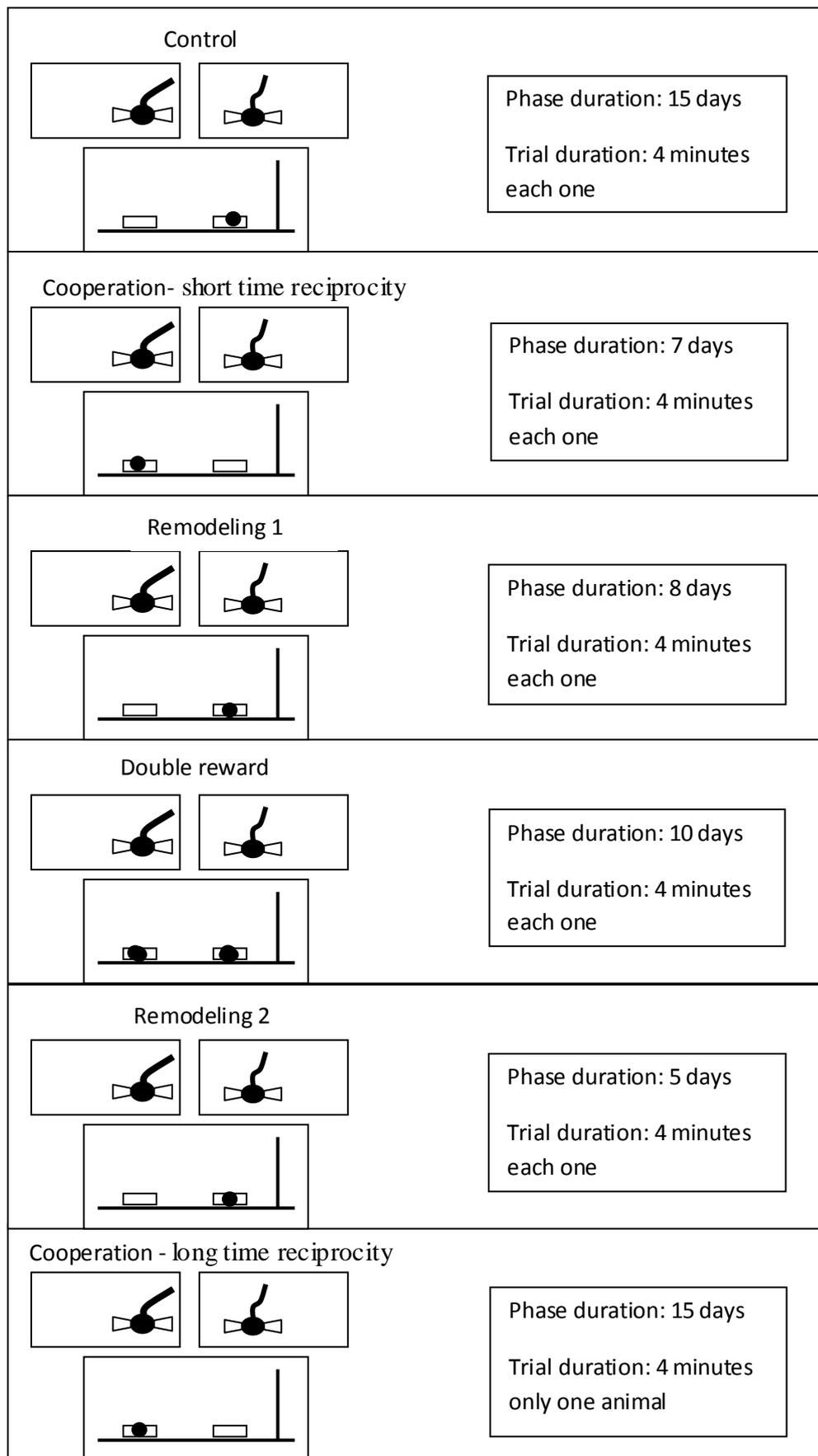


Fig 1 Overhead view showing Characteristics of the mechanical apparatus and respective experimental phases. The black dot indicates the location of the reward in the respective phase

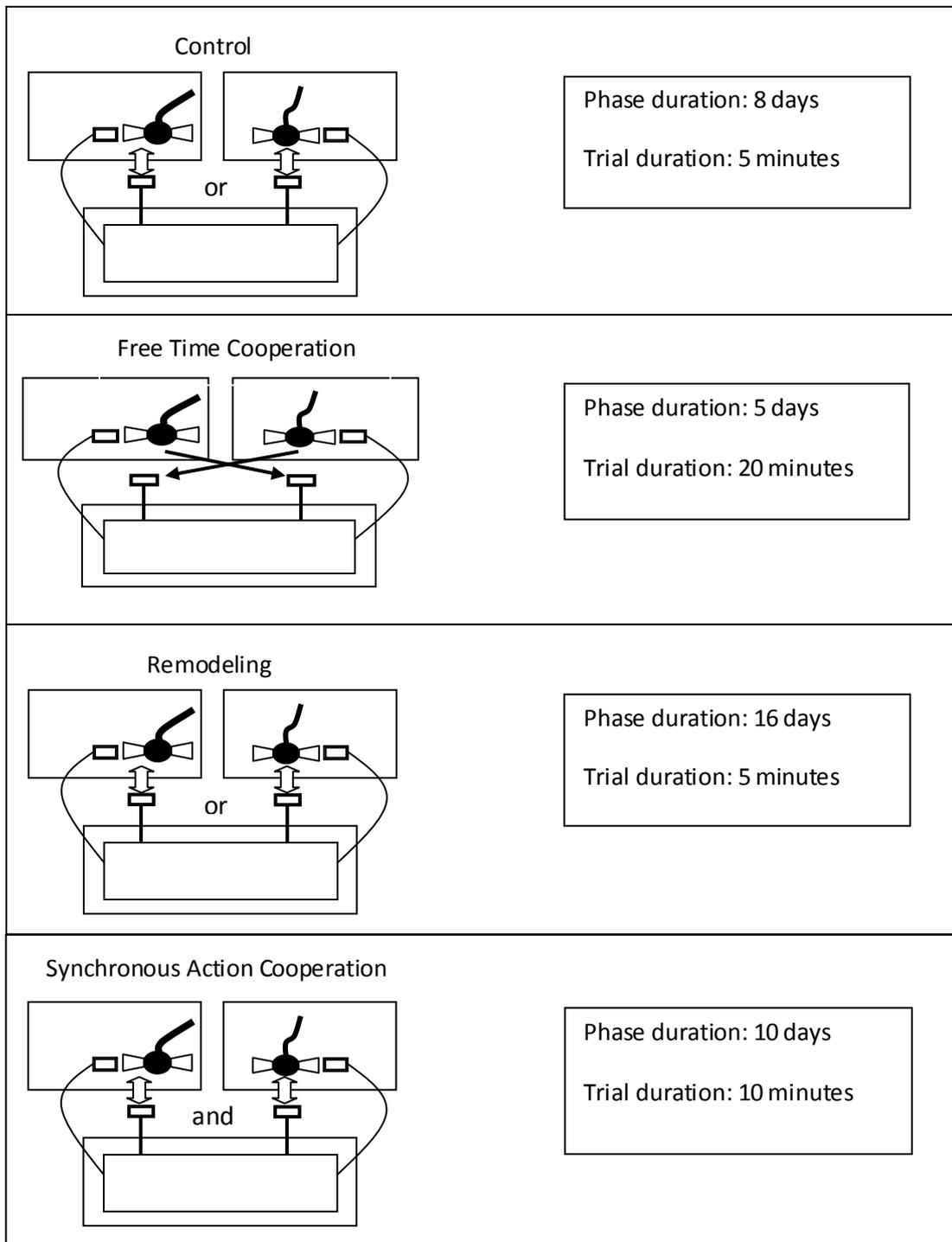
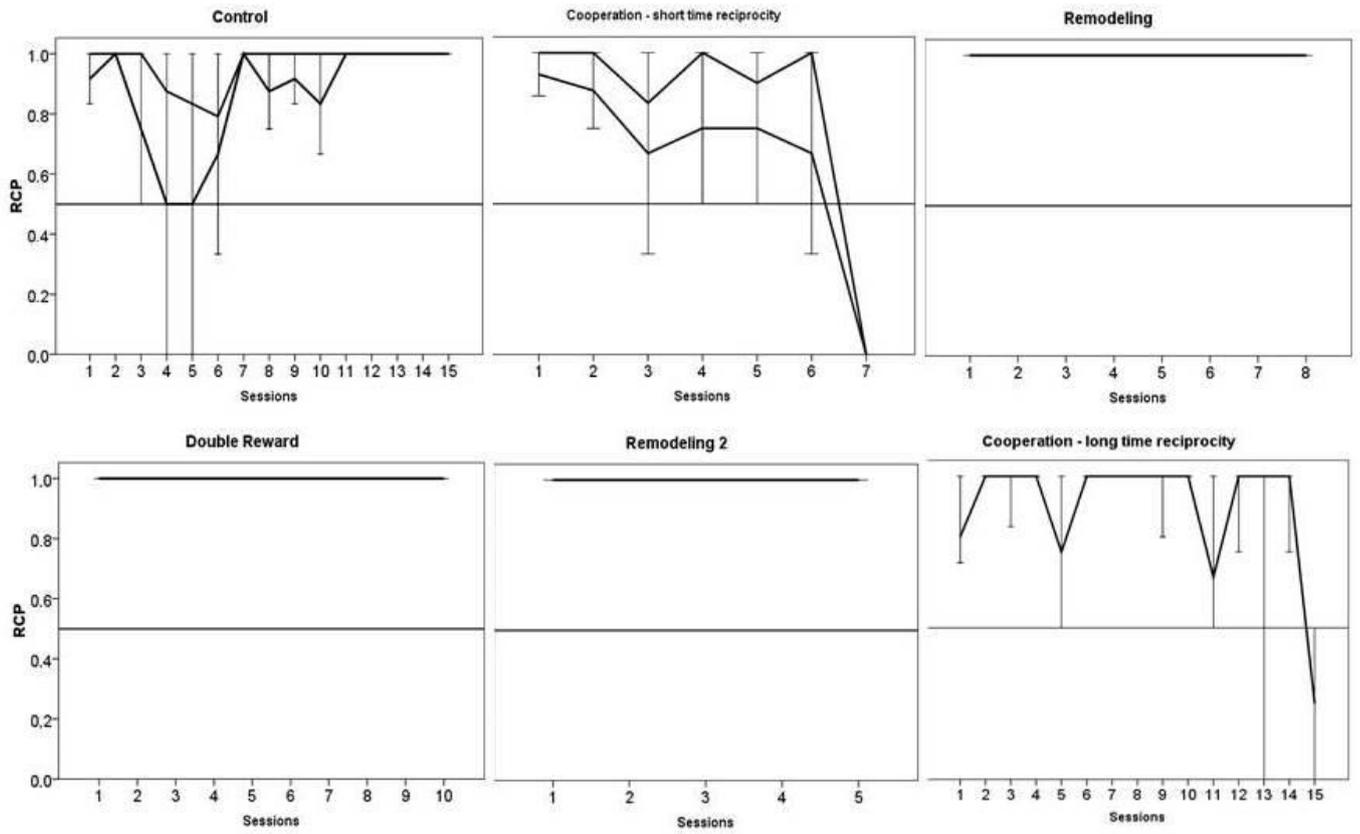


Fig 2 Overhead view showing the electrical apparatus and respective experimental phases. Arrows indicate which subject pulled and which plate was moved



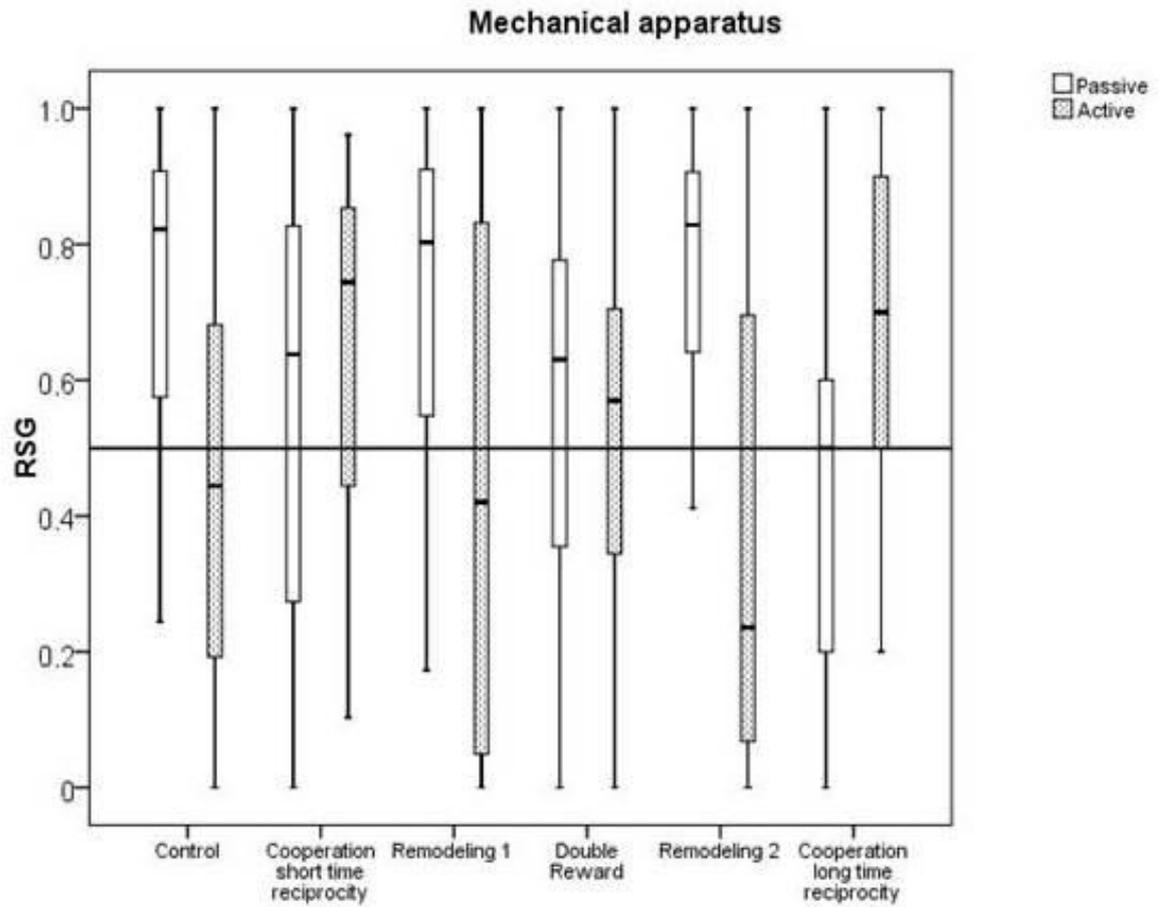


Fig 4 Median RSG of the subjects during all the phases of the mechanical apparatus. The line in the middle of the chart represents a value of 0.5. The interquartile range (IQR) was used to build the box plots. Values above three IQRs from the end of a box are labeled as extreme and denoted with an asterisk (*). Values above 1.5 IQRs but less than 3 IQRs from the end of the box are labeled as outliers

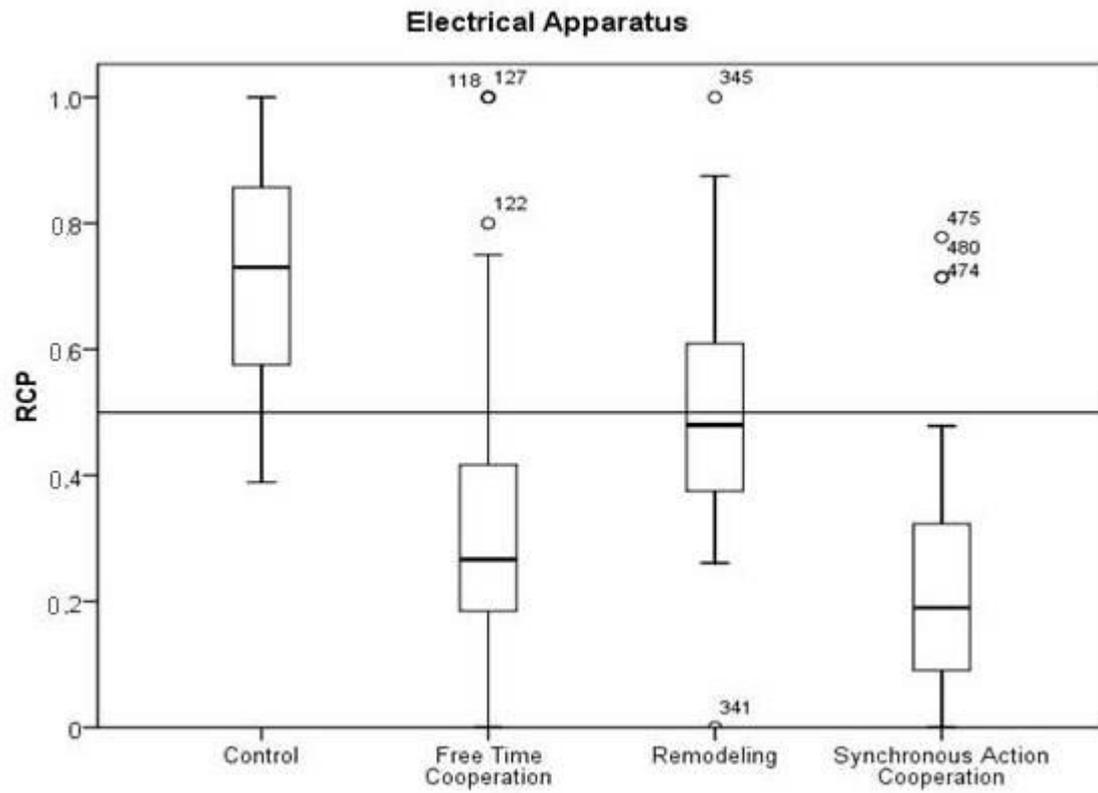


Fig 5 Median RCP of all phases in the electrical apparatus. Box characteristics as in Fig. 4

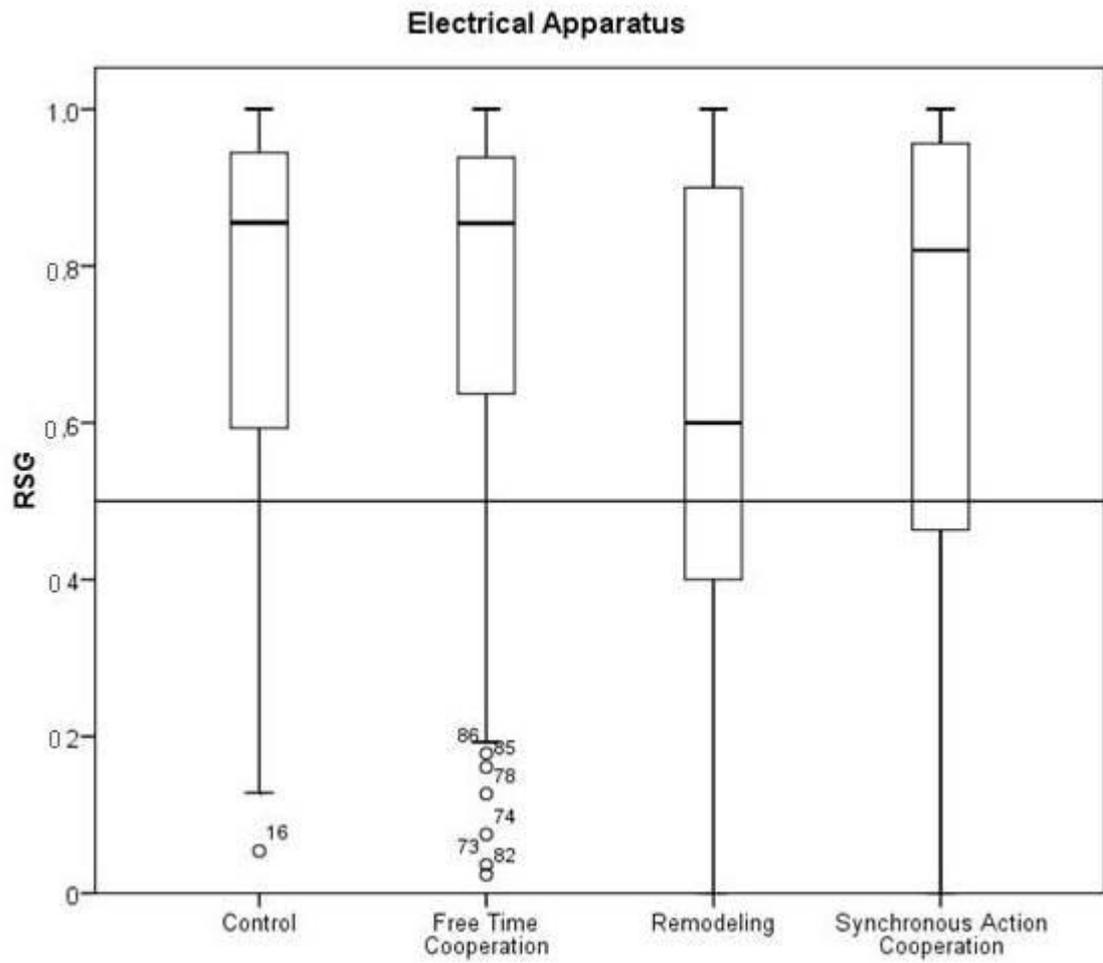


Fig 6 Median RSG of the subjects during all the phases of the electrical apparatus. Box characteristics as in Fig. 4

Carta de Recepção

AC-09-0124 by Mendes, André Luiz; Barbalho, Jordana; Araújo, John; Ferreira, Renata:
Lack of cooperation and social attention among unrelated common marmosets (*Callithrix jacchus*)

Dear Dr. Mendes,

Thank you for submitting your manuscript (received 11-Sep-2009) to Animal Cognition.

You will hear from us again after the reviewing process.

Yours sincerely,
Tatiana Czeschlik

P.S. Colour figures are published for free in the online version (for the print version there is a fee).

P.S. The journal has an "open access " option

NEWS: the third Impact Factor for Animal Cognition was released mid-June 2007: the IF for 2006 is:

2,45

(2005: 2,017, 2004: 1,732)

Dr. Tatiana Czeschlik

Chief Editor

Animal Cognition

Editorial Office

Muehltalstr. 9

D-69121 Heidelberg

Germany

Fax: +49-6221-418315

Tel: +49-6221-418314

animal.cognition@t-online.de

<http://link.springer.de/journals/ancog>

<http://mc.manuscriptcentral.com/ancog>

Regras do Periódico

Manuscript layout and preparation

Layout. The title should not be capitalized. It should be brief, not exceeding two lines, and should use significant words that best express the nature of the study.

The authors' names should appear following at least one line space, including their full first and middle names preceding surnames (not capitalized).

The authors' addresses (name of institute, location) should appear after a line space.

Superior letters should be used to identify addresses with respect to authors when there are more than two. If the address of the author(s) at the time of when the paper will appear is other than the institute in which the work was carried out, it may be given in a footnote as *Present address:...*

Every paper should include an abstract of less than 200 words; this should be understandable without reference to the paper.

The heading *Keywords:* should appear after a line space, followed by 3-6 keywords (taken from *Index Medicus*), singular and in alphabetical order, separated by semicolons.

Lines should be numbered.

For research papers, the text should be organised into sections under the following headings: *Introduction, Materials and methods, Results, Discussion* (may be combined with *Results*), *Acknowledgements, References*. The start of each paragraph should be indented 3-4 spaces.

Use abbreviations with restraint. If abbreviations are used, the first mentioned should be spelled out in full. Abbreviations should be avoided in the title. SI units should be used and biological nomenclature should follow the accepted international codes. In formulas, symbols, not acronyms, should be used.

All *tables* and figures should be mentioned in the text. Tables should be numbered with Arabic numerals.

References in the text should be cited as the name of the author(s) followed by the year of publication. The reference list should be in alphabetical order. Periodicals, books and multiauthor-edited books should accord with the following examples:

Brown, R.E. and Douglas, S., 1991. The behaviour of adult Long-Evans rats *Rattus norvegicus* towards pups of different ages. *Behav. Process.*, 23: 89--102.

Gray, J.A., 1987. *The Psychology of Fear and Stress*. Cambridge University Press, Cambridge, 422 pp.

Rodgers, R.J., 1981. Drugs, aggression and behavioural methods. In: P.F. Brain and D. Benton (Editors), *Multidisciplinary Approaches to Aggression Research*, Elsevier/North-Holland, Amsterdam, pp. 325--340.

Supplementary material

Electronic supplementary material is now accepted to support and enhance your scientific research. Supplementary files offer the author additional possibilities to publish supporting applications, movies, animation sequences, high-resolution images, background datasets, sound clips and more. Supplementary files supplied will be published online alongside the electronic version of your article in Elsevier web products, including ScienceDirect: <http://www.sciencedirect.com>. In order to ensure that your submitted material is directly usable, please ensure that data is provided in one of our recommended file formats. Authors should submit the material in electronic format together with the article and supply a concise and descriptive caption for each file. For more detailed instructions please visit our Corporate Website at <http://www.elsevier.com/authors>.

Ethics

Manuscripts submitted for publication must contain a statement to the effect that all human studies have been approved by the appropriate ethics committee and have therefore been performed in accordance with the ethical standards laid down in the 1964 Declaration of Helsinki. It should also be stated clearly in the text that all persons gave their informed consent prior to their inclusion in the study. Details that might disclose the identity of the subjects under study should be omitted. Reports of animal experiments must state that the "Principles of laboratory animal care" (NIH publication No. 86-23, revised 1985) were followed, as well as specific national laws (e.g. the current version of the German Law on the Protection of Animals) where applicable. The Editors reserve the right to reject manuscripts that do not comply with the above-mentioned requirements. The author will be held responsible for false statements or for failure to fulfill the above-mentioned requirements.

Discussão Geral

Comportamentos cooperativos ocorrem nas mais variadas espécies, e muitas pesquisas tem sido feitas com primatas, especialmente em condições de laboratório. Por apresentarem criação cooperativa da prole, os Calitriquídeos são um grupo importante para esses estudos, pois esse tipo de cuidado parental requer um nível de motivação e cognição que provavelmente não se encontram em outros grupos de primatas (Burkart & van Schaik 2009).

Dentre os Calitriquídeos, o sagüi (*Callithrix jacchus*) é considerado um excelente sujeito experimental para estudos de cooperação, tendo em vista que em condições naturais a maioria dos indivíduos do grupo apresentam comportamentos cooperativos entre si, como cuidar dos filhotes, partilha de alimento e defesa comunitária do território (Koenig & Rothe 1991). Além disso, possuem a habilidade de coordenar o seu comportamento no espaço e tempo com os outros membros do grupo, uma característica fundamental durante a transferência dos filhotes de um indivíduo para o outro no alto das árvores (Burkart & van Schaik 2009).

A maioria dos estudos de cooperação em laboratório utiliza um aparato artificial para simular uma tarefa cooperativa entre uma díade. Um ponto importante na utilização desses sistemas é garantir que eles sejam intuitivos para os animais em estudo, favorecendo assim o seu entendimento. Essa influência do tipo de aparato pode ser vista, por exemplo, nos trabalhos de Chalmeau et al. (1997) e Mendres e de Wall (2000) com macacos-prego, e em *Saguinus oedipus* nos trabalhos de Cronin et al. (2005) e Cronin et al. (2009). Todos esses estudos têm em comum o fato de que quando se muda o tipo de aparato o comportamento cooperativo também foi alterado. Levando em conta essa importância do tipo de aparato em um estudo de cooperação, tentamos minimizar possíveis influências dos sistemas utilizando dois modelos com características diferentes: um elétrico e um mecânico.

Estudos mostram que as características individuais dos participantes de uma tarefa cognitiva ou cooperativa também podem influenciar no resultado da mesma (por exemplo, Melis et al. 2006). Isso nos levou a predição de que os animais que aprenderam mais rápido a usar os aparatos poderiam ter também um melhor desempenho nas fases de cooperação. Entretanto, nossas análises não mostraram uma ligação entre esse aprendizado e uma maior capacidade de doar reforço ou mesmo de olhar para o parceiro. Esse resultado nos permitiu sugerir que o desempenho dos sagüis nas fases teste não foi causado pelo que Nöe (2006) chamou de cooperação instrumental, ou seja, um comportamento resultante somente de aprendizado instrumental, mas sim que foi consequência de reações dos animais de acordo com o que percebiam de retorno dos parceiros.

No estudo de Werdenich e Huber (2002) com sagüis, foi demonstrado que na maior parte das díades ocorreu formação de papéis (trabalhador/parasita) que se alteravam apenas quando os indivíduos eram pareados com outro coespecífico. Porém, isso não ocorreu em alguns indivíduos, que apesar da mudança de parceiro permaneceram no mesmo papel ou ficaram indefinidos, sendo classificados como mistos. Para os nossos sujeitos, os dados mostraram que não houve uma definição dos papéis sociais, mesmo esses indivíduos tendo permanecido durante todo o experimento sendo pareados com o mesmo coespecífico. Provavelmente, a falta de contato físico dos nossos animais durante o experimento possa ter levado a esse resultado, já que em outros estudos de cooperação em laboratório (Chalmeau et al. 1997; Werdenich & Huber 2002; Burkart et al. 2007; Cronin et al. 2009) ou os animais sempre permaneciam no grupo.

Os dados das fases de testes de cooperação revelaram que os sujeitos doaram comida para os parceiros por até 15 dias antes de extinguirem esse comportamento. Apesar desse aparente bom desempenho, uma análise dos olhares sociais mostrou que na maior parte das vezes eles só olhavam para o parceiro quando estavam dando reforço para eles (condição

ativa). Quando estavam recebendo o reforço (condição passiva) a maioria dos animais reduziram os olhares sociais. Assim, consideramos que este comportamento não se encaixa na definição de cooperação verdadeira tal qual proposto por Nöe (2006), Chalmeau & Gallo (1996) e Chalmeau et al. (1997), ou seja, para cooperarem os parceiros não devem ter somente um objetivo comum, mas também precisam olhar um para o outro, garantindo o entendimento do papel do parceiro na ação conjunta. Isso nos permitiu sugerir que os sagüis só percebiam que doavam comida para os parceiros, mas não percebiam que em outro momento o parceiro estava retribuindo. Desse modo, é provável que a motivação para continuar puxando a alavanca tenha se reduzido, o que após um certo tempo levou a extinção desse comportamento. Essa queda nas doações durante uma tarefa cooperativa é semelhante à encontrada em macacos-prego (Visalberghi et al. 2000), em *Saguinus oedipus* (Hauser et al. 2003; Cronin et al. 2009) e em humanos (Alencar, Siqueira & Yamamoto 2008).

Apesar dos nossos resultados não confirmarem a ocorrência de cooperação, outros autores estudando sagüis sugerem que esses animais são capazes de cooperar dentro de certas condições. Por exemplo, Werdenich & Huber (2002) verificaram que em diferentes díades formadas por indivíduos de um grupo familiar, ocorreu cooperação somente quando o animal dominante assumia o papel de parasita e o subordinado de trabalhador. Entretanto, esses autores consideraram como cooperação qualquer ação conjunta que resultava na resolução da tarefa, sem considerar se os animais tinham um objetivo em comum ou mesmo se entendiam o papel dos parceiros.

Em outro estudo, realizado por Burkart et al. (2007) utilizando indivíduos não aparentados, também foi sugerido que os sagüis são capazes de cooperar, mas, nesse trabalho as sessões experimentais de cooperação só foram realizadas por 3 dias. Esse tempo reduzido deixa dúvidas se realmente os animais iriam cooperar por mais tempo, ou também poderiam extinguir esse comportamento como aconteceu no nosso estudo. Além disso, nos

experimentos do grupo de Burkart as fêmeas ajudantes não apresentaram cooperação. Esse resultado é semelhante ao encontrado no nosso trabalho e pode ser justificado pelo fato de que na natureza, as fêmeas de sagüi em geral são mais competidoras que os machos, especialmente para a reprodução (Dietz 2004; Strier 2004).

Em resumo, nossos dados mostraram que, pelo menos nas condições experimentais aqui expressas, fêmeas de sagüis não são capazes de cooperação.

Referências Bibliográficas

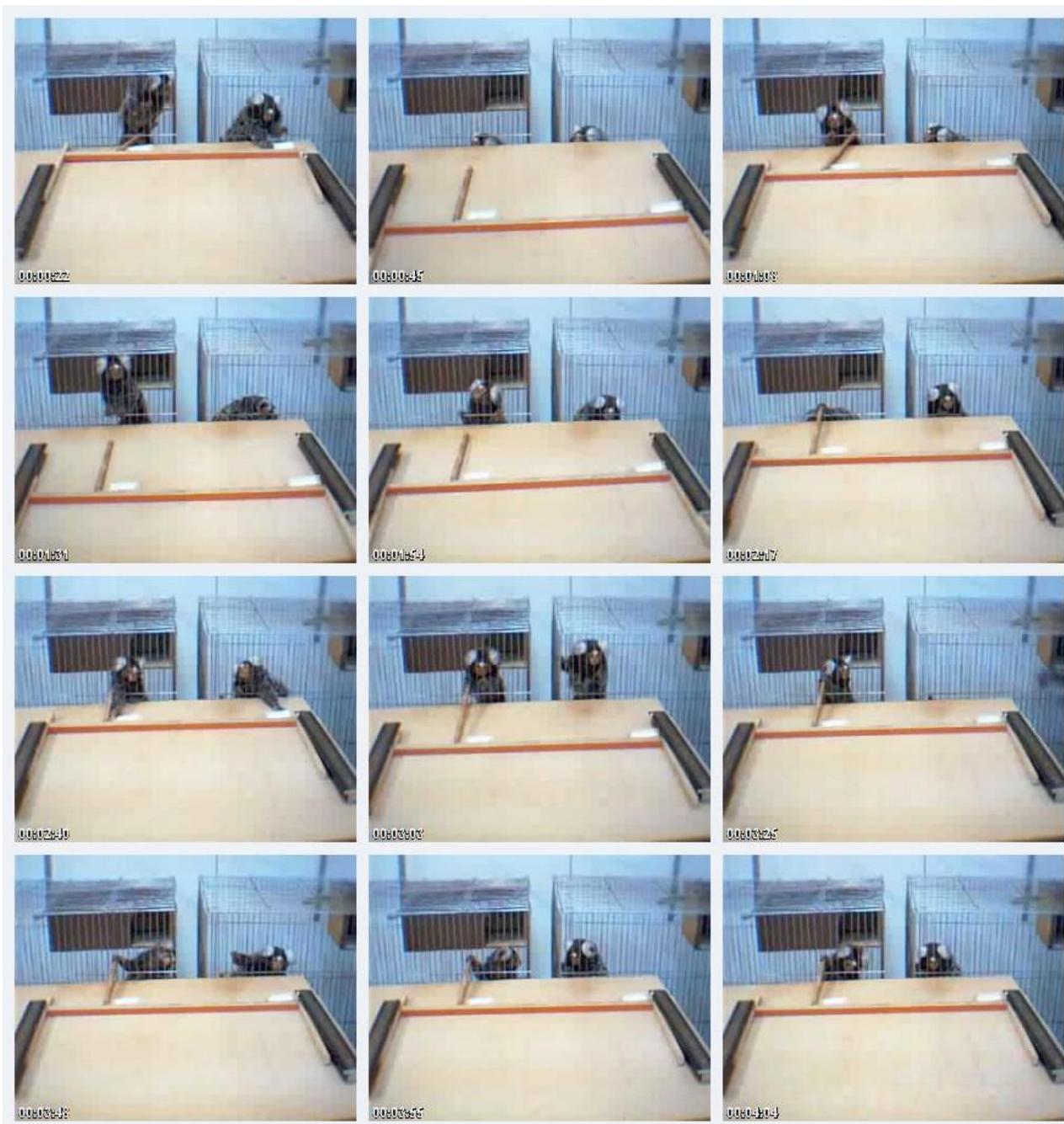
- Alencar, A. I., Siqueira, J. O. & Yamamoto, M. E.,** 2008. Does group size matter? Cheating and cooperation in Brazilian school children. *Evolution and Human Behavior*, 29, 42–48.
- Burkart, J. M., Fehr, E., Efferson, C., & van Schaik, C. P.,** 2007. Other-regarding preferences in a non-human primate: Common marmosets provision food altruistically. *PNAS*, 50, 19762–19766.
- Burkart, J. M. & van Schaik, C. P.** (no prelo). Cognitive consequences of cooperative breeding in primates? *Animal Cognition*
- Chalmeau, R. & Gallo, A.,** 1996. Cooperation in primates: Critical analysis of behavioural criteria. *Behavioural Processes*, 35: 101-111.
- Chalmeau, R., Visalberghi, E. & Gallo, A.,** 1997. Capuchin monkeys, *Cebus apella*, fail to understand a cooperative task. *Animal Behaviour*, 54, 1215–1225.
- Cronin, K. A., Kurian, A. V. & Snowdon, C. T.** 2005. Cooperative problem solving in a cooperatively breeding primate (*Saguinus oedipus*). *Animal Behavior*, 69, 133–142.
- Cronin, K. A., Schroeder, K. K. E., Rothwell, E. S., Silk, J. B. & Snowdon, C. T.** 2009. Cooperatively breeding cottontop tamarins (*Saguinus oedipus*) do not donate rewards to their long-term mates. *Journal of Comparative Psychology*, 123, 231-241.
- Dietz, J. M.** 2004. Kinship Structure and Reproductive Skew in Cooperatively Breeding Primates. In: *Kinship and Behavior in Primates*. (Editors). B. Chapais and C. M. Berman, pp. 223-241. Oxford University Press/ New York, NY.
- Hauser, M.D., Chen, M.K., Chen, F., & Chuang, E.,** 2003. Give unto others: genetically unrelated cotton-top tamarin monkeys preferentially give food to those who altruistically give food back. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 270, 2363–2370.

- Koenig, A. Rothe, H.** 1991. Social relationships and individual contribution to cooperative behavior in captive common marmosets (*Callithrix jacchus*). *Primates*, 32, 183-195.
- Melis, A. P., Hare, B. & Tomasello, M.** 2006. Chimpanzees Recruit the Best Collaborators. *Science*, 311, 1297-1300.
- Mendres, K. A. & de Waal, F. B. M.** 2000. Capuchins do cooperate: the advantage of an intuitive task. *Animal Behaviour*, 60, 523–529.
- Nöe, R.** 2006. Cooperation experiments: coordination through communication versus acting apart together. *Animal Behaviour*, 71, 1–18.
- Strier, K. B.** 2004. Patrilineal Kinship and Primate Behavior. In: *Kinship and Behavior in Primates*. (Eds. B. Chapais, C. M. Berman), pp. 177-199. New York, USA: Oxford University Press.
- Visalberghi, E., Quarantotti, B. P. & Tranchida, F.** 2000. Solving a Cooperation Task Without Taking Into Account the Partner's Behavior: The Case of Capuchin Monkeys (*Cebus apella*). *Journal of Comparative Psychology*, 114, 297-301.
- Werdenich, D. & Huber, L.** 2002. Social factors determine cooperation in marmosets. *Animal Behaviour*, 64, 771–781.

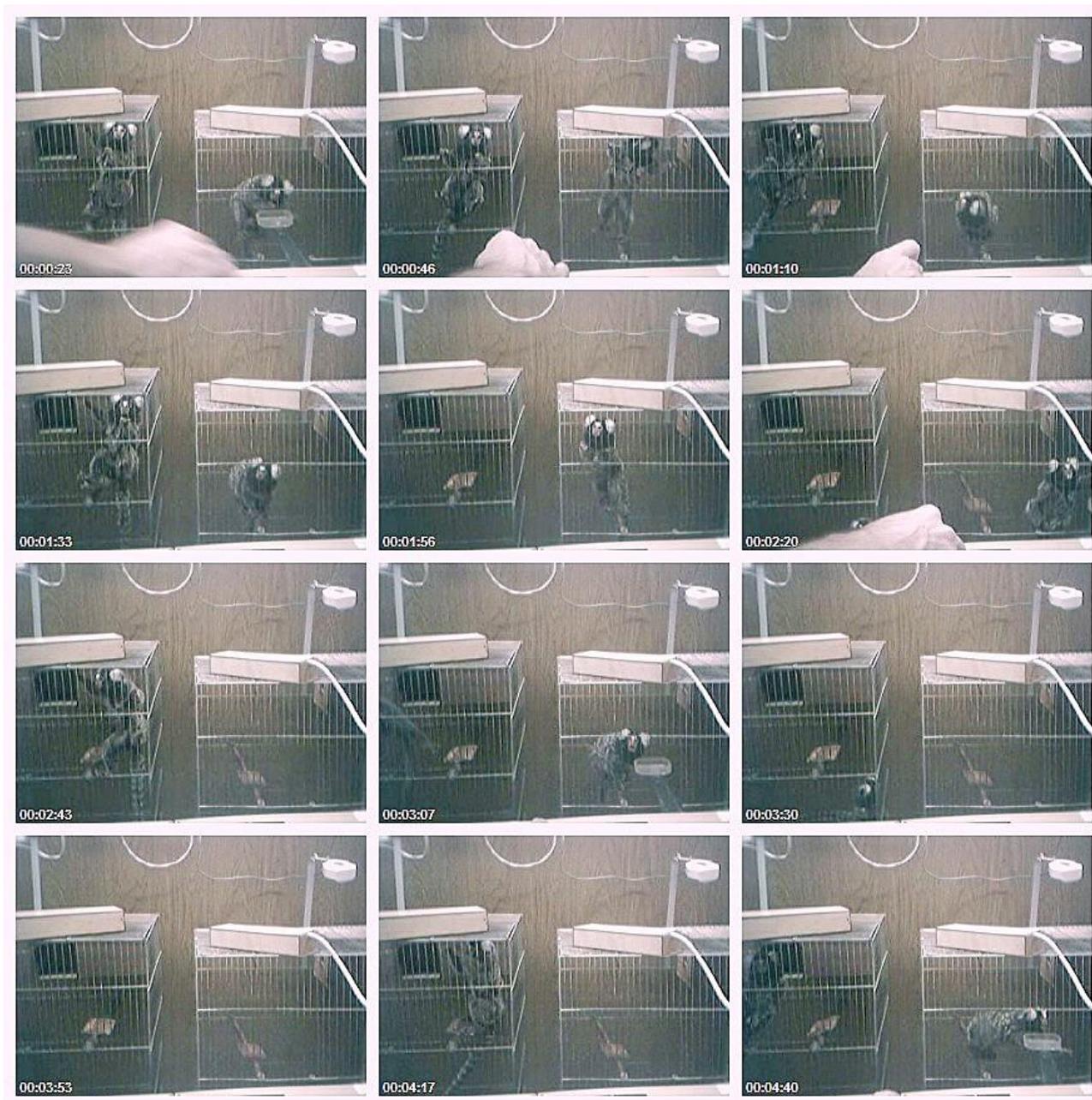
Conclusões Gerais

- Os sagüis foram capazes de aprender a usar dois diferentes aparatos para conseguirem reforço alimentar para si mesmos e para os parceiros;
- O tempo de aprendizagem dos aparatos variou entre os indivíduos mas não interferiu no desempenho dos IPC e IOS nas fases teste;
- Não houve formação de papéis sociais (trabalhador/parasita) em ambos os aparatos;
- Nos dois aparatos, o desempenho do IOS ao longo das fases não mostrou sinais de que os animais o estivessem usando atenção social para melhorar o seu desempenho;
- Tendo em vista o baixo IOS apresentado pelos indivíduos na condição passiva, sugerimos que não ocorreu cooperação verdadeira entre as díades nos dois aparatos.

Anexo 1 – Sequência de um experimento realizado com o aparato mecânico.



Anexo 2 – Sequência de um experimento realizado com o aparato elétrico.



Livros Grátis

(<http://www.livrosgratis.com.br>)

Milhares de Livros para Download:

[Baixar livros de Administração](#)

[Baixar livros de Agronomia](#)

[Baixar livros de Arquitetura](#)

[Baixar livros de Artes](#)

[Baixar livros de Astronomia](#)

[Baixar livros de Biologia Geral](#)

[Baixar livros de Ciência da Computação](#)

[Baixar livros de Ciência da Informação](#)

[Baixar livros de Ciência Política](#)

[Baixar livros de Ciências da Saúde](#)

[Baixar livros de Comunicação](#)

[Baixar livros do Conselho Nacional de Educação - CNE](#)

[Baixar livros de Defesa civil](#)

[Baixar livros de Direito](#)

[Baixar livros de Direitos humanos](#)

[Baixar livros de Economia](#)

[Baixar livros de Economia Doméstica](#)

[Baixar livros de Educação](#)

[Baixar livros de Educação - Trânsito](#)

[Baixar livros de Educação Física](#)

[Baixar livros de Engenharia Aeroespacial](#)

[Baixar livros de Farmácia](#)

[Baixar livros de Filosofia](#)

[Baixar livros de Física](#)

[Baixar livros de Geociências](#)

[Baixar livros de Geografia](#)

[Baixar livros de História](#)

[Baixar livros de Línguas](#)

[Baixar livros de Literatura](#)
[Baixar livros de Literatura de Cordel](#)
[Baixar livros de Literatura Infantil](#)
[Baixar livros de Matemática](#)
[Baixar livros de Medicina](#)
[Baixar livros de Medicina Veterinária](#)
[Baixar livros de Meio Ambiente](#)
[Baixar livros de Meteorologia](#)
[Baixar Monografias e TCC](#)
[Baixar livros Multidisciplinar](#)
[Baixar livros de Música](#)
[Baixar livros de Psicologia](#)
[Baixar livros de Química](#)
[Baixar livros de Saúde Coletiva](#)
[Baixar livros de Serviço Social](#)
[Baixar livros de Sociologia](#)
[Baixar livros de Teologia](#)
[Baixar livros de Trabalho](#)
[Baixar livros de Turismo](#)