

Exsudativoria em saguis do gênero *Callithrix*

Exudativory in marmosets of the genus *Callithrix*

Talitha Mayumi Francisco^{1,2*}, Ita de Oliveira Silva¹ e Vanner Boere¹

1. Departamento de Biologia Animal, Universidade Federal de Viçosa, 36570-900, Viçosa, Minas Gerais, Brasil. 2. Doutoranda do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais. Universidade do Norte Fluminense Darcy Ribeiro. Laboratório de Ciências Ambientais, Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, Campos dos Goytacazes, Rio de Janeiro, Brasil.

*Autor para correspondência: talithamayumi@hotmail.com

Resumo Pelo menos 69 espécies de primatas mundiais incluem exsudatos (goma, seiva, látex e resina) em sua dieta. Dentre os primatas Neotropicais, os representantes da subfamília Callithrichinae consomem de forma especialista ou oportunista algum tipo de exsudato. As espécies dos gêneros *Callithrix* e *Cebuella* são especialistas no consumo de exsudatos, sendo este recurso alimentar responsável por até 70 % da dieta das espécies destes gêneros, enquanto *Callibella*, *Callimico*, *Leontopithecus*, *Mico* e *Saguinus* adquirem o exsudato de forma oportunista. O gênero *Callithrix*, possui especializações funcionais na dentição, nos ossos do aparato mastigatório e no arranjo da musculatura da mandíbula para realizarem orifícios com vários formatos e volumes na casca das árvores, atingindo os ductos secretores (ductos que produzem exsudato) dos tecidos vegetais responsáveis pelas exsudações, além disso, possui um aparelho digestivo adaptado associado a uma digestão fermentativa eficiente. Os exsudatos são fontes de água, carboidratos complexos, proteínas e minerais, principalmente o cálcio. A presença de cálcio contribui para manter o equilíbrio no metabolismo cálcio / fósforo, acarretada pela alta ingestão de invertebrados. Assim, para esses animais o consumo de exsudatos é importante, já que permite a aquisição de nutrientes essenciais para a sobrevivência. Os saguis do gênero *Callithrix* possuem um comportamento seletivo com relação ao uso de árvores exsudatífera (produtora de exsudatos), que pode considerar capacidade individual no uso preferencial de determinadas espécies vegetais, bem como de determinadas árvores. Implicações na escolha podem estar associadas a diferenças específicas entre os indivíduos vegetais, como aspectos morfológicos da árvore (e.g. espessura e dureza da casca), conteúdo químico, conteúdo tóxico (e.g. alcaloides e terpenos), nutricional das exsudações, ou mesmo aspecto social do grupo.

Este trabalho reúne uma revisão bibliográfica dos principais estudos sobre a exsudativoria em primatas, com ênfase na subfamília Callithrichinae.

Palavras-chave: Callithrichinae, dieta, exsudato, goma.

Abstract At least 69 of world primate species include exudates (gum, sap, latex and resin) in their diet. Among the Neotropical primates, representatives of Callithrichinae subfamily consume in a specialist or opportunistic way some type of exudate. The species of *Callithrix* and *Cebuella* genus are specialist in the use of exudates, and this food resource accounts for up to 70% of the diet of species of these genera, while *Callibella*, *Callimico*, *Leontopithecus*, *Mico* and *Saguinus* acquire exudate opportunistically. The *Callithrix* genus has functional specializations of dentition, bones of the masticatory apparatus and arrangement of the muscles of the jaw to open gouge holes of various shapes and volumes in the bark of trees, reaching the secretory ducts (ducts that produce exudates) of plant tissues responsible for exudation, moreover, it has an appropriate digestive tract associated with an efficient fermentative digestion. Exudates are source of water, complex carbohydrates, proteins and minerals, especially calcium. The presence of calcium contributes to maintaining the equilibrium of calcium / phosphorus metabolism, brought about by high intake of invertebrates. So for these animals the consumption of exudates is important, as it allows the acquisition of essential nutrients for survival. Marmosets of *Callithrix* genus have a selective behavior regarding to the use of exudate trees (producer of exudates), which may consider individual capacity on the preferential use of certain plant species as well as certain trees. Implications for the

choice may be linked to specific differences between plant individuals, as morphology of the tree (e.g. thickness and hardness of the bark), chemical content, toxic content (e.g. alkaloids and terpenes), nutritional exudation, or even social aspect of the group. This work brings a literature review of the main studies on the exudativory in primates, with emphasis on Callithrichinae subfamily.

Keywords: Callithrichinae, diet, exsudate, gum.

Introdução

Os primatas exibem uma ampla variação de adaptações morfológicas, fisiológicas, ecológicas e comportamentais para aquisição e utilização de diversos tipos de alimentos (Oates 1987). O conjunto dos principais itens alimentares consumidos pelos primatas, pode levá-los a serem classificados como frugívoros, folívoros, exsudatívoros (gomívoros), insetívoros, onívoros (Swindler 1998). O tamanho do corpo, a morfologia dos dentes e a anatomia funcional do aparelho digestivo são elementos chave na predição da dieta dos primatas (Garber 1987).

A escolha e a proporção dos diferentes itens alimentares consumidos (frutos, folhas, exsudatos, insetos, dentre outros) estão relacionadas a dois fatores fundamentais: valor nutricional e a disponibilidade na distribuição espacial e temporal dos alimentos (Nash 1986, Laska 2001). De maneira geral, os primatas possuem uma forte preferência por itens alimentares com alto retorno energético, maior palatabilidade e, ainda, aqueles que possuem conteúdos nutricionais essenciais (Laska 2001, Fragaszy *et al.* 1997). Por exemplo, em *Saimiri sciureus* e *Macaca nemestrina* a preferência por alimentos está correlacionados com a composição nutricional. E *Macaca nemestrina* satisfazem as suas necessidades metabólicas, preferindo alimentos que são ricos em hidratos de carbono (Laska 2001).

A escassez de recursos alimentares representa uma das principais pressões seletivas, determinando adaptações morfológicas, fisiológicas e comportamentais (Power e Oftedal 1996, Lambert 1998). E a aquisição de energia presente nos alimentos é o desafio principal para todos os animais (Pride 2005). Assim, primatas não consomem alimentos aleatoriamente, em geral eles desenvolvem uma preferência por certos recursos (Milton 1981, Lambert 1998).

Com exceção dos humanos, poucos primatas são capazes de obterem alimentos previsivelmente (van Schaik 1999). Os chimpanzés (*Pan troglodites*) e os macacos pregos (do gênero *Cebus* ou *Sapajus*) são capazes de fabricar instrumentos para a obtenção de alimentos, mas somente os primatas do gênero *Callithrix* e *Cebuella* são capazes de obter alimentos provocando lesões (orifícios) em árvores (Stevenson e Rylands 1988). A

exploração de exsudatos vegetais por saguis forma um dos fenômenos mais importantes na ecologia desse grupo de primatas, mas paradoxalmente um dos menos explorados pela biologia animal. Por exemplo, muito pouco se sabe sobre as características das espécies vegetais exsudatíferas exploradas pelos primatas exsudatívoros: tipos de substratos mais apropriados para exploração de exsudato (e.g. espessura e dureza da casca), composição bioquímica dos exsudatos, o uso pelos primatas de determinadas espécies vegetais exsudatíferas e não outras, bem como o uso de determinados indivíduos vegetais em detrimento de outros. Além das diferenças ecológicas entre espécies e grupos de primatas em relação a escolha e uso das árvores exsudatíferas. Portanto, como a árvore forma um sítio de uso diário por primatas exsudatívoros, o estudo das interações animais-plantas nessas circunstâncias pode evidenciar respostas proximais e distais do comportamento que somente serão plenamente conhecidas com o advento de novos estudos com os temas citados acima.

Exsudativoria em primatas, com ênfase na subfamília Callithrichinae

Os exsudatos vegetais (goma, seiva, látex ou resina) são substâncias emitidas naturalmente por espécies arbóreas ou de forma provocada por animais, por exemplo e compõem a dieta de várias espécies de primatas (Charles-Dominique 1977, Sussman e Kinzey 1984, Nash 1986, Smith 2010). Esse tipo de recurso alimentar é consumido por pelo menos 69 espécies de primatas (20% das espécies de primatas em todo o mundo), principalmente aqueles que pertencem a família Callitrichidae (Smith 2010). Os exsudatos são adquiridos por primatas através da exploração de aproximadamente 250 espécies arbóreas, distribuídas em 170 gêneros e 63 famílias. As famílias Fabaceae e Anacardiaceae são as mais frequentemente exploradas nos neotrópicos (Smith 2010).

O consumo de exsudatos por espécies de primatas se dá de maneira oportunista ou especialista (Harrison e Tardif 1994). As espécies especialistas são exploradores obrigatórios de exsudatos (Nash 1986, Harrison e Tardif 1994). O critério para essa classificação baseia-se na presença de determinadas características funcionais para a aquisição de exsudatos, que incluem modificações anatômicas da dentição inferior que são necessários para realização de orifícios em casca das árvores (Napier e Napier 1967, Hershkovitz 1977, Nogami e Natori 1986, Natori e Shigehara 1992), nos ossos do aparato mastigatório (Vinyard *et al.* 2003, Vinyard e Ryan 2006), no arranjo do músculo da mandíbula (Taylor e Vinyard 2004, Eng *et al.* 2009, Taylor *et al.* 2009). São providos, ainda, de adaptações morfológicas no ceco e no cólon, associadas a uma digestão fermentativa eficiente (Power e Oftedal 1996), uma vez que o ceco e cólon são desproporcionalmente maiores do que o resto do corpo, em uma perspectiva alométrica

(Coimbra-Filho *et al.* 1980, Ferrari e Martins 1992, Ferrari 1993). A fermentação por micro-organismos é indispensável na extração da energia de polissacarídeos complexos dos exsudatos (Canton *et al.* 1996, Power e Oftedal 1996).

Entre os primatas neotropicais, os membros da subfamília Callithrichinae são os que mais consomem exsudatos, ainda que frutos e insetos sejam componentes comuns na dieta desses primatas (Stevenson e Rylands 1988). Todos os gêneros da subfamília *Callithrix*, *Cebuella*, *Mico*, *Callibella*, *Callimico*, *Leontopithecus* e *Saguinus* possuem garras especializadas que permitem aos animais agarrar-se em troncos verticais e explorar (de forma especialista ou oportunista) exsudatos de plantas. Esse recurso alimentar apresenta uma série de desafios para exploração, obtenção e digestão para os primatas, de forma que espécies mais exsudatívoras desenvolveram especializações comportamentais, anatômicas e fisiológicas. Por exemplo, as espécies são caracterizadas pela presença de garras ao invés de unhas (com exceção do hálux) para permitir que os indivíduos fiquem agarrados verticalmente enquanto exploram exsudatos (Charles-Dominique 1977, Garber 1980), e exibem um tamanho corporal relativamente pequenos (<1 kg). No entanto, o grau de consumo de exsudatos dentro da subfamília é variado (Sussman e Kinzey 1984, Power 2010). Os gêneros *Callithrix* e *Cebuella* baseiam a maior parte da sua dieta (até 70%) em exsudatos vegetais (Coimbra-Filho e Mittermeier 1977, Sussman e Kinzey 1984, Nash 1986, Passamani e Rylands 2000). Portanto, os gêneros *Callithrix* e *Cebuella* são especialistas na obtenção de exsudatos, enquanto que *Callibella*, *Callimico*, *Leontopithecus*, *Mico* e *Saguinus* são considerados consumidores oportunistas de exsudatos, ou seja, são desprovidos de especializações e obtém esse recurso oportunamente (Nash 1986, Stevenson e Rylands 1988, Harrison e Tardif 1994).

Os exsudatos podem compor até 70% da dieta de algumas espécies de saguis, como observado em *Callithrix penicillata* (Miranda e Faria 2001) e *C. geoffroyi*. (Passamani e Rylands 2000). Em contraste, entre os calitriquídeos exsudatívoros oportunistas, como espécies do gênero *Saguinus* e *Leontopithecus*, os exsudatos são consumidos principalmente durante a estação seca, compondo de 5 a 15% do total do tempo de alimentação (Garber 1993a, Porter *et al.* 2009). A vantagem da exsudativa para os saguis deve-se a um recurso estável, renovável e disponível o ano todo (Ferrari e Lopes Ferrari 1989, Rylands e Faria 1993).

A utilização de exsudato como recurso alimentar demonstra grandes implicações na organização social e ecologia de primatas (Stevenson e Rylands 1988, Ferrari e Lopes Ferrari 1989, Harrison e Tardif 1994), além de conferir uma vantagem competitiva devido ao baixo custo e previsibilidade na sua obtenção (Nash 1986).

Exsudatos podem ser produzidos a partir de lesões em troncos e ramos de árvores, em raízes de certas espécies de palmeiras, e dentro do fruto de leguminosas, principalmente de

árvores do gênero *Parkia* (Peres 2000, Porter *et al.* 2009). A exsudação é um mecanismo natural de defesa por várias espécies de plantas, incluindo resposta a um dano patológico causado por animal vertebrado ou invertebrado (Rajput *et al.* 2009, Ferrenberg *et al.* 2013), por um estado doentio da planta ou por fatores ambientais (Glicksman 1969, Adrian e Assoumani 1983). Uma vez sofrendo algum tipo de lesão e/ou dano, a planta secreta uma solução aquosa, como forma de impedir infecções e/ou a desidratação (Verbeken *et al.* 2003). Ao entrar em contato com o ar e a luz solar, depois de algumas poucas horas, a solução enrijece, formando uma massa sólida, dura e de aspecto vítreo. Sua coloração, que geralmente é âmbar, tem variações que depende da espécie produtora (Verbeken *et al.* 2003).

Exsudatos são considerados fontes de carboidratos complexos, proteínas e certos minerais, sobretudo cálcio (Bearder e Martin 1980, Garber 1984, Ushida *et al.* 2006, Power 2010, Francisco *et al.* submetido). São tipicamente compostos por polissacarídeos complexos, apresentando baixa digestibilidade para a maioria dos vertebrados, sendo necessária a fermentação por micro-organismos entéricos para obtenção de sua energia após a ingestão (Power e Oftedal 1996). Tal como acontece com outros recursos alimentares, a escolha da espécie vegetal exsudatífera está relacionada ao conteúdo bioquímico do exsudato, que inclui compostos benéficos a obtenção de energia fornecida pela quebra dos polissacarídeos no aparelho digestivo especializado de algumas espécies de primatas (Nash 1986, Power e Oftedal 1996). Compostos como antibióticos e desintoxicantes presentes em alguns exsudatos (Johns *et al.* 2000), compostos tóxicos e/ou secundários como os fenóis, tal como tanino (Wrangham e Waterman 1981) e minerais são também vantajosos e parecem influenciar na escolha de uma dieta exsudatífera. De fato, o elevado teor de cálcio que os exsudatos possuem em relação aos frutos tem sido utilizado como o principal fator de explicação para justificar a dieta exsudatífera de primatas do Novo e do Velho Mundo (Garber 1984, Smith 2000, Francisco *et al.* submetido).

Os diferentes tipos de exsudatos podem ser classificados de acordo com sua composição química: seiva, goma, látex e resina (Nash 1986), goma e seiva são ricos em calorias quando comparados com os demais tipos de exsudatos (Nash 1986). De modo geral, a seiva é solúvel em água, contém minerais e produtos da fotossíntese e polissacarídeos de fácil digestão. As resinas são insolúveis em água, e é formada por compostos fenólicos ou terpenos, não tendo registro do uso desse tipo de exsudato por primatas. As gomas são compostos solúveis em água, possuindo polissacarídeos complexos de difícil digestão (Nash 1986). Apesar de poucos estudos relacionados com a digestibilidade da goma, elas são muitas vezes consideradas como não digeríveis para a maioria dos vertebrados (Monke 1941, Hove e Herndon 1957). O látex é semelhante à goma, porém, é menos

solúvel em água, e possui baixo teor de proteínas e açúcares, sendo por isso raramente consumido por primatas (Nash 1986).

Sendo disponível o ano todo, os exsudatos compõem um importante recurso de energia e minerais para os primatas do gênero *Callithrix* (Coimbra-Filho e Mittermeier 1976, Passamani 1996, Martins e Setz 2000, Passamani e Rylands 2000, Raboy *et al.* 2008). Os exsudatos são consumidos ao longo de todo o ano. Por outro lado, o forrageio por frutos ocorre com maior frequência na estação chuvosa, devido à maior disponibilidade desse recurso (Passamani e Rylands 2000, Castro 2003, Raboy *et al.* 2008). Essa alternância sazonal é possível porque ambos, exsudato e frutos, são recursos energéticos indispensáveis ao alto custo metabólico desses pequenos primatas; porém, o exsudato apesar de previsível e mais perene do que as frutas, demanda gasto maior de energia para sua extração (Rylands e Faria 1993).

Exsudativoria e o gênero *Callithrix*

O consumo de exsudato pelas espécies do gênero *Callithrix* foi observado em diferentes domínios fitogeográficos no Brasil: Floresta Atlântica (Corrêa *et al.* 2000, Martins e Setz 2000, Passamani e Rylands 2000, Francisco *et al.* 2014), Cerrado (Coimbra-Filho *et al.* 1973, Rizzini e Coimbra-Filho 1981, Fonseca e Lacher 1984, Lacher *et al.* 1984, Stevenson e Rylands 1988, Scalon *et al.* 1989) e Caatinga (Coimbra-Filho e Mittermeier 1976, Maier *et al.* 1982, Amora *et al.* 2013, Thompson *et al.* 2013) Os primeiros estudos descrevendo o consumo alimentar de exsudatos (ou da exsudativoria) para o gênero *Callithrix* foram realizados por Coimbra-Filho (1971, 1972). Em seguida, esse tipo de comportamento foi registrado para outras espécies do gênero, tais como *Callithrix jacchus* (Coimbra-Filho *et al.* 1973, Coimbra-Filho e Mittermeier 1977, Maier *et al.* 1982, Stevenson e Rylands 1988, Scalon *et al.* 1989, Ferrari e Digby 1996), para *C. penicillata* (Rizzini e Coimbra-Filho 1981, Fonseca e Lacher 1984, Lacher *et al.* 1984, Miranda e Faria 2001), *C. flaviceps* (Ferrari 1988, Ferrari e Rylands 1994, Ferrari *et al.* 1996, Corrêa *et al.* 2000), *C. geoffroyi* (Rylands e Costa 1988, Passamani 1998), *C. kubli* (Ferrari e Rylands 1994, Raboy *et al.* 2008), *C. aurita* (Ferrari *et al.* 1996, Corrêa *et al.* 2000, Martins e Setz 2000).

Duas hipóteses estão relacionadas ao comportamento de realizar orifícios em árvores (*em inglês tree gouging*) por saguis: a primeira relaciona a utilização como local de marcação de cheiro (Stevenson e Rylands 1988, Lazaro-Perea *et al.* 1999), para determinar hierarquia dentro dos grupos, independe do fato de produzirem exsudatos ou não; a segunda, em relação à utilização como fonte de recurso alimentar (Coimbra-Filho 1971, 1972). Enquanto a realização de orifícios relacionados à comunicação por cheiros tenha sido relativamente bem explorada (ver trabalhos de

Stevenson e Rylands 1988, Lazaro-Perea *et al.* 1999, Canale *et al.* 2008),

Se os primatas selecionam árvores exsudatíferas primariamente como recurso alimentar socialmente partilhado, espera-se que a escolha seja de acordo com uma decisão baseada em aspectos sociais, demográficos, hereditários ou aprendida (Stevenson e Rylands 1988). A decisão pelos primatas depende também da espécie e/ou indivíduo arbóreo escolhido para exploração do exsudato, além dos aspectos morfológicos da árvore exsudatífera (e.g. espessura e dureza da casca) que pode facilitar a exploração. Bem como o conteúdo químico, tóxico (e.g. alcaloides e terpenos) e nutricional dos exsudatos. Considerando que a exploração de exsudatos não parece randômica, a decisão dos indivíduos de primatas em explorar pode ser determinada, em diferentes proporções, por alguns desses fatores supramencionados; certo é que a exploração prolongada continuada, cotidiana, intensiva desse recurso alimentar traz vantagens aos indivíduos relacionados a maiores taxas reprodutivas e áreas de vida menores (Rylands 1996).

As espécies do gênero de *Callithrix* possuem uma dentição altamente especializada, em maior ou menor grau (Natori e Shigehara 1992), baseado nisso Rylands e Faria (1993) sugerem que espécies do gênero *Callithrix* possam ser categorizadas em três grupos: *Callithrix jacchus* e *C. penicillata*, mais exsudatívoros, *C. kubli* e *C. geoffroyi*, exsudatívoros intermediários e *C. aurita* e *C. flaviceps*, pouco exsudatívoros (com especializações dentárias menos desenvolvidas para a exsudativoria). As espécies *C. jacchus* e *C. penicillata*, são espécies que habitam ambientes mais sazonais, como Caatinga e o Cerrado, e possuem especializações mais evidentes para a escarificação (ato de realizar orifícios) nas árvores (Natori e Siguehara 1992), assim, caracteristicamente consomem mais exsudatos vegetais (Stevenson e Rylands 1988).

O consumo maior de exsudatos na dieta acarreta em áreas de vida menores, como observado para as espécies as espécies mais exsudatívoras *C. jacchus* e *C. penicillata*, uma vez que a disponibilidade e distribuição de árvores produtoras de exsudato se distribuem de forma mais agrupada e os exsudatos são um recurso pouco sazonal (Scanlon *et al.* 1989). Ao contrário, as espécies que têm maior proporção de frutos na dieta, apresentam áreas de vida maiores, já que as árvores frutíferas se distribuem de forma mais esparsa e os frutos são altamente sazonais, sendo seu consumo maior na estação chuvosa.

Os exsudatos representam uma importante fonte de água e energia para os saguis, fornecendo polissacarídeos e vários minerais, principalmente cálcio, magnésio e potássio (Nash 1986, Garber 1984; Stevenson e Rylands 1988, Francisco *et al.* submetido). A presença de cálcio nos exsudatos é importante por duas maneiras principais. Primeiro, contribui para manter o equilíbrio no metabolismo cálcio (Ca)/fósforo (P) dos *Callithrix*,

acarretada pela alta ingestão de animais, principalmente invertebrados (Garber e Teaford 1986) que contêm significativa quantidade de fósforo e pouco cálcio. Segundo, o custo reprodutivo para a fêmea de calitriquídeos é potencialmente elevado devido à parição de gêmeos e durante o período de amamentação (Garber 1986), que fazem com que as fêmeas sofram grande perdas de cálcio durante o período de gestação e lactação (Garber 1984).

No entanto, os saguis possuem uma dieta bastante variada, consumindo frutos, cogumelos, invertebrados, pequenos vertebrados, além dos exsudatos de plantas (Rizzini e Coimbra-Filho 1981, Stevenson e Rylands 1988, Rylands e Faria 1993, Power 2010, Amora *et al.* 2013). Nessa dieta, os invertebrados compõem a maior fonte de proteínas, disponibilizando também quantidade significativa de fósforo e, em menor quantidade, de cálcio (Nash 1986), além de exigir menor tempo para digestão quando comparado com a exsudatos (Strier 2003).

A exploração de exsudato pelos saguis ocorre por meio da realização de orifícios na casca das árvores, que por sua vez, induzem ativamente o fluxo de exsudatos na planta (Coimbra-Filho e Mittermeier 1976, Coimbra-Filho *et al.* 1980, Melo 1985, Ferrari e Martins 1992) Esse fato só é possível devido à presença de uma dentição altamente especializada, caracterizada por apresentar incisivos inferiores singularmente largos e os caninos incisiformes (Figura 1) (Hershkovitz 1977), além de um espesso esmalte na face labial, proporcionando uma maior resistência contra o desgaste. (Natori e Shigehara 1992) e pelo arranjo da musculatura da mandíbula (Taylor e Vinyard 2004, Eng *et al.* 2009, Taylor *et al.* 2009) em conjunto com os ossos do aparato mastigatório (Vinyard *et al.* 2003, Vinyard e Ryan 2006).

Ainda, os saguis possuem especializações morfofisiológicas do aparelho digestivo que consiste em uma especialização do ceco e cólon (Figura 2), caracterizada pela presença de pregas e por um alargamento dessas regiões, que mantém uma flora intestinal capaz de realizar atividades fermentativas sobre os exsudatos para extrair energia (Coimbra-Filho *et al.* 1980, Ferrari e Martins 1992, Ferrari 1993, Canton *et al.* 1996, Power e Oftedal 1996). As adaptações no trato gastrointestinal também aumentam o tempo de contato do exsudato com a microbiota presente, beneficiando o processo de fermentação, elevando a obtenção de energia de itens alimentares o que, de outra forma, não seria naturalmente bem aproveitado (Canton *et al.* 1996, Power e Oftedal 1996).

A habilidade para adquirir exsudato anualmente, somado a restrição de outros recursos alimentares em determinadas épocas do ano, como frutos, favoreceu o desenvolvimento de características encontradas apenas nesse grupo de primatas, tais como: dois partos gemelares por ano, grupos maiores, mais estabilidade social e a ocupação de áreas menores de floresta (Rylands 1996). Essa habilidade em adquirir exsudatos, disponíveis anualmente e ricos em cálcio (Smith 2000, Francisco *et al.* submetido), admite que mesmo

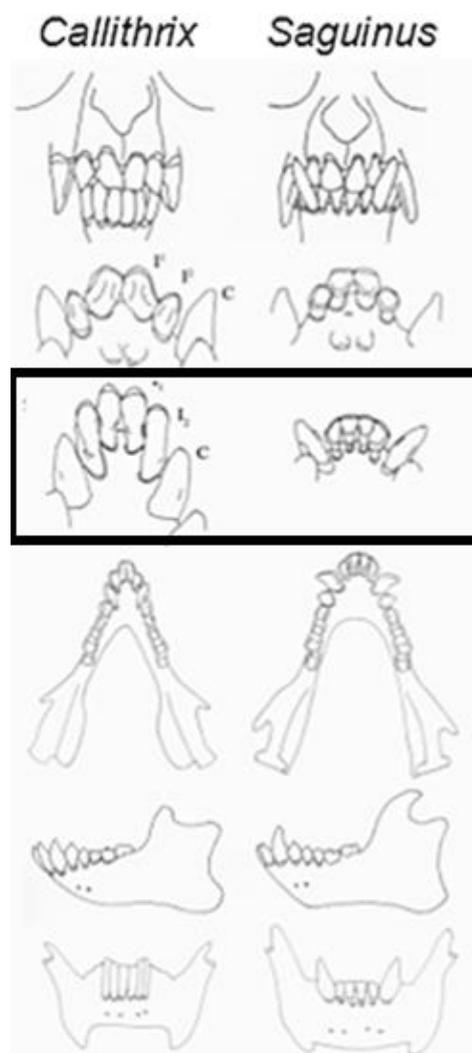


Figura 1 Diferenças anatômicas na dentição inferior (em destaque) entre o gênero *Callithrix* (especialista na aquisição de exsudato) e *Saguinus* (um gênero oportunista na aquisição de exsudato). Note o alongamento dos incisivos e redução dos caninos na mandíbula de *Callithrix* em relação ao *Saguinus*. (Figura retirada de Rosenberger 2010).

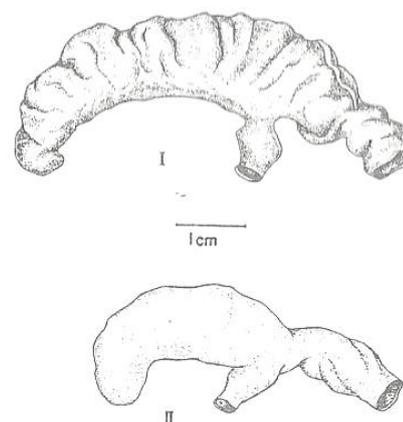


Figura 2 (I) ceco em *Callithrix jacchus* evidenciando a presença de sulco. (II) ceco em *Leontopithecus rosalia* mostrando uma superfície lisa e ausência de sulcos (Figura retirada de Coimbra-Filho 1980).

em épocas de escassez de outros recursos alimentares (frutos e insetos, por exemplo) as necessidades energéticas desses calitriquídeos sejam compensadas.

O comportamento dos *Callithrix* em realizar orifícios em árvores envolve a fixação dos incisivos superiores na casca da árvore ou na beira de um orifício já existente e utilizam os incisivos inferiores para raspar as camadas da casca da árvore exsudatífera. Utilizam os quadris e os ombros em um efeito de alavanca (Canale *et al.* 2008). Todo esse mecanismo tem atuação também dos ossos do aparato mastigatório e do arranjo dos músculos da mandíbula. Dessa forma, realizam orifícios com vários formatos e volumes que alcança os ductos secretores de exsudato presentes na casca, provocando reações na árvore que resulta em exsudações (Rizzini e Coimbra-Filho 1981, Alonso e Langguth 1989, Canale *et al.* 2008, Francisco *et al.* 2014). Indivíduos de *Callithrix* mantidos em cativeiro também realizam orifícios. Foi observado que isso ocorre sem que haja qualquer recompensa alimentar, sugerindo que tal comportamento possui um forte fator hereditário (Harrison e Tardif 1994).

Dentre as diversas famílias botânicas (63 famílias) listadas como fornecedoras de exsudatos para primatas em todo o mundo (Smith 2010), as principais famílias exploradas por *Callithrix* para obtenção de exsudato em todos os domínios fitogeográficos brasileiro são Anacardiaceae, Vochysiaceae e Fabaceae (Rylands e Faria 1993, Martins e Setz 2000, Smith 2010, Amora *et al.* 2013, Thompson *et al.* 2013). Na família Fabaceae, as espécies que compõem o gênero *Anadenanthera* (*A. colubrina* = *A. macrocarpa* e *A. peregrina*) são comumente observadas como fornecedora de exsudatos para *Callithrix*, ainda que as espécies deste gênero apresentem uma casca relativamente dura (Lorenzi 1992), às vezes com acúleos e com altos teores de taninos (Paes *et al.* 2011, Carneiro *et al.* 2012), o que poderia agir como repelentes alimentares para primatas (Taiz e Zeiger 2004). Tais características não são suficientes para impedir que *C. penicillata* (Rizzini e Coimbra-filho 1981, Stevenson e Rylands 1988, Miranda e Faria 2001), *C. jacchus* (Coimbra-Filho *et al.* 1973, Stevenson e Rylands 1988, Amora *et al.* 2013, Thompson *et al.* 2013), *C. flaviceps* (Coimbra-Filho *et al.* 1981, Ferrari *et al.* 1996, Corrêa *et al.* 2000) e híbridos de *Callithrix* spp. (Francisco *et al.* 2014) realizem orifícios para obtenção de exsudato.

A espécie *Anadenanthera peregrina* var. *peregrina* foi exclusivamente utilizada, por híbridos de *Callithrix* spp. em cinco fragmentos urbanos de Floresta Atlântica não sendo observados vestígios de orifícios em outras espécies arbóreas (Francisco *et al.* 2014). Entretanto esta exclusividade não foi observada em estudos abordando espécies de primatas não híbridos, como *C. penicillata*, no Cerrado (Coimbra-Filho *et al.* 1973, Stevenson e Rylands 1988, Scalon *et al.* 1989), e *C. jacchus*, na Caatinga (Coimbra-Filho e Mittermeier 1976, Maier *et al.* 1982, Amora *et al.* 2013, Thompson *et al.* 2013), onde os animais exploram diversas

espécies arbóreas para obtenção deste recurso. A escassa disponibilidade de recursos relacionada aos ecossistemas com condições climáticas mais extremas, como a Caatinga e Cerrado, é uma possível explicação para estas ressalvas (Stevenson e Rylands 1988).

Considerações finais

Ainda que grandes esforços de pesquisa tenham sido realizados, principalmente na década de 80, o conhecimento sobre a gomivoria em primatas é mal compreendida. Muito do que se sabe atualmente é decorrente de estudos publicados focados, principalmente, na investigação das especializações morfológicas para a realização dos orifícios e obtenção de goma (e.g. características dentárias e muscular da face).

Referências

- Adrian J, Assoumani M (1983) Gums and hydrocolloids in nutrition. In, Reicheigl M (Org) **CRC handbook of nutritional supplements**. Agricultural use CRC Press, Boca Rotan, pp 301-333.
- Alonso C, Langguth A (1989) Ecologia e Comportamento de *Callithrix jacchus* (Primates: Callitrichidae) numa ilha de floresta atlântica. **Revista Nordestina de Biologia** 6: 105-137.
- Amora TD, Beltrão-Mendes R, Ferrari SF (2013) Use of alternative plant resources by common marmosets (*Callithrix jacchus*) in the semi arid Caatinga Scrub Forests of Northeastern Brazil. **American Journal Primatology** 75: 333–341.
- Bearder SK, Martin RD (1980) *Acacia* gum and its use by bushbabies, *Galago senegalensis* (Primates: Lorisidae). **Internacional Journal Primatology** 1: 103–128.
- Canale G, Braga A, Gondim L, Santee D (2008) Sequência de comportamentos de *Callithrix penicillata* durante a gomivoria. In, Ferrari SF, Rímoli J (Org). **A Primatologia no Brasil**. Aracaju, Sociedade Brasileira de Primatologia, pp 49-59.
- Canton JM, Hill DM, Hume JD, Crook GA (1996) The digestive strategy of the common marmoset, *Callithrix jacchus*. **Comparative Biochemical Physiology** 144: 1-8.
- Carneiro ACO, Vital BR, Castro AFNM, Santos RCS, Castro RVO, Pinheiro MA. (2012) Parâmetros cinéticos de adesivos produzidos a partir de taninos de *Anadenanthera peregrina* e *Eucalyptus grandis*. **Revista Árvore** 36: 767-775.
- Castro CSS (2003) Tamanho da área de vida e padrão de uso do espaço em grupos de saguis, *Callithrix jacchus* (Linnaeus) (Primates, Callitrichidae). **Revista Brasileira de Zoologia** 20: 91-96.
- Charles-Dominique P (1997) **Ecology and behaviour of nocturnal primates**. London, Duckworth Press.

- Coimbra-Filho AF (1971) Os saguis do gênero *Callitrix* da região oriental brasileira e um caso de duplo-hibridismo entre três de suas formas (Callitrichidae-Primates). **Revista Brasileira de Biologia** 31: 377-388.
- Coimbra-Filho AF (1972) Aspectos inéditos do comportamento de saguis do gênero *Callitrix* (Callitrichidae-Primates). **Revista Brasileira de Biologia** 22: 502-512.
- Coimbra-Filho AF, Aldrighi AD, Martins HF (1973) Nova contribuição ao restabelecimento da fauna do Parque Nacional de Tijuca. **Brasileira Florestal** 4: 7-25.
- Coimbra-Filho AF, Mittermeier RA (1976) Exudate eating and tree-gouging in marmosets. **Nature** 262: 630-632.
- Coimbra-Filho AF, Mittermeier RA (1977) Exudate-eating, and the “short-tusked” condition in *Callitrix* and *Cebuella*. In, Kleiman DG (Org) **The biology and conservation of the Callitrichidae**. Smithsonian Institution Press, Washington, pp 105-115.
- Coimbra-Filho AF, Rocha NC, Pissinatti A (1980) Morfofisiologia do ceco e sua correlação com o tipo odontológico em Callitrichidae (Platyrrhini, Primates). **Revista Brasileira Biologia** 40: 177-185.
- Coimbra-Filho AF, Mittermeier RA, Constable ID (1981) *Callitrix flaviceps* (Thomas, 1903) recorded from Minas Gerais, Brazil (Callitrichidae, Primates). **Revista Brasileira Biologia** 41: 141-147.
- Corrêa HKM, Coutinho PEG, Ferrari SF (2000) Between-year differences in the feeding ecology of highland marmosets (*Callitrix aurita* and *Callitrix flaviceps*) in south-eastern. **Brazilian Journal Zoology** 252: 421-427.
- Eng CM, Ward SR, Vinyard CJ, Taylor AB (2009) The mechanics of the masticatory apparatus facilitate muscle force production at wide jaw gapes in tree-gouging common marmosets (*Callitrix jacchus*). **The Journal Experimental Biology** 212: 4040-4055.
- Ferrenberg S, Kane JM, Mitton JB (2013). Resin duct characteristics associated with tree resistance to bark beetles across lodgepole and limber pines. **Oecologia** 174: 1283-1292.
- Ferrari SF (1988) **The behaviour and ecology of the buffy-headed marmoset *Callitrix flaviceps* (O. Thomas 1903)**. PhD thesis, University College London, London.
- Ferrari SF, Lopes Ferrari MA (1989) A re-evaluation of the social organization of the Callitrichidae, with reference to the ecological differences between genera. **Folia Primatologica** 52: 132-147.
- Ferrari SF, Martins ES (1992) Gummivory and Gut Morphology in Two Sympatric Callitrichids (*Callitrix emiliae* and *Saguinus fuscicollis weddelli*) From Western Brazilian Amazonia. **American Journal of Physical Anthropology** 88: 97-103.
- Ferrari SF (1993) Ecological differentiation in the Callitrichidae. In, Rylands AB (Org) **Marmosets and tamarins: systematics, ecology and behaviour** Oxford University Press, Oxford, pp 314-328.
- Ferrari SF, Rylands AB (1994) Activity budgets and differential visibility in field studies of three marmosets (*Callitrix* spp.). **Folia Primatologica** 63: 78-83.
- Ferrari SF, Corrêa HKM, Coutinho PEG (1996) Ecology of the “Southern” marmosets (*Callitrix aurita* and *Callitrix flaviceps*). In, Norconk MA, Rosenberger AL, Garber PA (Org) **Adaptive radiations of neotropical primates**. New York, Plenum Press, pp 157-171.
- Ferrari SF, Digby L (1996) Wild *Callitrix* groups: stable extended families? **American Journal Primatology** 38: 19-27.
- Fonseca GAB, Lacher TE (1984) Exudate feeding by *Callitrix jacchus penicillata* in semideciduous woodland (cerradão) in central Brazil. **Primates** 25: 441-450.
- Francisco TM, Lopes-Mattos KLB, Picoli EAT, Oliveira JA, Zanuncio JC, Serrão JE, Silva IO, Boere V (2015) Bark anatomy and gum secretion chemical composition of *Anadenanthera peregrina* associated with the eating habits of marmosets. **Scientific Reports** (submetido).
- Francisco TM, Couto DR, Zanuncio JC, Serrão JE, Silva I de O, Boere V (2014) Vegetable exudates as food for *Callitrix* spp. (Primates): exploratory patterns. **PLoS ONE** 9(11): e112321. doi:10.1371/journal.pone.0112321
- Fragaszy D, Visalberghi E, Galloway A (1997) Infant tufted capuchin monkeys behaviour with novel foods: opportunism, not selectivity. **Animal Behaviour** 53: 1337-1343.
- Garber PA (1980) Locomotor behavior and feeding ecology of the Panamanian tamarin (*Saguinus oedipus geoffroyi*, Callitrichidae, Primates). **Internacional Journal Primatology** 1: 185-201.
- Garber PA (1984) Proposed nutritional importance of plant exudates in the diet of the Panamanian tamarin, *Saguinus oedipus geoffroyi*. **Internacional Journal Primatology** 5: 1-15.
- Garber PA, Teafora MF (1986) Body weights in mixed species troops of *Saguinus mystax mystax* and *Saguinus fuscicollis nigrifrons* in Amazonian Peru. **American Journal of Physical Anthropology** 71: 331-336.
- Garber PA (1987) Foraging strategies living Primates. **Annual Review of Anthropology** 16: 339-364.
- Garber PA (1993a) Feeding ecology and behavior of the genus *Saguinus*. In, Rylands AB (Org). **Marmosets and tamarins: Systematics, behaviour and ecology**. Oxford, Oxford University Press, pp 273-295.
- Glicksman M (1969) **Gum technology in the food industry**. New York, Academic Press.
- Harrison ML, Tardif SD (1994) Social implications of gummivory in marmosets. **American Journal of Physical Anthropology** 95: 399-408.
- Hershkovitz P (1977) **Living New World Monkeys (Platyrrhini), with an Introduction to the Primates**. Chicago, Chicago University Press.
- Hove EL, Herndon FJ (1957) Growth of rabbits on purified diets. **Journal of Nutrition** 63: 193-199.
- Johns T, Nagarajan M, Parkipuny ML, Jones PJH (2000) Maasai gummivory: implications for Paleolithic diets and contemporary health. **Current Anthropology** 41: 453-459.

- Lacher TE, Fonseca GAB, Alves C, Magalhães-Castro B (1984) Parasitism of trees by marmosets in a Central Brazilian Gallery Forest. **Biotropica** 16: 202-209.
- Lambert JE (1998) Primate digestion: interactions among anatomy, physiology and feeding ecology. **Evolution Anthropology** 7: 08–20.
- Laska MA (2001) Comparison of food preferences and nutrient composition in captive squirrel monkeys, *Saimiris ciureus*, and pigtail macaques, *Macaca nemestrina*. **Physiology & Behavior** 73: 111-120.
- Lazaro-Perea C, Snowdon CT, Arruda MF (1999) Scent-marking behavior in wild groups of common marmosets (*Callitrix jacchus*). **Behavioral Ecology and Sociobiology** 46: 313-324.
- Lorenzi, H. (1992). **Árvores brasileiras. Manual de Identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil**. Nova Odessa. Ed. Plantarum. 352p.
- Maier W, Alonso C, Langguth A (1982) Field observations on *Callitrix jacchus jacchus*. **Z Saugetierkd** 47: 334–346.
- Martins MM, Setz EZF (2000) Diet of buffy-tufted-eared marmosets (*Callitrix aurita*) in a forest fragment in South-eastern Brazil. **International Journal of Primatology** 21: 467-476.
- Melo TM (1985) Atividade roedora do *Callitrix penicillata* (sagui, mico estrela). In, Melo MT (Org) **A primatologia no Brasil**. Brasília, Sociedade Brasileira de Primatologia, pp 107-130.
- Milton K (1981) Distribution patterns of tropical plant foods as an evolutionary stimulus to primate mental development. **American Anthropologist** 83: 534-548.
- Miranda GHB, Faria DS (2001) Ecological aspects of black-pinellid marmoset (*Callitrix penicillata*) in the cerrado and dense cerrado of the Brazilian Central Plateau. **Brazilian Journal of Biology** 61: 397–404.
- Monke JV (1941) Non-availability of gum arabic as a glycogenic foodstuff in the rat. **Proceeding sof the Society for Experimental Biology and Medicine** 46: 178–179.
- Nash LT (1986) Dietary, Behavioral, and Morphological Aspects of Gummivory in Primates. **Yearbook of Physical Anthropology** 29: 113-137.
- Napier JR, Napier PH (1967) **A Handbook of Living Primates**. London, Academic Press.
- Natori M, Shigehara N (1992) Interspecific differences in lower dentition among eastern Brazilian marmosets. **Journal of Mammalogy** 73: 668–671.
- Nogami Y, Natori M (1986) Fine structure of the dental enamel in the family Callitrichidae (Ceboidea, Primates). **Primates** 7: 245–258.
- Oates JF (1987) **Food distribution and foraging behavior**. In, Smuts BB, Cheney DL, Seyfarth RM, Wrangham RW, Struthsacker TT (Org). Chicago, The University of Chicago Press, pp 197-209.
- Paes JB, Santana GM, Barbosa, Azevedo TKB, Morais RM, Calixto Júnior JT (2010). Substâncias tânicas presentes em várias partes da árvore angico-vermelho (*Anadenanthera Colubrina* (VELL.) Brenan. var. cebil (Gris.) Alts.). **Scientia Forestalis** 38: 441-447.
- Passamani M (1996) Uso de árvores gomíferas por *Callitrix penicillata* no Parque Nacional da Serra do Cipó, MG. **Boletim Museu Biologia Mello Leitão** 4: 25–31.
- Passamani M (1998) Activity budget of Geoffroy's marmoset (*Callitrix geoffroyi*) in an Atlantic forest in southeastern Brazil. **American Journal Primatology** 46: 333–340.
- Passamani M, Rylands AB (2000) Feeding behavior of geoffroy's marmosets (*Callitrix geoffroyi*) in an Atlantic Forest fragment of south-eastern Brazil. **Primates** 41: 27–38.
- Peres CA (2000) Identifying keystone plant resources in tropical forests: the case of gums from *Parkia* pods. **Journal of Tropical Ecology** 16: 287–317.
- Porter LM, Garber PA, Nascimento E (2009) Exudates as a fallback food for *Callimico goeldii*. **American Journal Primatology** 71: 120–129.
- Power ML, Oftedal OT (1996) Differences among captive Callitrichids in the digestive responses to dietary gum. **American Journal of Primatology** 40: 131-144.
- Power ML (2010) Nutritional and Digestive Challenges to being a Gum-Feeding Primates. In, Burrows A, Nash L (Org). **The evolution of exudativory in primates**. New York, Spreinger, pp 25-44.
- Pride RE (2005) Foraging Success, Agonism, and Predator Alarms: Behavioral Predictors of Cortisol in *Lemur catta*. **International Journal of Primatology** 26: 295-319.
- Raboy B, Canale GR, Dietz JM (2008) Ecology of *Callitrix kublui* and a review of eastern Brazilian marmosets. **Internacional Journal Primatology** 29: 449–467.
- Rajput KS, Sanghvi GV, Koyani RD, Rao KS (2009). Anatomical changes in the stems of *Azadirachta indica* (Meliaceae) infected by pathogenic fungi. **IAWA Journal** 30: 27 – 36.
- Rizzini CT, Coimbra-Filho AF (1981) Lesões produzidas pelos saguis, *Callitrix p. penicillata* (E. Geoffroy, 1982), em árvores do cerrado (Callitrichidae, Primates). **Revista Brasileira de Biologia** 41: 579-583.
- Rosenberger AL (2010) Adaptive Profile Versus Adaptive Specialization: Fossils and Gummivory in Early Primate Evolution. In, Burrows A, Nash L (Org) **The evolution of exudativory in primates**. New York, Springer, pp 273-295.
- Rylands AB, Costa CMR (1988) **Observações preliminares sobre populações de *Callitrix geoffroyi* (Humboldt, 1812) na Estação de Pesquisa e Desenvolvimento Ambiental de Peti-MG**. Belo Horizonte, CEMIG.
- Rylands AB, Faria DS (1993) Habitats, feeding ecology, and home range size in the genus *Callitrix*. In, Rylands AB (Org). **Marmosets and Tamarins: Systematics, Behavior and Ecology**. Oxford, Oxford University Press, pp 263-271.
- Rylands AB (1996) Habitat and the evolution of social and reproductive behavior in Callitrichidae. **American Journal Primatology** 38: 5-18.
- Scanlon CE, Chalmers NR, Monteiro Da Cruz MAO (1989) Changes in the size composition and reproductive condition of wild marmoset

- groups (*Callitrix jacchus jacchus*) in northeast Brazil. **Primates** 29: 295-305.
- Scanlon CE, Monteiro Da Cruz, MAO, Rylands AB (1991) Exploração de exsudatos vegetais pelo saguis-comum, *Callitrix jacchus*. **Primatologia no Brasil** 3: 197-205.
- Smith AC (2000) Composition and proposed nutritional importance of exudates eaten by saddleback (*Saguinus fuscicollis*) and mustached (*Saguinus mystax*) tamarins. **Internacional Journal Primatology** 21: 69–83.
- Smith AC (2010) Influences on gum feeding in primates. In, Burrows A, Nash L (Org) **The evolution of exudativory in primates**. New York, Springer, pp.109-122.
- Sussman RW, Kinzey WG (1984) The ecological role of the Callitrichidae. **American Journal of Physical Anthropology** 64: 49-119.
- Stevenson MF, Rylands, AB (1988) The marmosets, genus *Callitrix*. In, Mittermeier RA, Rylands AB, Coimbra-Filho A, Fonseca GAB (Org). **Ecology and behavior of neotropical primates**. Washington, World Wildlife Fund, pp 131-222.
- Strier KB (2003). **Primate behavioral ecology**. Allyn and Bacon. Pearson Education Group, EUA.
- Swindle DR (1998) **Introduction on the Primates**. Washington, University of Washington Press.
- Taiz L, Zeiger E (2009) **Fisiologia vegetal**. 4.ed. Porto Alegre: Artmed, 819p.
- Taylor AB, Vinyard CJ (2004) Comparative analysis of masseter fiber architecture in tree-gouging (*Callitrix jacchus*) and nongouging (*Saguinus oedipus*) callitrichids. **Journal of Morphology** 261: 276–285.
- Taylor AB, Eng EM, Anapol FC, Vinyard CJ (2009) The functional significance of jaw muscle fiber architecture in tree-gouging marmosets. In, Ford SM, Porter LM, Davis LC (Org). **The smallest anthropoids: The marmoset/callimico radiation**. New York, Springer, pp 395-409.
- Thompson CL, Robl NJ, Melo LCO, Valença-Montenegro MM, Valle YBM, Oliveira MAB, Vinyard CJ (2013) Spatial distribution and exploitation of trees gouged by common marmosets (*Callitrix jacchus*). **Internacional Journal Primatology** 34: 65-85.
- Ushida K, Fugita S, Ohashi G (2006) Nutritional significance of the selective ingestion of *Albizia zygia* gum exudate by wild chimpanzees in Bossou, Guinea. **American Journal Primatology** 68: 143–151.
- Van Schaik, C. P., Deaner, R. O., & Merrill, M. Y. (1999). The conditions for tool use in primates: implications for the evolution of material culture. **Journal of Human Evolution**, 36: 719-741.
- Verbeken D, Dierckx S, Dewettinck K (2003) Exudate gums: occurrence, production, and applications. **Applied Microbiology and Biotechnology** 63: 10-20.
- Vinyard CJ, Wall CE, Williams SH, Hylander WL (2003) Comparative functional analysis of skull morphology of tree-gouging primates. **Journal of Physical Anthropology** 120: 153–170.
- Vinyard CJ, Ryan TM (2006) Cross-sectional bone distribution in the mandibles of gouging and non-gouging platyrrhines. **International Journal of Primatology** 27: 1461–1490.
- Wrangham RW, Waterman PG (1981) Feeding behaviour of vervet monkeys on *Acacia tortillas* and *Acacia xanthophloea*: with special reference to reproductive strategies and tannin production. **Journal of Animal Ecology** 50: 715–731.