UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
INSTITUTO DE PSICOLOGIA

TIAGO FALÓTICO

Uso de ferramentas por macacos-prego (*Sapajus libidinosus*) do Parque Nacional Serra da Capivara - PI

São Paulo
2011

TIAGO FALÓTICO

Uso de ferramentas por macacos-prego (*Sapajus libidinosus*) do Parque Nacional Serra da Capivara - PI

(Versão original)

Tese apresentada ao Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo, como parte dos requisitos para obtenção do grau de Doutor em Psicologia.

Área de concentração:
Psicologia Experimental

Orientador: Prof^o. Eduardo
Benedicto Ottoni

São Paulo
2011

AUTORIZO A REPRODUÇÃO E DIVULGAÇÃO TOTAL OU PARCIAL DESTE TRABALHO, POR QUALQUER MEIO CONVENCIONAL OU ELETRÔNICO, PARA FINS DE ESTUDO E PESQUISA, DESDE QUE CITADA A FONTE.

Catálogo da publicação
Biblioteca Dante Moreira Leite
Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo

Falótico, Tiago.

Uso de ferramentas por macacos-prego (*Sapajus libidinosus*) do Parque Nacional Serra da Capivara - PI. / Tiago Falótico; orientador Eduardo B. Ottoni. -- São Paulo, 2011.

170 f.

Tese (Doutorado – Programa de Pós-Graduação em Psicologia. Área de Concentração: Psicologia Experimental) – Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo.

1. Utilização de ferramentas 2. Primatas (não-humanos)
3. Etologia animal 4. Cebus 5. Ecologia comportamental I. Título.

QL785

Nome: Falótico, Tiago

Título: Uso de ferramentas por macacos-prego (*Sapajus libidinosus*) do Parque Nacional Serra da Capivara-PI

Tese apresentada ao Instituto de Psicologia da
Universidade de São Paulo para obtenção do título
de Doutor em Psicologia

Aprovado em ____ / ____ / ____

Banca Examinadora

Prof. Dr. _____

Instituição: _____

Assinatura: _____

Prof. Dr. _____

Instituição: _____

Assinatura: _____

Prof. Dr. _____

Instituição: _____

Assinatura: _____

Prof. Dr. _____

Instituição: _____

Assinatura: _____

Prof. Dr. _____

Instituição: _____

Assinatura: _____

AGRADECIMENTOS

Aos meus pais, por todo o apoio e carinho incondicional durante minha formação e sem os quais não sei se teria conseguido chegar nesse ponto. E ainda à minha mãe por enviar caixas com suprimentos e materiais para o PI quando eu precisei, além de aprender a mandar emails para se comunicar comigo. E ao meu pai por pegar as pesadas caixas com as ferramentas de pedra no Terminal Tietê e por viajar até Petrolina para me acompanhar na longa viagem de carro no retorno à SP após o fim das coletas.

Ao meu orientador, Prof^o Eduardo B. Ottoni, por toda confiança, amizade e companheirismo desde o início da minha formação acadêmica na área de etologia. Por ter me dado a primeira chance de trabalhar com os macacos-prego. E por ter me apoiado nos momentos difíceis da pesquisa, elogiado quando merecido e cobrado quando necessário para que eu pudesse ser um pesquisador melhor.

À Dr^a Niède Guidon, por todo apoio logístico essencial para o desenvolvimento da minha pesquisa no Parque Nacional Serra da Capivara. E também por permitir minha longa estadia no alojamento da FUMDHAM, em São Raimundo Nonato, durante a coleta de dados para essa tese.

À Fundação Museu do Homem Americano (FUMDHAM) e a todos os funcionários que de alguma forma facilitaram o trabalho de campo no parque, especialmente às guariteiras, sempre solícitas quando passávamos pelas guaritas e precisávamos de alguma ajuda.

Às Prof^{as} Patrícia Izar e Prof^a Vera Bussab, por todas as sugestões, críticas e comentários durante a qualificação, que ajudaram a melhorar esse trabalho. Também agradeço à Patrícia pelo apoio desde a minha iniciação científica, sempre pronta para ajudar.

À Prof^a Briseida D. de Resende, por ter me apresentado aos macacos-prego do Parque Ecológico do Tietê, onde tive o primeiro contato com esses primatas fascinantes. E por todas as conversas e discussões enriquecedoras sobre primatas e etologia.

Aos meus colegas e amigos do Laboratório de Etologia Cognitiva e laboratórios vizinhos, pelas discussões, conversas, troca de experiências, brincadeiras e viagens: Michele, Olívia, Andressa, Renata, Nina, Mari Lee, Andrea, Mari Dutra, Marina, Darwin, Luiz, Lucas, Zé, Marcos e Raphael. E um agradecimento especial à Camila G. Coelho, que me acompanhou na minha jornada de ida ao Piauí, no início da pesquisa, e me ajudou na instalação inicial em São Raimundo Nonato.

Aos meus amigos Marisa, Melissa, Ana Maria e José, que apesar da distância sempre estão em contato.

Aos companheiros de pousada da FUMDHAM, da UNIVASF e de São Raimundo Nonato, pelo companheirismo e amizade: Rosa, Pávula, Gisele, Júlia, Janaina, Solange, Pedro, Jonas, Samuel, Vivian, Carol e Marcos. E sem esquecer a Reiza, que sempre cuidou de tudo na pousada.

À Flavya Mendes de Almeida e ao Centro de Primatas Brasileiros, pelo apoio e auxílio quando os macacos estiveram doentes.

Às agências de fomento – Fapesp (Processos 2006/07187-5 e 2006/07190-6), CNPq e Capes – pelo suporte financeiro.

Ao IBAMA/Instituto Chico Mendes, pela autorização para a realização da pesquisa dentro do Parque Nacional Serra da Capivara.

Ao Francisco “Chico” Reinaldo, meu assistente de campo (ou como ele prefere, mateiro), pela ajuda e apoio durante quase todo o período da coleta de dados e também antes e depois dela, sempre mandando notícias sobre os macacos e o parque. E também o George Reinaldo, que substituiu o pai como mateiro durante um breve período.

Um agradecimento especial ao Máximo Mannu (*in memoriam*), que me apresentou o Parque Nacional Serra da Capivara e os macacos-prego da área. Ele abriu caminho aos futuros primatólogos do nosso laboratório, mas infelizmente nos deixou antes de completar o seu trabalho.

Por fim, agradeço aos macacos-prego, especialmente aqueles com os quais trabalhei no PET e do PNSC, que me permitiram observá-los e aprender um pouco mais sobre suas vidas e comportamentos.

Não há diferença fundamental entre o Homem e os animais nas suas faculdades mentais(...) Os animais, como o Homem, demonstram sentir prazer, dor, felicidade e sofrimento.

Charles Darwin

The Descent of Man (1871)

RESUMO

Falótico, T. (2011). *Uso de ferramentas por macacos-prego (*Sapajus libidinosus*) do Parque Nacional Serra da Capivara-PI*. Tese de Doutorado, Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, São Paulo.

O uso de ferramentas, sabe-se atualmente, é típico das populações selvagens de macacos-prego (*Sapajus* sp) nos biomas da Caatinga e Cerrado. No Parque Nacional Serra da Capivara - PI (PNSC), estudos anteriores mostraram que o "kit de ferramentas" dos *S. libidinosus* da área era bem mais diverso que em outras populações. Uma das possíveis explicações para essas diferenças seria a de variações tradicionais entre essas populações. O objetivo desse trabalho foi (1) descrever as ferramentas usadas por dois grupos de macacos-prego do PNSC, suas características físicas, suas frequências de uso e demografia dentro dos grupos, além das correlações com fatores físicos do ambiente; (2) buscar evidências de aprendizagem socialmente mediada para esses comportamentos, e (3) determinar as possíveis tradições comportamentais no uso de ferramentas por estes grupos. As ferramentas usadas pelos grupos Pedra Furada (PF) e Bocão (BC) foram de dois tipos de materiais, pedras e varetas. As pedras eram usadas como: "martelo" para quebrar frutos encapsulados e sementes, "martelo" para soltar solo e cavar, "enxada" para cavar, "martelo" para pulverizar seixos, e pedra para arremesso durante display sexual de fêmeas. As varetas eram usadas como sondas para expulsar invertebrados e pequenos vertebrados de seus esconderijos e também para extrair mel de dentro de ocos de troncos. O outro uso das varetas foi como lanças em episódios de ameaças a outros animais. Os dois grupos apresentaram o uso de todas essas ferramentas (com exceção das pedras de arremesso, só registradas no grupo PF), mas suas frequências de ocorrência foram diferentes em alguns casos. O uso de varetas foi o único tipo de ferramenta a se mostrar um comportamento quase exclusivo dos machos. Esses resultados ratificam os estudos anteriores e confirmam a diversidade das ferramentas usadas por essas população do PNSC. Além disso, descrevem um comportamento inédito em macacos-prego selvagens, as pedras de arremesso, que são bastante interessantes por serem ferramentas usadas em contexto comunicativo. A frequência geral de uso das ferramentas foi correlacionada positivamente com o período seco, no entanto, no caso das ferramentas de pedra para quebra, houve uma correlação positiva com a disponibilidade de alimento de origem vegetal, mostrando que essas ferramentas eram mais usadas quando havia mais disponibilidade de alimentos. As evidências da aprendizagem socialmente mediada sugerem que a aprendizagem do uso das ferramentas tem um viés social que ocorre por realce de estímulo. Foram identificadas seis possíveis tradições de uso de ferramentas nos grupos. Pelo "método comparativo", nossas observações foram comparadas com dados relativos a outras populações que não apresentam os mesmos comportamentos, e as explicações ecológicas e genéticas aparentemente não explicam as diferenças, apesar de não poderem ser completamente descartadas. Já o "método do espaço tradicional" indica que alguns comportamentos são tradições, mas não pode afirmar com certeza, pois a aprendizagem social dos mesmos não pode ser categoricamente corroborada pela metodologia usada. Apesar dessas limitações, as evidências sugerem que os comportamentos de uso de ferramentas estudados provavelmente são tradições dos grupos do PNSC.

Palavra-chave: Uso de ferramentas, etologia, primatologia, tradição, ferramentas líticas, macaco-prego

ABSTRACT

Falótico, T. (2011). *Tool use by capuchin monkeys (Sapajus libidinosus) of Serra da Capivara National Park*. Doctoral Thesis, Institute of Psychology, University of São Paulo, São Paulo.

Tool use by capuchin monkeys (*Sapajus* sp) is currently known in many wild populations in Caatinga and Cerrado biomes. Previous studies in Serra da Capivara National Park – Piauí State (SCNP), showed that the "tool kit" of *S. libidinosus* in that area was much more diverse than in other populations. One possible explanation for these differences is the occurrence of traditional variations between these populations. The aim of this study was (1) to describe the tools used by two groups of capuchin monkeys in SCNP, their physical characteristics, frequencies of use and demographics within the groups, and to find correlations with physical factors of the environment, (2) search for evidence of socially mediated learning in these behaviors, and (3) determine the possible behavioral traditions of these groups. The tools used by groups Pedra Furada (PF) and Bocão (BC) were made from two materials, stones and sticks. The stones were used as "hammer" to break encapsulated fruits and seeds, "hammer" to loosen soil and dig, "hoe" to dig, "hammer" to pulverize pebbles and stone throwing during female sexual display. The sticks were used as probes to expel invertebrates and small vertebrates from their hiding places and also to extract honey from inside trunks hollows. The other use of sticks was as spears in threaten episodes to other animals. The two groups used all of these tools (except for the throwing stones, only recorded in the PF group), but their frequencies were different in some cases. The use of sticks was the only type of tool to be used almost exclusive by males. These results support previous studies and confirm the diversity of tools used by this population of SCNP. In addition, it was described a novel behavior in wild capuchin monkeys, the throwing stones, which is quite interesting because they are used in a communicative context. The total frequency of tool use was positively correlated with the dry period, however, for the cracking stone tools, there was a positive correlation with vegetal food availability, showing that these tools were more used when there was more food available. The evidence for socially mediated learning suggests that tool use learning has a social bias that occurs by stimulus enhancement. Six possible tool use traditions were identified in these groups. Using the "comparative method" the data was compared to other populations that do not exhibit the behavior, and ecological and genetic explanations do not seem to explain the differences (although they cannot be completely discarded). The "traditional space method" indicates that some behaviors are traditions, but cannot firmly confirm, because social learning cannot be corroborated with the used methodology. Despite these limitations, the analysis suggests that the studied tool-using behaviors are likely to be traditions of the PNSC groups.

Keywords: Tool use, ethology, primatology, tradition, lithic tools, capuchin monkey

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 - Mapa da localização do Parque Nacional da Serra da Capivara. Em vermelho a área do Boqueirão da Pedra Furada. As coordenadas dos extremos do parque são: Norte (8°26'50,099"S; 42°42'53,654"W), Leste (8°36'33,681"S; 42°19'46,908"W), Sul (8°54'23,365"S; 42°10'21,874"W) e Oeste (8°46'28,382"S; 42°19'51,316"W). (Fonte da imagem: FUMDHAM).	46
Figura 2 - Paisagem do PNSC, boqueirão e chapada no início da época das chuvas.....	47
Figura 3 - Paisagem do PNSC durante o período de seca.....	48
Figura 4 - Foto de satélite da área de estudo (Fonte: Google Earth).....	54
Figura 5 - Esquema da mensuração das dimensões das ferramentas de pedra.	57
Figura 6 - (A) Local de uma das amostragens das pedras disponíveis no local de estudo. (B) As pedras recolhidas e pesadas do local. A faca possui 22,6cm de comprimento.....	58
Figura 7 - Armadilha <i>pitfall</i> utilizada para a coleta dos invertebrados durante o estudo. A área da abertura é de 78,54cm ²	60
Figura 8 - Coletor de frutos e outros materiais vegetais utilizado durante o estudo. A área da abertura do coletor é de 345 cm ²	61
Figura 9 - Dados meteorológicos - precipitação, temperaturas (média, máxima e mínima) e umidade relativa - das estações automatizadas do INMET em São Raimundo Nonato (mar/2008 a ago/2008) e São João do Piauí (ago/2007 a fev/2008).	62
Figura 10 - Área de uso (ajustada) dos grupos PF (azul) e BC (verde), e indicação dos locais de avistamento dos outros grupos. (Fonte: Google Earth).....	69
Figura 11 - Atividade do grupo PF. A classe "Forrageamento" inclui o "comer alimento provisionado". A classe "Outros" inclui as categorias "deitado", "parado" e "autocatação". A tabela completa com todas as categorias e suas frequências estão no Apêndice A.....	71
Figura 12 - Atividade do grupo BC. A classe "Forrageamento" inclui o "comer alimento provisionado". A classe "Outros" inclui as categorias "deitado", "parado" e "autocatação". A tabela completa com todas as categorias e suas frequências estão no Apêndice B.....	72
Figura 13 - Frequência absoluta de uso de ferramentas para cada indivíduo dos grupos PF e BC. Barras azuis são machos e vermelhas são fêmeas. A tabela com as frequências está no Apêndice C.....	75
Figura 14 - Fêmea adulta (Canela) cava batata de farinha-seca (<i>Thiloua glaucocarpa</i>), com dois juvenis em contato, um deles observando a escavação.....	76
Figura 15 - Órgãos de armazenamento subterrâneo (batatas) de farinha-seca (<i>Thiloua glaucocarpa</i> - Fam. Combretaceae).....	78
Figura 16 - Raiz de louro (<i>Ocotea</i> sp - Fam. Lauracea). Notar a casca escura, que era retirada pelos macacos antes do consumo da raiz.	79
Figura 17 - Túnel de aranha escavado pelos macacos-prego. (A) Local logo após a escavação. A pedra na foto foi usada como ferramenta. (B) Detalhe do túnel, com o revestimento de teia. (C) Aranha buraqueira.	80
Figura 18 - Macho subadulto do grupo do BC (Willy) cavando com ferramenta de pedra.	82
Figura 19 - Macho adulto (Torto) quebra fruto de grão-de-galo (<i>Cordia rufescens</i>) com ferramenta de pedra. Ele ajeita o fruto numa pedra usada como "bigorna".	86
Figura 20 - Castanha (fruto) de caju. Esses dois espécimes já estão bem desenvolvidos. O corte longitudinal mostra as camadas da casca e a semente branca, que é consumida pelos macacos.	87
Figura 21 - Fruto de grão-de-galo (<i>Cordia rufescens</i>).....	89
Figura 22 - Fêmea adulta (Canela) esmaga uma batata de farinha-seca (<i>Thiloua glaucocarpa</i>) com ferramenta de pedra.	92
Figura 23 - Juvenil pulverizando quartzo no conglomerado de um paredão rochoso.....	95

Figura 24 - Gráfico de curvas acumuladas dos episódios de arremessos.....	100
Figura 25 - Macho adulto usando sonda em galho de árvore.	103
Figura 26 - Disponibilidade de artrópodes, obtida nas coletas das armadilhas <i>pitfall</i>	117
Figura 27 - Disponibilidade de flores, frutos e sementes, obtida nos coletores de matéria vegetal.	116
Figura 28 - Correlação entre a disponibilidade de alimento vegetal mensal (g/km^2) e a taxa de uso de ferramentas de quebra (episódio de uso de ferramenta/h/N). Taxas somente do pesquisador principal. (Não há desvio significativo da linearidade, $p=0,782$)	121
Figura 29 - Taxa de uso das ferramentas em episódios/indivíduo, para o grupo PF.	125
Figura 30 - Taxa de uso das ferramentas em episódio/indivíduo, para o grupo BC.....	126
Figura 31 - Correlação entre sucesso e observação de cada indivíduo “alvo” dos grupos PF e BC, no uso das ferramentas para cavar.	131
Figura 32 - Correlação entre sucesso e observação de cada indivíduo “alvo” dos grupos PF e BC, no uso das ferramentas para quebrar/esmagar.....	131

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Composição do grupo da Pedra Furada de Agosto/2007 a Julho/2009. Os indivíduos marcados em cinza morreram ou desapareceram do grupo (aqueles marcados com † tiveram a morte confirmada). Os sujeitos marcados com estrela (★) são aqueles que nasceram durante o período. A faixa etária corresponde àquela do indivíduo ao final do estudo ou na ocasião da morte/desaparecimento.....	50
Tabela 2 - Composição do grupo do Bocão de Março/2008 a Fevereiro/2009. Os indivíduos marcados em cinza morreram ou desapareceram do grupo (aqueles marcados com † tiveram a morte confirmada). Os sujeitos marcados com (★) são aqueles que nasceram durante o período. A faixa etária corresponde àquela do indivíduo ao final do estudo ou na ocasião da morte/desaparecimento.....	52
Tabela 3 - Níveis de modificações das ferramentas de varetas.....	56
Tabela 4 - Tempo de contato com os grupos estudados.....	67
Tabela 5 - Áreas de uso e deslocamento diário médio dos grupos PF e BC. Estimativas de área usando um polígono ajustado manualmente para excluir as chapadas e o método Mínimo Polígono Convexo (MPC), que inclui também essas áreas.....	68
Tabela 6 - Recursos alimentares buscados pelos macacos durante as escavações com ferramentas de pedra. N.I. – Não identificado.....	77
Tabela 7 - Eficiência na aquisição de recursos com ferramentas para cavar. Somente os episódios em que foi possível a identificação do recurso estão contabilizados (n juvenil=628; n adulto/subadultos=613).....	81
Tabela 8 - Médias, medianas e modas das dimensões das pedras de cavar usadas pelos indivíduos dos grupos PF e BC (n=703).....	83
Tabela 9 - Comparação entre os tamanhos e peso das ferramentas de cavar entre gêneros. (n pedras usadas por machos=561; n pedras usadas por fêmeas=165).....	84
Tabela 10 - Comparação entre os tamanhos e peso das ferramentas de cavar entre faixas etárias (n juvenil=416; n adulto/subadultos=379).....	85
Tabela 11 - Frequência de uso de ferramentas de "enxada".....	85
Tabela 12 - Recursos buscados pelos macacos durante o uso de pedras para quebrar/esmagar....	88
Tabela 13 - Eficiência (taxa de episódios bem-sucedidos) na aquisição de recursos com as pedras "martelo" (n episódios juvenil=550; n episódios adultos/subadultos=751).....	90
Tabela 14 - Dimensões das pedras usadas para quebra pelos macacos dos grupos PF e BC.....	92
Tabela 15 - Comparação dos tamanhos e pesos das ferramentas de pedra entre as faixas etárias. (n juvenil=208; n adulto/subadulto=167).....	93
Tabela 16 - Comparação dos tamanhos e pesos das ferramentas de quebra entre os sexos (n machos=192; n fêmeas=139).	94
Tabela 17 - Frequência do uso de pedras para pulverizar seixos de quartzo.....	97
Tabela 18 - Fêmeas que arremessaram pedras nos machos.....	98
Tabela 19 - Frequências de uso das varetas de acordo com o tipo e alvo.....	102
Tabela 20 - Frequência por faixa etária do uso das sondas pelo nível de modificação.	103
Tabela 21 - Eficiência na aquisição de recursos com sondas de vareta, separado pela faixa etária.	105
Tabela 22 - Episódios de uso de vareta como lanças. Os episódios sem o tamanho da vareta foram aqueles em que não foi possível coletar a ferramenta usada. (NI = Não identificado).....	106
Tabela 23 - Transporte de ferramentas por tipo. As distâncias foram estimadas pelos observadores durante o registro dos episódios. Os cálculos foram feitos somente com os episódios em que ocorrem transportes.	107
Tabela 24 - Frequência de uso sequencial de ferramentas nos grupos acompanhados, PF e BC....	109
Tabela 25 - Número de elementos (ferramentas) diferentes em cada episódio sequencial.....	110

Tabela 26 - Lateralidade dos indivíduos do grupo PF e BC no uso das ferramentas de pedra para cavar. O índice varia de -1 (canhoto=C) a 1 (destro=D). Consideramos o intervalo entre -0,33 e 0,33 como ambidestros(A).....	113
Tabela 27 - Lateralidade dos indivíduos do grupo PF e BC no uso das ferramentas de pedra para quebrar. O índice varia de -1 (canhoto=C) a 1 (destro=D). Consideramos o intervalo entre -0,33 e 0,33 como ambidestros (A).....	114
Tabela 28 - Lateralidade dos indivíduos do grupo PF e BC no uso das ferramentas de vareta como sonda. O índice varia de -1 (canhoto=C) a 1 (destro=D). Consideramos o intervalo entre -0,33 e 0,33 como ambidestros (A).....	115
Tabela 29 - Indivíduos com preferências laterais diferentes em algum tipo de uso de ferramenta.	116
Tabela 30 - Taxa de uso de ferramentas (ep./h/indiv.) do grupo PF.....	119
Tabela 31 - Correlações entre as taxas de uso de ferramentas e a taxa de atividade diária no solo nos scans do grupo PF.....	123
Tabela 32 - Taxas de uso de ferramentas (ep/h/indiv.) para cada tipo de ferramenta, em cada grupo.....	124
Tabela 33 - Idades de primeiros usos das ferramentas. Não há nenhuma ocorrência de uso adequado, pois não registramos esse tipo de uso para nenhum dos infantes/juvenis.....	127
Tabela 34 - Frequência de episódios em que as faixas etárias foram alvos de observação durante o uso de ferramentas.	129
Tabela 35 - Frequência de observadores por sexo, dentro da faixa etária dos adultos e subadultos.	130

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO.....	14
1.1. Uso de ferramentas.....	14
1.1.1. Invertebrados	15
1.1.2. Aves	16
1.1.3. Mamíferos	17
1.1.3.1. Primatas	19
1.1.3.1.1. “Great apes”	19
1.1.3.1.2. Macacos do velho mundo (Cercopithecoidea)	21
1.1.3.1.3. Macacos-prego	22
1.2. Aprendizagem socialmente mediada	24
1.3. Tradições comportamentais	26
1.3.1. Abordagens teóricas do estudo de tradições	27
1.3.2. Tradições no canto de aves	32
1.3.3. Tradições de uso de ferramentas em aves	33
1.3.4. Tradições em cetáceos	35
1.3.5. Tradições nos macacos japoneses	36
1.3.6. Tradições nos chimpanzés	38
1.3.7. Tradições nos gêneros <i>Cebus</i> e <i>Sapajus</i>	41
1.4. Objetivos	41
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	46
2.1. Local.....	46
2.2. Sujeitos.....	49
2.2.1. Grupo Pedra Furada	49
2.2.2. Grupo Bocão	52
2.2.3. Outros grupos	53
2.3. Coleta de dados	55
2.4. Dados de oferta alimentar.....	60
2.5. Dados Meteorológicos	62
2.6. Área de Uso.....	63
2.7. Análise dos Resultados.....	64
3. RESULTADOS	66
3.1. Acompanhamento dos Grupos.....	66
3.1.1. Área de uso.....	67
3.1.2. Varreduras	70
3.2. Uso de ferramentas.....	72
3.2.1. Ferramentas para cavar	76
3.2.2. Ferramentas de quebrar/esmagar	85
3.2.3. Pulverização de quartzo.....	95
3.2.4. Pedras de arremesso em display sexual.....	97
3.2.5. Comparação: ferramentas de pedra.....	100
3.2.6. Ferramentas de vareta.....	101
3.2.6.1. Ferramentas de sonda.....	102
3.2.6.2. Lanças.....	105
3.2.7. Transporte das ferramentas.....	107

3.2.8. Uso sequencial e múltiplo de ferramentas.....	108
3.2.9. Outros tipos de ferramenta.....	111
3.2.10. Lateralidade no uso das ferramentas.....	112
3.2.10.1. Lateralidade ferramentas de pedra para cavar	112
3.2.10.2. Lateralidade ferramentas de pedra para quebrar	114
3.2.10.3. Lateralidade ferramentas de varetas para sondar	115
3.3. Disponibilidade alimentar	116
3.4. Terrestrialidade	122
3.5. Comparação entre grupos	124
3.6. Desenvolvimento.....	126
4. DISCUSSÃO	133
4.1. Caracterização geral do uso de ferramentas	133
4.1.1. “Kits de ferramentas”	133
4.1.2. Características físicas das ferramentas	138
4.1.3. Ambiente e o uso das ferramentas	140
4.2. Aprendizagem do uso de ferramentas	142
4.3. Tradições.....	145
4.4. Perspectivas futuras.....	150
4.5. Conclusão	151
REFERÊNCIAS.....	153
APÊNDICES	167

1. INTRODUÇÃO

1.1. Uso de ferramentas

A fabricação e uso de ferramentas foram durante muito tempo considerados como características unicamente humana (Oakley, 1949), apesar de seu uso verificado em animais em cativeiro, como nos estudos pioneiros com os chimpanzés de Köhler (1925), que resolviam problemas apresentados também com uso de ferramentas. Apesar do conhecimento dessa capacidade cognitiva nos chimpanzés, a concepção que o uso de ferramentas não seria uma exclusividade humana só começou a ser realmente desfeita com os estudos de grupos selvagens de chimpanzés e babuínos por Jane Goodall (Goodall, 1964; van Lawick-Goodall, 1971; van Lawick-Goodall, van Lawick, & Parker, 1973), que acompanhou grupos de chimpanzés por várias décadas, e observou diversas fabricações e usos de ferramentas por esses primatas (v. seção 1.1.3.1.1)

As definições de ferramentas são variadas, mas elas podem ser definidas de modo simples como “o uso de um objeto como extensão dos membros ou bico, com o objetivo de modificar o ambiente” (van Lawick-Goodall et al., 1973; Shumaker, Walkup & Beck, 2011). No entanto, na recente revisão de St Amant e Horton (2008) sobre a definição do uso de ferramentas, foi sugerida uma definição mais detalhada: “Uso de ferramentas é a influência de controle sobre um objeto externo livremente manipulável (a ferramenta) com o objetivo de (1) alterar as propriedades físicas de outro objeto, substância, superfície ou meio (o alvo, que pode ser o usuário da ferramenta ou outro organismo) via interação mecânica dinâmica, ou (2) mediar o fluxo de informação entre o usuário da ferramenta e o ambiente ou outro organismo no ambiente”. Essa segunda

definição é mais ampla e inclui também ferramentas que transmitam uma informação, mesmo sem alterar fisicamente outro objeto. Para a maioria dos nossos propósitos qualquer uma das definições seria adequada, no entanto, alguns usos de ferramentas que observamos (pedras de arremesso – seção 3.2.4) talvez sejam melhor descritos como um fluxo de informação e seriam englobados pela segunda definição, que será então a usada nesse trabalho.

1.1.1. Invertebrados

O uso de ferramentas por invertebrados já foi observado em várias espécies, apesar de o comportamento muitas vezes ser pouco plástico e geralmente típico da espécie.

As aranhas de solo do gênero *Ariadne* usam um círculo de pequenas pedras de quartzo ligadas com teias até sua toca como uma extensão de suas patas, para detectar vibrações de presas em uma área maior (Henschel, 1995). E as formigas *Pogonomyrmex badius* e algumas espécies do gênero *Aphaenogaster* utilizam partículas de areia para coletar água e transportar para o formigueiro (Pierce, 1986).

Os invertebrados geralmente usam ferramentas de modo bastante estereotipado, ou seja, a resposta a um estímulo é, geralmente, um comportamento típico da espécie, que pode no entanto gerar comportamentos bem complexos, como a construção de teias pelas aranhas. No entanto, um grupo de invertebrados foge a essa regra e são bastante inovadores em seus comportamentos, os cefalópodes. Polvos comuns (*Octopus vulgaris*) já foram testados em vários experimentos de resolução de problemas e são capazes de resolver uma variedade de problemas complexos, que exigem a manipulação de vários objetos, como a modificação de esconderijos com rochas (Mather, 1994). E indivíduos da

espécie *Amphioctopus marginatus* foram vistos, em vida livre, usando duas metades de cascas de cocos para criar um esconderijo, inclusive transportando as metades dos cocos para uso posterior (Finn, Tregenza, & Norman, 2009).

1.1.2. Aves

As aves são uma classe muito diversa e variável na questão de uso de ferramentas, sendo que para a maioria das famílias não há relatos desse tipo de comportamento. No entanto, nas famílias Corvidae, Psittacidae, Accipitridae e Thraupidae há muitos casos de uso de ferramentas.

Abutres egípcios (*Neophron percnopterus*) usam, com seus bicos, pedras para quebrar os resistentes ovos de avestruz (van Lawick-Goodall, 1971). Tentilhões pica-paus (*Cactospiza pallida*) utilizam gravetos e espinhos de cactos para capturar artrópodes (Tebbich & Bshary, 2004).

Corvos da Nova Caledônia (*Corvus moneduloides*) são as aves que, até o momento, mais foram observadas utilizando ferramentas de modo plástico para resolver problemas. Em laboratório, vários experimentos já foram realizados para estudar esse comportamento, alguns mostrando que há escolha espontânea das ferramentas de tamanho e diâmetro adequadas para a realização de novas tarefas, não havendo o processo de tentativa-e-erro, sendo inclusive sugerido que os corvos entendem alguns aspectos funcionais das ferramentas (Chappell & Kacelnik, 2002, 2004). Outro estudo mostrou, em laboratório, que os corvos são capazes de manufaturar ferramentas: no experimento, eles dobraram pedaços de arames, fazendo ganchos, para retirar alimento de dentro de um tubo (Weir, Chappell, & Kacelnik, 2002). Já em vida livre os corvos

fabricam e utilizam ganchos para recuperar alimento de dentro de tubos ou larvas em buracos de tronco (Bluff, Troscianko, Weir, Kacelnik, & Rutz, 2010; Hunt & Gray, 2004;).

Alguns indivíduos cativos de gralhas-calvas (*Corvus frugilegus*) foram observados usando ferramentas espontaneamente, colocando um tampão no escoamento do viveiro para formar uma poça de água onde então as aves se banhavam (Reid, 1982).

Nos psitacídeos, araras azuis (*Anodorhynchus hyacinthinus*) foram observadas usando pedaços de madeira para apoiar, na base do bico, os cocos de *Attalea dubia* e assim abrir o fruto (Borsari & Ottoni, 2005).

1.1.3. Mamíferos

No grupo dos mamíferos, além dos primatas, cujo caso discutiremos mais abaixo, há várias espécies que apresentam uso de ferramentas.

Elefantes africanos e asiáticos (*Loxodonta africana* e *Elephas maximus*, respectivamente), tanto em cativeiro como em vida livre, foram observados utilizando ferramentas. As ferramentas utilizadas consistem principalmente de varetas para aumentar o alcance da tromba e arremesso de objetos (Chevalier-Skolnikoff & Liska, 1993; Hart & Hart 1994).

Um relato anedótico sobre leões (*Panthera leo*) descreve uma fêmea usando um espinho com a boca para retirar outro espinho que estava cravado em sua pata (Bauer, 2001).

Ratos-toupeira-pelados (*Heterocephalus glaber*) usam regularmente um pedaço de tronco no fundo da boca durante as suas escavações (eles cavam com os dentes),

provavelmente para diminuir a entrada de terra em suas vias aéreas. (Shuster & Sherman, 1998).

Algumas populações de lontras (*Enhydra lutris*) usam pedras apoiadas no ventre, enquanto nadam de costas, e batem ostras nessas pedras para quebrá-las (Byrne, 2004; Hall & Schaller, 1964); também foi relatado nessa espécie o uso de pedras para quebrar ou soltar gastrópodes do substrato (Houk & Geibel, 1974).

As represas dos castores (*Castor* sp) também podem ser consideradas um tipo de ferramenta (Hansell & Ruxton, 2008), uma vez que envolvem o uso de objetos para modificar o ambiente. Castores europeus (*C. fiber*) já foram registrados usando ferramentas (varetas) para realizar *displays* agonísticos para indivíduos de outros grupos (Thomsen, Campbell & Rosell, 2007).

Cetáceos, especialmente os Odontocetos (golfinhos e baleias com dentes), são a muito tempo considerados um dos grupos de mamíferos mais inteligentes, e em vários testes de resolução de problemas eles são comparáveis aos primatas (McCowan, Marino, Vance, Walke, & Reiss, 2000). No entanto, talvez pela limitação de membros para manipulação, só há um caso relatado de uso de ferramentas nesse grupo em vida livre, que é o uso de esponjas por fêmeas de golfinhos nariz de garrafa (*Tursiops* sp) para auxiliar na sondagem de fundo do oceano por alimento, sendo esse comportamento restrito a uma matrilinea de uma população, que o mantém a vários anos (Smolker, Richards, Connor, Mann, & Berggren, 1997). Não está claro ainda como esse comportamento é aprendido e o grau de influência social para isso, mas Krützen et al. (2005) acreditam que a aprendizagem social é a melhor explicação para essa transmissão de comportamento.

1.1.3.1. Primatas

Na Ordem dos Primatas estão as espécies em que as ferramentas são utilizadas de modo mais intenso e flexível, usando objetos muitas vezes de modo inovador para resolver problemas.

1.1.3.1.1. “Great apes”¹

A espécie não-humana mais estudada no uso de ferramentas são os chimpanzés (*Pan troglodytes*), que desde os estudos de Wolfgang Köhler e Robert Yerkes, no começo do século XX, mostram que os chimpanzés usam, fabricam e modificam ferramentas para resolver problemas (Tomasello & Call, 1997). No entanto, não foi até o meio o século XX que os estudos de Jane Goodall (Goodall, 1990; van Lawick-Goodall, 1971) e de Toshisada Nishida (Nishida, 1968, 1973; Nishida & Hiraiwa, 1982) mostraram que chimpanzés em situação natural também usavam diversas ferramentas para obter alimento e outras funções.

Chimpanzés usam pedras ou pedaços de tronco para quebra de diversos frutos encapsulados (Boesch & Boesch, 1983; Inoue-Nakamura & Matsuzawa, 1997; McGrew, 1992; Sakura & Matsuzawa, 1991; Whiten et al., 1999; Whiten & Boesch, 2001), sendo os frutos normalmente apoiados em uma outra pedra ou tronco.

Eles também fabricam e usam varetas para captura de cupins e formigas (Nishida, 1973), sendo que em alguns locais as ferramentas são fabricadas de acordo com a espécie de formiga a ser capturada, se é a espécie mais agressiva, a ferramenta é mais longa (Fowler & Sommer, 2007; Humle & Matsuzawa, 2002).

¹ O termo “great apes” poderia ser traduzido como pongídeos ou hominídeos não-humanos, mas nenhum desses termos é de uso corrente na área, portanto decidimos manter o termo original para esse grupo.

Varetas para extração de mel também são relatadas em alguns grupos de chimpanzés, sendo que essas sondas são, em média, mais curtas que as utilizadas para pescar formigas, ao menos nos grupos da Floresta de Ngotto (Hicks, Fouts & Fouts, 2005). E os grupos do Parque de Bwindi, Uganda, usam diferentes ferramentas para obter mel de diferentes espécies de abelhas, dependendo destas possuírem ou não ferrão (Stanford, Gambaneza, Nkurunungi, & Goldsmith, 2000).

Alguns grupos de chimpanzés também usam varetas para extrair tutano de ossos (McGrew, 1992). E, além disso, foram observados grupos que usam galhos como lanças para caça de gálagos (*Galago senegalensis*) dentro de suas tocas (Pruetz & Bertolani, 2007).

Outras ferramentas cujo uso foi relatado são esponjas de folhas secas para coletar água (Kitahara-Frisch & Norikoshi, 1982) e almofadas de folhas para sentar em solo úmido (Hirata, Myowa & Matsuzawa, 1998).

Bonobos (*Pan paniscus*), apesar de pertencerem à espécie vivente mais próxima dos chimpanzés, não foram observados usando ferramentas na natureza, mas em laboratório sua capacidade é similar a dos chimpanzés (Visalberghi, Fragaszy & Savage-Rumbaugh, 1995; Mulcahy & Call, 2006).

Orangotangos (*Pongo pygmeus*) apresentam grande capacidade manipulativa e de resolução de problemas com uso de ferramentas, e em cativeiro são até mais inovadores que os chimpanzés (Lethmate, 1982), no entanto, em ambiente natural somente em alguns grupos de Sumatra foi observada a utilização frequente de ferramentas – gravetos para alcançar e liberar sementes de dentro de frutos encapsulados (cápsula

loculicida²) que são protegidos por pelos irritantes (van Schaik et al., 2003). Por outro lado, os indivíduos da população de Bornéu nunca foram vistos usando ferramentas (van Schaik & Knott, 2001).

Gorilas (*Gorilla gorilla*) foram os mais recentes dos “*great apes*” a serem vistos usando ferramentas naturalmente (até então só eram relatados casos em cativeiro), quando um relato mostrou que em vida livre os gorilas podem usar galhos para “medir” a profundidade de um trecho alagado antes de cruzá-lo (Breuer, Ndoundou-Hockemb, & Fishlock, 2005), no entanto, esta parece ser uma ocorrência bem rara nessa espécie. Outros relatos são de três episódios de arremesso de objetos durante *displays* direcionados a observadores humanos (Wittiger & Sunderland-Groves, 2007).

1.1.3.1.2. Macacos do velho mundo (Cercopithecoidea)

Fora do grupo dos “*great apes*”, o uso de ferramentas foi registrado em algumas outras espécies, como nos *Macaca tonkeana* que em cativeiro usaram espontaneamente uma barra para alcançar alimento que estava fora do alcance (Anderson, 1985) e em grupos em semi-liberdade foram relatados casos do mesmo comportamento (Ducoing & Thierry, 2005). Numa espécie do mesmo gênero, *M. fuscata*, um comportamento similar foi relatado, em situação de cativeiro, por Hihara, Obayashi, Tanaka, e Iriki (2003).

Na espécie *Macaca fascicularis* há relatos e estudos em populações livres sobre uso de pedras para destacar gastrópodes e bivalves do substrato e esmagar suas conchas (Malaivijitnond et al., 2007). Esses grupos estudados usam dois tipos de ferramentas: (1) pedras para esmagar as conchas e cocos e (2) “machados” para

² Nesse tipo de fruto a deiscência ocorre ao longo da nervura mediana de cada carpelo. A cápsula se abre pelo meio do seus septos, expondo as sementes por uma fenda.

destacar ostras das pedras (Gumert, Kluck & Malaivijitnond, 2009). Alguns grupos dessa espécie, que vivem em templos budistas na Tailândia, também utilizam fios de cabelo ou objetos similares como “fio dental” para limpar os dentes (Watanabe, Urasopon, & Malaivijitnond, 2007).

Babuínos (*Papio* sp) também já foram vistos em grupos naturais usando pedras para quebrar frutos e usando pedras e folhas para limpar o corpo (Beck, 1974; van Lawick-Goodall et al., 1973), no entanto são raros os relatos e não parece ser a regra para esse gênero.

1.1.3.1.3. Macacos-prego

O uso de ferramentas por macacos-prego (*Sapajus* sp³) foi por muito tempo observado somente em indivíduos de cativeiro ou em semi-liberdade, mas não nos grupos livres mais estudados dos biomas da Amazônia (*Sapajus apella*) e Mata Atlântica (*S. nigritus*). No entanto, estudos nos últimos 10 anos mostram que o uso de ferramentas é bastante comum nas populações de *S. libidinosus* dos biomas da Caatinga e Cerrado (Ottoni & Izar, 2008), e presente também em *S. xanthosternos* (Canale, Guidorizzi, Kierulff, & Gatto, 2009) e *S. flavius* (Ferreira, Emidio, & Jerusalinsky, 2009; Souto et al., 2011).

³ A classificação da antiga espécie *Cebus apella* sofreu algumas revisões taxonômicas a partir do ano 2000. Antes dessas revisões as espécies *C. libidinosus*, *C. nigritus* e *C. xanthosternos* eram subespécies de *C. apella*. Essas são agora, junto com as outras subespécies, consideradas espécies distintas. Outra revisão (Silva Jr, 2001) criou ainda um novo gênero, *Sapajus*, para todas as espécies com topete. As espécies sem topete continuam no gênero *Cebus*. Neste trabalho usamos a taxonomia revista por Silva Jr, (2001), mas em trabalhos anteriores a mesma espécie estudada nesta tese (*Sapajus libidinosus*) pode ser encontrada como *Cebus libidinosus* ou *Cebus apella libidinosus*.

Os indivíduos dos gêneros *Sapajus* e *Cebus* são generalistas e forrageiam uma grande variedade de itens vegetais – frutos, semente, flores, folhas jovens – e animais – invertebrados e pequenos vertebrados (Fragaszy, Visalberghi, & Fedigan, 2004), sendo geralmente muito manipulativos nessas tarefas, havendo até relatos de escavação de mandiocas por *S. nigritus* no sul do Brasil (Ludwig, Aguiar, & Rocha, 2006).

Em laboratório e cativeiro esses primatas podem usar pedras para quebrar cocos (Visalberghi, 1990), fabricar e usar varetas para extrair recompensas de tubos (Westergaard & Frigaszy, 1987), usar varetas para empurrar recompensas para fora de tubos problemas em certas condições (Visalberghi & Limongelli, 1994), usar múltiplas ferramentas sequencialmente (Westergaard & Suomi, 1993) e até usar uma ferramenta para fabricar outra (meta-ferramenta) e então usá-la (Westergaard & Suomi, 1994). Recentemente em um estudo experimental com *S. nigritus* em liberdade, Garber, Gomes e Bicca-Marques (2011) mostraram que essa espécie pode usar varetas como sonda e resolver problemas quando é necessário puxar a vareta, mas falham quando o problema requer que a vareta seja empurrada. Eles sugerem que quando os macacos aprendem um modo de usar a ferramenta eles persistem nele mesmo quando não há sucesso.

Em grupos de *S. libidinosus* em vida livre no sul do estado do Piauí, na área de Gilbués, foi relatado o uso de pedras para a quebra de frutos encapsulados de palmeiras e outras plantas (Fragaszy, Izar, Visalberghi, Ottoni, & de Oliveira, 2004; Visalberghi et al., 2007; Visalberghi et al., 2009). Na área do Parque Nacional da Serra da Capivara (PI) o estudo de Moura e Lee (2004) relatou em alguns grupos de macacos-prego, o uso de ferramentas de pedra para cavar e quebrar frutos. Numa pesquisa mais aprofundada no mesmo local realizada por Mannu e Ottoni (2009), foram acompanhados dois grupos de *S. libidinosus* e descritas as formas de uso de ferramentas observadas nesses grupos

vizinhos (que frequentemente se fundiam num só), que incluem o uso de pedras para quebra de frutos duros, pedras para cavar o solo, pedras para cortar e quebrar troncos, varetas para coleta de mel e invertebrados, e varetas para acertar presas ou algum animal ameaçador. Além disso, foram relatados vários casos de uso sequencial ou associativo⁴ de duas ou mais ferramentas para um mesmo objetivo. Também foram observados por Mannu e Ottoni, casos que podem ser caracterizados como meta-ferramentas (uma ferramenta utilizada para obter uma ferramenta secundária): pedras usadas para deslocar outra pedra incrustada em um conglomerado e a utilização dessa última como ferramenta.

Observações indiretas de uso de pedras para quebra de frutos duros (restos de frutos quebrados junto com possíveis ferramentas) também existem para *S. xanthosternos* em áreas de Caatinga e Mata Atlântica na Bahia (Canale et al., 2009), mas ainda faltam estudos com acompanhamento e observações diretas nessa espécie. Os macacos-prego-galego (*S. flavius*) foram registrados usando pedras para quebra sementes duras com ferramentas de pedra em área de Caatinga (Ferreira et al., 2009). Outro estudo com um grupo de *S. flavius* da Mata Atlântica no estado da Paraíba, mostra que essa espécie também usa varetas para pesca de cupim (Souto et al., 2011), mas este parece ser um comportamento raro.

1.2. Aprendizagem socialmente mediada

Um animal pode aprender algo individualmente – em geral, por tentativa-e-erro – ou através de processos socialmente mediados.

⁴ Termo utilizado por Sugiyama (1997).

A aprendizagem socialmente mediada é aquela que ocorre a partir da observação do comportamento de outros indivíduos ou das consequências deste sobre o ambiente. Segundo Heyes (1993), existe, por diferenças históricas, uma grande confusão em relação à nomenclatura da aprendizagem social, sendo que vários fenômenos iguais tem nomes diferentes. Nesse trabalho serão adotadas as definições de Byrne e Russon (1998), que classificam a aprendizagem social em *facilitação social*, *realce de estímulo* ou *de local* (*stimulus enhancement* e *local enhancement*), *emulação* e *imitação*.

A *facilitação social* se dá quando a probabilidade de determinado comportamento ocorrer aumenta com a presença de coespecíficos realizando o mesmo comportamento. O comportamento, nesse caso, já está no repertório do indivíduo.

O *realce de estímulo* acontece quando a probabilidade de um indivíduo entrar em contato com um local ou objeto de seu ambiente é aumentada pela utilização por um coespecífico desse local ou objeto, tanto pela observação direta como pelo efeito da ação deste. Essa ação dos outros favorece que indivíduos inexperientes tenham oportunidade de aprendizagem sobre as propriedades e possibilidades associadas àqueles elementos do ambiente, o que poderia levar às mesmas consequências daquela realizada pelos coespecíficos.

Na *imitação*, o indivíduo adquire novos comportamentos através da observação e cópia das ações e movimentos do modelo. Heyes (1993) considera imitação a cópia exata das ações do modelo. Byrne e Russon (1998) dividem a imitação em imitação “ao nível de ação” - aquela em que os movimentos e atos seriam imitados, e a imitação “ao nível de programa” - em que seriam imitadas as subrotinas inerentes àquele comportamento observado, mas não necessariamente seus movimentos ou ações.

A *emulação* se refere aos casos onde um indivíduo, após observar um modelo realizar determinado comportamento, reproduz os resultados desse comportamento sem copiar exatamente os movimentos e sequências motoras, mas chegando ao mesmo efeito através de um modo particular (Byrne & Russon, 1998). Desse modo o observador teria aprendido que certas relações entre determinados objetos produzem certas consequências, o que levaria este observador a tentar reproduzir o resultado observado, mas sem necessariamente reproduzir de modo preciso o comportamento exibido pelo sujeito observado.

1.3. Tradições comportamentais

Tradições são padrões de comportamento duradouros compartilhados por pelo menos dois indivíduos e que são, ao menos parcialmente, adquiridos por aprendizagem socialmente mediada (Fragaszy & Perry, 2003). Classicamente nas ciências sociais as tradições e funções biológicas eram colocadas em extremos opostos (Lestel, 2001). Apesar dessa dicotomia, cada vez mais os estudos e dados apoiam a ideia de que tradições são bastante comuns entre os animais, não sendo uma característica unicamente humana (apesar de nossa maior complexidade de tradições e culturas). O termo “cultura” é utilizado de maneira bem diversa na literatura, mas na maior parte do tempo é usado como sinônimo de “tradição” (Rendell & Whitehead, 2001; Whiten et al., 1999). Nesse trabalho empregaremos “cultura” segundo a definição de Heyes (1993), como um conjunto de tradições formado através do acúmulo de modificações ao longo do tempo.

Os primeiros estudos a utilizarem o conceito de tradições em animais não-humanos não foram, como talvez se esperasse, com primatas e nem com mamíferos, mas estudos sobre a inovação e disseminação do comportamento de abrir vidros de leite pelo melharucos britânicos (*Parus* sp), fenômeno com registros desde 1921 (Lestel, 2001). Além disso, um dos casos mais estudado sobre tradições não-humanas é a variação no canto de aves (ver seção 1.3.2). No entanto, em primatas, as variações do uso de ferramentas, entre outros comportamentos, foram um bom objeto de pesquisa de tradições, pois as ferramentas podem ser mensuradas e observadas facilmente, além de serem resistentes e duráveis, permitindo até análises de restos arqueológicos deixados pelo uso contínuo das ferramentas pelos primatas (Haslam et al., 2009).

1.3.1. Abordagens teóricas do estudo de tradições

Segundo van Schaik e Pradhan (2003), os principais fatores para prever a ocorrência de tradições de uso de ferramentas em uma população são: (1) capacidade de inovação, que é a probabilidade de que alguns indivíduos desenvolvam a habilidade em questão por invenção individual, na ausência de influência social, (2) capacidade de aprendizagem socialmente mediada e (3) elevada tolerância social, ao menos com relação aos indivíduos imaturos, permitindo a observação próxima de potenciais modelos.

A tolerância social é um fator bastante importante, pois a natureza das informações socialmente transmitidas depende muito da proximidade permitida aos observadores (Coussi-Korbel & Frigaszy, 1995). No caso dos orangotangos, os únicos grupos conhecidos que possuem tradições de utilizar ferramentas para forrageamento

são também aqueles com maior proximidade interindividual e maior repertório cultural (mensurado pelo balanço entre as taxas de surgimento e de extinção de tradições), indicando que as oportunidades sociais para a aprendizagem são um fator bastante relevante (van Schaik et al., 2003).

Todos os fatores apontados por van Schaik e Pradhan (2003) para que um indivíduo adquira habilidades no uso de ferramentas - capacidade de inovação, de aprendizagem socialmente mediada e tolerância - estão presentes nos macacos-prego (Fragaszy et al., 2004). Os indivíduos desta espécie são reconhecidamente inovadores na solução de problemas e as condições sociais favoráveis para a transmissão de informações estão presentes, pois os macacos-prego são bastante tolerantes à proximidade de outros indivíduos, inclusive durante o forrageamento, permitindo a ocorrência de observações que facilitariam a aprendizagem (Fragaszy & Visalberghi 1989, 2004; Fragaszy et al., 2004). Quanto à capacidade de aprendizagem socialmente mediada, existem evidências de realce de estímulo e facilitação social nos macacos-prego (Custance, Whiten, & Fredman, 1999; Fragaszy, Vitale, & Ritchie, 1994; Fragaszy & Visalberghi, 2004), inclusive na aprendizagem do comportamento de quebra de frutos encapsulados com ferramentas, para o qual o realce de estímulo parece ser um mecanismo importante (Resende, 2004).

As primeiras tentativas para demonstrar tradições em animais foram feitas pelo método comparativo, nos quais as tradições eram definidas pelo comportamento diferente em dois grupos ou populações, e em que era assumida a ausência de outros fatores que poderiam causar as diferenças, como fatores ecológicos e genéticos. As tradições comportamentais vêm sendo estudadas em vários animais além dos primatas, geralmente pelo método comparativo – p.ex: tradições locais de cantos de pássaros

(Janik & Slater, 2003), canções das diferentes populações de baleias jubarte (Laland, 2008; Whitehead, 2003) e as tradições nos chimpanzés (Whiten et al., 2001).

Esta abordagem comparativa é criticada por Frigaszy e Perry (2003) por detectar os comportamentos tradicionais somente através da exclusão de fatores genéticos e ecológicos, sem levar em conta a característica mais relevante das tradições, o papel da influência social na aquisição do comportamento. No arcabouço teórico proposto por Frigaszy e Perry um comportamento apresentado por vários indivíduos precisa ser analisado em três dimensões (*tradition space*) para que uma tradição possa ser devidamente estudada e verificada: (1) contribuição do contexto social, o quanto ele depende da aprendizagem socialmente mediada para ser transmitido, (2) disseminação do comportamento no grupo/população e (3) tempo que esse comportamento se mantém no grupo/população.

Galef (1992, 2009), apesar de ter contribuído para o raciocínio comparativo no estudo da cultura em animais, também acredita ser essencial que a aprendizagem social seja demonstrada para que o comportamento seja definido como uma tradição. Trata-se de um questionamento importante no sentido de assinalar as limitações inerentes à abordagem comparativa nos estudos de campo, já que a existência de vieses sociais na aquisição do comportamento estudado dificilmente poderá ser avaliada fora das condições controladas de um laboratório ou de um acompanhamento a longo prazo em estudos ontogenéticos. No entanto, argumenta van Schaik (2003), os estudos de campo comparativos ainda são essenciais para demonstrar a existência de padrões espaço-temporais de ocorrência dos comportamentos, podendo mostrar os comportamentos típicos da espécie e aqueles que são raros e únicos nas populações estudadas, além de identificar potenciais correlações entre fatores genéticos e ecológicos. Apesar da

possibilidade de gerar falsos negativos (como, por exemplo, tradições que existem em todos os grupos comparados e que não seriam detectadas) e falsos positivos (quando se supõe, equivocadamente, que não haja diferenças ecológicas e genéticas - algo que, a rigor, não pode ser “provado”), o método comparativo pode ajudar na detecção de tradições potenciais a serem melhor examinadas quanto aos processos ontogenéticos de aquisição individual – ou, aonde já exista evidência independente de processos de mediação social da aprendizagem – permitir que se identifiquem eventuais padrões de difusão intergrupar de comportamentos. Estes comportamentos potencialmente tradicionais podem ser então o foco de estudos em condições mais controladas (laboratório ou experimentos de campo), para determinar a dependência de aprendizagem social para sua transmissão.

Alguns experimentos em cativeiro abordam a questão da aprendizagem social, como os de Whiten et al. (2007), nos quais é usado o paradigma de duas ações (*two-actions*). Esses testes consistem na apresentação de um problema mecânico para o qual há duas possibilidades de solução (p.ex. uma caixa que pode ser aberta puxando ou empurrando uma alavanca). Geralmente um modelo treinado no uso de uma das alternativas é apresentado aos sujeitos, que posteriormente têm a chance de interagir com o problema e podem resolvê-lo de qualquer dos dois modos. No experimento de Whiten et al., uma de duas diferentes técnicas de abertura de uma caixa problema foi introduzida em grupos diferentes de chimpanzés. A disseminação do comportamento inicialmente introduzido aconteceu de forma bem fiel dentro dos grupos e posteriormente entre novos grupos colocados em contato durante o experimento, evidenciando o efeito da influência da tradição socialmente difundida sobre a aprendizagem individual.

Num experimento realizado por Fredman e Whiten (2008) macacos-prego - divididos em grupos que observavam as mães ou modelos humanos abrir uma caixa problema de certo modo - adquiriram com sucesso o comportamento observado (grupo humano) ou conseguiram abrir com sucesso a caixa por outros meios (mãe), mas foram significativamente mais bem sucedidos que os grupos controle que não observaram nenhum modelo, o que mostraria que a observação dos modelos influenciou no sucesso da aprendizagem. Outro experimento de Dindo, Whiten e de Waal (2009) mostrou evidências de facilitação social e aprendizagem social em indivíduos de macacos-prego em um teste onde uma nova tarefa de forrageamento era mais facilmente aprendida quando o sujeito estava em contato visual com outro macaco engajado na mesma tarefa. Resende, Ottoni e Izar (2005) mostraram que durante a fase inicial de disseminação do comportamento de uso de pedras para quebra de cocos os indivíduos mais jovens observavam mais os “quebradores” mais eficientes, que provavelmente produzem mais restos de alimento para serem consumidos, o que faria com que os indivíduos jovens fossem atraídos ao local e aos objetos necessários para o uso da ferramenta para aquela tarefa. Já no experimento de Falótico (2006), em que foi introduzido no grupo um novo tipo de coco para verificar a disseminação no uso desse novo recurso, essa observação dos mais eficientes não foi encontrada. O experimento foi feito com o mesmo grupo do estudo de Resende et al., mas a composição havia se alterado, com os juvenis do outro experimento já adultos ou subadultos, o que fez com que o comportamento de quebra estivesse mais disseminado pelo grupo. Isso poderia explicar a falta de correlação como no estudo anterior, quando o comportamento de quebra proficiente parecia mais restrito a poucos indivíduos, em sua maioria juvenis, e havia vários indivíduos ainda aprendendo a quebrar, o que poderia ter promovido esse viés de observação.

Já os trabalhos de campo de Lonsdorf, Eberly e Pusey (2004) e Lonsdorf (2006), mostraram que o papel dos coespecíficos, no caso a mãe, pode ser muito importante para a aquisição de técnicas de extração de cupins nos chimpanzés. Enquanto os machos jovens passam mais tempo brincando, as fêmeas gastam mais tempo observando as mães enquanto estas usam as varetas para extração de cupins, e aprendem mais rápido essa técnica, além de exibirem técnicas mais parecidas com as das mães do que os machos, mostrando o viés causado pela observação dos modelos.

1.3.2. Tradições no canto de aves

Várias espécies de aves foram alvo de pesquisas nessa área, mas aquelas que possuem poucos tipos de vocalização e com muitos elementos comuns foram as mais estudadas, pois é mais fácil verificar variações nessas espécies (Catchpole & Slater, 1995). O pardal *Zonotrichia leucophrys* (white-crowned sparrow) é um desses casos. Originalmente estudado por Marler & Tamura (1964), nessa espécie os cantos são os mesmos em uma determinada região e permanecem iguais até o limite do território, quando mudam abruptamente para outra variação (Catchpole & Slater, 1995). Uma espécie brasileira do mesmo gênero, o tico-tico (*Z. capensis*), também apresenta dialetos regionais (Avelino & Vielliard, 2004). Nessas espécies os jovens parecem aprender com os vizinhos da área para onde migram após atingirem a maturidade sexual e não tanto com os pais, ao menos no que diz respeito a essas variações (Bell, Trail, & Baptista, 1998). Essa aprendizagem do canto da região nova pode ser devida a preferência das fêmeas pelo canto daquela área, que criou uma pressão seletiva para a aprendizagem e manutenção do canto específico daquela região (Ellers & Slabbekoorn, 2003).

Diferente dos pardais e tico-ticos, estudos com uma espécie de corruíra (*Campylorhynchus nuchalis*) que vive em grupos sociais estáveis e complexos mostraram que nessa espécie as tradições vocais são passadas pelas matrilineas e patrilineas (Price, 1998). Mesmo após migrar o indivíduo continua produzindo o canto aprendido com os parentes. Entretanto, os cantos dos machos e das fêmeas nunca são os mesmos, um gênero não adquire o canto do outro, apesar de viverem no mesmo grupo. Uma hipótese para ocorrência desse tipo de tradição seria o reconhecimento de parentes em brigas e a evitação de incesto.

O chapim-de-cabeça-preta (*Poecile atricapillus*) é um caso interessante, pois em quase toda América do Norte essa espécie de pássaro produz um só canto, mas algumas populações insulares e uma no Colorado cantam três tipos distintos de sons, comportamento que tem se mantido por muito tempo (Gammon & Baker, 2004). Como esses cantos são aprendidos (Kroodsma et al., 1999), isso sugere que poderiam ser inovações que se mantiveram no grupo criando uma tradição, apesar de nenhum estudo ter eliminado a hipótese de diferenças genéticas. Estudos posteriores sugerem que os jovens, quando estão aprendendo o canto, criam modificações nas estruturas do canto que poderiam se manter na fase adulta e se espalhar pela população (Gammon, Baker, & Tipton, 2005).

1.3.3. Tradições de uso de ferramentas em aves

Nos grupos de araras azuis (*Anodorhynchus hyacinthinus*) selvagens que usam ferramentas, são poucos os estudos sobre aprendizagem socialmente mediada na aquisição desses comportamentos, e, portanto, nada pode ser afirmado sobre esses

grupos no momento, no entanto esses comportamentos parecem ser típicos da espécie, não dependendo criticamente de influência social, visto que em cativeiro se desenvolvem em indivíduos criados sozinhos ou por humanos. Borsari e Ottoni (2005) relatam que mesmo os indivíduos criados sem contato com coespecíficos apresentam o comportamento de uso de ferramentas, indicando que esse poderia ser um comportamento bastante dependente de predisposições “inatas”. No entanto, como esse estudo foi feito em cativeiro, não se sabe se em condições naturalísticas o papel da aprendizagem social seria significativo. Por outro lado, Holzhaider, Hunt e Gray (2010) acreditam que o desenvolvimento do uso de ferramentas dos corvos da Nova Caledônia (*Corvus moneduloides*), apesar de fortemente dependente do processo de tentativa-e-erro individual, é apoiado pelo ambiente social, que facilita a aprendizagem cumulativa dessa tecnologia pela observação de coespecíficos e pela interação com os artefatos fabricados por eles. Os juvenis acompanham seus pais quase constantemente e estão presentes quando o uso de ferramentas ocorre e, durante a observação da atividade dos pais, os jovens se alimentam da comida extraída por eles, sendo indiretamente recompensados pela atenção e manipulação das ferramentas do local. Outra fator apontado é que as primeiras ferramentas utilizadas pelos jovens são aquelas descartadas ou perdidas pelos pais, processo que facilitaria ou direcionaria a aprendizagem.

Apesar de existirem relatos de produção espontânea de ferramentas por indivíduos que não tiveram contato social com outros corvos (Kenward, Weir, Rutz, & Kacelnik, 2005), as ferramentas produzidas são do tipo mais simples (recortes brutos de folha) e Holzhaider et al. (2010) acreditam que para aprender a fabricar ferramentas que requerem mais passos na produção (folhas com recortes mais refinados), a

aprendizagem social seria essencial; entretanto, ainda são necessários experimentos controlados para investigar essa questão.

1.3.4. Tradições em cetáceos

Cetáceos também apresentam várias conformidades comportamentais que sugerem tradições, como a similaridade do comportamento entre mães e filhotes nos comportamentos de uso de ferramentas (v. abaixo) e a conformidade de dialetos vocais dentro de grupos (Rendell & Whitehead, 2001).

Tradições vocais são conhecidas em diversos grupos de baleias jubarte (*Megaptera novaeangliae*) durante a época de acasalamento (Lestel, 2001). Esses cantos mudam anualmente, e todo o grupo produz a mesma variante. Há relatos de casos em que grupos de machos inteiros abandonam um variante do canto por outra mais “popular” com as fêmeas (Whitehead, 2003).

Orcas (*Orcinus orca*) também possuem repertórios vocais típicos de cada grupo que se mantém mesmo com a chegada de imigrantes de outros grupos (Foote, Osborne, & Hoelzel, 2008). Alguns grupos de orcas também apresentam comportamentos restritos a esses grupos, como a caça a leões marinhos nas praias do litoral argentino, onde as baleias encalham na praia (um comportamento não usual na espécie) na tentativa de capturar as presas (Lopez & Lopez, 1985).

Nos golfinhos-nariz-de-garrafa (*Tursiops* sp.) o uso das esponjas como ferramenta é considerado uma tradição por Krützen et al. (2005). Segundo esse estudo, que usou dados genéticos, foi verificado que o aprendizado do comportamento seguiu uma transmissão vertical dentro da matrilinea, e mesmo indivíduos próximos e outros

do mesmo grupo não realizam o comportamento, o que levou os autores a descartarem as explicações ecológicas e genéticas, e considerarem o comportamento uma tradição.

1.3.5. Tradições nos macacos japoneses

O estudo pioneiro sobre tradições em primatas foi realizado na década de 60 com um grupo de macacos japoneses (*Macaca fuscata*) vivendo na ilha de Koshima, no Japão, onde essa tropa era provisionada com batatas jogadas na praia. Inicialmente uma jovem fêmea, Imo, começou a lavar essas batatas para retirar a areia, sendo que esse e outros comportamentos inovadores foram, nos meses e anos seguintes, se disseminando pelo grupo, o que foi interpretado como uma tradição emergente nesse grupo (Kawai, 1965). Como foi um comportamento inovador registrado desde o início, foi possível acompanhar a disseminação do comportamento desde a fêmea inovadora. A propagação inicial envolveu dois caminhos, um pelo parentesco (mãe e irmãos de Imo que adotaram o comportamento) e outro pelos parceiros de brincadeiras de Imo, que foram os primeiros a adotar o novo método de forragear (Matsuzawa, 2003). Isso ficou ainda mais claro quando a mesma fêmea, Imo, inventou outro comportamento, a lavagem de trigo, e a disseminação seguiu os mesmos caminhos do caso das batatas.

Muitas críticas foram feitas a esses trabalhos, argumentando que os comportamentos direcionados às batatas não eram uma exceção na espécie, pois eles surgiram em vários grupos de macacos que eram provisionados, o que mostra que o comportamento poderia ter surgido espontaneamente várias vezes, não sendo uma inovação tão difícil (Galef, 1992). Além disso, a velocidade da difusão do comportamento foi considerada muito lenta para que pudesse ser um aprendizado social, que deveria

promover uma difusão mais rápida (Galef, 1990). Outra crítica foi a de que poderia ter ocorrido um reforçamento pelo fornecimento das batatas pelos tratadores, que forneceria mais alimento (reforço) aos indivíduos que produziam comportamentos diferentes, como a lavagem das batatas (Green, 1975 apud Galef, 1990). Essas críticas são em parte rebatidas por Hirata, Watanabe & Kawai (2001) que explicam que a difusão inicial se deu principalmente entre os mais jovens (até 2,5 anos) e que os machos mais velhos (acima de quatro anos) quase não adquiriam o comportamento, o que seria explicado pela estrutura social da espécie, pois os machos acima daquela idade começam a se deslocar para a periferia do grupo, não tendo mais tantas oportunidades para observar esse comportamento das fêmeas e dos jovens (que eram inicialmente os que realizavam o comportamento). Essa situação explicaria a lenta difusão do comportamento até que os jovens que apresentavam o comportamento crescessem e passassem a ser os modelos para a nova geração, aumentando a difusão.

Outra possível tradição nos macacos japoneses é a manipulação de pedras, que é um comportamento bem variado e pode envolver esfregar, bater ou arremessar uma ou mais pedras, num contexto de brincadeira ou *display*, e que ocorre em vários grupos (Huffman, 1996). Em um estudo para verificar se o provisionamento seria um fator para as variações entre os grupos, Leca, Guntz, e Huffman (2008) sugerem que o provisionamento dos grupos poderia ser um fator chave na inovação, transformação, difusão e manutenção desses comportamentos, pois nos grupos que tiveram mais provisionamento a frequência de inovações dos comportamentos eram maiores. O provisionamento não explicava a presença do comportamento de manipulação de pedras, mas ele causaria o aumento da frequência, duração e diversidade de contextos em que o comportamento ocorre.

1.3.6. Tradições nos chimpanzés

Os chimpanzés são a espécie mais estudada dos primatas na área das tradições. Durante décadas de estudos foram registrados vários tipos de comportamentos, incluindo usos de ferramentas, em várias populações de chimpanzés. McGrew (1992) fez uma revisão de vários casos de uso de objetos pelos chimpanzés, onde ele deixa de fora outras variações comportamentais que não envolvem uso de objetos e examina somente a cultura material dos chimpanzés. Nessa revisão ele mostra as diferenças regionais e locais nesses comportamentos dos chimpanzés, como, por exemplo, a pesca de formigas, que é comum em Bossou e Gombe, mas ausente em Kibale. Alguns anos depois, vários desses registros foram comparados - dessa vez incluindo também os comportamentos sem uso de ferramentas - por Whiten et al. (1999) no mais abrangente estudo “etnográfico” das tradições em chimpanzés. Esse estudo, uma abordagem comparativa, mostrou que existiam vários comportamentos que eram comuns em certos grupos, mas ausentes e raros em outros, principalmente comportamentos de uso de ferramentas e alguns comportamentos sociais envolvendo catação e *displays*. Depois de eliminar os comportamentos que poderiam ser causados por fatores ecológicos, aqueles que sobraram, não podendo ser explicados exclusivamente por fatores ecológicos ou genéticos (que, apesar de não testado diretamente, foi considerado irrelevante), tornaram possível, por eliminação, uma explicação em termos de processos de difusão

de tradições comportamentais por meio de aprendizagem socialmente mediada (Galef, 1992; Whiten et al., 1999; Whiten & Boesch, 2001)⁵.

Apesar de posteriormente algumas variações comportamentais originalmente explicadas como produto de tradições terem sido correlacionadas com variações ecológicas, como a diferença entre as sondas para pescar as formigas, que eram relacionadas às espécies com agressividade diferente em cada área (Bogart & Pruetz, 2008), ainda há muita variação entre os grupos que não possui explicação ecológica. Mas é preciso lembrar que, como apontam Frigaszy e Perry (2003), não é possível provar a não-existência de explicações ecológicas para diferenças no comportamento, além do problema inerente de falsos negativos e positivos na metodologia comparativa.

Em um experimento em laboratório, Bonnie, Horner, Whiten e de Waal (2007) promoveram a disseminação de dois comportamentos arbitrários diferentes em dois grupos de chimpanzés (um grupo era recompensado quando os indivíduos colocavam uma ficha em um tubo, enquanto o outro grupo recebia a comida quando depositava o mesmo objeto num buraco de uma caixa). Na fase de treinamento um modelo foi treinado em cada grupo (uma fêmea de alto ranking) para realizar o comportamento desejado. Depois, na fase de transmissão, os outros sujeitos do grupo podiam observar e também interagir com o aparato, sendo recompensados por qualquer modo que depositassem a ficha. Os comportamentos se disseminaram e foram mantidos com grande fidelidade por cada grupo, mostrando que um comportamento direcionado a objetos pode se manter por aprendizagem social em grupos de chimpanzés.

⁵ Ver seção 1.3.1 para críticas de Frigaszy e Perry (2003) sobre o método comparativo e a falta de evidência da aprendizagem por mediação social no método comparativo, o que deveria ser o principal fator para que o comportamento fosse considerado como tradição.

O experimento de campo de Gruber, Muller, Strimling, Wrangham e Zuberbühler (2009) mostrou uma disseminação experimental do comportamento de extração de mel por chimpanzés de duas comunidades em Uganda, um grupo já utilizava varetas normalmente e outro não apresentava o comportamento. Somente o grupo que tinha o uso de varetas no repertório utilizou essa ferramenta para adquirir o mel, o outro grupo usou geralmente os dedos, mas alguns indivíduos tentaram também usar uma esponja de folhas para recuperar o mel (as esponjas são ferramentas frequentemente usada nesses grupos para adquirir água em cavidades). Esse resultado mostrou que, quando controlados os fatores genéticos e ecológicos, os chimpanzés usam preferencialmente seus conhecimentos tradicionais para resolver problemas semelhantes.

Recentemente um estudo com abordagem filogenética da variação das tradições presentes em grupos de chimpanzés mostrou que existe pouca correlação entre as diferenças no repertório comportamental dos grupos e a filogenia das subespécies que compõem esses grupos, sugerindo que a genética poderia ser um fator pouco importante para essas diferenças intraespecíficas (Lycett, 2010).

No entanto, um estudo direto das diferenças genéticas entre grupos de chimpanzés mostrou que essas diferenças são fortemente correlacionadas com as diferenças comportamentais dos grupos (Langergraber et al., 2011). Estes autores criticam a abordagem de Lycett, que é indireta - pois não usou os dados moleculares dos grupos estudados. Apesar do estudo de Langergraber et al. não mostrar nenhuma causalidade entre essas diferenças genéticas e os comportamentos (o que não era o objetivo do estudo), é importante lembrar que o fator genético ainda não foi muito explorado e não pode ser completamente descartado como causa da variação comportamental sem que seja diretamente estudado.

1.3.7. Tradições nos gêneros *Cebus* e *Sapajus*

Em *Cebus capucinus*, os estudos de longa duração de Perry et al. (2003) identificaram várias tradições em comportamentos sociais, como brincadeiras de morder o dedo de outro indivíduo, segurar e cheirar as mãos de outro indivíduos, ou enfiar o dedo na narina ou olho do outro. Apesar de comuns em alguns grupos, esses comportamentos não ocorrem em todos os grupos de *C. capucinus* na Costa Rica. Muitos são temporários, como “modas”, surgindo, às vezes independentemente, em vários grupos, se mantendo por meses, anos ou décadas, e eventualmente desaparecendo. Essas convenções sociais poderiam, segundo Perry et al., serem usadas como um modo de testar a qualidade das relações sociais entre os indivíduos dos grupos ou subgrupos, uma vez que sua ocorrência era mais frequente entre parceiros regulares de brincadeiras ou catação, ou em díades com fortes ligações sociais.

No caso do gênero *Sapajus* (anteriormente *C. apella*), a existência da grande variação comportamental, nesse caso do uso de ferramentas, também abre a mesma possibilidade, apesar de determinantes ecológicos e genéticos não terem sido descartados na maioria dos casos (Ottoni & Izar, 2008).

1.4. Objetivos

O objetivo geral da pesquisa foi descrever e comparar as formas de uso de ferramentas e outras potenciais tradições comportamentais em 2 grupos de macacos-prego do Parque Nacional Serra da Capivara ainda não estudados sobre esse aspecto e

também comparar os resultados com outros grupos já estudados por Mannu e Ottoni (2009).

A partir das comparações entre grupos vizinhos de macacos-prego do Parque Nacional Serra da Capivara, mas que habitam um ambiente praticamente igual do ponto de vista ecológico e fazem parte, provavelmente, do mesmo *pool* genético, verificamos a existência de diferenças no uso de ferramentas entre esses grupos, constituindo potenciais tradições comportamentais. E a comparação com grupos mais distantes, apesar da maior diferença ecológica também permite, dentro de certos limites, inferir comportamentos que poderiam ser tradições.

Sabemos por estudos anteriores sobre a ontogenia dos comportamentos de quebra de coco com ferramenta por macacos-prego que a motivação dos infantes para a observação do comportamento dos manipuladores de ferramentas, associada à extrema tolerância destes à observação e ao consumo “parasita” de endosperma de cocos (*scrounging*⁶) cria condições ótimas para a mediação social da aprendizagem do uso de ferramentas (Resende, Ottoni, & Fragaszy, 2008). E, como mostrado pela pesquisa de Ottoni et al. (2005), pode haver um viés para observação de indivíduos mais proficientes no uso das ferramentas, o que geraria mais recompensas (restos de alimento) e oportunidades de aprendizagem social.

Apesar de não ser possível, nestas condições de observação em campo, o estudo direto da aprendizagem social na disseminação do uso de ferramentas, foi realizado um acompanhamento do desenvolvimento destas técnicas pelos indivíduos jovens através do monitoramento de situações de observação interindividual durante o uso de

⁶ Na falta de um termo melhor em português manteremos o termo *scrounging* para definir o comportamento de pegar, oportunisticamente, restos de alimento adquiridos ou processados por coespecífico.

ferramentas e *scrounging* dos sítios utilizados. Esta análise fornece indicações sobre o grau de mediação social envolvido na aprendizagem destes comportamentos. Alguns dos outros fatores indicados no modelo de Frigaszy e Perry (2003) para determinar tradições - a duração do comportamento estudado e sua disseminação no grupo - também foram avaliados nesse estudo, ainda que de forma limitada (dada a duração do estudo e as outras limitações inerentes à pesquisa de campo), e utilizados em conjunto com os dados de oportunidade de mediação social na aprendizagem do uso de ferramentas para tentar identificar possíveis tradições comportamentais.

O fato de não existirem estudos comparativos sobre uso de ferramentas em grupos não-simpátricos de uma mesma população selvagem de macacos-prego motivou o interesse nesse estudo. Além disso, o estudo de Mannu e Ottoni (2009) com os grupos diferentes do mesmo parque mostrou que existia uma grande diversificação no “kit de ferramentas” dos macacos, sendo, até agora, maior do que qualquer outro já observado para populações desta espécie e, portanto, foi de grande interesse verificar se este padrão se repetia em outros grupos da mesma população. Esse “kit de ferramentas” único poderia ser uma consequência de uma maior capacidade de inovação dos indivíduos da área, mas essa, apesar de não examinada, aparentemente não parece ser diferente dos *S. libidinosus* de outras localidades. Mas essa capacidade de inovação, em conjunto com os fatores como a grande quantidade de material bruto adequado (no caso das pedras), o tamanho grande dos grupos - que permitiria mais chances de ocorrência de inovações e uma difusão mais rápida da tradição - e vegetação mais baixa e aberta, que proporcionaria mais oportunidades para a observação dos indivíduos tolerantes e mais experientes na utilização de ferramentas, permitiriam que essa grande variedade de comportamentos se disseminassem no grupo. Com isso, as inovações que permitiram a exploração mais eficiente de recursos de difícil acesso, poderiam ter se disseminado

mais facilmente nesses grupos e se mantido por várias gerações. Com as migrações de indivíduos entre os grupos, essas tradições também se difundiriam para os grupos vizinhos. Isso trás a questão de porque essas tradições estão restritas a essa localidade. Uma possibilidade é que elas surgiram após o isolamento dessa população e inda não tiveram tempo de disseminar para outras populações. Outra explicação seria que essas tradições seriam mais efêmeras do que imaginamos e se extinguem antes de se espalharem, como nas convenções sociais dos *C. capucinus*.

Os objetivos específicos do estudo podem ser divididos em:

1. Descrever o “kit de ferramentas” dos grupos estudados, identificando e registrando a frequência de uso das ferramentas dentre seus usuários, com o objetivo de comparar entre os grupos e identificar diferenças e semelhanças entre os grupos;
2. Descrever fisicamente as ferramentas utilizadas (tamanho, peso e formato), para determinar se há diferenças entre as ferramentas usadas para diferentes tarefas e se a “escolha” ou mudança das ferramentas é feita de forma ativa (i.e., com base nas características das ferramentas e não ao acaso).
3. Determinar se a disponibilidade alimentar (flores/frutos/sementes e invertebrados) e outros fatores ambientais (temperatura, umidade e pluviosidade) poderiam modificar os padrões e a frequência do uso de ferramentas;
4. Examinar as oportunidades para influências sociais na aprendizagem do uso de ferramentas, incluindo o *scrounging*, para verificar, ou ao menos inferir, se

a aprendizagem social poderia estar ocorrendo durante o desenvolvimento e manutenção desse comportamento nos grupos;

5. Identificar as potenciais tradições comportamentais pela comparação dos grupos estudados com outros grupos/populações, simpátricos ou não (método comparativo) e também tentar identificar, dentro do grupo, os comportamentos tradicionais pelo método de Frigaszy e Perry.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Local

A pesquisa foi realizada no Parque Nacional Serra da Capivara, localizado nos municípios de São Raimundo Nonato e Coronel José Dias, no sudeste do estado do Piauí (Figura 1), entre as coordenadas geográficas Norte ($8^{\circ}26'50,099''\text{S}$; $42^{\circ}42'53,654''\text{W}$), Leste ($8^{\circ}36'33,681''\text{S}$; $42^{\circ}19'46,908''\text{W}$), Sul ($8^{\circ}54'23,365''\text{S}$; $42^{\circ}10'21,874''\text{W}$) e Oeste ($8^{\circ}46'28,382''\text{S}$; $42^{\circ}19'51,316''\text{W}$).

Figura 1 - Mapa da localização do Parque Nacional da Serra da Capivara. Em vermelho a área do Boqueirão da Pedra Furada. As coordenadas dos extremos do parque são: Norte ($8^{\circ}26'50,099''\text{S}$; $42^{\circ}42'53,654''\text{W}$), Leste ($8^{\circ}36'33,681''\text{S}$; $42^{\circ}19'46,908''\text{W}$), Sul ($8^{\circ}54'23,365''\text{S}$; $42^{\circ}10'21,874''\text{W}$) e Oeste ($8^{\circ}46'28,382''\text{S}$; $42^{\circ}19'51,316''\text{W}$). (Fonte da imagem: FUMDHAM).

O Parque tem uma área de 129.953 ha, habitada por diversos grupos de macacos-prego (*Sapajus libidinosus*)⁷, com densidade entre 7,1 e 11,2 indivíduos/km², segundo Moura (2004). O parque situa-se no Domínio Morfo-Climático da Caatinga, mas apresenta também fases de transição com Cerrado ao noroeste de sua área (de Araújo et al. 1998).

A paisagem do PNSC é formada por chapadas, morros, serras, serrotes e planícies (Figura 2). A falha geológica que forma a serra é o encontro da Bacia Sedimentar Piauí-Maranhão com a Depressão do Médio São Francisco. Sendo que a Bacia é atualmente a parte alta do relevo, que forma as chapadas (de Araújo et al. 1998).

Figura 2 - Paisagem do PNSC, boqueirão e chapada no início da época das chuvas.

⁷ Segundo Groves (2001) a subespécie da área de estudo é *Sapajus libidinosus libidinosus*

O clima na região é semi-árido quente com seca invernal (Figura 3) e caracteriza-se por uma temperatura média anual de 28 °C. Nos meses mais quentes (outubro e novembro) a temperatura média é de 31 °C, com máximas de 47 °C. A estação das chuvas geralmente se estende de outubro/novembro até abril/maio, mas esse período pode ser menor. A precipitação média é de 689mm, +/- 200mm (de Araújo et al. 1998).

Figura 3 - Paisagem do PNSC durante o período de seca.

A fauna do parque é bem diversa, contando com grande variedade de aves e mamíferos de pequeno e médio porte, tais como tatus (*Dasybus novemcinctus*, *D. septencinctus*, *Euphractus sexcinctus*), tamanduás (*Tamandua tetradactyla* e *Myrmecophaga tridactyla*), catetos (*Tayassu tajacu*), veados (*Mazama gouazoubira* e *M.*

americana), felinos (*Panthera onca*, *Felis concolor*, *F. pardalis*, *F. tigrina*, *F. wiedii* e *F. yaguarundi*), raposas (*Dusicyon thous* e *D. vetulus*), iraras (*Eira barbara*) e várias espécies de roedores e morcegos. Os primatas que habitam o parque, além dos macacos-prego, são os bugios ou guaribas (*Alouatta caraya*) e os saguis-de-tufo-branco (*Callithrix jacchus*).

2.2. Sujeitos

Os grupos estudados habitam a área do Boqueirão da Pedra Furada e adjacências (marcada em vermelho na Figura 1), na fronteira sudeste do Parque Nacional Serra da Capivara.

Em três locais nessa área era habitual o provisionamento dos animais (não só dos macacos-prego, mas de aves e outros mamíferos) durante o final do período seco (julho-novembro), pela administração do parque. Durante a pesquisa essa ceva foi mantida apenas na época seca, e no segundo ano ela foi diminuída em quantidade. Também durante a época seca era fornecida água nos “caldeirões” (reservatórios naturais ou artificiais de água) espalhados pelo parque.

2.2.1. Grupo Pedra Furada

O grupo de macacos-prego (*S. libidinosus*) da Pedra Furada (PF) foi acompanhado durante todo o estudo, de agosto/2007 até julho/2009. No início da coleta de dados o grupo contava com 45 indivíduos: 8 machos adultos, 6 machos subadultos, 13 fêmeas adultas, 16 juvenis (5 machos, 5 fêmeas, 6 não identificados) e 2 infantes. De novembro/2007 a janeiro/2008 uma epidemia, cujo agente etiológico não foi

identificado, matou vários indivíduos desse grupo. Por determinação do Ministério da Saúde, o parque ficou em quarentena de 15/12/2007 até o final de janeiro/2008, período que não pudemos acompanhar os grupos. Durante todo o período do trabalho ocorreram 20 mortes/desaparecimentos e 14 nascimentos. Os desaparecimentos podem não ser decorrentes somente de mortes, mas também de migração para outros grupos, uma vez que vários dos desaparecidos eram machos (adultos/subadultos ou juvenis mais velhos), o gênero que que nessa espécie geralmente migra do grupo natal. No final do estudo o grupo PF possuía 39 indivíduos (Tabela 1).

Tabela 1 - Composição do grupo da Pedra Furada de Agosto/2007 a Julho/2009. Os indivíduos marcados em cinza morreram ou desapareceram do grupo (aqueles marcados com † tiveram a morte confirmada). Os sujeitos marcados com estrela (★) são aqueles que nasceram durante o período. A faixa etária corresponde àquela do indivíduo ao final do estudo ou na ocasião da morte/desaparecimento.

Grupo Pedra Furada					
Indivíduo	Sexo	Faixa Etária	Indivíduo	Sexo	Faixa Etária
Beißola	M	Adulto	Vesga	F	Juvenil
Bochechudo	M	Adulto	Cheng	M	Juvenil
Caveira	M	Adulto †	Blip	M	Juvenil
Chifrudo	M	Adulto †	Chorão	M	Juvenil
Manco	M	Adulto	Pretinho	M	Juvenil
Molenga	M	Adulto	Songa	F	Juvenil
Orelha	M	Adulto	Blue	M	Juvenil
Torto	M	Adulto	Juvenil 1	?	Juvenil
Apolo	M	Subadulto	Juvenil 2	?	Juvenil
Assustado	M	Subadulto	Juvenil 3	?	Juvenil
Igor	M	Subadulto	Juvenil 4	?	Juvenil
Nico	M	Subadulto	Juvenil 5	?	Juvenil
Zandor	M	Subadulto			(continua)

(conclusão)

Indivíduo	Sexo	Faixa Etária	Indivíduo	Sexo	Faixa Etária
Roger	M	Subadulto	Juvenil 6	?	Juvenil
Anne	F	Adulta	Torresmo	?	Infante †
Benne	F	Adulta	Limão	M	Juvenil
Canela	F	Adulta	Açaí ★	M	Infante †
Diana	F	Adulta	Ramela ★	F	Juvenil
Encrenqueira	F	Adulta	Danone ★	?	Infante
Falsa	F	Adulta	Nemo ★	M	Infante
Gorda	F	Adulta	Gorducho ★	?	Infante
Jurema	F	Adulta	Manicoba ★	F	Infante
Liça	F	Adulta	Beterraba ★	?	Infante
Ninfa	F	Adulta	Cebolinha ★	F	Infante
Maçã	F	Adulta	Espeto ★	M	Infante
Pedrita	F	Adulta †	Lipo ★	M	Infante
Romã	F	Adulta	Garapa ★	?	Infante
Sapata	F	Adulta	Ricota ★	M	Infante
Tatu	F	Adulta	Alan ★	?	Infante
Alice	F	Adulta	Birita ★	?	Infante

A habituação do grupo aos observadores foi bastante rápida. Depois de uma semana de acompanhamento o grupo já estava bem habituado aos pesquisadores. Como essa é uma área de visitação, esses indivíduos têm encontros frequentes com turistas, o que pode ter facilitado o processo.

2.2.2. Grupo Bocão

O grupo de macacos-prego do Bocão (BC) começou a ser acompanhado regularmente em fevereiro/2008 e era formado por 27 indivíduos. Devido à grande dificuldade de encontrar o grupo durante os meses chuvosos de fevereiro e março/2009 (durante esses dois meses só houve contato em 4 dias de campo com esse grupo, e somente durante poucas horas), decidimos terminar a coleta de dados do grupo em março/2009 e concentrá-la no grupo da Pedra Furada (o qual também tínhamos dificuldade de encontrar nessa época).

O grupo BC contava com 28 indivíduos durante as últimas observações (Tabela 2). Ocorreram três mortes nesse grupo em Outubro/2008, após os sujeitos ficarem adoentados por mais de uma semana. Após essas mortes nenhum outro sujeito foi avistado doente. Os sintomas eram similares aos que os macacos doentes do grupo PF apresentaram.

Tabela 2 - Composição do grupo do Bocão de Março/2008 a Fevereiro/2009. Os indivíduos marcados em cinza morreram ou desapareceram do grupo (aqueles marcados com † tiveram a morte confirmada). Os sujeitos marcados com (★) são aqueles que nasceram durante o período. A faixa etária corresponde àquela do indivíduo ao final do estudo ou na ocasião da morte/desaparecimento.

Grupo Bocão					
Indivíduo	Sexo	Faixa Etária	Indivíduo	Sexo	Faixa Etária
Bocão	M	Adulto	Juvenil 2	?	Juvenil
Rabujento	M	Adulto	Juvenil 3	?	Juvenil
Bexiga	M	Adulto	Juvenil 4	?	Juvenil
Bacana	M	Adulto	Juvenil 5	?	Juvenil
Willy	M	Adulto	Juvenil 6	?	Juvenil
Capenga	M	Subadulto	Juvenil 7	?	Juvenil
Porthos	M	Subadulto	Juvenil 8	?	Juvenil
(Continua)					

(Conclusão)

Indivíduo	Sexo	Faixa Etária	Indivíduo	Sexo	Faixa Etária
Elvira	F	Adulta	Tarado	M	Juvenil
Perninha	F	Adulta	Cara Branca	?	Juvenil †
Cássia Eller	F	Adulta	Berinjela ★	F	Infante
Bruxa	F	Adulta †	Ervilha ★	?	Juvenil
Sofia	F	Adulta	Perdido ★	?	Infante
Lola	F	Adulta	Espoleta ★	?	Infante
Tara	F	Adulta	Lorenz ★	?	Infante
Queixudo	M	Adulto	Salame ★	?	Infante
Juvenil 1	?	Juvenil	Carambola ★	?	Infante

2.2.3. Outros grupos

Outros três grupos foram acompanhados eventualmente durante as buscas pelos grupos de estudo. Dois deles em áreas vizinhas, um no Baixão das Mulheres (oeste) e outro no Baixão do Sítio do Meio (leste). O terceiro grupo avistado apareceu durante alguns dias na área da Pedra Furada, área em que vivia o nosso principal grupo de estudo (Figura 4).

Figura 4 - Foto de satélite da área de estudo (Fonte: Google Earth).

2.3. Coleta de dados

A coleta dos dados comportamentais relacionados ao uso de ferramentas foi realizada através do método de “Todas as Ocorrências” (Altmann, 1974), registrando-se todos os eventos observados de uso de ferramenta com o auxílio de gravador de áudio ou filmadora. O evento era iniciado quando o sujeito começava a usar uma ferramenta ou quando o pesquisador avistava um episódio de uso de ferramenta já iniciado, sendo o indivíduo identificado ou, caso não fosse possível, registrada a faixa etária e o sexo. O registro continuava até que o macaco saísse do local do uso da ferramenta e não retornasse em até 30 segundos. Esse tipo de coleta talvez seja melhor descrito como um “Evento Focal” (v. Coelho, 2009), uma vez que se outro sujeito estivesse no mesmo local e depois comesse a utilizar o mesmo local para usar ferramentas ou mexer nos restos, o registro continuava a ser feito, mesmo se o sujeito inicial não mais estivesse no local. Esses dados foram utilizados para determinar quais os tipos de uso de ferramentas que ocorrem no grupo e sua frequência (total e por classes de sexo/idade). Também foi feito grande esforço para registrar a presença de outros indivíduos a até 5 metros do manipulador das ferramentas, se estes observavam o manipulador e se ocorria “scrounging” (obtenção de alimento, por solicitação ou oportunismo, pelo observador coespecífico) durante ou depois do episódio. Em alguns casos este registro não foi possível por causa da densa vegetação. Foi registrado o número de batidas com pedra e qual era o recurso que o indivíduo tentava obter. No caso das varetas era registrado também se (e como) o indivíduo modificou a vareta, isso é, se ele destacou um galho,

tirou as folhas do galho e/ou cortou a ponta antes ou durante a utilização da mesma. Essas modificações foram categorizadas segundo os níveis descritos na Tabela 3.

Tabela 3 - Níveis de modificações das ferramentas de varetas.

Nível de modificação	Descrição
0	Nenhuma modificação na ferramenta.
1	A ferramenta foi destacada ou teve uma modificação (ponta cortada, ramos laterais retirados ou diminuição do diâmetro)
2	A ferramenta foi destacada e sofreu mais uma modificação. Ou foi pega já destacada, mas teve duas modificações.
3	A ferramenta foi destacada e sofreu mais duas modificações. Ou foi pega já destacada, mas teve três modificações.
4	A ferramenta foi destacada e sofreu mais três modificações.

As ferramentas de varetas observadas sendo utilizadas pelos indivíduos foram coletadas (quando foi possível sua identificação) para posterior caracterização física (dimensões/formato). As ferramentas de pedra foram coletadas durante o primeiro ano de observação (Set/2007-Out/2008), cobrindo assim um ciclo de estações. Estas foram identificadas pelo tipo de uso como:

- Ferramenta (“martelo”) para cavar (PCV)
- Ferramenta para cavar utilizadas como enxada, ou seja puxando a terra (PEN)
- Ferramenta (“martelo”) para quebrar ou esmagar alimento ou quebrar esconderijos de presas (PQB)
- Ferramentas para cortar, usando a borda fina da pedra (“machados”) (PMC)

- Ferramenta (“martelo”) para pulverizar seixos (PPS)
- Ferramentas de arremesso (PAM).

Estas ferramentas de pedra foram pesadas e mensuradas no Comprimento (maior medida), Largura Média (média das 3 medidas equidistantes da perpendicular do comprimento) e Espessura Média (média das 3 medidas equidistantes das perpendiculares às larguras) para subseqüentes comparações entre as diferentes categorias de ferramentas (Figura 5).

Figura 5 - Esquema da mensuração das dimensões das ferramentas de pedra.

Foram correlacionados os pesos e formatos das ferramentas líticas com o tipo de utilização das mesmas. Além disso comparamos os pesos das pedras utilizadas como ferramentas com os pesos típicos das pedras disponíveis no local (a amostragem dos

tamanhos/formatos não foi realizada porque o método para a mensuração dessas variáveis somente foi determinado após o encerramento da coleta de dados).

A amostragem das pedras disponíveis foi realizada através do sorteio de 50 pontos de coordenadas geográficas dentro da área de uso dos grupos estudados. Esses pontos eram então localizados com o uso do aparelho de GPS. Quando o ponto de amostragem era localizado, marcava-se uma área de 50cm de raio e todas as rochas soltas na superfície do solo entre 10g e 5000g de peso nessa área eram coletadas e medidas no local, e em seguida descartadas onde foram coletadas (Figura 6). Quando um ponto estava em um lugar inacessível, foi feita a amostragem no ponto mais próximo possível do local sorteado.

Figura 6 - (A) Local de uma das amostragens das pedras disponíveis no local de estudo. (B) As pedras recolhidas e pesadas do local. A faca possui 22,6cm de comprimento.

Para o acompanhamento da distribuição dos diversos tipos de uso de ferramentas no grupo, além da distribuição por indivíduos, foi analisada a distribuição dos episódios por sexo/idade. Foram utilizados os dados de frequência do uso de

ferramentas pelos indivíduos (ou, quando não foi possível a identificação dos indivíduos, pelas faixas etárias), coletados pelo método de Todas as Ocorrências. Como não foi possível realizar observações pelo método do “Animal Focal” (pelo tamanho do grupo e dificuldade de acompanhamento individual contínuo de todos os macacos) podemos ter alguns vieses decorrentes de diferenças na visibilidade de algumas categorias de sexo/idade; quando possível, controlamos esse fator pelo número de indivíduos de cada categoria. Apesar de não ser possível quantificar esse viés potencial, acreditamos que como o grupo possuía um número grande de indivíduos e uma relação macho/fêmea de adultos (PF = 0,93; BC = 1) e relação adultos/juvenis (PF = 1,68; BC = 1,4) não muito discrepante dos padrões conhecidos da espécie – relação M/F de adultos = 1,08 e adulto/juvenis = 1,77 (Fragaszy, Visalberghi & Fedigan, 2004) –, o viés que pode ter ocorrido seria diluído e não muito significativo.

Também foi utilizado o método de Varredura Instantânea - “scan sampling” - (Altmann, 1974) do grupo, a intervalos de 20 minutos, com duração mínima de 5 minutos e máxima de 15 minutos, para registrar os comportamentos dos indivíduos e sua localização espacial (estimativa da altura), com o intuito de medir a frequência que o grupo gasta em cada estrato da vegetação e a frequência de uso do solo. Quando o indivíduo estava num paredão rochoso este também foi registrado como estando fora do solo e registrada a altura aproximada. O solo foi definido como conjunto de materiais (minerais, orgânicos e água) não-consolidados, onde era possível aos animais cavar.

Foram registradas as durações dos períodos de acompanhamento do grupo pelos observadores (do início do contato visual com algum indivíduo do grupo até o último indivíduo estar fora de visão para os observadores), para o cálculo das taxas de ocorrência dos comportamentos.

2.4. Dados de oferta alimentar

Foram realizadas coletas mensais de invertebrados através de armadilhas pitfall para determinação da oferta alimentar natural durante o estudo. Utilizamos 130 armadilhas (área de coleta 78,54 cm², cada armadilha - Figura 7), com espaçamento de 30 a 40 metros entre elas, seguindo um transecto abrangendo as diferentes altitudes e tipos de vegetação da área de estudo, que foram agrupadas em três sub-áreas: Baixão (área aberta, abaixo da serra), Boqueirão (área entre dois paredões da serra, mais úmida) e Chapada (topo da serra, área aberta). Os invertebrados coletados foram secos, pesados e identificados pelo menos até Ordem.

Figura 7 - Armadilha *pitfall* utilizada para a coleta dos invertebrados durante o estudo. A área da abertura é de 78,54cm².

Também com o propósito de determinação da oferta alimentar, foi mensalmente coletado material vegetal, utilizando-se 130 coletores de 345 cm² de área de coleta cada, fixado a 1m de altura do solo (Figura 8). O material vegetal foi pesado e classificado como folha, flor ou fruto/semente. Os coletores foram instalados com uma distância de 30 a 40 metros entre eles, seguindo o mesmo transecto das armadilhas de invertebrados. As coleta de material biológico foi aprovada pelo ICMBio/IBAMA (Autorização 14825-1).

Figura 8 - Coletor de frutos e outros materiais vegetais utilizado durante o estudo. A área da abertura do coletor é de 345 cm².

2.5. Dados Meteorológicos

O índice pluviométrico, as temperaturas média, máxima e mínima, e a umidade do ar foram obtidos junto ao Instituto Nacional de Meteorologia (INMET), para a estação de São Raimundo Nonato (Figura 9). Infelizmente essa estação foi inaugurada em Março/2008, não dispondo de dados mais antigos. Utilizamos para o período anterior os dados da estação mais próxima, em São João do Piauí. Através desses dados definimos como as estações secas do período de estudo os intervalos agosto/2007-novembro/2007, maio/2008-outubro/2008, junho/2009-agosto/2009. As estações chuvosas foram definidas como os períodos dezembro/2007-abril/2008 e novembro/2008-maio/2009. O critério para definir o início das estações chuvosas foram os dias das primeiras chuvas no final da estação seca, confirmados também pelos índices pluviométricos. Isso foi feito dessa maneira pois o início das chuvas pode variar muito a cada ano na região. O final das estações chuvosas foi definido usando o índice pluviométrico para determinar quando as chuvas pararam.

Figura 9 - Dados meteorológicos - precipitação, temperaturas (média, máxima e mínima) e umidade relativa - das estações automatizadas do INMET em São Raimundo Nonato (mar/2008 a ago/2008) e São João do Piauí (ago/2007 a fev/2008).

2.6. Área de Uso

Durante todo o tempo de contato do pesquisador principal com os grupos da Pedra Furada e do Bocão foram marcados pontos no GPS a cada 30 minutos. O equipamento utilizado foi o Garmin GPSmap 60CSx. Esses dados foram utilizados para determinar as rotas, a velocidade de deslocamento e a área de uso dos grupos. As áreas de uso foram determinadas calculando-se a área dos pontos de cada grupo através dos métodos do Mínimo Polígono Convexo e do polígono ajustado, usando o programa Biota (versão 2.1a).

2.7. Análise dos Resultados

Para comparar a proporção de uso de ferramentas entre as faixas de sexo/idade (frequência de uso, tipos de ferramentas, técnicas envolvidas) usamos as Provas de Kruskal-Wallis (para n variáveis) e a de Mann-Whitney (para 2 variáveis). Para a comparação entre os sexos foi usada a Prova de Mann-Whitney. Para os dados paramétricos usamos o Teste t e para a comparação de médias, ANOVA.

A frequência de uso de ferramentas, os tipos de ferramentas utilizadas e as técnicas de forrageamento foram comparadas com a disponibilidade de alimento (dados das coletas de invertebrados e material vegetal) por Regressão Múltipla e testes de correlação de Pearson (paramétrico) e Spearman (não-paramétrico) e com os dados climáticos pelo Teste t , para determinar a correlação entre estas variáveis ambientais e a ocorrência dos comportamentos em questão.

A terrestrialidade dos grupos foi analisada através da frequência de uso do solo (N registros no solo/ N registros totais), usando os dados das varreduras (a definição de solo usada está na seção 2.3). Esses dados foram comparados com as taxas de uso de ferramentas com teste de correlação de Pearson.

Os dados referentes às dimensões das ferramentas foram utilizados para refinar a descrição dos tipos de ferramentas utilizados pelo grupo e para comparação com os outros grupos estudados, através do Teste t .

A lateralidade manual no uso das ferramentas foi analisada para os indivíduos com mais de 3 registros de uso de ferramentas. Foi usado um índice de lateralidade (N do uso da mão direita – N do uso da mão esquerda / N do uso da mão direita + N do uso da mão esquerda + N do uso das duas mãos alternadas), que varia de -1 (canhoto) a 1

(destro). Consideramos ambidestros ou com pouca preferência lateral os indivíduos com índice entre -0,33 e 0,33. Os casos de uso simultâneo das 2 mãos não foram incluídos nesse cálculo.

Também foram realizadas comparações dos resultados obtidos com o grupo PF com os anteriormente obtidos por Mannu e Ottoni (2009) com outros grupos do PNSC, através de análises para 2 amostras independentes, como a Prova de Mann-Whitney.

As análises estatísticas foram realizadas com os programas Excel 2010, GraphPad InStat 3.1a for Macintosh e SPSS (PASW) 18.

3. RESULTADOS

3.1. Acompanhamento dos Grupos

Durante o período de estudo (set/2007 a jul/2009) foram realizadas 3345,04h de atividade de campo, sendo que dois grupos de macacos-prego foram acompanhados regularmente: o grupo da área da Pedra Furada (Grupo PF) e o grupo do Bocão (Grupo BC). O grupo de estudo principal foi o PF, acompanhado durante todo o período, enquanto o grupo BC foi acompanhado de fev/2008 a fev/2009. O término do acompanhamento regular do grupo do BC foi devido à grande dificuldade de encontrar os grupos na época, tendo sido decidido que seria melhor focar os esforços de coleta dos últimos meses somente no grupo principal.

Outros dois grupos vizinhos, o grupo do Sítio do Meio (SM) e o grupo do Baixão das Mulheres (BM) foram acompanhados ocasionalmente quando o pesquisador estava em busca dos grupos PF e BC. Também ocorreram três encontros com grupos desconhecidos durante a pesquisa, mas estes duraram somente alguns minutos e não serão analisados. No total estivemos em contato com os grupos por 1753,06h, os tempos de contato por grupo estão apresentados na Tabela 4.

Tabela 4 - Tempo de contato com os grupos estudados.

Grupo	Contato (h)	Período da coleta
PF	1290,23	set/2007 – jul/2009
BC	426,36	fev/2008 – fev/2009 e oportunístico
SM	23,55	Oportunístico
BM	12,12	Oportunístico
TOTAL	1753,06	-

O trabalho de campo de foi interrompido de 10 de dezembro de 2007 até 31 de janeiro de 2008 em razão da quarentena (v. Material e Métodos).

3.1.1. Área de uso

As áreas de uso dos dois principais grupos em estudo foram calculadas e estão apresentadas na Tabela 5. Os valores de área estão subestimados, pois em vários locais não era possível acompanhar os grupos e, conseqüentemente, não eram marcados os pontos no GPS em algumas áreas limítrofes, principalmente nas chapadas. Quando realizados os ajustes da área para que não fossem incluídas as chapadas, a área de uso ficou bem menor. Com o método do Mínimo Polígono Convexo (MPC) a área de uso inclui também as chapadas, as quais, apesar de dificilmente conseguirmos acompanhar os grupos, eles poderiam usar, principalmente na época das chuvas. Apesar da diferença de tamanho da área, o deslocamento médio diário dos dois grupos foi praticamente idêntico.

Tabela 5 - Áreas de uso e deslocamento diário médio dos grupo PF e BC. Estimativas de área usando um polígono ajustado manualmente para excluir as chapadas e o método Mínimo Polígono Convexo (MPC), que inclui também essas áreas.

Grupo	Área de uso (ha) Polígono ajustado	Área de uso (ha) Método MPC	Deslocamento médio diário (km)
PF	333,15	460,06	1,424
BC	74,04	130,76	1,426

A área de uso dos dois grupos apresenta uma sobreposição (Figura 10), mas seus limites são bem distintos. Os locais onde houve mais avistamentos dos grupos vizinhos (SM e BM) estão indicados no mapa, mas não foram feitas marcações ou cálculos de áreas para esses grupos.

Figura 10 - Área de uso (ajustada) dos grupos PF (azul) e BC (verde), e indicação dos locais de avistamento dos outros grupos. (Fonte: Google Earth)

3.1.2. Varreduras

As análises das varreduras do grupo PF (n=8212) mostram que o tempo de uso do solo é muito alto, correspondendo a 43,6% do tempo de observação. A comparação entre período seco e chuvoso mostra que os indivíduos do grupo da PF usam estratos mais baixos durante a época seca (Mann-Whitney $U=3,041E^6$, $Z= -14,651$, $p<0,0001$).

Os dados de atividades do grupo da PF mostram que o grupo passa a maior parte do tempo nas atividades “forragear” (34%), “deslocamento” (16,9%) e “comer alimento provisionado” (14,1%). O uso de ferramentas ocorreu em somente 0,73% do tempo (Figura 11).

Figura 11 - Atividade do grupo PF. A classe “Forrageamento” inclui o “comer alimento provisionado”. A classe “Outros” inclui as categorias “deitado”, “parado” e “autocatação”. A tabela completa com todas as categorias e suas frequências estão no Apêndice A.

As varreduras do grupo BC (n=1146) mostram que o tempo de solo foi menor que o do outro grupo, 32,3%, mas mesmo assim, bem alto. Mas diferente do observado no grupo PF não houve diferença significativa no uso do solo em função das estações (Mann-Whitney U=154759, Z= -0,889, p<0,374).

Os dados de atividade são bem parecidos e mostram que o grupo BC também passa a maior parte do tempo de atividade “forragear” (32,6%), seguido de “deslocamento” (21,9%) e “comer alimento provisionado” (11,5%). O uso de ferramentas ocorreu em somente 0,78% do tempo (Figura 12).

Figura 12 - Atividade do grupo BC. A classe “Forrageamento” inclui o “comer alimento provisionado”. A classe “Outros” inclui as categorias “deitado”, “parado” e “autocatação”. A tabela completa com todas as categorias e suas frequências estão no Apêndice B.

3.2. Uso de ferramentas

O uso de ferramentas, apesar de ser uma parte pequena do orçamento diário dos grupos, foi bastante frequente em todos os grupos acompanhados. Foram registrados

3918 episódios de uso de ferramentas nos dois grupos, e a taxa geral de uso de ferramentas para os dois grupos acompanhados foi de 1,91 ep/h⁸.

Vários tipos de uso de ferramentas foram registrados durante o acompanhamento dos grupos, sendo essas ferramentas constituídas de dois materiais, rochas (pedras) ou galhos de plantas (varetas):

- **Ferramentas de pedras**
 - **Ferramenta de pedra para cavar (PCV)** - bater no solo com a pedra e depois tirar a terra solta com as mãos, para acessar raízes, tubérculos e aranhas.
 - **Ferramenta de pedra para quebrar, esmagar ou acessar alimento (PQB)** - usar pedra para quebrar sementes, esmagar alimentos duros, quebrar troncos ou esmagar pequenos animais.
 - **Pedras de arremesso em *display de cio*** - fêmeas em período proceptivo atiraram pequenas pedras nos machos aos quais estavam seguindo. Este comportamento, até onde sabemos, nunca foi observado em outros grupos.
 - **Ferramenta de pedra para pulverizar seixos** - o indivíduo bate uma pedra em outra, produzindo um pó que é lambido, esfregado no corpo e/ou cheirado.

⁸ Todas as taxas de uso de ferramentas foram calculadas somente com os dados do observador principal. Os dados dos assistentes de campo não foram incluídos nas taxas por apresentarem muitas inconsistências. As outras análises incluem todos os dados.

- **Ferramentas de galhos e varetas (VAR)**

- **Fabricação e uso de varetas para sondar** – uso da ferramenta para desentocar lagartos ou invertebrados e acessar mel/cera.
- **Lanças** – vareta usada para cutucar ou espetar outras espécies em episódios de ameaça.

O uso das ferramentas foi bastante distribuído entre indivíduos dos grupos (Figura 13) e, apesar de 48,57% dos episódios não terem o sujeito identificado (na maioria juvenis), os dados dos sujeitos identificados mostram uma distribuição bastante equitativa entre os gêneros (35 machos; 27 fêmeas – 56,45% e 43,55%). Apesar das três maiores frequências serem de machos, e as fêmeas apresentarem uma média menor, não houve diferença significativa entre essas médias (Teste t, $t=1,713$; $p=0,0918$). Não houve nenhuma predominância exagerada de indivíduos, o sujeito mais registrado correspondeu a somente 3,37% dos episódios.

Figura 13 - Frequência absoluta de uso de ferramentas para cada indivíduo dos grupos PF e BC. Barras azuis são machos e vermelhas são fêmeas. A tabela com as frequências está no Apêndice C.

3.2.1. Ferramentas para cavar

Foram registrados 1702 episódios de uso de ferramentas de pedra para cavar (Figura 14), sendo a taxa de ocorrência desse comportamento foi de 0,702 ep/h. Vários tipos de alimento eram buscados pelos macacos durante as escavações (Tabela 6). As escavações podiam ser iniciadas em um local já previamente escavado ou em um local aparentemente nunca explorado; no caso das raízes, era comum a exploração de locais previamente escavados (não só pelos macacos, mas também pelos catetos, que cavavam algumas das mesmas raízes que os macacos).

Figura 14 - Fêmea adulta (Canela) cava batata de farinha-seca (*Thiloa glaucocarpa*), com dois juvenis em contato, um deles observando a escavação.

Tabela 6 - Recursos alimentares buscados pelos macacos durante as escavações com ferramentas de pedra. N.I. – Não identificado

Recurso	Frequência (%)
Batata de farinha-seca (<i>Thiloa glaucocarpa</i>)	42,18
Aranha buraqueira	17,50
Raiz de louro (<i>Ocotea</i> sp)	13,27
Raiz N.I.	10,98
Invertebrado N.I.	1,17
Cupinzeiro	0,41
N.I.	14,45

As batatas de farinha-seca (*Thiloa glaucocarpa* – Fam. Combretaceae) foram o recurso mais buscado pelos macacos. As batatas dessa espécie (um órgão de armazenamento) podem chegar a até 10cm de comprimento (Figura 15). As raízes normais foram raras vezes consumidas, o objetivo aparente eram somente as batatas. Interessante notar que as folhas jovens dessa planta são tóxicas, contendo taninos e saponinas (Itakura, Habermehl & Mebs, 1987), sendo um problema para a pecuária. No entanto a raiz não aparenta ter grande toxicidade aos macacos (ou aos catetos que também a consomem), e, como toda a raiz de armazenamento, a batata de farinha-seca provavelmente é rica em carboidratos. O seu consumo, depois de escavada, requeria ainda que a camada externa dura e fibrosa fosse retirada, o que os macacos normalmente faziam com os dentes. No entanto também foram usadas pedras para esmagar a batata e assim permitir o seu consumo, principalmente quando a batata era muito grande (v. seção 3.2.8).

Figura 15 - Órgãos de armazenamento subterrâneo (batatas) de farinha-seca (*Thiloua glaucocarpa* - Fam. Combretaceae).

O outro recurso vegetal bastante usado foram as raízes da árvore louro (*Ocotea* sp - Fam. Lauraceae), que eram escavadas na base da árvore (Figura 16). Essas raízes possuem uma casca escura, que os macacos retiravam antes de consumir o centro da raiz, geralmente esfregando-a entre as mãos ou contra troncos ou rochas próximas.

Figura 16 - Raiz de louro (*Ocotea* sp – Fam. Lauracea). Notar a casca escura, que era retirada pelos macacos antes do consumo da raiz.

O segundo recurso mais escavado foram as aranhas buraqueiras (espécie não identificada). Essas aranhas constroem um túnel revestido de teia e na boca desse túnel é construído um tampão com teia e fragmentos soltos, ficando bem camuflado. Apesar de serem de difícil visualização, os macacos forrageavam no chão espalhando a serrapilheira e eventualmente encontravam um dos tampões e iniciavam a escavação daquele túnel (Figura 17). Geralmente após encontrar e comer uma aranha o sujeito abandonava o local.

Figura 17 - Túnel de aranha escavado pelos macacos-prego. (A) Local logo após a escavação. A pedra na foto foi usada como ferramenta. (B) Detalhe do túnel, com o revestimento de teia. (C) Aranha buraqueira.

Os recursos “não-identificados” geralmente correspondem a episódios em que o sujeito não adquiriu nada e que mesmo após inspeção do local (quando possível) pelo pesquisador não foi determinado com certeza o que havia sido escavado.

O sucesso no uso dessas ferramentas (aquisição e consumo do recurso buscado/número de vezes em que esse foi buscado) foi de 38,01% para todos os casos. No entanto, quando os dados são separados por faixa etária e pelo recurso, verificamos diferenças (Tabela 7).

Tabela 7 - Eficiência na aquisição de recursos com ferramentas para cavar. Somente os episódios em que foi possível a identificação do recurso estão contabilizados (n juvenil=628; n adulto/subadultos=613).

	Batata de farinha-seca	Raiz louro	Aranha	Total
Juvenil	28,83%	62,29%	33,06%	30,94%
Adulto+Subadultos	43,78%	73,11%	59,17%	49,27%

Os juvenis, quando analisados conjuntamente em todas as situações, obtêm menos sucesso nas escavações que os adultos, mas essa diferença não é muito significativa (Teste t com correção de Welch, $t=1,877$; $p=0,0932$). Os juvenis, apesar de muito parecidos com os adultos no sucesso em obter raiz de louro (Tabela 7), são piores na aquisição de batatas e aranhas, apesar do processo de escavação ser basicamente o mesmo. O que parece causar a diferença é o processo de identificar onde cavar. As raízes de louro são fáceis de encontrar e os locais já são em grande parte pré-escavados, sendo que os macacos retornam constantemente a alguns locais para cavar raízes de louro. Já as batatas de farinha-seca (Figura 18), apesar de também serem repetidamente escavadas em alguns locais, não estão presentes em todas as raízes da planta, o que dificulta sua localização. E a busca de aranhas requer que o indivíduo identifique a entrada de um túnel, um processo que deve demandar um grande período de prática

para ser dominado. Os juvenis constantemente cavavam em tuneis já escavados que, obviamente, não continham mais aranhas.

Houve muito mais episódios de uso de pedras de cavar por machos ($n=1135$ - 72,57%) do que por fêmeas ($n=429$ - 24,43%). E não houve diferença entre gêneros na taxa de sucesso da aquisição do recurso.

Figura 18 - Macho subadulto do grupo do BC (Willy) cavando com ferramenta de pedra.

De todos os episódios de escavação com pedras foram coletadas 703 pedras usadas como ferramentas, que foram medidas e cujas características médias estão apresentadas na Tabela 8.

Destas ferramentas, 25 foram usadas em episódios em que o indivíduo usou a pedra também para puxar a terra, além de pulverizar o solo; essas ferramentas foram denominadas de “enxadas” (v. abaixo). Por haver poucas “enxadas” para uma análise separada, e seus tamanhos e formas não diferirem significativamente das outras pedras

usadas na escavação, elas foram incluídas nas análises junto com todas as pedras de cavar.

Tabela 8 - Médias, medianas e modas das dimensões das pedras de cavar usadas pelos indivíduos dos grupos PF e BC (n=703).

	Média	Mediana	Moda
Peso médio (g)	126,10 (SD +/- 124,83)	87	110
Comprimento (cm)	6,22 (SD +/- 2,02)	5,8	5,1
Largura (cm)	3,97 (SD +/- 1,25)	3,77	3,9
Espessura (cm)	2,96 (SD +/- 1,03)	2,81	2,25

As comparações entre as dimensões das ferramentas de cavar entre os grupos PF e BC não resultaram em nenhuma diferença significativa (Teste Mann-Whitney).

Dos 726 episódios nos quais foi possível identificar o sexo dos indivíduos, 77,27% eram machos. Foi encontrada uma diferença significativa entre os gêneros no peso das ferramentas usadas (Tabela 9), sendo que os machos usaram ferramentas maiores e mais pesadas. Entretanto não houve diferença no peso das ferramentas quando comparados episódios em que houve sucesso ou não na escavação (Teste t, $t=-1,436$, $p=0,151$). Também não houve diferença no peso da ferramenta usada quando comparados os objetivos da escavação (ANOVA, $F=0,673$, $p=0,611$).

Tabela 9 - Comparação entre os tamanhos e peso das ferramentas de cavar entre gêneros. (n pedras usadas por machos=561; n pedras usadas por fêmeas=165)

	Sexo	Média	t-test
Peso	Macho	146,49 (SD +/- 148,93)	t = 3,21
	Fêmea	106,20 (SD +/- 114,22)	p = 0,001
Comprimento	Macho	6,66 (SD +/- 2,83)	t = 2,03
	Fêmea	6,12 (SD +/- 3,43)	p = 0,043
Largura	Macho	4,16 (SD +/- 1,28)	t = 2,74
	Fêmea	3,86 (SD +/- 1,11)	p = 0,006
Espessura	Macho	3,10 (SD +/- 1,10)	t = 2,79
	Fêmea	2,84 (SD +/- 0,91)	p = 0,005

Também houve diferença significativa no peso e tamanho das ferramentas usadas na comparação entre juvenis e adultos (Tabela 10), sendo que os adultos usaram ferramentas maiores e mais pesadas. Quando os subadultos são analisados separadamente dos adultos esses aparecem como os que usam ferramentas mais pesadas (ANOVA, $F=20,624$, $p<0,001$). Na análise de eficiência em obter os recursos, os adultos e subadultos foram mais eficientes (47,55% de sucesso) que os juvenis (32,46%), Kruskal-Wallis, $\chi^2=16,394$, $df=2$, $p<0,001$.

Tabela 10 - Comparação entre os tamanhos e peso das ferramentas de cavar entre faixas etárias (n juvenil=416; n adulto/subadultos=379).

	Faixa etária	Média	t-test
Peso	Juvenil	107,63 (SD +/- 102,25)	t = -5,63
	Adulto/subadulto	163,18 (SD +/- 170,23)	p < 0,001
Comprimento	Juvenil	6,20 (SD +/- 3,45)	t = -2,55
	Adulto/subadulto	6,74 (SD +/- 2,16)	p = 0,011
Largura	Juvenil	3,82 (SD +/- 1,16)	t = -5,67
	Adulto/subadulto	4,31 (SD +/- 1,28)	p < 0,001
Espessura	Juvenil	2,81 (SD +/- 0,90)	t = -5,57
	Adulto/subadulto	3,22 (SD +/- 1,15)	p < 0,001

Pedras como “enxadas”

Além de soltar o solo, algumas pedras de cavar eram usadas também para arrastar a terra removida, de modo semelhante a uma enxada. Dentre todos os 1702 episódios de escavação, conseguimos identificar 43 (2,52%) em que esse comportamento ocorreu (Tabela 11).

Tabela 11 - Frequência de uso de ferramentas de "enxada"

	Machos	Fêmeas	Juvenis	Adultos/subadultos
Frequência (N)	36	5	23	20

3.2.2. Ferramentas de quebrar/esmagar

Foram registrados 1581 episódios de uso de ferramentas para quebrar/esmagar. A taxa de ocorrência desse comportamento foi de 0,941 ep/h. Os macacos geralmente

usavam esses tipo de ferramenta para quebrar frutos e sementes encapsuladas para acessar seu interior comestível ou para esmagar alimentos duros e assim facilitar seu consumo. Nesse caso os macacos precisavam transportar e apoiar o recurso a ser quebrado em um substrato firme (doravante denominado “bigorna”) antes de golpear o mesmo com a pedra (Figura 19). Em outros casos o próprio objeto a ser quebrado era atingido diretamente pela pedra no próprio local, caso dos troncos, galhos e fendas de rocha. Algumas ferramentas foram usadas também para esmagar invertebrados e pequenos vertebrados, durante episódios de ameaça.

Figura 19 - Macho adulto (Torto) quebra fruto de grão-de-galo (*Cordia rufescens*) com ferramenta de pedra. Ele ajeita o fruto numa pedra usada como “bigorna”.

Os recursos que os macacos quebraram e esmagaram com pedras variaram muito (Tabela 12). O principal recurso buscado pelos macacos foram as castanhas de

caju (*Anacardium occidentale*). Durante a época de frutificação dos cajueiros (setembro-novembro) os macacos frequentemente exploravam as árvores para pegar o fruto (“castanha”, daqui para frente), sendo que muitas vezes o pseudofruto (o “fruto” do caju) era descartado, mesmo estando aparentemente maduro. A castanha (Figura 20) era consumida tanto “fresca” (ainda verde e pequena), quanto “seca” (amarronzada e grande). Mesmo com o líquido urticante presente nas castanhas frescas os macacos as consumiam, algumas vezes esmagando e lambendo o líquido junto com a semente esmagada. Durante o início da estação dos caju não era raro avistar alguns macacos com lábios avermelhados, possivelmente queimados pelo líquido cáustico das castanhas.

Figura 20 - Castanha (fruto) de caju. Esses dois espécimes já estão bem desenvolvidos. O corte longitudinal mostra as camadas da casca e a semente branca, que é consumida pelos macacos.

Tabela 12 - Recursos buscados pelos macacos durante o uso de pedras para quebrar/esmagar

Recurso	Frequência (N)	Frequência (%)
Castanha de caju (<i>Anacardium occidentale</i>)	854	53,98
Semente de maniçoba (<i>Manihot</i> sp)	189	11,95
Fruto de grão-de-galo (<i>Cordia rufescens</i>)	110	6,95
Tronco/galho	91	5,75
Semente N.I.	67	4,24
Fenda de rocha	58	3,67
Batata de farinha-seca (<i>Thiloa glaucocarpa</i>)	48	3,03
Caroço de manga (<i>Mangifera indica</i>)	24	1,52
Milho	19	1,20
Raiz N.I.	16	1,01
Cupinzeiro	13	0,82
Semente abóbora	9	0,57
Invertebrados	4	0,25
Outros	80	5,06

O segundo recurso encapsulado mais usado foram as sementes de maniçoba (*Manihot* sp). Apesar da sua alta frequência, seu uso foi bem concentrado em poucos dias, mas que contaram com muito consumo desta semente.

Outro recurso que merece destaque foram os frutos e sementes do arbusto grão-de-galo (*Cordia rufescens*). Esses arbustos eram explorados pelos macacos durante toda a frutificação, desde frutos verdes até os mais maduros (Figura 21). Um processo intrigante é que os macacos comiam esse fruto e, de depois de evacuar, coletavam as

sementes das fezes para quebrar e comer. Muitas vezes eles iam até a bigorna, defecavam e lá mesmo já quebravam as sementes.

Figura 21 - Fruto de grão-de-galo (*Cordia rufescens*).

Também houve uso das pedras para quebrar troncos ocos e galhos secos, quando os macacos tentavam capturar e comer larvas ou artrópodes adultos. As pedras também eram usadas para quebrar e alargar fendas de rocha (algumas vezes usadas sequencialmente com as ferramentas de sonda), nesse caso o recurso buscado eram geralmente pequenos lagartos escondidos nessas brechas.

Em cinco episódios, os macacos tentaram esmagar pequenos animais (escorpião, aranha caranguejeira, vespa gigante, cobra e sapo), mas só tiveram sucesso em matar o alvo no caso da vespa e do escorpião, apesar terem acertado a aranha caranguejeira também.

No estudo de Mannu e Ottoni (2009), o principal uso de pedras para quebra foi para abrir o fruto de Jatobá (*Hymenaea courbaril*), mas, até onde sabemos, não existem indivíduos dessa espécie de árvore na área de uso dos grupos aqui estudados.

O sucesso no uso dessas ferramentas (aquisição e consumo do recurso /número de vezes em que esse foi buscado) foi de 70,8% no total. No entanto, quando separados por faixa etária e pelos principais recursos usados, verificamos uma diferença nas taxas de sucesso (Tabela 13).

Tabela 13 - Eficiência (taxa de episódios bem-sucedidos) na aquisição de recursos com as pedras “martelo” (n episódios juvenil=550; n episódios adultos/subadultos=751).

	Castanha de caju	Maniçoba	Grão-de-galo	Troncos	Fendas na rocha
Juvenil	66,09%	93,61%	83,60%	33,33%	5,00%
Adulto+Subadultos	76,84%	100%	91,89%	16,75%	5,55%
TOTAL	74,40%	98,41%	85,45%	26,66%	5,17%

Notamos que os animais têm uma grande taxa de sucesso na quebra de sementes e frutos, ao contrário do que ocorre na quebra de troncos e alargamento de fendas. Essa diferença pode ser explicada pela dificuldade em identificar o local a ser quebrado no caso dos troncos e fendas. Como a finalidade, neste caso, é a de buscar animais (geralmente artrópodes), é necessário identificar onde o animal está escondido ou possíveis locais que o possam conter, o que pode ser difícil e gerar menos sucesso, mesmo que o local seja adequadamente quebrado.

Na comparação entre as classes etárias notamos que os adultos e subadultos são geralmente um pouco mais bem sucedidos na aquisição dos recursos. No caso da exploração das fendas na rocha, notamos que os adultos e os juvenis tinham sucesso praticamente igual, mas no caso dos troncos, a taxa de sucesso dos juvenis foi o dobro daquela dos adultos.

Não houve diferença entre as taxas de sucesso de machos e fêmeas nas quebras. Esse resultado contrasta com aquele relatado por Fragaszy et al. (2004) e Visalberghi et al. (2007) para os grupos de *S. libidinosus* da Boa Vista (450km do PNSC), numa área de Cerrado, no qual os machos quebram cocos com mais eficiência. Os cocos geralmente quebrados por aquele grupo (provenientes da palmeira *Attalea* sp) são muito mais duros que os frutos consumidos pelos grupos do PNSC, assim como as pedras usadas como ferramentas são bem mais pesadas (média de 1096g). Esse grande peso da ferramenta necessário para quebrar o fruto pode fazer com que as fêmeas (que são, em média, menores que os machos) sejam menos eficientes na quebra de frutos muito duros. Isso é ainda mais evidente quando somente os episódios envolvendo os frutos menos resistentes foram analisados, já que nessa situação a diferença entre os sexos desapareceu (Visalberghi et al.). Essa diferença no peso das ferramentas para quebrar diferentes cocos e sementes também foi relatada por Ferreira, Emidio e Jerusalinsky, (2010) para grupos de *C. flavius*. Eles encontraram uma correlação entre a resistência dos frutos e sementes presentes nos sítios de quebra e as ferramentas do local, sendo as ferramentas mais pesadas associadas com os frutos mais resistentes.

Foram coletadas 301 ferramentas de pedra para quebrar ou esmagar (Figura 22). As dimensões e pesos das ferramentas estão apresentados na Tabela 14. Algumas ferramentas foram usadas mais de uma vez pelo mesmo sujeito ou por sujeitos diferentes; os dados se referem aos grupos PF e BC, agrupados. Esse agrupamento foi feito pois foram coletadas somente 39 ferramentas no grupo BC, contra 292 do grupo PF. Quando comparadas, as médias dos pesos são diferentes entre os dois grupos (PF=225,39g / BC=127,71 – Mann-Whitney, U=4205; p=0,0087).

Tabela 14 - Dimensões das pedras usadas para quebra pelos macacos dos grupos PF e BC.

Total (n=301)			PF (n=262)		BC (n=39)	
	Média	Mediana	Média	Mediana	Média	Mediana
Peso (g)	213,85 SD +/-220,11	140	225,39 SD +/-230,24	155	127,71 SD +/-79,25	110
Comprim. (cm)	7,39 SD +/- 2,75	6,8	7,54 SD +/- 2,83	6,9	6,24 SD +/- 1,71	5,95
Largura (cm)	4,71 SD +/- 1,64	4,4	4,79 SD +/- 1,68	4,45	4,13 SD +/- 1,10	3,88
Espess. (cm)	3,49 SD +/- 1,07	3,33	3,55 SD +/- 1,10	3,36	3,04 SD +/- 0,74	2,96

Figura 22 - Fêmea adulta (Canela) esmaga uma batata de farinha-seca (*Thiloo glaucocarpa*) com ferramenta de pedra.

Do total de 330 episódios em que as ferramentas de quebra usadas foram coletadas, 88,72% (291) dos episódios terminaram em sucesso na quebra do alimento em questão e 73,78% (242) terminaram na ingestão de alimento. 56,7% dos episódios foram realizados por juvenis e 43,3% por adultos e subadultos. Foram encontradas diferenças significativas no peso e tamanho das ferramentas usadas entre juvenis e adultos (Tabela 15), sendo que os adultos usaram ferramentas maiores e mais pesadas.

Tabela 15 - Comparação dos tamanhos e pesos das ferramentas de pedra entre as faixas etárias. (n juvenil=208; n adulto/subadulto=167)

	Faixa etária	Média	Teste t
Peso	Juvenil	201,35 (SD +/- 234,59)	t = -2,10
	Adulto/subadulto	262,99 (SD +/- 333,56)	p = 0,036
Comprimento	Juvenil	7,10 (SD +/- 2,72)	t = -2,25
	Adulto/subadulto	7,74 (SD +/- 2,69)	p = 0,025
Largura	Juvenil	4,47 (SD +/- 1,56)	t = -3,03
	Adulto/subadulto	4,98 (SD +/- 1,70)	p = 0,003
Espessura	Juvenil	3,39 (SD +/- 1,13)	t = -1,61
	Adulto/subadulto	3,58 (SD +/- 1,07)	p = 0,107

Dos 331 episódios de uso de pedra “martelo” para quebra nos quais foi possível identificar o sexo do indivíduo, 192 (69%) foram executados por machos. Isso era esperado pela evidência de diferenças entre gênero na frequência de uso de ferramentas de quebra. Em outros grupos estudados, tanto selvagens (Fragaszy et al., 2004; Mannu & Ottoni, 2009) quanto em semi-liberdade (Ottoni & Mannu, 2001), os machos usavam

ferramentas de quebra com mais frequência que as fêmeas. No entanto, não houve, aqui, diferença significativa no peso das ferramentas usadas por machos e fêmeas (Tabela 16).

Tabela 16 - Comparação dos tamanhos e pesos das ferramentas de quebra entre os sexos (n machos=192; n fêmeas=139).

	Sexo	Média	Teste t
Peso	Macho	255,73 (SD +/- 325,05)	t = 1,49
	Fêmea	201,63 (SD +/- 226,53)	p = 0,136
Comprimento	Macho	7,53 (SD +/- 2,84)	t = 0,47
	Fêmea	7,37 (SD +/- 2,83)	p = 0,638
Largura	Macho	4,79 (SD +/- 1,76)	t = 0,72
	Fêmea	4,64 (SD +/- 1,59)	p = 0,472
Espessura	Macho	3,54 (SD +/- 1,15)	t = 0,99
	Fêmea	3,40 (SD +/- 1,09)	p = 0,319

Pedras como “machados”

Em 5 episódios nos quais foram usadas pedras para quebrar, a ferramenta possuía uma borda bem fina - usada para bater na castanha de caju ou batata de farinha-seca, e pareceu ser usada mais como um “machado” para cortar o recurso. Esse uso de pedras “machado” também foi descrito por Mannu e Ottoni (2009), que observaram pedras serem usadas para cortar cactos. Apesar de termos observado esmagamento de cactos, em nenhum dos episódios as ferramentas entraram na categoria “machado”.

Como foram poucos episódios em que o uso de ferramentas “machado” ocorreu, nunca tivemos certeza de que esta forma de uso da ferramenta era proposital ou

somente decorrência fortuita do uso de alguma ferramenta de quebra que casualmente possuía uma borda mais fina. Em razão disso essas ferramentas foram analisadas juntamente com as ferramentas de quebrar/esmagar “normais”.

3.2.3. Pulverização de quartzo

Um comportamento até o momento único nos grupos do PNSC é a pulverização de pedras de quartzo. Esse comportamento ocorreu principalmente nos conglomerados (arenito sedimentar com seixos de quartzo incrustados) dos paredões da serra e consistia em bater com uma pedra grande em um seixo incrustado na rocha de arenito até esse se soltar ou esfarelar (Figura 23). Esse pó de quartzo era então cheirado, lambido e/ou esfregado no corpo. Esse comportamento também foi observado por Mannu e Ottoni (2009) em outros grupos do PNSC.

Figura 23 - Juvenil pulverizando quartzo no conglomerado de um paredão rochoso.

Registramos 96 episódios de pulverização de seixos, sendo exatamente metade pelo grupo PF e metade pelo grupo BC (Tabela 17). O peso médio das ferramentas usadas foi 635g (SD +/- 589,3). Desses, somente em 15 episódios houve esfregação com o pó de pedra, mas em 46 episódios o indivíduo cheirou e em 12, lambeu o pó resultante do esfarelamento do quartzo. Em 39 episódios não houve nenhum comportamento dirigido ao local da batida. Até o momento não sabemos que substância pode haver no pó que deflagraria o comportamento de se esfregar ou cheirar o pó da pedra. Uma explicação seria busca por algum mineral, como cloreto de sódio. No entanto, testes preliminares feitos por M. Mannu (Andrade, com. pessoal), não identificaram nenhuma substância biologicamente ativa no pó de quartzo. Uma hipótese alternativa seria a de que os macacos estariam esmagando e pulverizando os líquens presentes nas pedras. Nos macacos dos gêneros *Cebus* e *Sapajus* é comum a esfregação de plantas e animais que liberam cheiros fortes (limão, pimenta, cebola, formigas) em sua pelagem (Alfaro et al., in press; Baker, 1996; Valderrama, Robinson, Attygalle, & Eisner, 2000; DeJoseph, Taylor, Baker, & Aregullin, 2002; Weldon, 2004). Vários artrópodes que são esfregados podem liberar substâncias com efeitos biológicos, como os milípedes esfregados pelos *C. capucinus* da Costa Rica, que liberam uma benzoquinona que tem efeito repelente de pernilongos (Weldon, Aldrich, Klun, Oliver, & Debboun, 2003), ou o ácido fórmico das formigas esfregadas pelos macacos-prego do Parque Ecológico do Tietê, que possuem efeito repelente de carrapatos (Falótico et al., 2007; Verderane et al., 2007). Alguns líquens possuem substâncias biologicamente ativas (Huneck, 1999), que poderiam ser buscadas pelos macacos do PNSC. Registramos 4 episódios em que os macacos se esfregavam em líquens diretamente nas rochas (sem uso de ferramentas). Entretanto nenhum líquen foi coletado, identificado ou analisado para testar essa hipótese.

Tabela 17 - Frequência do uso de pedras para pulverizar seixos de quartzo

	Juvenil	Adulto + subadulto	Macho	Fêmea
PF	30	18	28	1
BC	22	26	32	2

Nos casos em que houve as batidas, mas não ocorreu nenhum comportamento dirigido ao pó, só podemos supor que ou não houve pulverização do quartzo, ou os macacos estavam, nesses casos, procurando outra coisa, como algo entre as pedras ou mesmo fazendo um *display* de ameaça não identificado (tomamos cuidado para tentar não considerar *displays* de ameaça como pulverização de pedra, mas esse comportamento ocorreu na maior parte das vezes no alto dos paredões, o que dificultava sua visualização).

3.2.4. Pedras de arremesso em display sexual

Arremessos direcionados de objetos nunca foram observados em macacos-prego em vida livre, mas em situações de laboratório eles podem espontaneamente arremessar comida para outros recintos onde estão macacos que não receberam alimento (Westergaard, Kuhn, Babitz, & Suomi, 1998). Em outra situação experimental os macacos foram treinados a arremessar objetos com fios amarrados e usar essa ferramenta para recuperar alimentos (Evans & Westergaard, 2004). Chimpanzés também arremessam objetos direcionados em diversas populações selvagens e em laboratório (Gruber, Clay, & Zuberbühler, 2010).

Durante o acompanhamento do grupo PF foi registrado o comportamento de arremesso de pequenas pedras em direção ao macho seguido pelas fêmeas durante o período proceptivo (cio). Durante o período de exibição de comportamento proceptivo das fêmeas de macaco-prego, estas seguem um macho (geralmente o macho alfa do grupo) e apresentam *displays* que incluem expressões faciais, toques, esfregação do próprio corpo, chacoalhar de galhos e toque-e-fuga, quando a fêmea toca ou puxa alguma parte do macho e se afasta correndo (Carosi & Visalberghi, 2002). Algumas fêmeas do grupo PF incluíram nos seus *displays* o arremesso de pedras.

Esse comportamento de arremesso de pedras foi visto durante 5 períodos proceptivos de 3 fêmeas do grupo PF (Tabela 18). Durante a coleta nós registramos 46 períodos proceptivos (36 grupo PF e 10 grupo BC) de 17 fêmeas distintas (13 do grupo PF e 4 do grupo BC).

Tabela 18 - Fêmeas que arremessaram pedras nos machos.

	Períodos proceptivos observados	Períodos proceptivos com arremessos	Arremessos	Acerto
Pedrita	2	2	32	6
Benne	1	1	8	0
Ninfa	2	1*	2	2

* Somente no 2º período proceptivo de Ninfa é que foram registrados arremessos.

Todos os episódios ocorreram no solo e as pedras eram arremessadas com uma mão. Geralmente as fêmeas davam uma curta corrida e arremessavam a pedra em direção ao macho. Dos 42 arremessos somente oito acertaram o alvo, mas grande parte caía bem próximo aos machos (distância não medida).

Foram coletadas oito das ferramentas arremessadas por Pedrita e Ninfa e elas eram bem pequenas, se comparadas com as outras ferramentas de pedra, com peso médio de 52,06g (SD +/- 27,19). Em uma ocasião Pedrita também arremessou uma grossa casca de árvore em direção ao Bochechudo. E no último episódio da fêmea Ninfa, ela também usou uma vareta para cutucar o macho que ela seguia (Torto).

Apesar de no início ter sido considerado um comportamento idiossincrático de Pedrita, o registro de mais 2 fêmeas do mesmo grupo realizando o mesmo comportamento em vários períodos proceptivos nos leva a pensar que esse comportamento talvez seja relativamente comum nesse grupo, apesar de pouco observado, uma vez que o período proceptivo dura somente 3-4 dias e quando a fêmea engravida ela não apresenta esse comportamento por vários meses (do início da gravidez até os primeiros meses de cuidado com o novo filhote). Outra possibilidade seria que o comportamento é uma inovação relativamente recente, que ainda está se difundindo, e por isso presente em poucos indivíduos. No gráfico de linhas acumuladas (Figura 24) é possível observar, apesar dos poucos episódios, que houve um aumento na ocorrência do comportamento no início do acompanhamento e um pequeno aumento no final, quando Ninfa apresenta o comportamento no seu segundo período observado. Como não observamos outros períodos proceptivos de Benne não sabemos se o comportamento se repetiu no seu caso. No entanto, o gráfico é coerente com o início da difusão de um comportamento, primeiro somente alguns indivíduos apresentam o comportamento e depois outros começam a apresentar também.

Figura 24 - Gráfico de curvas acumuladas dos episódios de arremessos.

3.2.5. Comparação: ferramentas de pedra

Os dois mais frequente tipos de ferramentas usadas foram as pedras para cavar e para quebrar/esmagar. Comparando esses dois tipos de ferramentas quanto aos pesos encontramos uma diferença significativa entre eles, mostrando que as ferramentas de quebra são mais pesadas (Mann-Whitney, $U=81862$, $p<0,0001$). Esse resultado era esperado, pois quebrar com eficiência frutos duros, sementes, troncos e fendas de pedra requer ferramentas mais pesadas do que o necessário para deslocar o solo durante a escavação. Entretanto, na análise dos formatos das ferramentas líticas, não foram encontradas diferenças significativas entre as razões Comprimento/Largura ($U=123831$; $p=0,902$), Comprimento/Espessura ($U=121739$; $p=0,573$) e Largura/Espessura ($U=122325$; $p=0,660$). Apesar das diferenças no peso e tamanho, os formatos destas pedras são, grosso modo, parecidos.

Quando realizamos as análises para comparar o formato das ferramentas com o objetivo para os quais estavam sendo usadas, não encontramos diferenças significativas. Entretanto, quando separamos as ferramentas de cavar em “martelos” e “enxadas” encontramos diferenças significativas entre esses tipos nas razões C/L (Mann-Whitney; $U=9343$; $p=0,054$) e C/E (MW; $U=9136$; $p=0,037$). Isso significa que as “enxadas” eram mais oblongas e mais finas que os “martelos” de cavar, o que sugere que os macacos escolhiam certos formatos de pedras (longas e finas) para usar como “enxada” ou então percebiam que a pedra já obtida tinha boas características para esse tipo de escavação e então a usavam desse modo.

3.2.6. Ferramentas de vareta

Registramos 491 episódios de uso de varetas como ferramentas, com uma taxa de 0,269 ep/h (grupos BC e PF). As varetas foram usadas principalmente para forrageamento, como sondas para desentocar presas de seus esconderijos (lagartos, mamangavas, aranhas) ou para pegar mel de ninhos de vespas (Tabela 19). Uma pequena parte das varetas foi usada como “lanças”, em contexto de ameaça.

Tabela 19 - Frequências de uso das varetas de acordo com o tipo e alvo.

Tipo	Alvos	Frequência (N)	Frequência (%)
Sondas	Fendas de rocha (lagartos)	191	38,90
	Troncos	181	36,86
	Mamangavas	85	17,31
	Vespas	3	0,61
	Cupinzeiros	11	2,24
	Aranhas	5	1,02
	Outros	6	1,22
Lanças	Sapos, cobras, aranhas, pequenos mamíferos	11	2,24

3.2.6.1. Ferramentas de sonda

As sondas (Figura 25) foram o principal tipo de ferramenta de varetas usado. Elas eram usadas principalmente para desentocar presas ocultas de dentro de esconderijos. Em fendas do paredão rochoso eram desentocados lagartos (várias espécies, mas frequentemente *Tapinurus* sp) e de troncos, eram expulsas mamangavas (*Xylocopa* sp) - ou a sonda era usada para extrair mel e cera de vespairos, que eram então lambidos da vareta. Poucas varetas foram utilizadas no solo, mas entre esses casos estavam a sondagem de vespairos subterrâneos, construídos em cupinzeiros abandonados e a sondagem de buracos de aranha. Em muitos episódios não conseguimos identificar o recurso buscado pelo indivíduo e, nesses casos, só registramos o local em que a ferramenta foi utilizada, como no caso dos troncos.

Figura 25 - Macho adulto usando sonda em galho de árvore.

Após identificar um local, os macacos pegavam uma vareta solta ou fabricavam uma. As varetas podiam ser utilizadas sem nenhuma modificação, pegas do chão já soltas ou modificadas por outro macaco. As modificações foram categorizadas do nível 0 até nível 4 (v. Material e Métodos). As frequências de modificações por faixas etárias estão mostradas na Tabela 20.

Tabela 20 - Frequência por faixa etária do uso das sondas pelo nível de modificação.

	0 mod.	1 mod.	2 mod.	3 mod.	4 mod.
Juvenil	129 (37,61%)	86 (25,07%)	105 (30,61%)	22 (6,41%)	1 (0,30%)
Adulto + subadulto	51 (35,74%)	41 (27,41%)	44 (30,58%)	9 (5,70%)	1 (0,68%)
Total	180	127	149	31	2

Após adquirir ou produzir a ferramenta, o macaco a levava até o local de uso e, utilizando as duas mãos e algumas vezes a boca, introduzia a vareta no local e fazia movimentos de vai-e-vem com a vareta. No caso de presas móveis, se estas fossem expulsas os macacos ainda precisavam ser rápidos para capturá-las antes de sua fuga. No caso de mel ou cera, a vareta era lambida e reutilizada. Muitos macacos usaram várias sondas nos mesmos locais e algumas varetas eram modificadas conforme iam sendo usadas.

O comprimento médio das varetas recolhidas foi de 27,94cm (SD +/- 17,97; Mediana = 23,3cm; moda = 16cm).

A diferença de gênero foi marcante no uso das ferramentas de sonda, com quase todos os episódios sendo realizados por machos (96,98%) e somente 13 episódios (3,02%) por fêmeas, sendo que esses episódios foram registrados somente para fêmeas juvenis. Nenhuma fêmea adulta foi registrada usando varetas como sonda (ouve somente um episódio da Ninfa usando uma vareta para cutucar um macho durante exibição de comportamento proceptivo, o que não a classifica como sonda).

Apesar dos juvenis terem usado ferramentas muito mais frequentemente que os adultos, eles não foram tão bem sucedidos na aquisição dos recursos. Enquanto os adultos tiveram sucesso em 19,73% dos episódios, os juvenis só tiveram sucesso em 3,5% destes. Separando essa análise pelo alvo da sonda (somente foi possível separar para mamangava, fenda na rocha e tronco) verificamos que os adultos também obtém pouco sucesso com as sondagens nas fendas de rocha, mas são bem mais eficientes que os juvenis no uso das sondas para mamangava e em troncos de árvores (Tabela 21).

Tabela 21 - Eficiência na aquisição de recursos com sondas de vareta, separado pela faixa etária.

	Tronco	Fenda de rocha	Mamangava
Juvenil	5% (n=140)	2,01% (n=149)	2,7% (n=37)
Adulto + subadulto	25% (n=40)	7,31% (n=41)	20,83% (n=48)

Apesar de aparentemente usarem as varetas de modo adequado, os juvenis parecem não saber onde usar a ferramenta e por isso não obtém tanto sucesso. Obviamente pode haver uma manipulação fina no uso da ferramenta que não foi notada, como ângulos de sondagem ou movimento da ferramenta que permita um maior sucesso, mas não parece ser o caso. Analisando somente o número de modificações, não foram encontradas diferenças nesse número em função da faixa etária, o que indica que mesmo os juvenis modificam as ferramentas de modo adequado.

3.2.6.2. Lanças

Registramos 11 episódios nos quais os macacos usaram varetas como lanças, para cutucar um alvo que ameaçavam (Tabela 22).

Tabela 22 - Episódios de uso de vareta como lanças. Os episódios sem o tamanho da vareta foram aqueles em que não foi possível coletar a ferramenta usada. (NI = Não identificado)

	Lanças	Alvo	Modificações	Tamanho	Grupo
Juvenil macho	2	Jararaca (dentro de uma toca)	0;2	-	PF
Subadulto (Apolo)	1	Sapo (jia)	0	70,5 cm	PF
Juvenil	1	Sapo (jia)	1	27 cm	PF
Juvenil macho	1	Aranha caranguejeira	0	-	PF
Subadulto	1	Jiboia	0	47,1 cm	PF
Subadulto (Porthos)	4	Mamífero NI	0;0;1;2	-	BC
Juvenil	1	NI	0	-	PF

As lanças foram usadas sempre em contexto de ameaça, onde havia vários indivíduos ameaçando o alvo antes. As únicas exceções foram as ameaças a sapos, que foram feitas por um só macaco. Os sapos também foram diferentes no sentido que não são animais que podem machucar ou preda os macacos como os outros alvos, e as “ameaças” eram mais amenas, um tipo de assédio, misto de curiosidade e medo, talvez causado por seu tamanho avantajado.

Com exceção do episódio da jiboia, todas as lanças fizeram algum contato com o alvo, entretanto nenhum dos episódios terminou em morte ou dano aparente. Os alvos, todavia, recuaram ou se afastaram.

Notamos que o tamanho médio das lanças (48,2cm, SD +/- 21,77) foi maior que o das sondas (Mann-Whitney; U=88,5; p=0,047). O tamanho maior comparado com as sondas pode ser explicado pela necessidade de se manter afastado de um animal

potencialmente perigoso durante uma ameaça, diferente de uma sonda que está sendo usada para busca de alimento.

No caso das varetas usadas como lanças, somente identificamos machos usando esse tipo de ferramenta.

3.2.7. Transporte das ferramentas

O transporte de ferramentas antes de seu uso (distância de no mínimo 50cm até o local de uso da ferramenta) ocorreu com todos os tipos de ferramentas. A Tabela 23 mostra a frequência de episódios em que ocorreu transporte (distância estimada durante o registro). Como em vários registros não vimos o início do uso da ferramenta, esse número de transportes é bem subestimado. Somente no caso das varetas esse dado foi registrado, em 220 dos 491 episódios vimos o início do uso da ferramenta.

Tabela 23 - Transporte de ferramentas por tipo. As distâncias foram estimadas pelos observadores durante o registro dos episódios. Os cálculos foram feitos somente com os episódios em que ocorrem transportes.

	Episódios com transporte observado	Distância média de transporte	Desvio padrão	Mediana	Máxima distância de transporte
Pedra de cavar	67	1,96m	2,167	1	15m
Pedra de quebrar	217	3,14m	3,097	2	20m
Varetas	166	2,47m	2,393	1,5	15m

As ferramentas mais transportadas foram as varetas (74,45% dos episódios observados desde o início), que eram frequentemente destacadas de árvores próximas antes do seu uso. Apesar disso o transporte foi de curta distância, o máximo registrado foi um transporte de 15m. As pedras de cavar foram as menos transportadas, sendo na maioria das vezes utilizadas pedras do próprio local da escavação. Os transportes mais longos ocorreram com as ferramentas de quebra, o que era esperado, uma vez que normalmente os macacos asseguram o recurso e depois pegam a ferramenta, transportando tudo para uma bigorna que pode estar distante (Falótico, 2006). Além disso, no caso das sondas, o alvo pode ser móvel (lagarto ou invertebrado) e por isso fugir caso o macaco se afaste muito do local.

3.2.8. Uso sequencial e múltiplo de ferramentas

Além do uso de somente uma ferramenta para uma finalidade (uso simples), registramos também usos de mais de uma ferramenta para alcançar um objetivo. Quando eram usadas duas ou mais ferramentas de funções diferentes (cavar x quebrar, quebrar x sonda), mas para atingir um mesmo objetivo, denominamos o episódio **sequencial**. Caso a mesma ferramenta fosse usada para funções diferentes dentro do mesmo episódio, denominados o episódio **múltiplo**.

O uso sequencial de ferramentas foi de três tipos, (1) o uso de pedra de quebra e vareta para alcançar uma presa dentro de fenda de rocha ou tronco, (2) o uso de pedra de cavar e vareta para desentocar aranhas e outros artrópodes e (3) uso de pedra de cavar e pedra de esmagar, para processar batatas de farinha-seca ou raiz de louro (Tabela 24).

Tabela 24 - Frequência de uso sequencial de ferramentas nos grupos acompanhados, PF e BC.

	Frequência (N)	Frequência (%)	Sucesso (%)
Pedra de quebrar + Vareta	23 (15 juvenis / 8 adultos e subadultos)	57,5	13,04
Pedra de cavar + Vareta	5 (3 juvenis / 2 subadultos)	12,5	40
Pedra de cavar + Pedra de quebrar	12 (8 juvenis / 4 subadultos)	30	91,66

Todos os sujeitos desses episódios sequenciais que tiveram o sexo identificado eram machos.

A ordem do uso das ferramentas variou para o primeiro tipo de uso sequencial apresentado (PQB+VAR), sendo uma pedra a ferramenta inicial em cerca de metade dos casos (12) e uma vareta, a ferramenta inicial nos outros casos (11). Foram usadas na maior parte das vezes 2 ou 3 ferramentas em cada sequência, sendo o máximo registrado o uso de 6 pedras de quebra e 3 varetas diferentes no mesmo episódio (Tabela 25). Em quatro episódios houve uso intercalado de pedras e varetas.

Tabela 25 - Número de elementos (ferramentas) diferentes em cada episódio sequencial.

Número de ferramentas na sequência	PQB+VAR	PCV+VAR	PCV+PQB
2	13	3	11
3	7	2	1
4	1	0	0
5	1	0	0
6	0	0	0
7	0	0	0
8	0	0	0
9	1	0	0

Nos outros dois tipos de uso sequencial a ordem foi sempre a mesma. No caso do uso de PCV+VAR os episódios se iniciaram com o uso da pedra de cavar e depois foram usadas as varetas para sondar e tirar aranhas de suas tocas.

Já no caso de PCV+PQB os episódios sempre se iniciaram com as pedras de cavar. Depois de arrancar a raiz ou batata, essa era transportada e esmagada com uma ferramenta de quebra.

O uso **múltiplo** (mesma ferramenta usada para duas funções diferentes em um mesmo episódio) foi registrado em 14 episódios - e também nesse caso só foram registrados machos usando as ferramentas. As ferramentas foram sempre de pedra e eram usadas tanto para cavar como para quebrar. Em sete desses episódios a pedra foi primeiro usada para cavar e depois para esmagar o recurso escavado (batata de farinha seca e raiz de louro). Na outra metade dos episódios, uma ferramenta de pedra foi usada

pelo indivíduo para cavar um recurso e logo depois quebrar outro diferente, ou vice versa.

A ausência de fêmeas nesses registros é intrigante, pois apesar delas quase não usarem varetas, não há diferença no uso das pedras como ferramentas. Talvez por sua raridade e pelas fêmeas usarem menos ferramentas não tenhamos registrado nenhuma fêmea exibindo uso sequencial ou múltiplo de ferramentas.

3.2.9. Outros tipos de ferramenta

Outros casos de uso de ferramentas que não se encaixam em nenhuma das categorias anteriores e ocorreram poucas vezes:

- Juvenil macho usa folha para embrulhar uma lagarta, possivelmente para tirar os pelos urticantes, e depois esmaga a lagarta com uma pedra antes de come-la. O comportamento foi repetido em seguida com outra lagarta. Esse comportamento é bem peculiar, pois envolve outro material (folhas) usado como ferramenta - e é parecido com o "*leaf mop*" descrito para chimpanzés, no qual eles usam folhas para capturar insetos (Nishida, 1973).
- Adulto macho (Bochechudo) usa uma vareta para coçar a cabeça e depois fica 40s pressionando a vareta na testa (finalidade desconhecida).
- Juvenil macho estava numa sessão de catação com um macho adulto (Bochechudo) e usa uma vareta para, aparentemente, coçá-lo.

- Macho adulto (Caveira) usa um galho com ramos terminais ainda com folhas (“espanador”) para espantar/derrubar abelhas que estavam enxameando numa árvore. Ele capturou algumas abelhas que caíram no chão e comeu.
- Fêmea adulta (Ninfa) usa uma vareta para cutucar o macho seguido durante *display* de cio.

3.2.10. Lateralidade no uso das ferramentas

Durante a coleta de dados foram registradas, quando possível, as mãos usadas para manipular as ferramentas em cada episódio. Analisamos os casos individuais com mais de três episódios registrados e calculamos um índice de lateralidade (uso mão direita – uso da mão esquerda / uso mão direita + uso da mão esquerda + N do uso das duas mãos alternadas) para cada indivíduo. Os casos de uso simultâneo das 2 mãos não foram incluídos nos cálculos.

3.2.10.1. Lateralidade ferramentas de pedra para cavar

O índice de lateralidade (IL) mostrou que a maioria dos 38 indivíduos possui alguma preferência de uso das mãos, só houve 5 casos em que não houve preferência (Tabela 26). No entanto, no nível dos grupos não há uma preferência lateral (17 canhotos e 16 destros; média IL = -0,048). Dentro dos sexos também não foi encontrada preferência (Machos - 12 canhotos, 12 destros e 3 ambidestros, média dos IL = -0,006; Fêmeas - 5 canhotos, 4 destrás e 2 ambidestras, média dos IL = -0,150).

Tabela 26 - Lateralidade dos indivíduos do grupo PF e BC no uso das ferramentas de pedra para cavar. O índice varia de -1 (canhoto=C) a 1 (destro=D). Consideramos o intervalo entre -0,33 e 0,33 como ambidestros(A).

Indivíduo	Sexo	Índice de lateralidade	Indivíduo	Sexo	Índice de lateralidade
Apolo	M	-1 (C)	Limão	M	0,857 (D)
Assustado	M	-0,25 (A)	Maça	F	-0,6 (C)
Beíçola	M	1 (D)	Manco	M	0,333 (A)
Benne	F	0,733 (D)	Marronzinho	M	-1 (C)
Blip	M	1 (D)	Molenga	M	-0,6 (C)
Blue	M	-0,5 (C)	Nemo	M	-1 (C)
Bocão	M	-1 (C)	Nico	M	0,978 (D)
Bochechudo	M	1 (D)	Ninfa	F	-0,333 (A)
Canela	F	-0,778 (C)	Orelha	M	1 (D)
Capenga	M	0,778 (D)	Porthos	M	-1 (C)
Caveira	M	0,8 (D)	Pretinho	M	0 (A)
Cheng	M	-1 (C)	Rabujento	M	-1 (C)
Chifrudo	M	-0,84 (C)	Roger	M	1 (D)
Diana	F	-1 (C)	Romã	F	0,5 (D)
Encrenqueira	F	-1 (C)	Sofia	F	0,5 (D)
Gorda	F	-0,5 (C)	Torto	M	0,769 (D)
Igor	M	-0,562 (C)	Vesga	F	-0,315 (A)
Jurema	F	1 (D)	Willy	M	0,333 (A)
Lica	F	0,875 (D)	Zandor	M	-1 (C)

3.2.10.2. Lateralidade ferramentas de pedra para quebrar

O índice de lateralidade (IL) mostrou que a maioria dos 25 indivíduos possui alguma preferência de uso das mãos, só houve um caso em que não houve preferência (Tabela 27). No entanto, nos grupos não há uma preferência lateral (11 canhotos e 13 destros; média dos IL = 0,069). Dentro dos sexos também não foi encontrada preferência (Machos - 5 canhotos, 8 destros, média dos IL = 0,23; Fêmeas - 6 canhotos, 4 destros e 1 ambidestra, média dos IL = -0,104). Os poucos indivíduos analisados se devem, em parte, às ferramentas para quebra serem usadas na maioria das vezes com as 2 mãos ao mesmo tempo (57,9%), talvez em razão dos pesos e tamanhos maiores.

Tabela 27 - Lateralidade dos indivíduos do grupo PF e BC no uso das ferramentas de pedra para quebrar. O índice varia de -1 (canhoto=C) a 1 (destro=D). Consideramos o intervalo entre -0,33 e 0,33 como ambidestros (A).

Indivíduo	Sexo	Índice de lateralidade	Indivíduo	Sexo	Índice de lateralidade
Bacana	M	-0,833 (C)	Nemo	M	-1 (C)
Beicola	M	1 (D)	Nico	M	0,875 (D)
Benne	F	0,833 (D)	Ninfa	F	-1 (C)
Blip	M	1 (D)	Pedrita	F	-1 (C)
Blue	M	-1 (C)	Perninha	F	1 (D)
Canela	F	-1 (C)	Rabujento	M	-0,882 (C)
Caveira	M	1 (D)	Ramela	F	-1 (C)
Elvira	F	1 (D)	Romã	F	0 (A)
Encrenqueira	F	-1 (C)	Sofia	F	1 (D)
Gorda	F	0,818 (D)	Torto	M	1 (D)
Lica	F	0,75 (D)	Vesga	F	-0,825 (C)
Limão	M	1 (D)	Zandor	M	-1 (C)
Molenga	M	1 (D)			

3.2.10.3. Lateralidade ferramentas de varetas para sondar

No uso de varetas como sondas, apenas 4 indivíduos, dos 14 analisados, não apresentaram alguma preferência de uso de uma das mãos (Tabela 28). Quando analisados juntos, assim como nos outros casos, não há uma preferência lateral no nível coletivo (5 canhotos, 5 destros e 4 ambidestros; média dos IL = -0,085).

Tabela 28 - Lateralidade dos indivíduos do grupo PF e BC no uso das ferramentas de vareta como sonda. O índice varia de -1 (canhoto=C) a 1 (destro=D). Consideramos o intervalo entre -0,33 e 0,33 como ambidestros (A).

Indivíduo	Sexo	Índice de lateralidade	Indivíduo	Sexo	Índice de lateralidade
Alice	F	0 (A)	Molenga	M	-1 (C)
Apolo	M	-1 (C)	Nico	M	0,5 (D)
Bacana	M	-0,666 (C)	Porthos	M	-1 (C)
Blip	M	0,857 (D)	Pretinho	M	0 (A)
Chifrudo	M	1 (D)	Torto	M	0 (A)
Igor	M	0 (A)	Willy	M	0,608 (D)
Limão	M	0,5 (D)	Zandor	M	-1 (C)

A lateralidade da maioria dos indivíduos foi a mesma nos 3 tipos de usos de ferramentas registrados, entretanto, 7 macacos apresentarem uma lateralidade diferente dependendo da tarefa (Tabela 29). Um indivíduo, Pretinho, foi o único ambidestro no uso dos dois tipos de ferramenta de pedra.

Essa diferença de preferência de alguns indivíduos sugere que a tarefa desempenhada pode influenciar a preferência lateral do uso da ferramenta, apesar de,

no caso das ferramentas de pedra, o movimento ser similar nas duas tarefas. A diferença de preferência ou sua ausência no uso das varetas é mais fácil de entender, pois dependendo do local que o macaco está sondando, o uso de uma das mãos pode ser mais fácil, ou mesmo a única maneira de realizar a tarefa.

Tabela 29 - Indivíduos com preferências laterais diferentes em algum tipo de uso de ferramenta.

Indivíduo	Sexo	PCV	PQB	Sondas
Chifrudo	M	Canhoto	-	Destro
Gorda	F	Canhota	Destra	-
Igor	M	Canhoto	-	Ambidestro
Molenga	M	Canhoto	Destro	Canhoto
Romã	F	Destra	Ambidestra	-
Torto	M	Destro	Destro	Ambidestro
Willy	M	Ambidestro	-	Destro

3.3. Disponibilidade alimentar

Através dos artrópodes coletados nas armadilhas *pitfall* e dos coletores de matéria vegetal, temos uma medida indireta da disponibilidade alimentar mensal na área de estudo.

A Figura 26 mostra a quantidade de artrópodes capturados e a Figura 27, a oscilação na quantidade coletada de flores, frutos e sementes durante os meses da pesquisa. As diferenças entre estação seca e chuvosa na disponibilidade de artrópodes foi significativa (Teste t, $t=2,706$; $df=21$; $p=0,0132$), no entanto não houve diferença

significativa entre as estações na disponibilidade vegetal (Teste t, $t=0,837$; $df=21$; $p=0,4117$).

Figura 26 - Disponibilidade de artrópodes, obtida nas coletas das armadilhas *pitfall*.

Figura 27 - Disponibilidade de flores, frutos e sementes, obtida nos coletores de matéria vegetal.

Nota-se um aumento da disponibilidade alimentar nos meses da estação chuvosa (dezembro a maio) no caso dos artrópodes. No caso dos frutos e flores, ocorreram picos em junho/2008, janeiro/2009 e julho/2009, ou seja, tanto na época chuvosa como na seca houve picos de produção. A distribuição de chuvas foi atípica na estação chuvosa 2007/2008, com a chuva começando muito tarde, o que poderia explicar a não-ocorrência de um pico de produção em janeiro/2008.

Comparando as taxas de utilização de ferramentas do grupo da PF⁹ (Tabela 30) entre as épocas secas (média de 2,52 episódios de uso ferramenta/hora) e chuvosas (média de 1,126 episódio de uso de ferramenta/hora), encontramos diferenças significativas entre os dois períodos (Teste t com correção de Welch; $t=2,413$; $p=0,0345$). Essa diferença pode ter ocorrido em parte por causa da diminuição do número de indivíduos do grupo (pelos menos 12 indivíduos mortos durante a epidemia no final de 2007, início da estação chuvosa), o que pode ter influenciado negativamente a taxa de uso de ferramentas na estação chuvosa. Para contornar esse problema, refizemos a análise com as taxas (ep/h) divididas pelo N do grupo a cada dia (ep/h/indiv.), mas os resultados ainda foram significativamente diferentes (Teste t, $t=0,32$; $p=0,0402$). Os dados usados foram as taxas de observação do observador principal. Apesar de também existirem os dados dos 2 assistentes de campo, eles não eram consistentes com os dados do observador principal (as taxas dos assistentes eram em geral a metade das deste). Além disso o segundo mateiro (George) começou a trabalhar para substituir o mateiro principal (Chico) de Janeiro/2008 a Maio/2008. Com a entrada desse novo assistente no

⁹ Só usamos as taxas do grupo PF, pois este foi o único grupo acompanhado durante toda a pesquisa e, portanto, apresentava os dados adequados para essa análise.

projeto, houve um período de treinamento durante o qual ele não coletou dados, o que deixou os seus registros da época chuvosa ainda mais falhos para esta análise.

Tabela 30 - Taxa de uso de ferramentas (ep./h/indiv.) do grupo PF.

	Pedra cavar	Pedra quebra	Varetas	Total
set/07	0,0264	0,0104	0,0052	0,04199
out/07	0,0256	0,0159	0,0098	0,05125
nov/07	0,0161	0,0101	0,0060	0,03217
dez/07	0,0083	0,0027	0,0035	0,01451
fev/08	0,0214	0,0079	0,0078	0,03702
mar/08	0,0090	0,0055	0,0076	0,02206
abr/08	0,0000	0,0000	0,0000	0,00000
mai/08	0,0254	0,0100	0,0000	0,03547
jun/08	0,0043	0,0305	0,0086	0,04341
set/08	0,0086	0,0401	0,0064	0,05511
out/08	0,0086	0,1133	0,0054	0,12725
nov/08	0,0064	0,0849	0,0043	0,09564
dez/08	0,0036	0,0121	0,0049	0,02054
fev/09	0,0055	0,0153	0,0178	0,03862
mar/09	0,0076	0,0176	0,0048	0,02993
abr/09	0,0000	0,0065	0,0000	0,00646
mai/09	0,0154	0,0116	0,0024	0,02932
jul/09	0,0338	0,0819	0,0021	0,11791

Quando comparamos a disponibilidade mensal de alimentos com as taxas mensais de uso de ferramentas o resultado é que há correlação pouco significativa entre essas variáveis (Regressão Múltipla, $R^2=32,62\%$; $p=0,0517$), sendo a taxa de disponibilidade vegetal aquela que contribui significativamente para esse efeito ($p=0,0253$). Quando fazemos uma regressão linear da disponibilidade vegetal (flores, frutos e sementes) com a taxa de uso de ferramentas, encontramos uma correlação positiva (Regressão Linear, $r=0,537$; $F=6,497$; $p=0,0214$), ou seja, quanto maior a disponibilidade de alimento de origem vegetal, mais frequente o uso de ferramentas. Para verificar se essa correlação se aplicava (conforme esperado) somente às ferramentas de quebra, realizamos teste de Regressão Múltipla com as taxas de uso para cada tipo de ferramenta (cavar, quebrar e vareta) e a disponibilidade de alimento vegetal, e o único resultado significativo foi relativo às ferramentas de quebrar/esmagar ($p=0,0438$). A regressão linear entre a taxa de uso de ferramentas de quebra e a disponibilidade vegetal também apresentou uma correlação positiva (Regressão Linear, $r=0,514$; $F=5,761$; $p=0,0289$ - Figura 28).

Figura 28 - Correlação entre a disponibilidade de alimento vegetal mensal (g/km^2) e a taxa de uso de ferramentas de quebra (episódio de uso de ferramenta/h/N). Taxas somente do pesquisador principal. (Não há desvio significativo da linearidade, $p=0,782$)

Uma correlação hipoteticamente esperada seria a de disponibilidade de invertebrados com a taxa de uso de varetas (excluídas as varetas usadas em fendas de rocha para capturar lagartos), mas essa correlação não foi significativa. A amostragem por armadilhas *pitfall* pode não ter sido a mais adequada para essa análise específica, pois as varetas são usadas para acessar espécies que não eram amostradas por esse método. Já a falta de correlação entre as ferramentas para cavar e a disponibilidade vegetal foi esperada, uma vez os recursos enterrados estão teoricamente sempre disponíveis, não havendo variação sazonal.

A diferença significativa nas taxas de uso de ferramentas entre as estações, com mais uso de ferramentas nos meses das estações secas apoia a hipótese de que a pressão para o uso de ferramentas nesses grupos da Caatinga seria a falta de alimento ou de

água (Moura & Lee 2004). No entanto, os dados de disponibilidade vegetal do presente estudo mostram que o uso de ferramentas aumenta na época em que há mais disponibilidade vegetal geral (e que essa não difere durante as estações). Um resultado similar também foi encontrado no estudo de Spagnoletti, Izar e Visaberghi (2008) com grupos de *S. libidinosus* em Gilbués - PI. Nesse caso não foi encontrada nenhuma correlação entre disponibilidade alimentar com a frequência de uso de ferramentas pelos grupos.

3.4. Terrestrialidade

A alta taxa de terrestrialidade exibida por esses grupos (43,6% do tempo no solo, no grupo da PF) poderia ser um fator que facilita a ocorrência do uso de ferramentas de pedra, como sugerido por Visalberghi e colaboradores (2005), uma vez que a maior parte das ferramentas é utilizada ou obtida no solo (o que também é facilitado pela grande disponibilidade de material lítico na área do PNSC). A correlação entre as taxas diárias de uso de ferramentas e de terrestrialidade (porcentagem de tempo gasto no solo, o que não inclui o tempo nos paredões rochosos – v. definição de solo na seção Material e Métodos) dos indivíduos do grupo PF durante os *scans*, foi uma correlação positiva, mas não significativa (Pearson; $r= 0,155$ $p=0,2174$). No entanto, quando separamos os dados por tipo de ferramenta, os resultados ficam mais interessantes (Tabela 31).

Tabela 31 - Correlações entre as taxas de uso de ferramentas e a taxa de atividade diária no solo nos scans do grupo PF.

	Correlação Pearson
Pedra Cavar	$r = 0,333; p = 0,007$
Pedra quebrar	$r = 0,047; p = 0,706$
Varetas	$r = -0,218; p = 0,080$

A correlação das duas taxas é bastante significativa para as ferramentas de cavar, quanto mais os macacos ficavam no solo, maiores eram as taxas de uso das ferramentas de cavar, o que era esperado, uma vez que é o único tipo de ferramenta que obrigatoriamente precisa ser usado no solo. Nos outros dois casos o uso da ferramenta pode ser feito em árvore ou rochas, somente sendo necessário ir ao solo para pegar as ferramentas ou o recurso a ser quebrado. No caso das ferramentas de quebra, em 26,95% dos episódios com uso de bigorna, estas foram galhos de árvore ou rochas do paredão onde os macacos subiam transportando a ferramenta e o recurso. Provavelmente o aprendizado inicial do uso de pedras para quebra ocorra no nível do solo e somente quando proficientes os macacos “arrisquem” a quebra em locais mais altos, o que demanda transportar e ajeitar o objeto alvo da quebra em superfícies por vezes irregulares e pequenas; infelizmente nossos dados não permitem analisar se é esse o caso.

É interessante notar, no caso das ferramentas de varetas, que, apesar da correlação não ser significativa, ela está bem próxima da significância, e foi uma correlação negativa, ou seja, ocorreu mais uso de varetas quando a taxa de terrestrialidade era menor.

3.5. Comparação entre grupos

Quando comparamos os dois grupos (PF e BC), verificamos que as frequências de uso de cada tipo de ferramenta são diferentes (Tabela 32). Enquanto o grupo PF usou pedras para cavar mais frequentemente, o grupo BC usou proporcionalmente muito mais pedras para quebra.

Tabela 32 - Taxas de uso de ferramentas (ep/h/indiv.) para cada tipo de ferramenta, em cada grupo.

	Grupo PF	Grupo BC
Uso PCV	0,0220	0,0169
Uso PQB + PPS	0,0207	0.0349
Uso VAR	0,0068	0,0088
Uso PPS	0,0009	0,0036

Em geral, com exceção das ferramentas para cavar, o uso das ferramentas foi proporcionalmente mais frequente no grupo BC do que no grupo PF. O grupo PF usou muito mais pedras para cavar do que para quebrar. Essa grande diferença (apesar de habitarem áreas vizinhas semelhantes e, em parte, comuns), pode ser consequência de alguma diferença entre as áreas, sendo que aquela em que o grupo PF forrageava poderia conter mais plantas com raízes adequadas a serem consumidas, enquanto que o grupo BC aproveitaria áreas com mais frutos duros; no entanto, aparentemente não havia diferenças marcantes entre essas áreas. Como não fizemos nenhum levantamento

florístico das espécies vegetais em cada área, não sabemos as reais similaridades/diferenças entre elas.

Já no caso das varetas, o grupo BC usou um pouco mais essas ferramentas do que o grupo PF; apesar disso, a diferença é pequena, talvez por ser um tipo de ferramenta que pode ser usada em uma maior variedade de contextos. Já no uso das pedras de pulverização, a diferença é bem grande, sendo seu uso mais frequente no grupo BC, mas não conseguimos relacionar essa diferença com nenhum fator do ambiente dos grupos.

Quando comparamos as faixas etárias e as taxas de uso de ferramentas, encontramos algumas diferenças (Figura 29 e Figura 30). Enquanto no grupo PF os juvenis usam relativamente mais pedras de cavar do que os adultos, no grupo BC as taxas são quase as mesmas. Nas varetas e nas pedras de pulverizar parece ocorrer o mesmo fenômeno.

Figura 29 - Taxa de uso das ferramentas em episódios/indivíduo, para o grupo PF.

Figura 30 - Taxa de uso das ferramentas em episódio/indivíduo, para o grupo BC.

Como esses dados estão corrigidos pelo número de indivíduos em cada faixa etária ($n \text{ ep.}/n \text{ indivíduos}$) a frequência absoluta para cada faixa etária não afetou os dados. Outra explicação possível seria uma diferença relacionada à composição por gênero nos grupos, mas descartamos essa explicação pois a relação macho/fêmea nos grupos foi praticamente igual (relação macho/fêmeas adultos – PF=1,01 e BC=0,93).

3.6. Desenvolvimento

O estudo da ontogenia do uso de ferramentas foi realizado superficialmente, uma vez que não focamos o acompanhamento nos infantes e juvenis. Além disso, esses dados foram prejudicados pelas mortes, durante a epidemia no final de 2007, do infante que nasceu no primeiro mês da coleta de dados e de outro infante que havia no grupo nesse período, o que impediu um acompanhamento completo durante os 2 primeiros anos de desenvolvimento desses indivíduos. No entanto analisamos mais detalhadamente os

dados dos 3 indivíduos mais jovens do grupo, Limão (macho), Ramela (fêmea) e Nemo (macho). Ramela e Nemo foram acompanhados desde o nascimento e, apesar de Limão ser um infante de aproximadamente 8 meses no início da coleta, foi o mais jovem que sobreviveu durante todo o período. As idades em que esses indivíduos foram vistos usando os diversos tipos de ferramentas pela primeira vez estão apresentadas na Tabela 33. O **uso inepto** foi definido como a manipulação das ferramentas no contexto certo, mas realizado de modo inadequado e sem sucesso; o **uso adequado** seria quando não há sucesso, mas o contexto e forma são adequados. E o **uso proficiente** é a manipulação das ferramentas no contexto, de modo adequado e *com sucesso*.

Tabela 33 - Idades de primeiros usos das ferramentas. Não há nenhuma ocorrência de uso adequado, pois não registramos esse tipo de uso para nenhum dos infantes/juvenis.

	Limão	Ramela	Nemo
Idade	8m - 2a7m (estimado)	0 - 1a5m	0 - 1a3m
1º uso inepto PQB	9m	7m	4,5m
1º uso proficiente PQB	1a10m	-	1a3m
1º uso inepto PCV	10m	9m	6m
1º uso proficiente PCV	1a9m	1a5m	-
1º uso inepto vareta	1a1m	-	4,5m
1º uso proficiente vareta	1a10m	-	-

Apesar da amostra pequena, podemos verificar que os primeiros episódios de uso inepto de pedras como ferramentas ocorrem entre 6 e 10 meses de idade, sendo que o uso proficiente aparece cerca de um ano depois, com os sujeitos entre 1ano/3 meses e 1 ano/10 meses. No entanto os episódios ineptos continuam a ocorrer no repertório dos

macacos por alguns meses. Somente no caso do Limão é que tivemos dados para determinar que só a partir dos 2 anos é que os episódios de uso inepto de ferramentas de pedra desapareceram do repertório.

O caso das ferramentas de varetas é mais difícil de analisar, pois só temos os dados completos para o Limão e parcial para Nemo, mas aparentemente esse tipo de uso segue o mesmo padrão das outras ferramentas, ao menos para os machos. Como Nemo tinha somente 1 ano e 3 meses no final da coleta, provavelmente não havia chegado ao nível de proficiência no uso das varetas.

Comparado com o estudo sobre a ontogenia do uso de ferramentas de pedra para quebra de cocos no Parque Ecológico do Tietê (Resende, 2004), os macacos do PNSC parecem manipular as ferramentas adequadamente um pouco mais cedo; no entanto, como os cocos supostamente necessitam mais força para serem quebrados, isso pode causar um atraso no uso proficiente de ferramentas.

As oportunidades para influências sociais no aprendizado do uso das ferramentas ocorrem desde muito cedo, pois as fêmeas continuam a usar as ferramentas mesmo carregando os filhotes nas costas. E a partir do momento em que eles começam a deixar a mãe e explorar o ambiente, essas oportunidades se multiplicam. Os episódios de cavar tiveram observadores em 21,68% do total, enquanto que os episódios de quebra e uso de vareta tiveram observadores em 15,81% e 19,75% dos casos, respectivamente. Além disso, em muitos desses casos houve aproveitamento de restos pelos observadores, 48% nos episódios com ferramentas de quebra e 44% nos episódios com ferramentas de cavar. No caso das varetas, houve manipulação das ferramentas pelos observadores em 39,17% dos episódios, com ocasionais lambidas na vareta, mas nenhum aproveitamento direto de restos como nos outros casos.

Os “alvos” observados por coespecíficos parecem ser aqueles mais velhos, que também são os mais eficientes no uso das ferramentas (Tabela 34).

Tabela 34 - Frequência de episódios em que as faixas etárias foram alvos de observação durante o uso de ferramentas.

	PCV	PQB	VAR
Juvenil	15,89% (n=931)	6,63% (n=738)	13,11% (n=343)
Adulto + Subadulto	30,94% (n=769)	22,60% (n=823)	36,30% (n=146)

Segundo o estudo de Ottoni, Resende e Izar (2005) os macacos-prego são capazes de discriminar os mais eficientes usuários das ferramentas, o que aumentaria a chance de haver restos para consumo, reforçando o comportamento. Os presentes dados mostram que os adultos e subadultos (mais eficientes na aquisição de recursos) são os mais observados, mas não permitem corroborar a hipótese, pois não foi possível controlar o efeito da idade. Outro dado interessante é que os infantes e juvenis são os observadores em 15,42% e 62,08% dos episódios em que houve observação, justamente as faixas etárias mais ineficientes na aquisição de recursos. Por outro lado, isso pode também ser só consequência da maior tolerância dos adultos aos infantes e juvenis ou uma correlação com idade, com os jovens observando os mais velhos, e não necessariamente os mais proficientes. Nesses episódios de observação, os jovens podem, além de observar a ferramenta ser utilizada, ter contato com os objetos que são utilizados como ferramentas e até manipular esses objetos em uma situação facilitadora para a aprendizagem. Adultos e subadultos foram observadores em 22,5% dos episódios em que ocorreu observação. Esse número é maior que o dos infantes; no entanto, existiam muito mais adultos que infantes nos grupos durante a maior parte da pesquisa.

Dentro desses observadores adultos e subadultos, as fêmeas observaram mais que os machos, sendo responsáveis por 60,62% dos episódios em que ocorreu observação nessa faixa etária. Houve uma diferença entre os gêneros nas observações dos adultos, em função do tipo de ferramenta (Tabela 35). O uso das ferramentas de quebra foi muito mais observado pelas fêmeas que o dos outros tipos de ferramentas. A quebra é um comportamento mais conspícuo que os outros usos de ferramentas e, segundo Boinski (2004), o comportamento percussivo poderia ser usado como sinalização sexual pelos machos, o que explicaria esse viés de observação das fêmeas nas ferramentas de quebra. Apesar das outras ferramentas, cujo uso não é tão chamativo, também apresentarem esse viés de observação pelas fêmeas, em nenhum outro caso ele foi tão grande quanto o verificado para as pedras de quebra.

Tabela 35 - Frequência de observadores por sexo, dentro da faixa etária dos adultos e subadultos.

Observadores	PCV (n=118)	PQB (n=28)	VAR (n=14)
Macho adulto/subadulto	41,52%	28,57%	42,85%
Fêmea adulta	58,47%	71,42%	57,14%

Outra análise mostrou as correlações entre as taxas de sucesso de cada indivíduo (episódios de sucesso/episódios totais) e a frequência com que ele foi observado durante o uso das ferramentas. Encontramos correlação entre esses fatores no uso das ferramentas de cavar (Pearson, $r=0,4244$, $p=0,0057$ - Figura 31) e de quebrar (Pearson,

$r=0,3376$, $p=0,041$ - Figura 32), mas não nas ferramentas de vareta para sondar (Pearson, $r=0,2378$, $p=0,3751$).

Figura 31 - Correlação entre sucesso e observação de cada indivíduo “alvo” dos grupos PF e BC, no uso das ferramentas para cavar.

Figura 32 - Correlação entre sucesso e observação de cada indivíduo “alvo” dos grupos PF e BC, no uso das ferramentas para quebrar/esmagar.

Talvez pela sua menor frequência de ocorrência e por ser em locais menos fixos, o uso das sondas seja observada mais por acaso, sem que os observadores tenham a oportunidade de escolher os indivíduos com mais sucesso na tarefa. Também por produzir menos ruído, e assim chamar menos atenção que as ferramentas de pedra, as varetas podem ser menos notadas por possíveis observadores. Outra explicação poderia ser que, por gerar menos restos de alimento, o fator sucesso não seja tão importante nas sondas como critério para observar seu uso, sendo a oportunidade o principal fator.

4. DISCUSSÃO

Os resultados da pesquisa sobre uso de ferramentas nos grupos de macacos-prego do Parque Nacional Serra da Capivara permitiu determinar a demografia do uso da ferramenta nos dois grupos estudados (quais as ferramentas usadas, quem usa as ferramentas, para que as usa), dando uma visão geral sobre esse comportamento e comparando esses dados com grupos previamente estudados no local e em outras populações. Além disso, a partir dos dados de observação interindividual, foi possível ter alguns vislumbres de como se dá a aprendizagem desses comportamentos. Por fim, esses resultados foram usados para determinar possíveis tradições comportamentais nos macacos-prego desses grupos.

4.1. Caracterização geral do uso de ferramentas

4.1.1. “Kits de ferramentas”

Os resultados mostraram que os grupos de macacos-prego do PNSC usam muitos tipos de ferramentas, em várias situações, e inclusive ferramentas sequenciais para chegar a um só objetivo. Esse resultado dá continuidade ao estudo de Mannu e Ottoni (2009) com outros grupos no mesmo local e mostra que a população do PNSC possui esse grande repertório de ferramentas bem distribuído entre os grupos, apesar de não serem totalmente homogêneos.

A maioria das ferramentas é usada por juvenis e adultos, e pelos dois sexos, com notável exceção das varetas, que quase não são usadas por fêmeas e, obviamente, pelas

pedras de arremesso usadas em *displays* durante o período proceptivo das fêmeas. Não surpreendentemente, os adultos são mais eficientes na aquisição de recursos através do uso das ferramentas que os juvenis, apesar da manipulação aparentemente adequada das ferramentas pelos juvenis acima de dois anos.

Quando os dois grupos estudados (PF e BC) foram comparados, foi observada uma diferença nas frequências dos tipos de ferramentas usadas, apesar dos tipos de ferramentas serem os mesmos nos dois grupos (com uma exceção - o arremesso de pedras para *display* das fêmeas, registradas somente no grupo PF). Essas diferenças nas frequências de uso não podem ser explicadas por diferenças no ambiente, uma vez que os grupos habitam uma área parcialmente comum e a diferença genética provavelmente não é grande, uma vez que deve haver migração constante entre esses grupos vizinhos.

Quando comparamos as ferramentas usadas nesses grupos com as usadas pelos grupos estudados por Mannu e Ottoni (2009) nos grupos dos Oitenta (OT) e Jurubeba (JB), verificamos que todas as ferramentas observadas frequentemente nesse estudo também foram registradas naqueles grupos, com a exceção das pedras de arremesso. No entanto, as frequências de uso foram diferentes, sendo que nos grupos OT e JB as taxas de uso das ferramentas de quebrar e cavar foram bem mais baixas que as dos grupos PF e BC. No entanto, as taxas de uso de ferramentas para pulverizar quartzo foram similares entre eles e o grupo BC, assim como as taxas de uso das varetas. A frequência de uso das sondas foi a única que não variou significativamente entre esses quatro grupos.

Essas diferenças na frequência de uso das ferramentas poderiam ser devidas à diversidade na oferta e disponibilidade de recursos em cujo processamento as ferramentas poderiam ser usadas, pois as áreas de uso desses grupos estão distantes

entre si cerca de 15km e poderia haver alguma pequena diferença entre as áreas que afetaria o uso das ferramentas. Uma diferença constatada é a presença de árvores de jatobá (*Hymenaea courbaril*) na área dos grupos OT e JB, que usam ferramentas de pedra para quebrar seus frutos, enquanto na área da PF esta espécie não está presente. O estudo de Moura (2004) sobre a diversidade florística em algumas áreas do PNSC mostrou que mesmo áreas similares podem apresentar diferenças na composição das espécies, no entanto, como nesse estudo foram feitos levantamentos em poucas áreas e no presente estudo não ter sido realizado o mesmo levantamento, o fator ecológico não pode ser totalmente excluído. No entanto as duas áreas (PF/BC e OT/JB) apresentam diversas espécies que podem ser exploradas com as mesmas ferramentas.

Quanto à diferença entre os sexos no uso das varetas, a comparação com os grupos do estudo de Mannu e Ottoni (2009) não é possível, pois os dados dos grupos OT e JB não foram analisados neste aspecto. No entanto, nos grupos acompanhados por Moura (2004), sendo um deles o grupo OT, também foi relatado o uso quase exclusivo de varetas de sonda por machos (houve somente um episódio de sonda por uma fêmea oriunda de cativeiro). Apesar de poucos episódios de sondagem observados por Moura, é interessante que o mesmo padrão foi registrado, o que leva a acreditar que esse viés sexual é bem forte nessa população. O único outro relato de uso de varetas por macacos-prego selvagens se refere a um grupo da espécie *S. flavius* e nesse caso também somente machos adultos foram registrados usando varetas (Souto et al., 2011). Embora se trate de um grupo bem pequeno (6 indivíduos, sendo 3 adultos machos e 1 fêmea) e com pouco acompanhamento, as observações ratificam o viés sexual que encontramos no uso desse tipo de ferramenta. Por outro lado, em laboratório esse tipo de viés não foi relatado.

A principal diferença no “kit de ferramentas” dos grupos foi a presença do comportamento de arremesso de pedras, somente no grupo PF. A ausência de observações deste comportamento no grupo do BC poderia decorrer do menor tempo de acompanhamento do grupo, mas, como as outras fêmeas que foram vistas usando a ferramenta o faziam em quase todos os seus cios, acreditamos que esse comportamento teria sido observado no grupo BC se ocorresse (acompanhamos 10 períodos proceptivos no grupo BC). Isso deixa duas possíveis explicações para essa diferença: ou as três fêmeas do grupo PF inventaram independentemente essa nova função para as pedras, ou ocorreu uma inovação que se disseminou para as outras fêmeas. A inovação independente é uma explicação possível, uma vez que como as pedras já são normalmente usadas para outras funções, uma extrapolação seria, teoricamente, facilitada. A influência social talvez explique melhor os dados, mas tem contra ela o fato do arremesso de pedras ser raro e muito breve quando usado, o que diminui a probabilidade de observação. Se a aprendizagem ocorre dessa maneira as fêmeas precisariam aprender com poucas ou até uma única observação do comportamento. Entretanto, ainda não temos dados para descartar nenhuma dessas hipóteses.

No caso de uma inovação que é exclusiva das fêmeas, sua disseminação para outros grupos (se for o caso) talvez seja mais difícil de ocorrer do que outros comportamentos que podem ser levados por machos - sexo que geralmente migra nessa espécie.

A outra diferença marcante foi quanto ao uso das pedras para esmagar seixos, muito mais frequente no grupo BC. Esse comportamento, ainda sem função esclarecida, não depende, aparentemente, de nenhuma variável climática ou ecológica sazonal, mas apenas da existência dos conglomerados, disponíveis em toda área de uso dos grupos;

portanto, a diferença entre os grupos deveria ser menor. Uma hipótese seria que o pó de pedra esteja sendo usado em resposta a alguma infestação de ectoparasitas, e talvez haja diferentes níveis de infestação nos grupos.

O “kit de ferramentas” dos grupos PF e BC (assim como dos grupos vizinhos acompanhados ocasionalmente durante a pesquisa) parece ser, na maior parte, a regra para essa população de *S. libidinosus* do PNSC. Os estudos anteriores na área também registraram quase toda essa variedade de ferramentas (Mannu & Ottoni, 2009; Moura & Lee, 2004). Em duas excursões realizadas ao Parque Nacional Serra das Confusões durante esse trabalho, foram registradas evidências indiretas que ao menos as ferramentas para quebra de frutos também estão presentes nesse local a aproximadamente 100km do PNSC. O P.N. Serra das Confusões está localizado geograficamente entre o P.N. Serra da Capivara e a localidade de Gilbués, onde grupos de *S. libidinosus* estudados usam apenas pedras “martelo” para quebra de cocos e outros frutos. Será interessante verificar qual o “kit de ferramentas” da população do P.N. Serra das Confusões e suas similaridades com as populações já estudadas em áreas localizadas em extremos opostos do parque.

Esse “kit de ferramenta” único que os vários grupos do PNSC apresentam pode ser uma consequência de vários fatores ocorrendo em conjunto:

- (1) inovação dos indivíduos da área;
- (2) grande quantidade de material bruto adequado (pedras e varetas);
- (3) grupos grandes (permitindo mais chance de ocorrência de inovações e uma difusão mais rápida da tradição);

(4) vegetação aberta e maior terrestrialidade, o que gera mais oportunidades para a observação dos indivíduos usando ferramentas.

Com isso, as inovações que permitiram a exploração mais eficiente de recursos de difícil acesso podem ter se disseminado mais facilmente nesses grupos e se mantido por várias gerações. Com as migrações de indivíduos entre os grupos, essas tradições também seriam passadas para os grupos vizinhos. Outro fator importante é que uma vez que o uso de objetos para um propósito é aprendido, pode ser mais fácil a generalização de seu uso para uma nova função, o que geraria um *feedback* positivo aumentando a possibilidade de inovações de uso de ferramentas. Os *learning sets* propostos por Harlow (1949) explicariam essa generalização: esse conceito mostra que para resolver um problema inédito o aprendizado é lento, mas depois de várias exposições ao mesmo problema ou similares, o aprendizado vai ficando mais rápido, pois o indivíduo teria “aprendido a aprender” sobre aquele tipo de problema e sua solução, não necessitando mais aprender por pura tentativa-e-erro.

4.1.2. Características físicas das ferramentas

Na análise física das ferramentas, foi percebido que o peso e tamanho das ferramentas líticas dependem bastante do uso que os macacos fazem da ferramenta. As ferramentas de pedra usadas para quebrar são, em média, mais pesadas que aquelas usadas para cavar. Além disso, a análise comparativa com as pedras disponíveis na área mostrou que as ferramentas usadas são diferentes daquelas presentes no local, ou seja, há uma escolha das pedras a serem usadas.

Entre os grupos estudados (PF e BC), não houve diferenças nas características físicas de nenhum tipo de ferramenta. Seria interessante comparar estes resultados com dados dos grupos das outras áreas do parque (OT e JB) para verificar se o padrão de escolha das ferramentas é parecido ou se há variações significativas nas ferramentas usadas para obter o mesmo recurso ou objetivo. Infelizmente, esses dados dos outros grupos ainda não estão disponíveis para comparação.

Quando as ferramentas de pedra para quebrar frutos encapsulados e sementes são comparadas com as de outras populações que usam essas ferramentas para quebrar de cocos, verificamos que as ferramentas usadas para quebrar cocos são mais pesadas (Falótico, 2006; Visalberghi et al., 2007). Esse resultado era esperado, pois os frutos das palmeiras são mais resistentes que os frutos e sementes consumidos pelos macacos dos grupos PF e BC (lembrando que na área do PNSC onde os grupos estudados habitam não havia espécimes de palmeiras).

No caso das ferramentas para cavar, apesar de não haver diferença nos pesos entre as ferramentas tipo “martelo” e tipo “enxada”, encontramos uma variação no formato, sendo que as ferramentas “enxada” eram mais oblongas e finas. Nossos dados não permitem saber se os macacos escolhem as ferramentas para cavar como “enxada” ou cavam como “enxada” porque pegaram a ferramenta que tinha o formato adequado a isso. Essa última alternativa se encaixaria na teoria da “percepção-ação” (Lockman, 2000), que diz que o uso de objetos como ferramentas requer produzir e gerenciar relações espaciais entre o objeto manipulado e outros objetos. Aprender a usar uma ferramenta seria conseguido através da exploração do objeto, o que geraria oportunidades para aprender sobre suas relações com outros objetos.

No caso das varetas, encontramos uma diferença no comprimento das ferramentas, dependendo se elas eram usadas como sondas ou como lanças. O segundo tipo era geralmente maior, o que pode ser explicado pelo seu uso em contexto de ameaça, fazendo com que usuário ficasse mais distante do animal ameaçado. Diferentemente das ferramentas de pedra, as varetas foram, na maior parte dos episódios, modificadas.

De modo geral, os macacos-prego escolhem ativamente (ou modificam) as ferramentas que usam, não ficando restritos somente aos objetos disponíveis no local. Talvez pelos tipos de recursos explorados pelos macacos do PNSC essa característica seja mais comum de se observar. Diferente dos sítios de quebra de cocos de outras localidades, onde geralmente há poucos martelos e bigornas adequados, no PNSC os locais para uso das ferramentas são menos fixos, fazendo com que a ferramenta necessite e possa ser escolhida com maior frequência.

Essa maior necessidade de escolher (e por vezes transportar as ferramentas) pode ser um dos fatores que faz com que os macacos dessa população tenham um maior contato com uma maior diversidade de objetos (ferramentas potenciais), o que pode levar a um aprendizado maior sobre estes e, consequentemente, maiores oportunidades de inovação no seu uso.

4.1.3. Ambiente e o uso das ferramentas

A baixa disponibilidade de alimento em determinados ambientes foi apontada por Moura e Lee (2004) como causa proximal do uso de ferramentas em determinadas populações de *Sapajus*. Os recursos usados com as ferramentas seriam alimentos de

reserva (*fallback foods*) durante períodos em que os alimentos preferidos estivessem escassos. Nossos dados mostram um aumento geral no uso de ferramentas na época seca, mas, quando analisados detalhadamente, uma alta correlação positiva foi observada entre a frequência do uso das ferramentas de quebra e a disponibilidade de recursos vegetais. O estudo de Verderane (2010) com *S. libidinosus* em Gilbués (PI) também mostrou que o uso de ferramentas naqueles grupos não estava relacionado com a pouca oferta dos alimentos preferidos.

No caso da disponibilidade de invertebrados, não foi encontrada nenhuma correlação com a frequência do uso das ferramentas. Como nossa metodologia não amostrou muitas das espécies de invertebrados consumidas pelos macacos, acreditamos que a falta de correlação possa ser resultado desse problema metodológico. Talvez uma amostragem de invertebrados que quantificasse larvas e também abelhas e vespas fosse mais adequada para essa análise, pois são estes os principais invertebrados buscados com o auxílio de ferramentas.

Outro resultado obtido foi que a pluviosidade teve pouca correlação com a oferta de alimento vegetal, mas foi correlacionada com a disponibilidade de invertebrados. Ou seja, a oferta de alimento vegetal parece ser mais bem distribuída durante as estações.

Esses resultados mostram que ao menos as ferramentas de quebra são usadas quando há mais recursos disponíveis e não o contrário, e os outros tipos de ferramentas são usados igualmente em todas as épocas. Esses dados nos levam a rejeitar a hipótese de Moura e Lee (2004). A falta de alimento pode ter sido um dos fatores que geraram a grande capacidade manipulativa e exploratória dos macacos-prego durante sua evolução, mas não parece ser a causa próxima para a ocorrência do uso de ferramentas nesse caso. Os dados indicam que se daria justamente o contrário, quanto mais recursos

disponíveis, mais as ferramentas seriam usadas (v. Ottoni & Izar, 2008, para mais detalhes).

4.2. Aprendizagem do uso de ferramentas

Apesar de não ser o objetivo principal do trabalho, foram obtidas algumas evidências de como pode se dar a aprendizagem do uso das ferramentas. Como vários trabalhos já apontaram (Fragaszy & Visalberghi, 2004; Resende, 2004) os macacos-prego aprendem rapidamente a resolver problemas ambientais através de técnicas envolvendo manipulação de objetos. O meio como eles aprendem a manipular objetos sempre foi bastante discutido, sendo as formas de aprendizagem socialmente mediada em questão o *realce de estímulo* (e *de local*), a *imitação* e a *emulação*¹⁰.

A *imitação* foi testada muitas vezes em macacos-prego em laboratório e descartada (Fragaszy & Visalberghi, 2004). Todas as evidências apontam que esse tipo de aprendizagem não ocorre, ou ao menos não é comum, nos macacos-prego. Os dados do presente estudo também não suportam a aprendizagem por *imitação*, nenhum dos infantes acompanhados apresentou comportamentos de uso de ferramenta com movimentos exatamente iguais aos dos modelos que eles observavam. E a aprendizagem não foi rápida e sem processo de tentativa-e-erro, como deveria ser se a *imitação* estivesse acontecendo.

A *emulação* não requer a cópia dos movimentos exatos, mas o indivíduo deveria entender as relações entre os objetos em questão no comportamento. Do mesmo modo

¹⁰ A definição usada para os tipos de aprendizagem socialmente mediada é a de Heyes (1993).

que argumentamos no caso da *imitação*, o processo de aprendizagem deveria ser muito mais rápido e sem tantos erros do tipo “bater a pedra martelo numa bigorna sem antes ajeitar o fruto para se quebrado”, ou “levantar a pedra para cavar e soltar a pedra, sem aplicar a força necessária para soltar o solo”. Se os indivíduos jovens tivessem entendido a relação entre os objetos para resolver o problema, esses tipos de erro deveriam ser muito raros, o que não foi o caso.

Por outro lado, o *realce de estímulo* parece ser o tipo de aprendizagem socialmente mediada através do qual os macacos aprendem sobre as ferramentas. Os infantes e juvenis, além de serem atraídos para os sítios de uso de ferramenta, observando geralmente os mais velhos, também examinam e manipulam bastante as ferramentas e os sítio de uso das mesmas. E o padrão de tentativa-e-erro que ocorre na ontogenia, com uso inepto das ferramentas durante um período, se encaixa num cenário de aprendizagem por *realce de estímulo*.

Como dito anteriormente, os macacos-prego são bastante tolerantes a observadores, e no presente trabalho isso também foi observado. Os usos mais comuns das ferramentas foram bastante observados por coespecíficos, e em cerca de metade dos episódios de uso de ferramentas de pedra houve aproveitamento de restos dos alimentos, exame do local ou manipulação dos objetos. Apesar de menos comum, também houve bastante manipulação de varetas usadas.

Esses episódios de observação são oportunidades para a influência social no aprendizado do uso das ferramentas que ocorrem desde muito cedo para os jovens macacos. Desde o nascimento os filhotes estão expostos às mães usando ferramentas e tendo, portanto, oportunidades de observar e manipular os restos dos sítios de quebra ou escavação.

Apesar de não termos dados para afirmar com mais segurança, os dados de observação mostram que nos episódios de uso de ferramentas os juvenis observam preferencialmente os mais velhos, o que gera oportunidades de aprendizagem a partir de um sujeito geralmente mais eficiente no seu uso. Apesar dessa inferência sobre a eficiência dos mais velhos, não é possível dizer, com base nos dados do estudo, se os jovens observam os mais velhos baseando-se somente na idade (que é a explicação mais parcimoniosa) ou se há algum viés para a observação dos mais proficientes.

Independente de quem sejam os modelos mais observados, foi verificado que, no caso das ferramentas de varetas como sondas, os jovens aparentemente conseguem usá-las de maneira adequada a partir dos 2 anos, mas o que parece ser o limitador para o sucesso nesse caso é aprender a reconhecer oportunidades de uso da ferramenta. Diferente das pedras de quebra, cujo recurso associado está visível, e das pedras para cavar raízes, para as quais há a dica da árvore, as varetas precisam ser usadas em locais onde geralmente há menos dicas sobre a presença do recurso. Além disso, nos casos em que o “alvo” das sondas é móvel, como lagartos, pode haver um período ainda maior para a aprendizagem por esse fator adicional. Nas pedras usadas para cavar aranhas o mesmo poderia se aplicar, pois o indivíduo precisa aprender a encontrar a entrada da toca no solo e ainda precisa lidar com a possibilidade de fuga da presa. Infelizmente não houve dados suficientes para determinar a idade que os jovens usaram proficientemente as ferramentas para cavar e capturar as aranhas buraqueiras.

Outra particularidade do uso de varetas é o fato de ser exibido predominantemente pelos machos. Apesar das fêmeas (adultas) serem mais da metade dos observadores dos episódios de uso de varetas, elas não usam esse tipo de ferramenta. Fêmeas de macacos-prego em geral usam menos ferramentas que os

machos (Moura & Lee, 2010; Ottoni & Mannu, 2001), mas não nessa frequência quase nula. Ainda não temos dados suficientes para explicar porque somente os machos usam frequentemente as ferramentas de varetas. Poderia ser uma questão motivacional, com algum fator atraindo mais os machos para esses objetos ou recursos. Talvez haja uma diferença pela dependência de fatores alimentares, como no caso dos chimpanzés, em que as fêmeas usam mais ferramentas para quebra de coco e os machos caçam mais (Boesch & Boesch, 1983, 1989). Nos grupos acompanhados do PNSC, os machos participaram muito mais dos episódios de predação de vertebrados do que as fêmeas (somente 21% dos episódios), essa taxa de predações por fêmeas é parecida com a de outras populações de *Cebus* e *Sapajus* (Fedigan, 1990; Ferreira, Resende, Mannu, Ottoni, & Izar, 2002). Como as varetas de sonda são bastante usadas durante a captura de lagartos, talvez esse viés na predação também afete o uso das varetas pelas fêmeas.

4.3. Tradições

Quando usamos o método comparativo e examinamos os grupos estudados nessa tese com os de outras áreas verificamos pelo menos seis potenciais tradições de uso de ferramentas:

- Pedras “martelo” para cavar
- Pedras “enxada”
- Pedras de arremesso
- Pedras para pulverizar seixos

- Varetas como sondas
- Varetas como lanças

Nenhuma dessas ferramentas é comum em qualquer outra população de *S. libidinosus* selvagens, nem as outras populações estudadas que utilizam ferramentas exibem, até onde sabemos, “kits” tão complexos. Obviamente não podemos descartar totalmente as diferenças ecológicas e genéticas para essas variações, mas nenhuma delas parece ser capaz de explicar toda essa variação.

A única ferramenta comum em outros grupos é a pedra “martelo” para quebra de frutos encapsulados, e este parece ser bem comum em grupos de *S. libidinosus* (Ottoni & Izar, 2008), ao menos nos ambientes de Cerrado e Caatinga. Se considerarmos o gênero *Sapajus*, temos bastante variação nesse comportamento, pois *S. nigritus* raramente usam ferramentas em ambiente natural, mas *S. flavius* e *S. xanthosternos* usam ferramentas de pedra “martelo” para quebra e varetas (*S. flavius*).

A razão para que somente essa população tenha desenvolvido outros comportamentos de uso das ferramentas de pedra é ainda desconhecida. Apesar de não termos dados ecológicos para afirmar, essa localidade não parece ter uma abundância maior de espécies vegetais com órgão de armazenamento subterrâneo que pode ser escavado e consumido quando comparado com outros ambientes onde habitam macacos-prego, e apesar da abundância de ferramentas potencias, não deve ser tão incomum locais com abundância de pedras adequadas a serem usadas como ferramentas. Obviamente pode haver algum fator ecológico não levado em conta e que explique a presença desse comportamento, como, por exemplo, um tipo de solo mais

fácil de cavar. Outra explicação seria que esse comportamento surgiu e se disseminou nos grupos do PNSC em um momento específico em que outros recursos eram mais escassos e então passou a fazer parte da tradição do grupo, mesmo não sendo mais essencial.

No caso das varetas, a mesma explicação sobre a escassez de recurso em algum momento passado poderia se aplicar também para explicar porque somente nesta população o uso dessa ferramenta é frequente. As varetas poderiam, em princípio, ocorrer em qualquer ambiente, pois os recursos buscados com elas (mamangavas, abelhas, mel, lagartos e outros pequenos animais) estão presentes em vários (se não em todos) os biomas em que o gênero ocorre, e a vareta pode ser destacada de várias árvores. Mas talvez o ambiente do PNSC seja mais propício para o uso dessa ferramenta, e a presença dos paredões de pedra e fendas para sondar seja facilitadora do aprendizado de uso de sondas. No entanto, único outro relato de uso de varetas por macacos-prego selvagens mostrou o uso de sondas para “pescar” cupins em um grupo de *S. flavius* vivendo em área florestal onde os cupinzeiros ficavam nas árvores e não em paredões (Souto et al., 2011).

Para tentar utilizar o método do “espaço tradicional” de Frigaszy e Perry (2003) é preciso verificar os seguintes fatores: (1) tempo de ocorrência do comportamento, (2) distribuição do comportamento no grupo, e (3) alguma influência de aprendizagem socialmente mediada na aquisição do comportamento em questão. O tempo que os comportamentos de uso de ferramentas duraram nos grupos foi todo o período de coleta de dados, e não houve nenhum desses comportamentos que apareceu ou desapareceu subitamente durante o acompanhamento (com exceção das pedras de arremesso, registradas só no grupo PF). Quase todos os comportamentos de uso de

ferramenta estavam bem distribuídos dentro dos grupos, com as exceções das pedras de arremesso, usadas só pelas fêmeas; e as varetas, predominantemente usadas pelos machos. Esses dois fatores mostram que os comportamentos do uso de pedras para cavar e para quebrar já estavam bem difundidos no grupo. As varetas, apesar de não serem usadas pelas fêmeas, também estavam bem difundidas no grupo. Já o comportamento de arremesso de pedras parece estar mais restrito, talvez ainda em fase de difusão.

O último e mais importante fator é a influência social na aprendizagem do comportamento. Apesar de não termos dados específicos para esses grupos, os indícios mostram que, ao menos para as ferramentas de pedra que são usadas no solo e deixam restos, o *realce de estímulo* parece ser um dos mecanismos em ação. Os usuários das ferramentas de pedra geralmente são alvos de bastante observação, sendo que os jovens observam bastante os mais velhos usando as ferramentas, em muitas ocasiões pegando restos dos alimentos e mexendo nos locais durante ou depois que os outros saiam do sítios. Apesar dessa observação ser consistente também com outros mecanismo de aprendizagem socialmente mediada (*imitação* e *emulação*), também houve muitos casos em que um indivíduo mexia em sítios de quebra ou de escavação sem nenhum contato com o sujeito que usou aquele sítio antes. Esse tipo de viés causado indiretamente pela ação de outros só seria consistente com o *realce de estímulo*. Além disso, em outros estudos (como Resende, 2004) o *realce de estímulo* já foi citado como o provável mecanismo de aprendizagem social dos macacos-prego no caso do uso de ferramentas com pedras.

O comportamento de uso das varetas foi tão observado por coespecíficos quanto os episódios das outras ferramentas (VAR=19,75%; PCV=21,68%; PQB=15,81%) e

apesar de não deixar muitos restos (como as ferramentas para quebrar e cavar), também dava oportunidades para interação com os objetos pelos observadores (39,17% dos episódios com observadores envolveram manipulação posterior das ferramentas por estes). Os dados também mostraram que tanto adultos machos como fêmeas foram observadores em episódios de uso de sonda, o que mostra que não há viés na observação que poderia explicar a ausência do comportamento nas fêmeas¹¹.

Com base nos dados obtidos e analisados, os comportamentos de uso de ferramentas observados parecem se encaixar no modelo de tradição de Frigaszy e Perry (2003). A maioria dos comportamentos é bem distribuída no grupo e teve uma duração longa (pelo menos durante os 2 anos do acompanhamento). A influência social na aprendizagem parece ocorrer no uso de todas as ferramentas de pedra analisadas, com observação preferencial dos mais velhos usando ferramentas, e a manipulação e *scrounging* dos sítios. A exceção são as pedras de arremesso, cujos dados não permitem definir como seria o aprendizado desse comportamento e o grau de influência social nesse aprendizado. Já as ferramentas de vareta, apesar de produzirem menos recompensa para um manipulador e *scrounger*, ainda assim eram alvo de atenção pelos indivíduos que observavam o uso desta ferramenta, garantindo oportunidades para manipulação e aprendizagem.

Apesar da evidência de oportunidades de mediação social na aprendizagem do uso das ferramentas, essa questão está longe de ser totalmente esclarecida. Estudos controlados em laboratório poderiam esclarecer essa questão, principalmente no caso

¹¹ Os dados dos juvenis não permitiram essa análise, pois na maioria dos observadores desta faixa etária não foi possível identificar o indivíduo ou o sexo.

das varetas. Esse maior esclarecimento permitiria afirmar com mais certeza se os comportamentos são realmente aprendidos socialmente, constituindo assim tradições.

4.4. Perspectivas futuras

Um próximo passo para verificar com mais detalhes o processo aprendido seria um estudo de longo prazo que permita o acompanhamento do desenvolvimento desde o nascimento até o uso proficiente das ferramentas nesses grupos do PNSC. Desse modo seria possível verificar quando ocorrem as primeiras manipulações dos objetos que podem ser usados como ferramentas, e se há modificação nessa manipulação após a observação do uso das ferramentas por sujeitos proficientes, ou após a exploração e *scrounging* do local. Também seria possível verificar a diferença no desenvolvimento do uso das varetas por machos e fêmeas. Será que há diferenças desde o início do desenvolvimento na manipulação de galhos e varetas que explique a ausência das fêmeas no uso destas ferramentas? Outra direção seriam experimentos em laboratório para acompanhar em um ambiente bem mais controlado, quais os fatores envolvidos na aquisição dos comportamentos, controlando as variáveis de exposição a objetos e a modelos usando ferramentas.

Nesse trabalho focamos o estudo das tradições no uso das ferramentas, mas outras tradições comportamentais também podem estar presentes, como as convenções sociais dos *C. capucinus* (Perry et al., 2003) ou as diversas tradições envolvendo comportamentos afiliativos de chimpanzés (Whiten et al., 1999). Uma classe de comportamentos que poderia ser estudada nos macacos-prego seriam as brincadeiras, que apresentam bastante variação e são comportamentos bastante sociais. É possível

que variações de brincadeiras, principalmente as sociais, sejam mantidas como tradições nos grupos.

4.5. Conclusão

Os resultados do trabalho confirmam que o “kit de ferramenta” bastante diverso dos macacos-prego, observado inicialmente por Moura e Lee (2004) e Mannu e Ottoni (2009) em diversos grupos do PNSC são, no geral, característicos dessa população e não uma exceção de alguns grupos.

Também foi produzida uma descrição detalhada desse “kit de ferramentas” nos grupos estudados, mostrando as principais ferramentas usadas, suas características físicas, sua frequência de ocorrência, e a demografia de uso dentro dos grupos. Foram encontradas algumas correlações das frequências de uso das ferramentas com fatores ambientais: o uso de ferramentas era mais frequente na época seca, mas a disponibilidade de vegetais apresentou uma correlação positiva com as frequências de uso de ferramentas.

A maioria das ferramentas foi utilizada em contexto de forrageamento, mas as “lanças” eram usadas em contexto agonístico. E as pedras de arremesso em *display* sexual foram um interessante caso de ferramenta usada em contexto comunicativo. Além disso, um dos tipos de ferramentas, as varetas, apresentou um grande viés sexual em sua frequência de uso, com os machos as usando em quase todos os registros.

Os resultados também sugerem que os comportamentos de uso de ferramentas nessa população são tradições comportamentais. Os dados de observação do uso de

ferramentas nesse estudo, em conjunto com as informações de outros estudos sobre desenvolvimento no gênero *Sapajus*, sugerem que a aprendizagem social seja um componente presente durante a aquisição do comportamento de uso das ferramentas.

O estudo realizado para essa tese aprofunda um pouco o conhecimento sobre o comportamento de uso de ferramentas e as tradições comportamentais em macacos-prego, mas ainda há muito a ser estudado sobre o uso de ferramentas nos gêneros *Sapajus* e *Cebus*, além de todas as potenciais tradições, tanto no uso de ferramentas como em outros comportamentos.

REFERÊNCIAS¹²

- Alfaro, J., Matthews, L. J., Boyette, A., Macfarlan, S., Phillips, K. A., Falótico, T., et al. (in press). Anointing variation across wild capuchin monkey populations: a review of material preferences, bout frequency and anointing sociality in *Cebus* and *Sapajus*. *American Journal of Primatology*.
- Altmann, J. (1974). Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour*, 49, 227-267.
- Anderson, J. R. (1985). Development of tool-use to obtain food in a captive group of *Macaca tonkeana*. *Journal of Human Evolution*, 14(7), 345-637.
- Araújo, A. J. G. de, Pessis, A., Guérin, C., Dias, C. M. M., Alves, C., La Salvia, E. S., et al. (1998). *Parque Nacional Serra da Capivara - Piauí - Brasil* (p. 94). São Raimundo Nonato - PI: FUMDHAM.
- Avelino, M. F., & Vielliard, J. M. E. (2004). Comparative analysis of the song of the Rufous-collared Sparrow *Zonotrichia capensis* (Emberizidae) between Campinas and Botucatu, São Paulo State, Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 76(2), 345-9. doi: /S0001-37652004000200023.
- Baker, M. (1996). Fur rubbing: Use of medicinal plants by capuchin monkeys (*Cebus capucinus*). *American Journal of Primatology*, 38(3), 263-270. doi: 10.1002/(SICI)1098-2345(1996)38:3<263::AID-AJP5>3.0.CO;2-X.
- Bauer, H. (2001). Use of tools by lions in Waza National Park, Cameroon. *African Journal of Ecology*, 39, 317.
- Beck, B. B. (1974). Baboons, chimpanzees, and tools. *Journal of Human Evolution*, 3(6), 509-516.
- Bell, D., Trail, P., & Baptista, L. (1998). Song learning and vocal tradition in Nuttall's white-crowned sparrows. *Animal Behaviour*, 55(4), 939-956. doi: 10.1006/anbe.1997.0644.
- Bentley-Condit, V. K., & Smith, E. O. (2010). Animal tool use: current definitions and an updated comprehensive catalog. *Behaviour*, 147(2), 185-A32. doi: 10.1163/000579509x12512865686555.
- Bluff, L. A., Troscianko, J., Weir, A. A. S., Kacelnik, A., & Rutz, C. (2010). Tool use by wild New Caledonian crows *Corvus moneduloides* at natural foraging sites. *Proceedings of the Royal Society B*, 277(1686), 1377-1385. doi: 10.1098/Rspb.2009.1953.

¹² De acordo com o estilo APA – American Psychological Association

- Boesch, C., & Boesch, H. (1983). Optimisation of nut-cracking with natural hammers by wild chimpanzees. *Behaviour*, 83, 265-286.
- Boesch, C., & Boesch, H. (1984). Possible causes of sex differences in the use of natural hammers by wild chimpanzees. *Journal of Human Evolution*, 13(5), 415-440.
- Boesch, C., & Boesch, H. (1989). Hunting behavior of wild chimpanzees in the Tai National Park. *American Journal of Physical Anthropology*, 78, 547-573.
- Bogart, S. L., & Pruetz, J. D. (2008). Ecological Context of Savanna Chimpanzee (*Pan troglodytes verus*) Termite Fishing at Fongoli, Senegal. *American Journal of Primatology*, 70, 605-612.
- Boinski, S. (2004). The beats of different drummers: Percussion as sexual signaling among brown capuchins at Raleighvallen, Suriname. *Folia Primatologica*, 75, 238.
- Bonnie, K. E., Horner, V., Whiten, A., & Waal, F. B. M. de. (2007). Spread of arbitrary conventions among chimpanzees: a controlled experiment. *Proceedings of the Royal Society B*, 274, 367-372.
- Borsari, A., & Ottoni, E. B. (2005). Preliminary observations of tool use in captive hyacinth macaws (*Anodorhynchus hyacinthinus*). *Animal Cognition*, 8(1), 48-52.
- Breuer, T., Ndoundou-Hockemb, M., & Fishlock, V. (2005). First observation of tool use in wild gorillas. *PLoS Biology*, 3(11), e380.
- Byrne, R. W. (2004). The manual skills and cognition that lie behind hominid tool use. In A. E. Russon & D. R. Begun (Eds.), *Evolutionary origins of great ape intelligence* (1st ed., pp. 31-44). Cambridge: Cambridge University Press.
- Byrne, R. W., & Russon, A. E. (1998). Learning by imitation: a hierarchical approach. *Behavioral and Brain Sciences*, 21, 667-721.
- Canale, G. R., Guidorizzi, C. E., Kierulff, M. C. M., & Gatto, C. A. F. R. (2009). First record of tool use by wild populations of the yellow-breasted capuchin monkey (*Cebus xanthosternus*) and new records for the bearded capuchin (*Cebus libidinosus*). *American journal of primatology*, 71(5), 366-72. doi: 10.1002/ajp.20648.
- Carosi, M., & Visalberghi, E. (2002). Analysis of tufted capuchin (*Cebus apella*) courtship and sexual behavior repertoire: changes throughout the female cycle and female interindividual differences. *American Journal of Primatology*, 118, 11-24.
- Catchpole, C. K., & Slater, P. J. B. (1995). *Biological themes and variations*. Cambridge, MA: Cambridge University Press.
- Chappell, J., & Kacelnik, A. (2002). Tool selectivity in a non-primate, the New Caledonian crow (*Corvus moneduloides*). *Animal Cognition*, 5, 71-78.

- Chappell, J., & Kacelnik, A. (2004). Selection of tool diameter by New Caledonian crows *Corvus moneduloides*. *Animal Cognition*, 7, 121-127.
- Chevalier-Skolnikoff, S., & Liska, J. (1993). Tool use by wild and captive elephants. *Animal Behaviour*, 46, 209-219.
- Chevalier-Skolnikoff, S. (1990). Tool use by wild cebus monkeys at Santa Rosa National Park, Costa Rica. *Primates*, 31(3), 375-383. doi: 10.1007/BF02381108.
- Coelho, C. G. (2009). *Observação por co-específicos e influências sociais na aprendizagem do uso de ferramentas para quebrar cocos por macacos-prego (Cebus sp.) em semi-liberdade*. Dissertação de Mestrado, Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Coussi-Korbel, S., & Frigaszy, D. M. (1995). On the relation between social dynamics and social learning. *Animal Behaviour*, 50, 1441-1453.
- Custance, D., Whiten, A., & Fredman, T. (1999). Social learning of an artificial fruit task in capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Journal of Comparative Psychology*, 113(1), 13-23.
- DeJoseph, M., Taylor, R. S. L., Baker, M., & Aregullin, M. (2002). Fur-rubbing behavior of capuchin monkeys. *Journal of the American Academy of Dermatology*, 46(6), 924-925.
- Dindo, M., Whiten, A., & Waal, F. B. M. de. (2009). Social facilitation of exploratory foraging behavior in capuchin monkeys (*Cebus apella*). *American journal of primatology*, 71(5), 419-26. doi: 10.1002/ajp.20669.
- Ducoing, A. M., & Thierry, B. (2005). Tool-use learning in Tonkean macaques (*Macaca tonkeana*). *Animal Cognition*, 8, 103-113.
- Ellers, J., & Slabbekoorn, H. (2003). Song divergence and male dispersal among bird populations: a spatially explicit model testing the role of vocal learning. *Animal Behaviour*, 65(4), 671-681. doi: 10.1006/anbe.2003.2081.
- Evans, T. A., & Westergaard, G. C. (2004). Discrimination of functionally appropriate and inappropriate throwing tools by captive tufted capuchins (*Cebus apella*). *Animal Cognition*, 7(4), 255-262. doi: 10.1007/s10071-004-0220-4.
- Falótico, T. (2006). *Estudo experimental do uso de ferramentas para quebra de frutos encapsulados por macacos-prego (Cebus apella) em semi-liberdade*. Dissertação de Mestrado, Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Falótico, T., Labruna, M. B., Verderane, M. P., Resende, B. D., Izar, P., & Ottoni, E. B. (2007). Repellent Efficacy of Formic Acid and the Abdominal Secretion of Carpenter Ants (Hymenoptera: Formicidae) Against Amblyomma Ticks (Acari: Ixodidae). *Journal of Medical Entomology*, 44(4), 718-721.

- Fedigan, L. M. (1990). Vertebrate predation in *Cebus capucinus*: meat eating in a Neotropical monkey. *Folia Primatologica*, 54, 196-205.
- Ferreira, R. G., Emidio, R. A., & Jerusalinsky, L. (2010). Three stones for three seeds: natural occurrence of selective tool use by capuchins (*Cebus libidinosus*) based on an analysis of the weight of stones found at nutting sites. *American Journal of Primatology*, 72(3), 270-5. doi: 10.1002/ajp.20771.
- Ferreira, R. G., Jerusalinsky, L., Silva, T. C. F., Souza Fialho, M. de, Araújo Roque, A. de, Fernandes, A., et al. (2009). On the occurrence of *Cebus flavius* (Schreber 1774) in the Caatinga, and the use of semi-arid environments by *Cebus* species in the Brazilian state of Rio Grande do Norte. *Primates*, 50(4), 357-62. doi: 10.1007/s10329-009-0156-z.
- Ferreira, R., Resende, B. D., Mannu, M., Ottoni, E. B., & Izar, P. (2002). Bird predation and prey-transfer in brown capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Neotropical Primates*, 10(2), 84-88.
- Finn, J. K., Tregenza, T., & Norman, M. D. (2009). Defensive tool use in a coconut-carrying octopus. *Current Biology*, 19(23), R1069-R1070.
- Foote, A. D., Osborne, R. W., & Hoelzel, A. R. (2008). Temporal and Contextual Patterns of Killer Whale (*Orcinus orca*) Call Type Production. *Ethology*, 114(6), 599-606. doi: 10.1111/j.1439-0310.2008.01496.x.
- Fowler, A., & Sommer, V. (2007). Subsistence Technology of Nigerian Chimpanzees. *International Journal of Primatology*, 28(5), 997-1023.
- Fragaszy, D. M., & Visalberghi, E. (1989). Social influences on the acquisition of tool-using behaviors in tufted capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Journal of Comparative Psychology*, 103(2), 159-170.
- Fragaszy, D. M., Vitale, A. F., & Ritchie, B. (1994). Variation among juvenile capuchins in social influences on exploration. *American Journal of Primatology*, 32, 249-260.
- Fragaszy, D., & Perry, S. (2003). Towards a biology of traditions. In D Fragaszy & S. Perry (Eds.), *Biology of Traditions* (pp. 1-32). Cambridge: Cambridge University Press.
- Fragaszy, D., & Visalberghi, E. (2004). Socially biased learning in monkeys. *Learning & Behavior*, 32(1), 24-35.
- Fragaszy, D., Visalberghi, E., & Fedigan, L. M. (2004). *The Complete Capuchin: The Biology of the Genus Cebus* (1st ed., p. 339). Cambridge: Cambridge University Press.
- Fragaszy, D., Izar, P., Visalberghi, E., Ottoni, E. B., & Oliveira, M. G. de. (2004). Wild capuchin monkeys (*Cebus libidinosus*) use anvils and stone pounding tools. *American Journal of Primatology*, 64(4), 359-66. doi: 10.1002/ajp.20085.

- Fredman, T., & Whiten, A. (2008). Observational learning from tool using models by human-reared and mother-reared capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Animal Cognition*, 11(2), 259-309. doi: 10.1007/s10071-007-0117-0.
- Galef Jr., B. G. (1990). Tradition in Animals: Field Observations and Laboratory Analyses. In M. Bekoff & D. Jamieson (Eds.), *Interpretation and Explanation in the Study of Animal Behavior - Volume I: Interpretation, Intentionality, and Communication* (pp. 74-95). Boulder, San Francisco & Oxford: Westview Press.
- Galef Jr., B. G. (1992). The question of animal culture. *Human Nature*, 3(2), 157-178. doi: 10.1007/BF02692251.
- Galef, B. G. (2009). Strategies for Social Learning: Testing Predictions from Formal Theory. *Advances in the Study of Behavior*, Vol 39, 39, 117-151. doi: 10.1016/S0065-3454(09)39004-X.
- Gammon, D. E., & Baker, M. C. (2004). Song repertoire evolution and acoustic divergence in a population of black-capped chickadees, *Poecile atricapillus*. *Animal Behaviour*, 68(4), 903-913. doi: 10.1016/j.anbehav.2003.10.030.
- Gammon, D. E., Baker, M. C., & Tipton, J. R. (2005). Cultural Divergence Within Novel Song in the Black-Capped Chickadee (*Poecile Atricapillus*). *The Auk*, 122(3), 853. doi: 10.1642/0004-8038(2005)122[0853:CDWNSI]2.0.CO;2.
- Garber, P. A, Gomes, D. F., & Bicca-Marques, J. C. (2011). Experimental field study of problem-solving using tools in free-ranging capuchins (*Sapajus nigritus*, formerly *Cebus nigritus*). *American Journal of Primatology*, 73, n/a. doi: 10.1002/ajp.20957.
- Goodall, J. (1964). Tool-use and aimed throwing in a community. *Nature*, 201, 1264-1266.
- Goodall, J. (1990). *Uma Janela para a Vida - 30 Anos com os Chimpanzés da Tanzânia* (p. 277). Rio de Janeiro: Jorge Zahar.
- Gruber, T., Clay, Z., & Zuberbühler, K. (2010). A comparison of bonobo and chimpanzee tool use: evidence for a female bias in the Pan lineage. *Animal Behaviour*, 80(6), 1023-1033. Elsevier Ltd. doi: 10.1016/j.anbehav.2010.09.005.
- Gruber, T., Muller, M. N., Strimling, P., Wrangham, R., & Zuberbühler, K. (2009). Wild chimpanzees rely on cultural knowledge to solve an experimental honey acquisition task. *Current Biology*, 19(21), 1806-10. doi: 10.1016/j.cub.2009.08.060.
- Gumert, M. D., Kluck, M., & Malaivijitnond, S. (2009). The Physical Characteristics and Usage Patterns of Stone Axe and Pounding Hammers Used by Long-Tailed Macaques in the Andaman Sea Region of Thailand. *American Journal of Primatology*, 71(7), 594-608. doi: 10.1002/Ajp.20694.
- Gunst, N., Boinski, S., & Fragaszy, D. M. (2010). Development of Skilled Detection and Extraction of Embedded Prey by Wild Brown Capuchin Monkeys (*Cebus apella*

- apella). *Journal of Comparative Psychology*, 124(2), 194-204. doi: 10.1037/A0017723.
- Hall, K. R. L., & Schaller, G. B. (1964). Tool-Using Behavior of the California Sea Otter. *Journal of Mammalogy*, 45(2), 287-298.
- Hansell, M., & Ruxton, G. D. (2008). Setting tool use within the context of animal construction behaviour. *Trends in Ecology & Evolution*, 23(2), 73-78. doi: 10.1016/j.tree.2007.10.006.
- Harlow, H. F. (1949). The formation of learning sets. *Psychological Review*, 56(1), 51-65. doi: 10.1037/h0062474.
- Hart, B. L., & Hart, L. A. (1994). Fly switching by Asian elephants: tool use to control parasites. *Animal Behaviour*, 48, 35-45.
- Haslam, M., Hernandez-Aguilar, A., Ling, V., Carvalho, S., Torre, I. de la, DeStefano, A., et al. (2009). Primate archaeology. *Nature*, 460(7253), 339-344. doi: 10.1038/Nature08188.
- Henschel, J. R. (1995). Tool use by spiders: stone selection and placement by corolla spiders *Ariadna* (Segestriidae) of the Namib desert. *Ethology*, 101, 187-199. doi: 10.1111/j.1439-0310.1995.tb00357.x.
- Hernandez-Aguilar, R. A., Moore, J., & Pickering, T. R. (2007). Savanna chimpanzees use tools to harvest the underground storage organs of plants. *PNAS*, 104(49), 19210-19213.
- Heyes, C. M. (1993). Imitation, culture and cognition. *Animal Behaviour*, 46, 999-1010.
- Hicks, T. C., Fouts, R. S., & Fouts, D. H. (2005). Chimpanzee (*Pan troglodytes troglodytes*) tool use in the Ngotto forest, Central African Republic. *American Journal of Primatology*, 65, 221-237.
- Hihara, S., Obayashi, S., Tanaka, M., & Iriki, A. (2003). Rapid learning of sequential tool use by macaque monkeys. *Physiology & Behavior*, 78, 427-434.
- Hirata, S., Myowa, M., & Matsuzawa, T. (1998). Use of leaves as cushions to sit on wet ground by wild chimpanzees. *American Journal of Primatology*, 44, 215-220.
- Hirata, S., Watanabe, K., & Kawai, M. (2001). "Sweet-Potato Washing" Revisited. In Tetsuro Matsuzawa (Ed.), *Primate Origins of Human Cognition and Behavior* (2nd ed., pp. 487-508). Tokyo: Springer Japan.
- Holzhaider, J. C., Hunt, G. R., & Gray, R. D. (2010). The development of pandanus tool manufacture in wild New Caledonian crows. *Behaviour*, 147(5-6), 553-586. doi: 10.1163/000579510x12629536366284.

- Houk, J., & Geibel, J. (1974). Observation of underwater tool use by the sea otter, *Enhydra lutris* Linnaeus. *California Fish and Game*, 60(4), 207–208.
- Huffman, M. A. (1996). Acquisition of innovative cultural behaviour in nonhuman primates: a case study of stone handling, a socially transmitted behaviour in Japanese macaques. In C. M. Heyes & B. G. Galef Jr. (Eds.), *Social learning in animals: the roots of culture* (1st ed., pp. 267–289). San Diego: Academic Press.
- Humle, T., & Matsuzawa, T. (2002). Ant-Dipping Among the Chimpanzees of Bossou, Guinea, and Some Comparisons With Other Sites. *American Journal of Primatology*, 58, 133–148.
- Huneck, S. (1999). The significance of lichens and their metabolites. *Naturwissenschaften*, 86(12), 559–70.
- Hunt, G. R., & Gray, R. D. (2004). Direct observations of pandanus-tool manufacture and use by a New Caledonian crow (*Corvus moneduloides*). *Animal Cognition*, 7(2), 114–120.
- Inoue-Nakamura, N., & Matsuzawa, T. (1997). Development of stone tool use by wild chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Journal of Comparative Psychology*, 111(2), 159–173.
- Itakura, Y., Habermehl, G., & Mebs, D. (1987). Tannins occurring in the toxic Brazilian plant *Thiloa glaucocarpa*. *Toxicon*, 25(12), 1291–1300. doi: 10.1016/0041-0101(87)90007-9.
- Janik, V. M., & Slater, P. J. B. (2003). Traditions in mammalian and avian vocal communication. In D. Frigaszy & S. Perry (Eds.), *Biology of Traditions* (pp. 213–235). Cambridge: Cambridge University Press.
- Kawai, M. (1965). Newly-acquired pre-cultural behavior of the natural troop of Japanese monkeys on Koshima islet. *Primates*, 6(1), 1–30. doi: 10.1007/BF01794457.
- Kenward, B., Weir, A. A. S., Rutz, C., & Kacelnik, A. (2005). Tool manufacture by naive juvenile crows. *Nature*, 433(7022), 121. doi: 10.1038/433121a.
- Kitahara-Frisch, J., & Norikoshi, K. (1982). Spontaneous sponge-making in captive chimpanzees. *Journal of Human Evolution*, 11(1), 41–47.
- Kroodsma, D. E., Byers, B. E., Halkin, S. L., Hill, C., Bolsinger, J. R., Dawson, J., et al. (1999). Geographic variation in Black-capped Chickadee songs and singing behavior. *The Auk*, 116(2), 387–402.
- Krützen, M., Mann, J., Heithaus, M. R., Connor, R. C., Bejder, L., & Sherwin, W. B. (2005). Cultural transmission of tool use in bottlenose dolphins. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102(25), 8939–43. doi: 10.1073/pnas.0500232102.

- Köhler, M. (1925). *The mentality of apes* (p. 386). Routledge.
- Laland, K. N. (2008). Animal cultures. *Current Biology*, 18(9), R366-R370.
- Langergraber, K. E., Boesch, Christophe, Inoue, E., Inoue-Murayama, M., Mitani, J. C., Nishida, Toshisada, et al. (2011). Genetic and “cultural” similarity in wild chimpanzees. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278(1704), 408-16. doi: 10.1098/rspb.2010.1112.
- Langguth, A., & Alonso, C. (1997). Capuchin monkeys in the caatinga: tool use and food habits during drought. *Neotropical Primates*, 5(3), 77-78.
- Lavallee, A. C. (1999). Capuchin (*Cebus apella*) tool use in a captive naturalistic environment. *International Journal of Primatology*, 20(3), 399-414.
- Lawick-Goodall, J. van. (1971). Tool-Using in Primates and Other Vertebrates. In R. A. H. Daniel S. Lehrman & S. Evelyn (Eds.), *Advances in the Study of Behavior* (Vol. 3, pp. 195-249). Academic Press.
- Lawick-Goodall, J. van, Lawick, H. van, & Packer, C. (1973). Tool-use in free-living baboons in the Gombe National Park, Tanzania. *Nature*, 241, 212-213.
- Leca, J., Gunts, N., & Huffman, M. A. (2008). Food Provisioning and Stone Handling Tradition in Japanese Macaques: A Comparative Study of Ten Troops. *American Journal of Primatology*, 70(8), 803-813. doi: 10.1002/ajp.20551.
- Lestel, D. (2001). *As Origens Animais da Cultura* (p. 304). Lisboa: Instituto Piaget.
- Lethmate, J. (1982). Tool-using skills of orang-utans. *Journal of Human Evolution*, 11(1), 49-64.
- Lindshield, S. M., & Rodrigues, M. A. (2009). Tool use in wild spider monkeys (*Ateles geoffroyi*). *Primates*, 50(3), 269-72. doi: 10.1007/s10329-009-0144-3.
- Lockman, J. J. (2000). A perception-action perspective on tool use development. *Child Development*, 71(1), 137-144. doi: 10.1111/1467-8624.00127.
- Lonsdorf, E. V., Eberly, L. E., & Pusey, A. E. (2004). Sex differences in learning in chimpanzees. *Nature*, 428(6984), 715-716. doi: 10.1038/428715a 428715a [pii].
- Lonsdorf, E. V. (2006). What is the role of mothers in the acquisition of termite-fishing behaviors in wild chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*)? *Animal Cognition*, 9, 36-46.
- Ludwig, G., Aguiar, L. M., & Rocha, V. J. (2006). Comportamento de obtenção de *Manihot esculenta* Crantz (Euphorbiaceae), mandioca, por *Cebus nigratus* (Goldfuss) (Primates, Cebidae) como uma adaptação alimentar em períodos de escassez. *Revista Brasileira de Zoologia*, 23(3), 888-890. doi: 10.1590/S0101-81752006000300039.

- Lycett, S. J. (2010). The importance of history in definitions of culture: Implications from phylogenetic approaches to the study of social learning in chimpanzees. *Learning & Behavior*, 38(3), 252-264. doi: 38/3/252 [pii] 10.3758/LB.38.3.252.
- López, J. C., & López, D. (1985). Killer whales (*Orcinus orca*) of Patagonia and their behavior of intentional stranding while hunting near shore. *Journal of Mammalogy*, 66, 181-183.
- Malaivijitnond, S., Lekprayoon, C., Tandavanittj, N., Panha, S., Cheewatham, C., & Hamada, Y. (2007). Stone-tool usage by Thai long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *American Journal of Primatology*, 69(2), 227-233. doi: 10.1002/Ajp.20342.
- Mannu, M., & Ottoni, E. B. (2009). The Enhanced Tool-Kit of Two Groups of Wild Bearded Capuchin Monkeys in the Caatinga: Tool Making, Associative Use, and Secondary Tools. *American Journal of Primatology*, 71(3), 242-251. doi: 10.1002/Ajp.20642.
- Mather, J. A. (1994). "Home" choice and modification by juveniles *Octopus vulgaris* (Mollusca: Cephalopoda): specialized intelligence and tool use. *Journal of Zoology*, 233, 359-368.
- Matsuzawa, T. (2003). The Ai project: historical and ecological contexts. *Animal Cognition*, 6(4), 199-211.
- Matsuzawa, T. (2003). Koshima monkeys and Bossou chimpanzees: Long-term research on culture in nonhuman primates. In F. B. M. De Waal & P. L. Tyack (Eds.), *Animal Social Complexity: Intelligence, culture and individualizes societies* (pp. 374-387). Cambridge: Harvard University Press.
- McCowan, B., Marino, L., Vance, E., Walke, L., & Reiss, D. (2000). Bubble ring play of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*): Implications for cognition. *Journal of Comparative Psychology*, 114(1), 98-106.
- McGrew, W. C. (1992). *Chimpanzee Material Culture - Implications for Human Evolution* (p. 277). Cambridge: Cambridge University Press.
- Moura, A. C. A. (2004). *The capuchin monkey and the Caatinga dry forest: A hard life in a harsh habitat*. PhD. Thesis, University of Cambridge, Cambridge.
- Moura, A. C. A. (2007). Primate Group Size and Abundance in the Caatinga Dry Forest, Northeastern Brazil. *International Journal of Primatology*, 28(6), 1279-1297. doi: 10.1007/s10764-007-9223-8.
- Moura, A. C. A., & Lee, P. C. (2004). Capuchin stone tool use in caatinga dry forest. *Science*, 306, 1909. doi: 10.1126/science.1102558.
- Moura, A. C. A., & Lee, P. C. (2010). Wild Capuchins Show Male-Biased Feeding Tool Use. *International Journal of Primatology*, 31(3), 457-470. doi: 10.1007/s10764-010-9406-6.

- Mulcahy, N. J., & Call, J. (2006). Apes Save Tools for Future Use. *Science*, 312, 1038-1040.
- Nishida, T. (1968). The social group of wild chimpanzees in the Mahali Mountains. *Primates*, 9, 167-224.
- Nishida, T. (1973). The ant-gathering behaviour by the use of tools among wild chimpanzees of the Mahali Mountains. *Journal of Human Evolution*, 2(5), 357-370.
- Nishida, T., & Hiraiwa, M. (1982). Natural history of a tool-using behavior by wild chimpanzees in feeding upon wood-boring ants. *Journal of Human Evolution*, 11(1), 73-99.
- Oakley, K. P. (1949). *Man the Toolmaker* (p. 98). London: The British Museum of Natural History.
- Ottoni, E. B., & Izar, P. (2008). Capuchin monkey tool use: Overview and implications. *Evolutionary Anthropology*, 17(4), 171-178. doi: 10.1002/Evan.20185.
- Ottoni, E. B., & Mannu, M. (2001). Semifree-ranging tufted capuchins (*Cebus apella*) spontaneously use tools to crack open nuts. *International Journal of Primatology*, 22(3), 347-358. doi: 10.1023/A:1010747426841.
- Ottoni, E. B., Resende, B. D., & Izar, P. (2005). Watching the best nutcrackers: what capuchin monkeys (*Cebus apella*) know about others' tool-using skills. *Animal Cognition*, 8(4), 215-219.
- Perry, S., Baker, M., Fedigan, L., Gros-Louis, J., Jack, K., MacKinnon, K. C., et al. (2003). Social conventions in wild white-faced capuchin monkeys. *Current Anthropology*, 44(2), 241-268.
- Pierce, J. D. (1986). A review of tool use in insects. *Florida Entomologist*, 69(1), 95-104.
- Price, J. J. (1998). Family- and sex-specific vocal traditions in a cooperatively breeding songbird. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 265(1395), 497-502. doi: 10.1098/rspb.1998.0322.
- Pruetz, J. D., & Bertolani, P. (2007). Savanna chimpanzees, *Pan troglodytes verus*, hunt with tools. *Current Biology*, 17(5), 412-417.
- Reader, S. M., & Laland, K. N. (2001). Primate innovation: Sex, age and social rank differences. *International Journal of Primatology*, 22(5), 787-805.
- Reid, J. B. (1982). Tool-use by a rook (*Corvus frugilegus*), and its causation. *Animal Behaviour*, 30, 1212-1216.
- Rendell, L., & Whitehead, H. (2001). Culture in whales and dolphins. *The Behavioral and brain sciences*, 24(2), 309-24; discussion 324-82.

- Resende, B. D. (2004). *Ontogenia de comportamentos manipulativos em um grupo de macacos-prego (Cebus apella) em situação de semiliberdade*. Instituto de Psicologia - Universidade de São Paulo.
- Resende, B. D., Ottoni, E. B., & Fragaszy, D. M. (2008). Ontogeny of manipulative behavior and nut-cracking in young tufted capuchin monkeys (*Cebus apella*): a perception-action perspective. *Developmental Science*, 11(6), 828-840. Wiley Online Library.
- Sakura, O., & Matsuzawa, T. (1991). Flexibility of wild chimpanzees nut-cracking behavior using stone hammers and anvils: an experimental analysis. *Ethology*, 87, 237-248.
- Schaik, C. P. van, & Knott, C. D. (2001). Geographic variation in tool use on *Neesia* fruits in orangutans. *American Journal of Physical Anthropology*, 114(4), 331-42. doi: 10.1002/ajpa.1045.
- Schaik, C. P. van. (2003). Social learning and social tolerance in orangutans and chimpanzees. In D Fragaszy & S. Perry (Eds.), *The Biology of Traditions: Models and evidence* (pp. 297-328). Cambridge: Cambridge University Press.
- Schaik, C. P. van, & Pradhan, G. (2003). A model for tool-use traditions in primates: implications for the coevolution of culture and cognition. *Journal of Human Evolution*, 44(6), 645-664. doi: 10.1016/S0047-2484(03)00041-1.
- Schaik, C. P. van, Ancrenaz, M., Borgen, G., Galdikas, B., Knott, C. D., Singleton, I., et al. (2003). Orangutan cultures and the evolution of material culture. *Science*, 299(5603), 102-5. doi: 10.1126/science.1078004.
- Shumaker, R. W., Walkup, K. R., & Beck, B. B. (2011). *Animal tool behavior: the use and manufacture of tools by animals* (2nd ed., p. 282). Baltimore, USA: Johns Hopkins University Press.
- Shuster, G., & Sherman, P. W. (1998). Tool use by naked mole-rats. *Animal Cognition*, 1, 71-74.
- Silva Jr., J. S. (2001). *Especiação nos macacos-prego e caiararas, gênero Cebus Erxeleben (Primates, Cebidae)*. Tese de Doutorado, Instituto de Biologia, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.
- Smolker, R., Richards, A., Connor, R., Mann, J., & Berggren, P. (1997). Sponge carrying by dolphins (*Delphinidae*, *Tursiops* sp.): A foraging specialization involving tool use. *Ethology*, 103, 454-465.
- Souto, A., Bione, C. B. C., Bastos, M., Bezerra, B. M., Fragaszy, D., & Schiel, N. (2011). Critically endangered blonde capuchins fish for termites and use new techniques to accomplish the task. *Biology letters*. doi: 10.1098/rsbl.2011.0034.

- Spagnoletti, N., Izar, P., & Visalberghi, E. (2008). Effects of food availability on tool use of wild bearded capuchin. *XXII Congress of the International Primatological Society* (p. 514). Edinburgh, UK.
- Spagnoletti, N., Visalberghi, E., Ottoni, E. B., Izar, P., & Frigaszy, D. (2011). Stone tool use by adult wild bearded capuchin monkeys (*Cebus libidinosus*). Frequency, efficiency and tool selectivity. *Journal of human evolution*. Elsevier Ltd. doi: 10.1016/j.jhevol.2011.02.010.
- St Amant, R., & Horton, T. E. (2008). Revisiting the definition of animal tool use. *Animal Behaviour*, 75, 1199-1208. doi: 10.1016/J.Anbehav.2007.09.028.
- Stanford, C. B., Gambaneza, C., Nkurunungi, J. B., & Goldsmith, M. L. (2000). Chimpanzees in Bwindi-Impenetrable National Park, Uganda, Use Different Tools to Obtain Different Types of Honey. *Primates*, 41(3), 337-341.
- Sugiyama, Y. (1997). Social tradition and the use of tool-composites by wild chimpanzees. *Evolutionary Anthropology*, 6(1), 23-27. John Wiley & Sons.
- Tebich, S., & Bshary, R. (2004). Cognitive abilities related to tool use in the woodpecker finch, *Cactospiza pallida*. *Animal Behaviour*, 67(4), 689-697.
- Thomsen, L. R., Campbell, R. D., & Rosell, F. (2007). Tool-use in a display behaviour by Eurasian beavers (*Castor fiber*). *Animal Cognition*, 10(4), 477-82. doi: 10.1007/s10071-007-0075-6.
- Tomasello, M., & Call, J. (1997). *Primate Cognition* (1st ed., p. 517). New York: Oxford University Press.
- Valderrama, X., Robinson, J. G., Attygalle, A. B., & Eisner, T. (2000). Seasonal Anointment with Millipedes in a Wild Primate: A Chemical Defense Against Insects? *Journal of Chemical Ecology* (Vol. 26, pp. 2781-2790-2790). Springer Netherlands. doi: 10.1023/A:1026489826714.
- Verderane, M. P. (2010). *Socioecologia de macacos-prego (Cebus libidinosus) em área de ecótono Cerrado/Caatinga*. Tese de Doutorado, Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Verderane, M. P., Falótico, T., Resende, B. D., Labruna, M. B., Izar, P., & Ottoni, E. B. (2007). Anting in a Semifree-ranging Group of *Cebus apella*. *International Journal of Primatology*.
- Visalberghi, E. (1990). Tool use in *Cebus*. *Folia Primatologica*, 54, 146-154.
- Visalberghi, E., Addessi, E., Truppa, V., Spagnoletti, N., Ottoni, E. B., Izar, P., et al. (2009). Selection of Effective Stone Tools by Wild Bearded Capuchin Monkeys. *Current Biology*, 19(3), 213-217. doi: 10.1016/J.Cub.2008.11.064.

- Visalberghi, E., Frigaszy, D. M., Izar, P., & Ottoni, E. B. (2005). Terrestriality and tool use. *Science*, 308, 951.
- Visalberghi, E., Frigaszy, D. M., & Savage-Rumbaugh, S. (1995). Performance in tool-using task by common chimpanzees (*Pan troglodytes*), bonobos (*Pan paniscus*), an orangutan (*Pongo pygmaeus*), and capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Journal of Comparative Psychology*, 109(1), 52-60.
- Visalberghi, E., Frigaszy, D., Izar, P., Ottoni, E. B., & Gomes, M. (2004). Wild capuchin monkeys use anvils and stone pounding tools. *Folia Primatologica*, 75(Suppl 1), 348.
- Visalberghi, E., Frigaszy, D., Ottoni, E. B., Izar, P., Oliveira, M. G., & Andrade, F. R. D. (2007). Characteristics of Hammer Stones and Anvils Used by Wild Bearded Capuchin Monkeys (*Cebus libidinosus*) to Crack Open Palm Nuts. *American Journal of Physical Anthropology*, 132, 426-444.
- Visalberghi, E., & Limongelli, L. (1994). Lack of comprehension of cause-effect relations in tool-using capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Journal of Comparative Psychology*, 108(1), 15-22.
- Visalberghi, E., Spagnoletti, N., Silva, E. D. R. da, Andrade, F. R. D., Ottoni, E. B., Izar, P., et al. (2009). Distribution of potential suitable hammers and transport of hammer tools and nuts by wild capuchin monkeys. *Primates*, 50(2), 95-104. doi: 10.1007/S10329-008-0127-9.
- Watanabe, K., Urasopon, N., & Malaivijitnond, S. (2007). Long-tailed macaques use human hair as dental floss. *American Journal of Primatology*, 69(8), 940-944. doi: 10.1002/Ajp.20403.
- Weir, A. A. S., Chappell, J., & Kacelnik, A. (2002). Shaping of Hooks in New Caledonian Crows. *Science*, 297, 981.
- Weldon, P. J. (2004). Defensive anointing: extended chemical phenotype and unorthodox ecology. *Chemoecology*, 14(1), 1-4.
- Weldon, P. J., Aldrich, J. R., Klun, J. A., Oliver, J. E., & Debboun, M. (2003). Benzoquinones from millipedes deter mosquitoes and elicit self-anointing in capuchin monkeys (*Cebus spp.*). *Naturwissenschaften*, 90, 301-304.
- Westergaard, G. C., Kuhn, H. E., Babitz, M. A., & Suomi, S. J. (1998). Aimed Throwing as a Means of Food Transfer Between Tufted Capuchins (*Cebus apella*). *International Journal of Primatology*, 19(1), 123-131. doi: 10.1002/(SICI)1098-2345(1997)43:1<33::AID-AJP2>3.0.CO;2-Z.
- Westergaard, G. C., & Suomi, S. J. (1993). Use of a tool-set by capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Primates*, 34(4), 459-462.
- Westergaard, G. C., & Suomi, S. J. (1994). A simple stone-tool technology in monkeys. *Journal of Human Evolution*, 27(5), 399-404.

- Westergaard, G. C., & Suomi, S. J. (1995). The Production and Use of Digging Tools by Monkeys: A Nonhuman Primate Model of a Hominid Subsistence Activity. *Journal of Anthropological Research*, 51(1), 1-8.
- Whitehead, H. (2003). Society and culture in the deep and open ocean. In F B M de Waal & P. L. Tyack (Eds.), *Animal Social Complexity: Intelligence, culture and individualizes societies* (pp. 444-464). London: Harvard University Press.
- Whitehead, H. (2010). Conserving and managing animals that learn socially and share cultures. *Learning & Behavior*, 38(3), 329-336. doi: 38/3/329 [pii] 10.3758/LB.38.3.329.
- Whiten, A., & Boesch, C. (2001). The cultures of chimpanzees. *Scientific American*, 61-67.
- Whiten, A., Goodall, J., McGrew, W. C., Nishida, T., Reynolds, V., Sugiyama, Y., et al. (1999). Cultures in chimpanzees. *Nature*, 399, 682-685.
- Whiten, A., Spiteri, A., Horner, V., Bonnie, K. E., Lambeth, S. P., Schapiro, S. J., et al. (2007). Transmission of multiple traditions within and between chimpanzee groups. *Current biology : CB*, 17(12), 1038-43. doi: 10.1016/j.cub.2007.05.031.
- Wittiger, L., & Sunderland-Groves, J. L. (2007). Tool Use During Display Behavior in Wild Cross River Gorillas. *American Journal of Primatology*, 69, 1307-1311.

APÊNDICES

Apêndice A – Frequências dos comportamentos do grupo PF durante os *scans*.

Atividade		Frequency	Percent	Valid Percent	Cumulative Percent
Valid	Forragear	2796	34,0	34,0	34,0
	Deslocar-se	1386	16,9	16,9	50,9
	Come Provisionado	1159	14,1	14,1	65,0
	Deitado	594	7,2	7,2	72,3
	Parado	543	6,6	6,6	78,9
	Brincadeira Social	527	6,4	6,4	85,3
	Ser Carregado	368	4,5	4,5	89,8
	Fazer Catacao	190	2,3	2,3	92,1
	Receber Catacao	143	1,7	1,7	93,8
	Bebe agua	66	,8	,8	94,6
	Coca	58	,7	,7	95,3
	Ameaca	57	,7	,7	96,0
	Vocaliza	51	,6	,6	96,7
	Cava	43	,5	,5	97,2
	Observa outro sujeito	33	,4	,4	97,6
	Quebra com pedra	29	,4	,4	97,9
	Explora	27	,3	,3	98,3
	Display Cio	23	,3	,3	98,6
	Mamar	22	,3	,3	98,8
	Cava com pedra	20	,2	,2	99,1
	Autocatacao	16	,2	,2	99,3
	Sofre Ameaca	15	,2	,2	99,4
	Amamentar	14	,2	,2	99,6
	Outros	8	,1	,1	99,7
	Sonda	7	,1	,1	99,8
	Brincadeira Solitaria	4	,0	,0	99,8
	Solicita Comida	4	,0	,0	99,9
	Copula	4	,0	,0	99,9
	Manipula objeto	3	,0	,0	100,0
	Display com pedra	1	,0	,0	100,0
	Examina	1	,0	,0	100,0
	Total	8212	100,0	100,0	

Apêndice B – Frequências dos comportamentos do grupo BC durante os *scans*.

Atividade		Frequency	Percent	Valid Percent	Cumulative Percent
Valid	Forragear	374	32,6	32,6	32,6
	Deslocar-se	251	21,9	21,9	54,5
	Parado	64	5,6	5,6	60,1
	Brincadeira Social	62	5,4	5,4	65,5
	Brincadeira Solitaria	2	,2	,2	65,7
	Ser Carregado	12	1,0	1,0	66,8
	Come	132	11,5	11,5	78,3
	Ameaca	13	1,1	1,1	79,4
	Sofre Ameaca	4	,3	,3	79,8
	Deitado	115	10,0	10,0	89,8
	Fazer Catacao	25	2,2	2,2	92,0
	Receber Catacao	27	2,4	2,4	94,3
	Amamentar	4	,3	,3	94,7
	Mamar	4	,3	,3	95,0
	Vocaliza	8	,7	,7	95,7
	Bebe agua	6	,5	,5	96,2
	Quebra com pedra	4	,3	,3	96,6
	Cava com pedra	4	,3	,3	96,9
	Cava	14	1,2	1,2	98,2
	Observa outro sujeito	3	,3	,3	98,4
	Coca	9	,8	,8	99,2
	Copula	1	,1	,1	99,3
	Sonda	1	,1	,1	99,4
	Outros	2	,2	,2	99,6
	Display Cio	5	,4	,4	100,0
	Total	1146	100,0	100,0	

Apêndice C – Frequência absoluta do uso de ferramentas por indivíduo (grupos PF e BC). A categoria Pedras engloba a pedras de cavar e quebrar, a categoria Varetas engloba as sondas e as lanças, a categoria Pulverizar engloba a pedra de pulverizar seixos e a categoria Outros engloba as pedras de arremesso e as pedras machado.

	Sexo	Pedras	Varetas	Pulverizar	Outros	Total	% total
Não identificado		1514	318	67	4	1903	48,571
Ajudante	Fêmea	6	0	0	0	6	0,153
Alice	Fêmea	8	5	0	0	13	0,332
Anne	Fêmea	5	0	0	0	5	0,128
Apolo	Macho	15	5	0	1	21	0,536
Assustado	Macho	9	0	0	0	9	0,230
Bacana	Macho	35	19	3	0	57	1,455
Beijola	Macho	49	4	0	0	53	1,353
Benne	Fêmea	48	0	0	8	56	1,429
Berinjela	Fêmea	1	2	0	0	3	0,077
Bexiga	Macho	13	0	2	0	15	0,383
Blip	Macho	55	10	1	0	66	1,685
Blue	Macho	36	0	0	0	36	0,919
Bocão	Macho	56	2	2	0	60	1,531
Bochechudo	Macho	25	3	1	0	29	0,740
Bruxa	Fêmea	4	0	0	0	4	0,102
Canela	Fêmea	60	0	0	0	60	1,531
Capenga	Macho	32	0	3	0	35	0,893
Cássia	Fêmea	3	0	0	0	3	0,077
Caveira	Macho	23	1	1	0	25	0,638
Cheng	Macho	12	3	0	0	15	0,383
Chifrudo	Macho	59	8	0	0	67	1,710
Dentinho	Macho	8	0	0	0	8	0,204
Diana	Fêmea	8	0	0	0	8	0,204
Doente	Macho	2	4	0	0	6	0,153
Elvira	Fêmea	15	0	1	0	16	0,408
Encrenqueira	Fêmea	52	0	0	0	52	1,327
Falsa	Fêmea	3	0	0	0	3	0,077
Gorda	Fêmea	71	0	1	0	72	1,838
Igor	Macho	27	7	0	0	34	0,868
Jurema	Fêmea	15	0	0	0	15	0,383
Lica	Fêmea	68	0	0	0	68	1,736
Limão	Macho	37	7	0	0	44	1,123
Lola	Fêmea	23	0	0	0	23	0,587
Maça	Fêmea	46	0	0	0	46	1,174
Manco	Macho	8	3	0	0	11	0,281
Marronzinho	Macho	5	3	0	0	8	0,204
Mercúrio	Macho	4	0	0	0	4	0,102

Molenga	Macho	27	6	2	0	35	0,893
Nemo	Macho	8	2	0	0	10	0,255
Nico	Macho	124	8	0	0	132	3,369
Ninfa	Fêmea	15	0	0	2	17	0,434
Orelha	Macho	8	0	0	0	8	0,204
Pedrita	Fêmea	6	0	0	32	38	0,970
Perninha	Fêmea	20	0	0	0	20	0,510
Porthos	Macho	27	7	0	0	34	0,868
Pretinho	Macho	78	13	1	0	92	2,348
Queixudo	Macho	2	0	0	0	2	0,051
Rabo pelado	Macho	9	0	0	0	9	0,230
Rabugento	Macho	50	1	2	0	53	1,353
Ramela	Fêmea	29	0	0	0	29	0,740
Roger	Macho	16	2	0	0	18	0,459
Romã	Fêmea	34	0	0	0	34	0,868
Saco de Pancada	Macho	48	12	3	0	63	1,608
Sapata	Fêmea	1	0	0	0	1	0,026
Songo	Macho	7	0	0	0	7	0,179
Sofia	Fêmea	19	0	0	0	19	0,485
Tara	Fêmea	5	0	0	0	5	0,128
Tatu	Fêmea	4	0	0	0	4	0,102
Torto	Macho	121	7	1	0	129	3,292
Vesga	Fêmea	61	0	0	0	61	1,557
Willy	Macho	40	23	5	0	68	1,736
Zandor	Macho	64	6	1	0	71	1,812
TOTAL		3283	491	97	47	3918	

Crédito das fotos: Todas as fotos apresentadas neste volume foram registradas por Tiago Falótico durante a coleta de dados no Parque Nacional Serra da Capivara, com exceção das fotos de satélite, cuja fonte foi o Google Earth.