UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
INSTITUTO DE PSICOLOGIA
DEPARTAMENTO DE PSICOLOGIA EXPERIMENTAL

LUIZ CARLOS MATOS BIONDI

**Comportamento posicional e uso de substrato de
macacos-prego *Cebus libidinosus* Spix, 1823**

SÃO PAULO

2010

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
INSTITUTO DE PSICOLOGIA
DEPARTAMENTO DE PSICOLOGIA EXPERIMENTAL

Comportamento posicional e uso de substrato de macacos-prego *Cebus libidinosus* Spix, 1823

Dissertação apresentada ao Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Psicologia.

Área de Concentração: Psicologia Experimental

LUIZ CARLOS MATOS BIONDI

Orientadora: Dr^a Patrícia Izar

SÃO PAULO

2010

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

Biondi, Luiz Carlos Matos.

Comportamento posicional e uso de substrato de macacos-prego *Cebus Libidinosus Spix*, 1823 / Luiz Carlos Matos Biondi; orientadora Patrícia Izar. -- São Paulo, 2010.

120 f.

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

1. Primatas (não-humanos) 2. Cebus 3. Etologia animal 4. Ambientes dos animais I. Título.

QL737.P9

FOLHA DE APROVAÇÃO

LUIZ CARLOS MATOS BIONDI

COMPORTAMENTO POSICIONAL E USO DE SUBSTRATO DE MACACOS-PREGO

Cebus libidinosus Spix, 1823

Dissertação apresentada ao Instituto de Psicologia da
Universidade de São Paulo, como parte dos requisitos
para obtenção do título de Mestre em Psicologia.

Área de Concentração: Psicologia Experimental

Tese defendida e aprovada em: ____/____/____

Banca Examinadora

Prof.(a)Dr.(a)_____

Instituição:_____Assinatura:_____

Prof.(a)Dr.(a)_____

Instituição:_____Assinatura:_____

Prof.(a)Dr.(a)_____

Instituição:_____Assinatura:_____

AGRADECIMENTOS

À minha família Matos Biondi e às famílias Ventura, Antonini, Mauá e Dutra, pelo apoio infinito, compreensão descomunal e amizade eterna. Em especial à minha mãe, Maria Helena Biondi, pela impressionante força e coragem de ser. Simplesmente de ser, embora não haja nada de simples nisso.

À professora Patrícia Izar, que tem minha gratidão, pela oportunidade e ajuda oferecida, dedicação aos seus alunos e apoio intelectual.

À família M. Maria, Mauro, Martinha, Marcinho, Mara, Marina, Júnior e Marcos. Por terem sido a minha família no ano que passei no Piauí. De verdade, nas risadas e nos quebra paus.

À Pig e à Fayga. Os melhores velhos amigos que eu poderia ter.

À equipe do projeto *EthoCebus*: professores doutores Dorothy Fragaszy, Elisabetta Visalberghi, Patrícia Izar e Eduardo Ottoni.

À professora doutora Briseida Dôgo de Resende, quem primeiro me estendeu a mão, pela amizade, sinceridade e conhecimento passado.

À doutora Michele Verderane, por me ajudar com valiosíssimas informações sobre o mundo sertanejo e acadêmico e amizade.

Ao professor doutor Rogério Grassetto Teixeira da Cunha, pelos artigos e informações nos seus trabalhos com comportamento posicional.

Aos professores doutores Kristin e Barth Wright, pela amizade, enorme ajuda, orientação teórica e risadas sertanejas perante situações muito ou pouco engraçadas.

Aos fantásticos amigos/guias/mateiros/auxiliares de pesquisa/mulhomens Marino Júnior, Renato, Luzivon, Josemar e Arizomar, pelas longas horas de conversa, muito trabalho e equilíbrio mental (por incrível que pareça).

Ao doutor Francisco Marcelo Rocha, pela ajuda com as análises estatísticas.

À professora doutora Gisele Akemi Oda pelas valiosas contribuições e apoio na disciplina de Fotoperiodismo e Sazonalidade e na banca de qualificação.

Ao homem mais *rock and roll* de Gilbués, Paulinho, portador da cerveja mais gostosa e gelada de todo o universo, e à sua maravilhosa e atenciosa esposa Vanusa. Obrigado por todas as lições passadas nos momentos de convivência.

À Janine Chalk e à Qin Liu, por compartilharem a base e responsabilidades do projeto *EthoCebus* por alguns meses, de maneira nobre e madura.

Aos meus amigos. Não ousou levantar seus santos nomes em vão para não deixar ninguém de fora.

A Vane Bueno, Dani Victoratti e Carol Sbaile, pelo apoio emocional, cumplicidade e tudo mais.

Aos funcionários da Universidade Aberta do Piauí, por fornecerem toda a assistência possível com computadores e palavras amigas.

Ao povo de Gilbués. Sem exceção. Por fazerem do ano que passei lá um ano inesquecível.

À equipe do Laboratório de Etologia Cognitiva, Marina, Mari Lee, Mari Dutra, Tokuda, Annete, Lucas, Caio, Tiago, Rafael, Zé, Altay, César, Gabi, Lia, Renata, Priscila, Fernanda, Bia, Alessandra, Laura, Andrea, entre outros que são queridos a ponto de me perdoarem por eu esquecer de colocar seus nomes aqui.

À Olívia Pimenta, a pessoa mais paciente e gente boa que existe neste mundo uspiano. Valeu, queridona.

À Camila Galheigo Coelho, por me estender a mão em um momento muito delicado.

À China, pela sanidade.

Às agências de fomento FAPESP e CAPES, sem o suporte financeiro das mesmas este estudo não seria possível.

Aos macacos, que, se não estão em primeiro desta lista, é simplesmente porque não dão a mínima.

**“...BICHO MACACO SE ESCAPULIAM DE PRA
TODA BANDA, SÓ GUINCHOS E DISCUSSÃO DE ASSOVIO,
CERERÊ DE MÃO EM MÃO NO CHÃO, ASSUNGA RABO,
RABO QUE ATÉ ENROSCAVAM PARA DEPENDURAR,
QUANDO EMPOLEIRAVAM, MAIS AQUELES PULOS
MACINHOS, DE ÁRVORE EM ÁRVORE – TUDO MESMO
ASSIM AINDA QUERIAM VER, E POUCO FUGIAM. MAS, NO
ALTO MEIO, AGARRADO COM AS MÃOS EM DOIS
GALHOS, SENHOR UM MANDAVA, QUE FOLHASSEM E
AZULASSEM MOSTRANDO AS COSTAS COM TODA
URGÊNCIA”
JOÃO GUIMARÃES ROSA, EM “MANUELZÃO E MIGUILIM”**

**“EU NÃO OLHO PARA SINAIS, NEM PARA MARCAS,
NEM PARA PÊLOS, NEM PARA NADA. EU OS RECONHEÇO
ASSIM, COMO A VOCÊ. EU OS RECONHEÇO COMO
RECONHEÇO GENTE”
MARINO JÚNIOR FONSECA DE OLIVEIRA**

RESUMO

BIONDI, L. C. M. **Comportamento posicional e uso de substrato de macacos-prego *Cebus libidinosus* Spix, 1823**. 2010. 119p. Dissertação (mestrado) – Departamento de Psicologia, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2010.

O gênero *Cebus* é um táxon que agrupa espécies arborícolas, cujo principal modo locomotor é o deslocamento quadrúpede e o principal modo postural é sentado. No entanto, todos os estudos publicados descrevem comportamentos posicionais de populações de floresta tropical, habitat ao qual o gênero não está restrito. Os objetivos do presente estudo foram (1) descrever o comportamento de uma população de *Cebus libidinosus* que habita uma área de ecótono Cerrado-Caatinga e (2) investigar se indivíduos de diferentes classes de gênero e de idade diferem em comportamento posicional, já que mudanças que acompanham os indivíduos em crescimento influenciam suas atividades cotidianas. Para coletar os dados comportamentais utilizei o método de varredura focal e para as análises estatísticas utilizei a regressão de Poisson. Os comportamentos posicionais, o uso de substrato e o uso de substrato arbóreo específico foram pesquisados por atividade, já que cada uma exige posicionamentos diferentes. As faixas etárias divergiram significativamente na frequência de ocorrência das atividades alimentação, brincadeira e descanso e na frequência de utilização de comportamentos posicionais como escalada, deslocamento quadrúpede, suspensão, entre outros, sugerindo que o desenvolvimento durante a ontogenia exige que os animais moldem os seus modos locomotores e posturais em função de características ambientais e das diferenças anatômicas e fisiológicas. Quanto aos substratos utilizados, os arbóreos foram sempre os preferidos (com exceção da atividade *quebra*, exclusivamente executada no chão) e os galhos múltiplos foram mais utilizados na maioria das atividades. Infantes utilizaram galhos múltiplos mais e galhos grandes menos do que adultos durante a atividade deslocamento. Indivíduos mais velhos utilizaram ambientes terrestres mais frequentemente do que os mais novos nas atividades brincadeira e deslocamento. Nas atividades em que a literatura disponível permitiu comparações, *Cebus libidinosus* deste estudo utiliza substratos terrestres mais do que outras espécies do gênero, apesar de usar comportamentos posicionais e apresentar orçamentos de atividades similares a outras populações.

Palavras chave: Primatas, *Cebus*, comportamento animal, cerrado, caatinga.

ABSTRACT

BIONDI, L. C. M. **Positional behavior and substrate use of wild bearded capuchin monkeys *Cebus libidinosus* Spix, 1823.** 2010. 119p. Dissertação (mestrado) – Departamento de Psicologia, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2010.

The genus *Cebus* is a taxon that groups arboreal species in which the main locomotor mode is quadrupedal locomotion and the main posture mode is sitting down. However, all the studies reviewed describe positional behavior of rainforest inhabiting populations, an environment to which the genus is not restricted. The aims of this study were (1) to describe the behavior of a population of *Cebus libidinosus* that uses exclusively an ecotone Cerrado-Caatinga and (2) to check if individuals of different gender and age classes differ in their positional behaviors, since changes that accompany growing individuals influence their daily activities. I used the focal scan method to collect behavioral data and Poisson regression for the statistical analysis. The positional behavior, substrate use and the use of arboreal substrates were investigated by activity, since these require different placements. The age groups differed significantly in the frequency of feeding, play and rest activities. In most activities the age groups differed significantly in the frequency of use of positional behaviors such as climbing, quadrupedal locomotion, suspension, among others, suggesting their ontogenetic development requires animals to model their locomotor and postural modes depending on environmental characteristics and anatomical and physiological differences. As for the substrates used, the trees were always the favorites (except for the nutcrack activity, conducted exclusively on the ground) and multiple branches were more frequently used in most of the activities. Infants used multiple branches more and large single branches less than adults during travel. Older individuals used terrestrial environments more often than younger ones during play and travel. In the activities that the available literature allowed comparisons, the *Cebus libidinosus* of this study use terrestrial substrates more than other species of the genus, although they present similar positional behavior and activity budget.

Key words: Primates, *Cebus*, animal behavior, cerrado, caatinga.

LISTA DE FIGURAS

Ilustração 1: Local do estudo. A imagem 1 mostra a localização do estado do Piauí e a imagem 2 a localização do município de Gilbués/PI (fonte: http://ethocebus.net/ e EMBRAPA).	28
Ilustração 2: Vista de parte da fazenda Boa Vista. É possível observar regiões de chapada, na planície, e morro (encosta, paredão e topo).	29
Ilustração 3: Paredão de arenito nos morros da Fazenda Boa Vista, Gilbués/PI (Foto: Luciano Candisani).	29
Ilustração 4: Biomassa (kg/ha) estimada de frutos no período de dezembro de 2006 a novembro de 2009 para a Fazenda Boa Vista, Gilbués/PI.	30
Ilustração 5: Biomassa (kg/ha) estimada de flores no período de dezembro de 2006 a novembro de 2009 para a Fazenda Boa Vista, Gilbués/PI.	30
Ilustração 6: Biomassa (kg/ha) estimada de artrópodes no período de dezembro de 2006 a novembro de 2009 para a Fazenda Boa Vista, Gilbués/PI.	31
Ilustração 7: Temperatura (em °C, a esquerda do gráfico) e pluviosidade (em mm de chuva, a direita do gráfico) no período de janeiro de 2008 a novembro de 2009 para a Fazenda Boa Vista, Gilbués/PI (há ausência de coletas entre julho/2008 e setembro/2008).	31
Ilustração 8: Fêmea adulta usa uma rocha como martelo para quebrar um coco de uma das espécies de palmeiras da região com um infante agarrado as suas costas (Foto: Noemi Spagnoletti).	35
Ilustração 9: Macho adulto transportando coco (na mão esquerda) em deslocamento quadrúpede.	36
Ilustração 10: Macho juvenil transportando rocha (a ser utilizada como martelo na atividade quebra) e coco, em deslocamento bípede.	36
Ilustração 11: Macho adulto, transportando uma ave recém capturada, durante escalada.	37
Ilustração 12: Fêmea adulta descansando pronada próxima a juvenil supinado.	37
Ilustração 13: Dois machos juvenis em brincadeira social nas posturas supinado e deitado de lado.	38
Ilustração 14: Macho adulto agachado, posicionando um coco na bigorna (tronco de árvore caída) antes de executar atividade de quebra com uma rocha (martelo) (Foto: Elisabetta Visalberghi).	39
Ilustração 15: Fêmea forrageando sentada no chão.	39
Ilustração 16: Macho juvenil suspenso enquanto brinca solitariamente (Foto: Barth Wright).	40
Ilustração 17: Registros por minuto da ocorrência das atividades nas quais os gêneros dos macacos estudados na Fazenda Boa Vista se envolveram.	45
Ilustração 18: Registros por minuto da ocorrência das atividades nas quais as faixas etárias dos macacos estudados na Fazenda Boa Vista se envolveram. Idades: 1 – adulto, 2 – juvenil, 3 – infante.	46
Ilustração 19: Registros por minuto da ocorrência dos comportamentos posicionais nos quais os gêneros dos macacos estudados na Fazenda Boa Vista se envolveram durante a atividade alimentação.	48
Ilustração 20: Registros por minuto da ocorrência dos comportamentos posicionais nos quais as faixas etárias dos macacos estudados na Fazenda Boa Vista se envolveram durante a atividade alimentação. Idades: 1 – adulto, 2 – juvenil, 3 – infante.	49
Ilustração 21: Registros por minuto da ocorrência dos substratos nos quais os gêneros dos macacos estudados na Fazenda Boa Vista se envolveram durante a atividade alimentação.	50

Ilustração 22: Registros por minuto da ocorrência dos substratos nos quais as faixas etárias dos macacos estudados na Fazenda Boa Vista se envolveram durante a atividade alimentação. Idades: 1 – adulto, 2 – juvenil, 3 – infante.	51
Ilustração 23: Registros por minuto da ocorrência dos substratos arbóreos específicos nos quais os gêneros dos macacos estudados na Fazenda Boa Vista se envolveram durante a atividade alimentação.	52
Ilustração 24: Registros por minuto da ocorrência dos substratos arbóreos específicos nos quais as faixas etárias dos macacos estudados na Fazenda Boa Vista se envolveram durante a atividade alimentação. Idades: 1 – adulto, 2 – juvenil, 3 – infante.	52
Ilustração 25: Registros por minuto da ocorrência das atividades específicas nas quais os gêneros dos macacos estudados na Fazenda Boa Vista se envolveram durante a atividade alimentação.	53
Ilustração 26: Registros por minuto da ocorrência das atividades específicas nas quais as faixas etárias dos macacos estudados na Fazenda Boa Vista se envolveram durante a atividade alimentação. Idades: 1 – adulto, 2 – juvenil, 3 – infante.	54
Ilustração 27: Registros por minuto da ocorrência dos comportamentos posicionais nos quais os gêneros dos macacos estudados na Fazenda Boa Vista se envolveram durante a atividade forrageamento.	55
Ilustração 28: Registros por minuto da ocorrência dos comportamentos posicionais nos quais as faixas etárias dos macacos estudados na Fazenda Boa Vista se envolveram durante a atividade forrageamento. Idades: 1 – adulto, 2 – juvenil, 3 – infante.	56
Ilustração 29: Registros por minuto da ocorrência dos substratos nos quais os gêneros dos macacos estudados na Fazenda Boa Vista se envolveram durante a atividade forrageamento.	57
Ilustração 30: Registros por minuto da ocorrência dos substratos nos quais as faixas etárias dos macacos estudados na Fazenda Boa Vista se envolveram durante a atividade forrageamento. Idades: 1 – adulto, 2 – juvenil, 3 – infante.	58
Ilustração 31: Registros por minuto da ocorrência dos substratos arbóreos específicos nos quais os gêneros dos macacos estudados na Fazenda Boa Vista se envolveram durante a atividade forrageamento.	59
Ilustração 32: Registros por minuto da ocorrência dos substratos arbóreos específicos nos quais as faixas etárias dos macacos estudados na Fazenda Boa Vista se envolveram durante a atividade forrageamento. Idades: 1 – adulto, 2 – juvenil, 3 – infante.	59
Ilustração 33: Registros por minuto da ocorrência dos comportamentos posicionais nos quais as faixas etárias dos macacos estudados na Fazenda Boa Vista se envolveram durante a atividade ingestão.	60
Ilustração 34: Registros por minuto da ocorrência dos comportamentos posicionais nos quais as faixas etárias dos macacos estudados na Fazenda Boa Vista se envolveram durante a atividade ingestão. Idades: 1 – adulto, 2 – juvenil, 3 – infante.	61
Ilustração 35: Registros por minuto da ocorrência dos substratos nos quais os gêneros dos macacos estudados na Fazenda Boa Vista se envolveram durante a atividade ingestão.	61
Ilustração 36: Registros por minuto da ocorrência dos substratos nos quais as faixas etárias dos macacos estudados na Fazenda Boa Vista se envolveram durante a atividade ingestão. Idades: 1 – adulto, 2 – juvenil, 3 – infante.	62
Ilustração 37: Registros por minuto da ocorrência dos substratos arbóreos específicos nos quais os gêneros dos macacos estudados na Fazenda Boa Vista se envolveram durante a atividade ingestão.	63
Ilustração 38: Registros por minuto da ocorrência dos substratos arbóreos específicos nos quais as faixas etárias dos macacos estudados na Fazenda Boa Vista se envolveram durante a atividade ingestão. Idades: 1 – adulto, 2 – juvenil, 3 – infante.	64

Ilustração 39: Registros por minuto da ocorrência dos comportamentos posicionais nos quais os macacos estudados na Fazenda Boa Vista se envolveram durante a quebra.	65
Ilustração 40: Registros por minuto da ocorrência dos comportamentos posicionais nos quais os macacos estudados na Fazenda Boa Vista se envolveram durante o transporte.	66
Ilustração 41: Registros por minuto da ocorrência dos tipos de substratos nos quais os macacos estudados na Fazenda Boa Vista se envolveram durante o transporte.	66
Ilustração 42: Registros por minuto da ocorrência dos comportamentos posicionais nos quais os gêneros dos macacos estudados na Fazenda Boa Vista se envolveram durante a atividade brincadeira.	68
Ilustração 43: Registros por minuto da ocorrência dos comportamentos posicionais nos quais as faixas etárias dos macacos estudados na Fazenda Boa Vista se envolveram durante a atividade brincadeira. Idades: 1 – adulto, 2 – juvenil, 3 – infante.	69
Ilustração 44: Registros por minuto da ocorrência dos substratos nos quais os gêneros dos macacos estudados na Fazenda Boa Vista se envolveram durante a atividade brincadeira.	70
Ilustração 45: Registros por minuto da ocorrência dos substratos nos quais as faixas etárias dos macacos estudados na Fazenda Boa Vista se envolveram durante a atividade brincadeira. Idades: 1 – adulto, 2 – juvenil, 3 – infante.	71
Ilustração 46: Registros por minuto da ocorrência dos substratos arbóreos específicos nos quais os gêneros dos macacos estudados na Fazenda Boa Vista se envolveram durante a atividade brincadeira.	72
Ilustração 47: Registros por minuto da ocorrência dos substratos arbóreos específicos nos quais as faixas etárias dos macacos estudados na Fazenda Boa Vista se envolveram durante a atividade brincadeira. Idades: 1 – adulto, 2 – juvenil, 3 – infante.	72
Ilustração 48: Registros por minuto da ocorrência das atividades específicas nas quais os gêneros dos macacos estudados na Fazenda Boa Vista se envolveram durante a atividade brincadeira.	73
Ilustração 49: Registros por minuto da ocorrência das atividades específicas nas quais as faixas etárias dos macacos estudados na Fazenda Boa Vista se envolveram durante a atividade brincadeira. Idades: 1 – adulto, 2 – juvenil, 3 – infante.	74
Ilustração 50: Registros por minuto da ocorrência dos comportamentos posicionais nos quais os gêneros dos macacos estudados na Fazenda Boa Vista se envolveram durante a atividade deslocamento. Idades: 1 – adulto, 2 – juvenil, 3 – infante.	75
Ilustração 51: Registros por minuto da ocorrência dos comportamentos posicionais nos quais as faixas etárias dos macacos estudados na Fazenda Boa Vista se envolveram durante a atividade deslocamento. Idades: 1 – adulto, 2 – juvenil, 3 – infante.	75
Ilustração 52: Registros por minuto da ocorrência dos substratos nos quais os gêneros dos macacos estudados na Fazenda Boa Vista se envolveram durante a atividade deslocamento.	76
Ilustração 53: Registros por minuto da ocorrência dos substratos nos quais as faixas etárias dos macacos estudados na Fazenda Boa Vista se envolveram durante a atividade deslocamento. Idades: 1 – adulto, 2 – juvenil, 3 – infante.	77
Ilustração 54: Registros por minuto da ocorrência dos substratos arbóreos específicos nos quais os gêneros dos macacos estudados na Fazenda Boa Vista se envolveram durante a atividade deslocamento.	78
Ilustração 55: Registros por minuto da ocorrência dos substratos arbóreos específicos nos quais as faixas etárias dos macacos estudados na Fazenda Boa Vista se envolveram durante a atividade deslocamento. Idades: 1 – adulto, 2 – juvenil, 3 – infante.	78
Ilustração 56: Registros por minuto da ocorrência dos comportamentos posicionais nos quais os gêneros dos macacos estudados na Fazenda Boa Vista se envolveram durante a atividade descanso.	79

Ilustração 57: Registros por minuto da ocorrência dos comportamentos posicionais nos quais as faixas etárias dos macacos estudados na Fazenda Boa Vista se envolveram durante a atividade descanso. Idades: 1 – adulto, 2 – juvenil.	80
Ilustração 58: Registros por minuto da ocorrência dos substratos arbóreos específicos nos quais os gêneros dos macacos estudados na Fazenda Boa Vista se envolveram durante a atividade descanso.	81
Ilustração 59: Registros por minuto da ocorrência dos substratos arbóreos específicos nos quais as faixas etárias dos macacos estudados na Fazenda Boa Vista se envolveram durante a atividade descanso. Idades: 1 – adulto, 2 – juvenil.	82

LISTA DE TABELAS

Tabela 1: Composição do Grupo CH provisionado.....	32
Tabela 2: Composição do grupo ZA, não provisionado.	33

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO.....	15
1.1 Comportamento posicional e primatas	15
1.2 Comportamento posicional e o gênero Cebus.....	19
1.3 Macacos-prego versus cairaras.....	21
1.4 Comportamento posicional e ontogenia.....	23
2 OBJETIVO	26
3 MATERIAL E MÉTODOS.....	28
3.1 Local: Fazenda Boa Vista	28
3.2 Sujeitos.....	32
3.3 Método	34
3.3.1 <i>Comportamento posicional</i>	34
3.3.2 <i>Análise</i>	42
4 RESULTADOS	44
4.1 Atividade, comportamento posicional e uso de substrato	44
4.1.1 <i>Esforço de campo, dados coletados e tabulação</i>	44
4.1.2 <i>Orçamento de atividades</i>	44
4.1.3 <i>Comportamento posicional – Alimentação</i>	47
4.1.4 <i>Uso de substrato – Alimentação</i>	50
4.1.5 <i>Uso de substrato específico – Alimentação</i>	51
4.1.6 <i>Orçamento de atividades específicas – Alimentação</i>	53
4.1.7 <i>Comportamento posicional – Forrageamento</i>	54
4.1.8 <i>Uso de substrato – Forrageamento</i>	57
4.1.9 <i>Uso de substrato específico – Forrageamento</i>	58
4.1.11 <i>Uso de substrato – Ingestão</i>	61
4.1.12 <i>Uso de substrato específico – Ingestão</i>	62
4.1.13 <i>Quebra</i>	64
4.1.14 <i>Transporte</i>	65
4.1.15 <i>Comportamento posicional – Brincadeira</i>	67
4.1.16 <i>Uso de substrato – Brincadeira</i>	70
4.1.17 <i>Uso de substrato específico – Brincadeira</i>	71
4.1.18 <i>Atividade específica – Brincadeira</i>	73
4.1.19 <i>Comportamento posicional – Deslocamento</i>	74
4.1.20 <i>Uso de substrato – Deslocamento</i>	76
4.1.21 <i>Uso de substrato específico – Deslocamento</i>	77
4.1.22 <i>Comportamento posicional – Descanso</i>	79
4.1.23 <i>Uso de substrato – Descanso</i>	80
4.1.24 <i>Uso de substrato específico – Descanso</i>	80
5 DISCUSSÃO	83
6 CONCLUSÕES	102
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	106
APÊNDICE A – Tabelas das frequências absolutas de ocorrência de atividades, atividades específicas, comportamentos posicionais, uso de substratos e uso de substratos específicos por gênero e por idade.....	115

1 INTRODUÇÃO

“E se tentasse exprimir em música o momento milagroso? Quem sabe? Clarissa ainda corre sob as árvores. Grita, sacode a cabeleira negra, agita os braços, pára, olha, ri, torna a correr, perseguindo agora uma borboleta amarela”.

Érico Veríssimo

1.1 Comportamento posicional e primatas

Descrições sobre a postura, locomoção e fatores ambientais fornecem informações que nos permitem inferir características relacionadas ao sujeito observado. No trecho acima, do romance “Clarissa”, Érico Veríssimo descreve em linhas gerais o comportamento da personagem título. Se a devida atenção for tomada, pode-se notar que nesta breve descrição há informações a respeito da postura, locomoção e contexto geral em que o foco da observação está inserido. Além disso, ainda existem informações sutis que sugerem o ambiente e até mesmo a faixa etária da protagonista.

Comportamento posicional foi definido por Prost (1965) como os comportamentos posturais e locomotores exibidos por uma espécie. Comportamentos locomotores são aqueles os quais os organismos usam para se moverem através de seus habitats, lidando com as características estruturais do ambiente no qual tal organismo vive. Comportamentos posturais são modos característicos nos quais os organismos postam seus corpos dentro de determinado ambiente, enquanto estão engajados em atividades particulares.

Tem sido sugerido que o comportamento posicional de primatas não segue um padrão, já que as diferentes espécies exibem diferentes morfologias pós-cranianas e têm dietas e padrões de forrageamento variados (YOULATOS 1998b, SCHMITT 2010). Assim, pode-se esperar que o comportamento posicional tenha importante valor no estudo de processos evolutivos, já que as interações do animal com o ambiente ajudam a lapidar uma espécie em determinado período. Schmitt (2010) argumenta que a diversidade posicional dos primatas é extraordinária quando comparada à maioria dos outros grupos de vertebrados. A história de sessenta e cinco milhões de anos, desde que a nossa linhagem se separou de um pequeno mamífero ancestral e evoluiu nas formas locomotoras e posturais que vemos hoje, envolve uma série de mudanças profundas na maneira como os primatas usam seus membros. Essas mudanças dramáticas nas funções dos membros refletem mudanças adaptativas amplas e inovações locomotoras durante a evolução primata.

Classificar animais quanto ao comportamento posicional é difícil. No que se refere a primatas, é quase impossível. Há muitas espécies dentro desta ordem que podem efetivamente andar, correr, saltar, escalar e braquiar. Schmitt (2010) lança a questão sobre como classificar um grupo de animais que apresenta tal repertório.

A nossa ordem possui centenas de espécies reconhecidas hoje. Há primatas que se suspendem e se penduram por substratos arbóreos e outros que se deslocam sobre seus dedos (babuíños), ou pulsos (*fist walking* – orangutangos), ou nós dos dedos (*knuckle walking* – chimpanzés). A complexidade aumenta com o fato de muitas espécies poderem usar vários destes modos locomotores simultaneamente. Esta flexibilidade é parte da chave do sucesso da radiação da nossa ordem.

De maneira geral, a ordem dos primatas é principalmente arborícola. Mesmo que uma série de espécies africanas e asiáticas passe a maior parte do seu tempo no chão, a vasta maioria dos primatas, incluindo todas as espécies sul-americanas, restringe a maioria dos seus movimentos às árvores, e praticamente todos os primatas se deslocam para ambientes arbóreos para dormir ou escapar de predadores. Certas características usadas para definir os primatas – mãos preênsais com unhas ao invés de garras e olhos dispostos frontalmente no crânio – há muito tempo são associadas com hábitos arbóreos. Smith (1912) e Jones (1916) já relatavam algumas das características anatômicas e comportamentais singulares de primatas arborícolas. Estes argumentavam que mãos preênsais e visão estereoscópica estavam de acordo com uma necessidade crítica de saltar grandes distâncias e aterrissar em segurança. Esta visão foi mais tarde utilizada por Cartmill (1970), no argumento de que olhos frontais e extremidades preênsais deveriam ser interpretados não como adaptações ao hábito de saltar, mas como adaptações para o forrageio noturno por insetos em galhos finos e flexíveis. Dados recentes apóiam este último (CARTMILL et al. 2002, LEMELIN 1999, SCHMITT 1999, SCHMITT e LEMELIN 2002), mas outros sugerem que a evolução das características incomuns dos primatas ocorreu em associação com o forrageio por frutos, e não por insetos (SUSSMAN 1991). Quais os aspectos da arborealidade primata que influenciaram a anatomia ainda é assunto para debate, mas o ponto que continua é que o desafio de se mover e forragear em galhos finos e flexíveis parece estar no centro das características anatômicas, comportamentais e neurológicas que definem a ordem. Como Jenkins (1974: 112) coloca, “A inovação adaptativa de primatas ancestrais não foi a ocupação dos ambientes arbóreos, mas a sua bem sucedida restrição a estes”. Portanto, como conclui Schmitt (2010), é razoável tentar iniciar a classificação da locomoção primata ao dizer que o primata básico reflete uma história de *deslocamento quadrúpede* arbóreo em galhos relativamente flexíveis.

Assim, outra definição bem aceita é que a maioria dos primatas é primariamente quadrúpede. De 149 espécies listadas por Schmitt (2010), 107 utilizam massivamente o *deslocamento quadrúpede* (segundo informações encontradas em Rose, 1973). Contudo, o termo quadrúpede mascara uma impressionante diversidade (ROSE 1973, HUNT et al. 1996). Primatas quadrúpedes podem ser divididos, como fizeram Fleagle e Mittermeier (1980), em “corredores quadrúpedes” e “saltadores quadrúpedes”. Esta diferença é sutil, mas tem importantes implicações para a anatomia e ecologia. A afirmação fica clara a partir do estudo em que Fleagle (1977a, b) mostrou que duas espécies proximamente aparentadas (*Presbytis melalophos* e *Presbytis obscura*), classificadas como quadrúpedes arborícolas, saltavam com frequências diferentes e apresentavam diferenças significativas em músculos e articulações dos membros posteriores. Primatas classificados como quadrúpedes apresentam mais diferenças do que simplesmente frequências distintas de salto. Byron e Covert (2004) recentemente mostraram que uma espécie de lêmure (*Pygathrix nemaeus*) usa a braquiação de maneira muito semelhante a gibões asiáticos e macacos-aranha sul americanos. Os quadrúpedes sul-americanos e africanos que habitam florestas tropicais mostram diferenças na escolha do estrato arbóreo que ocupam (FLEAGLE e MITTERMEIR 1980, GEBO e CHAPMAN 1995a, b, MCGRAW 1996) e diferenças anatômicas associadas a esta escolha (Schmitt 2010). Outro exemplo vem de Dagosto (1995), que mostrou grande variação na natureza do deslocamento quadrúpede de lêmures de Madagascar. Hunt et al (1996) identificaram uma grande variedade de modos locomotores entre primatas quadrúpedes, padronizando as descrições dessas categorias.

Há algumas espécies, no entanto, que são bastante especializadas em determinados modos locomotores, as quais foram divididas por Schmitt (2010) em quatro categorias: (1) saltadoras e agarradoras (*leapers* e *clingers*) verticais, (2) braquiadoras, (3) *knuckle* e *fist walkers* (animais quadrúpedes que se apóiam nos nós dos dedos e pulsos) e (4) bípedes. As duas primeiras categorias representam os opostos extremos do *continuum* “deslocamento dominado pelos membros anteriores versus deslocamento dominado pelos membros posteriores”. As duas últimas representam soluções para o problema de utilizar membros anteriores altamente modificados para as demandas dos substratos arbóreos durante a locomoção terrestre.

Os agarradores e saltadores verticais são encontrados em pelo menos cinco espécies vivas de strepsirrhine e em três de haplorhine. Nestes casos, os animais se agarram em substratos verticais e se lançam mediante uma poderosa extensão dos membros posteriores. Em contraste, a braquiação é guiada inteiramente pelos membros anteriores enquanto o

animal fica suspenso sob o apoio arbóreo. Macacos-aranha, macacos barrigudos e gibões são algumas das espécies que utilizam este modo locomotor de maneira semelhante. Quando os braquiadores se deslocam no chão, os membros anteriores suportam a menor parte do peso do animal comparado com os membros posteriores (KIMURA et al. 1979, REYNOLDS 1985), ou simplesmente não são utilizados, como no caso do bipedalismo terrestre do gibão.

A morfologia dos dedos é um dos aspectos mais sensíveis às demandas locomotoras dos primatas. Os pés e mãos estão em contato direto com o substrato e refletem a interação entre o comportamento locomotor e o ambiente. A relação entre as forças produzidas pelo animal e as forças de reação do substrato é profundamente influenciada pela posição e constituição das mãos. Há uma necessidade grande de balancear o comprimento dos ossos, que aumenta a ação de alavanca e a distância, e a rigidez do osso, que aumenta a segurança contra injúrias (e, por consequência, a massa do animal e os custos energéticos). Animais que se balançam pelos seus braços desenvolvem falanges longas e curvas (RICHMOND et al. 2002). Quadrúpedes terrestres têm os ossos dos dedos mais curtos e grossos, e sustentam diretamente com a base destes e com a cabeça dos metacarpos. Esta opção não é disponível para os braquiadores. Quando estes últimos vão ao chão ou para outros suportes grandes, animais como o orangotango fecham as mãos e utilizam a extremidade externa dos metacarpos e falanges. Por outro lado, chimpanzés preferem andar sobre a superfície dorsal da falange média (RICHMOND et al. 2002). Por fim, humanos têm uma forma bastante peculiar de deslocamento, o bipedalismo ereto.

Se o primata básico e padrão é um quadrúpede arbóreo, podemos imaginar que aspectos da locomoção deste foram modificados ao longo do tempo para culminar em braquiadores, saltadores verticais e bípedes. Desta perspectiva, é evidente que a evolução primata é caracterizada por mudanças dramáticas no papel funcional dos membros anteriores (SCHMITT 2010). Ao invés de haver uma divisão na distribuição do peso pelos membros posteriores e anteriores, com os membros anteriores sendo mais utilizados no suporte do peso corporal, como na maioria dos mamíferos, houve uma mudança tal que fez com que os primatas utilizassem muito mais os membros posteriores nos meios de locomoção que exigem força de propulsão (KIMURA et al. 1979). Os membros anteriores, por outro lado, podem ser descritos como livres para prover estabilidade e orientação, assim como preensão e manipulação. Esta alteração da relação funcional entre membros anteriores e posteriores é enfatizada nas características locomotoras em que os primatas diferem dos outros mamíferos. Todas estas características relacionadas com a “divisão de trabalho” dos membros parecem estar relacionadas com desafios do hábito arborícola e evidenciam os membros anteriores, ao

serem usados menos como suporte compressivo de peso e mais em movimentos complexos de orientação e manipulação.

Segundo Schmitt (2010), entre as características locomotoras que distinguem o primata básico dos outros mamíferos estão, entre outros, a sequência diagonal dos passos, alto grau de protração dos membros, picos de força dos membros anteriores relativamente baixos durante o deslocamento, oscilação menor do centro de massa. Os primeiros primatas teriam utilizado a sequência diagonal de passos para garantir a colocação do membro anterior em um suporte que foi experimentado por ele. Estes animais foram dotados de membros altamente protraídos e grande flexão dos cotovelos para efetuar passos longos e suaves e auxiliar na estabilidade do deslocamento em galhos flexíveis, o que está associado também com a redução do uso dos membros anteriores na sustentação do peso compressivo, isso facilitou a mobilidade dos membros anteriores. Esta modificação funcional liberou os membros anteriores para serem utilizados em posicionamentos suspensórios.

1.2 Comportamento posicional e o gênero *Cebus*

O gênero *Cebus* é um táxon que tem sido alvo de debates a respeito de designações de espécies e subespécies. Historicamente, o gênero tem sido dividido em dois subgrupos, o grupo “com topete” (*tufted*, os macacos-prego), ao qual a espécie *C. apella* pertence, e o grupo das espécies “sem topete” (*untufted*, os cairaras), que inclui as espécies *C. capucinus*, *C. albifrons*, e *C. olivaceus*. Morfologicamente, o grupo “sem topete” também tem sido descrito como “gráceis” (*gracile*) e o grupo “com topete” como “robusto” (*robust*). Esta distinção foi primeiramente reconhecida por Hershkovitz (1949, apud WRIGHT 2005b) e pesquisas moleculares subsequentes pareceram apoiar esta divisão (MOREIRA 2002, DUTRILLAUX et al. 1988). Havia certa concordância sobre essa divisão, porém, devido ao grau de variabilidade regional, havia dificuldade em afirmar confiavelmente as designações das subespécies de *C. apella* (RYLANDS et al. 2000). Trabalhos morfológicos e moleculares recentes têm ajudado a estabelecer uma taxonomia mais atual para o grupo (RYLANDS et al. 2000, GROVES 2001). *C. apella* foi dividida em quatro espécies separadas, com subespécies assumindo a categoria de espécie: *C. nigratus*, *C. xanthosternus*, *C. libidinosus* e *C. apella* (GROVES 2001).

C. libidinosus ocorre na Bolívia, no noroeste da Argentina, no nordeste e centro do Brasil, no Pantanal do Mato Grosso, e no leste do Paraguai. Os indivíduos da espécie têm a cabeça com coloração de amarela a branca, escura nas laterais (nas “costeletas”). A porção

ventral do corpo e os ombros são amarelados ou avermelhados. Há uma marcante faixa escura no dorso destes animais. Os membros são de escuros a enegrecidos. A cauda é mais comprida do que o corpo e a cabeça. Esta é preênsil (muitas vezes considerada semi-preênsil, pois não tem a mesma capacidade de movimento existente em outros primatas como os atelíneos) e pode ser usada para agarrar um objeto ou uma superfície e para suportar peso (GROVES 2001).

Macacos-prego normalmente assumem o deslocamento quadrúpede ao se locomoverem. Estes animais andam sobre os quatro membros e viajam principalmente sobre galhos com cinco centímetros de diâmetro ou mais. Eles exibem muitos padrões de locomoção enquanto se movimentam em um ambiente tridimensional rico e variado, usando o chão e todos os estratos da vegetação (FEAGLE e MITTERMEIER 1980, FREESE e OPPENHEIMER 1981, GARBER e REHG 1999, GEBO 1992, YOULATOS 1998a). Apesar dos indivíduos viajarem preferencialmente sobre galhos maiores, eles frequentemente utilizam pequenos galhos (três centímetros de diâmetro ou menos) enquanto forrageiam, usando a cauda como auxílio no suporte. Escaladas em pequenos substratos ocorrem mais frequentemente durante atividades de forrageamento do que durante deslocamentos longos. A locomoção dos indivíduos envolve pequenos saltos de um a três metros, pontes e quedas de um galho mais alto para outro mais baixo. Saltos por distâncias maiores do que três metros também ocorrem ocasionalmente (FRAGASZY et al. 2004a).

Os macacos-prego são considerados primatas arborícolas, que utilizam, preferencialmente, estratos médios e inferiores das florestas (TERBORGH 1983), podendo exibir terrestrialidade facultativa, de acordo com as condições ecológicas encontradas no habitat (NAPIER e NAPIER 1967). O uso de substratos é afetado por características do ambiente, como a estrutura da vegetação, a distribuição dos recursos alimentares no tempo e no espaço e o risco de predação (ENSTAM e ISBELL 2004). Steudel (2000) argumenta que a locomoção arbórea é mais custosa do que a terrestre para os mamíferos em geral. O padrão locomotor dos macacos-prego, caminhadas e corridas quadrúpedes, combinadas com freqüentes saltos e escaladas, se encaixa no quadro de padrão de deslocamento de alto custo. Segundo Fragaszy et al. (2004a), o gasto de energia na locomoção e em outras posturas custosas, seria parte de um alto orçamento energético do gênero *Cebus*.

Macacos-prego geralmente utilizam suas caudas como apoio ao atravessar pequenas descontinuidades e ao se “ancorarem” firmemente com elas depois de um salto. Eles as usam geralmente com mais tensão e força durante a alimentação, especialmente enquanto estão forrageando abaixo de um galho de suporte, como quando assumem a postura bípede

invertida (ancorados pela cauda, sustentando o peso do corpo e usando os membros apenas como apoio). Neste caso, a cauda ancora o corpo e livra as mãos (NAPIER e NAPIER 1967, BERGENSON 1996, FRAGASZY et al. 2004a). A cauda também proporciona força de alavanca enquanto o animal está sentado ou “em pé” executando vigorosas ações extrativas (como levantar e bater, no caso da quebra de frutos com pedras como “martelos” (FRAGASZY et al. 2004b, GARBER e REHG, 1999, FALÓTICO 2006, MANNU 2002, OTTONI et al. 2005, VISALBERGHI et al. 2004).

Estes primatas também adotam uma variedade de posturas enquanto descansam e dormem. Durante o período de descanso em climas quentes, por exemplo, os macacos adotam uma postura pronada com os quatro membros “pendurados” abaixo do galho no qual o indivíduo está deitado. Enquanto dormem, eles podem sentar com as costas curvadas e a cabeça abaixada próxima aos pés, com o corpo formando uma “bola”. A cauda fica enrolada ao redor do corpo em uma posição em que a cabeça fica aparentemente coberta. Eles também se deitam lateralmente, com o corpo levemente flexionado e com a cauda enrolada em um suporte ou no próprio corpo (ANDERSON 1998; FRAGASZY et al. 2004a). Estas variantes posturais podem ser encaradas como adaptações a fatores relacionados com o meio, como o substrato e o clima.

O bipedalismo ocorre ocasionalmente, como em outras espécies de primatas quadrúpedes, quando os animais carregam objetos nos membros anteriores (NAKATSUKASA et al. 2004).

1.3 Macacos-prego versus cairaras

Diversos estudos mostram que *Cebus libidinosus* de vida livre têm propensão para o uso de pedras como ferramentas (“bigornas” e “martelos”) para quebrar itens alimentares, enquanto cairaras não o fazem (ROCHA e SANCHEZ-VASQUEZ 1998, YOULATOS 1998a, WRIGHT 2001, 2003, 2005b, 2007, FRAGASZY et al. 2004a, VISALBERGHI et al. 2004, VISALBERGHI et al. 2007, OTTONI e IZAR 2008). No entanto, outras espécies de macacos-prego vivendo em semi-liberdade ou em cativeiro são capazes também de apresentar esse comportamento e, portanto, mostram-se física e cognitivamente aptos para tal. (ANDERSON 1980, WESTERGAARD e FRAGASZY 1987, OTTONI e MANNU 2001, MANNU 2002, OTTONI et al. 2005, FALÓTICO 2006, FRAGASZY et al. 2004b).

Alguns estudos sugerem que estas diferenças comportamentais podem estar relacionadas a diferenças anatômicas e posturais. A constituição pós-cranial geral do macaco-prego parece ser mais eficiente do que a dos representantes sem topete do gênero para executar movimentos relativamente lentos e vigorosos. Estes primatas têm membros posteriores relativamente encurtados na sua porção distal quando comparado com espécies sem topete do gênero *Cebus*. Fisicamente, isto poderia indicar maior capacidade para escalar e, conseqüentemente, explorar mais intensamente os habitats em atividades extrativas (WRIGHT 2007).

O uso de pedras como ferramentas (“bigornas” e “martelos”) para quebrar itens alimentares é um comportamento normalmente terrestre, que requer transição de uma postura pronograda (posição assumida quando o animal está sobre os quatro membros) para ortograda (palavra referente aos animais ortógrados, cuja locomoção se faz sobre os dois membros posteriores e em posição ereta) ao se sentar e abaixar no chão. Uma maior razão entre o membro anterior e membro posterior deve resultar em uma diminuição do ângulo pelo qual o tronco se move quando passa da posição pronograda para ortograda, tornando a transição mais eficiente (STERN 1975, WRIGHT 2007). Assim, os membros posteriores relativamente mais curtos dos macacos-prego permitiriam uma transição mais eficiente entre posturas durante o forrageio e a alimentação, em ambiente arbóreo e terrestre. Os membros posteriores e/ou a cauda semi-preênsil são utilizados para apoio em substratos íngremes ou verticais, enquanto que as mãos ficam simultaneamente livres para manipulação do alimento.

O fato de os indivíduos se deslocarem por curtas distâncias, para carregarem itens alimentares e ferramentas para locais onde ocorrerá a alimentação e/ou o processamento do alimento, também deve ser um fator importante para a adoção da postura e deslocamento sobre apenas dois membros, passando de uma postura pronograda para ortograda, e vice versa, nesses momentos (WRIGHT 2007). Os grupos de *Cebus libidinosus* que foram alvo desta pesquisa carregam freqüentemente pedras e itens alimentares para locais apropriados ao processamento dos alimentos (uso de pedras como bigorna e martelo para acessar o endocarpo de cocos de palmeiras da região; FRAGASZY et al. 2004b, VISALBERGHI et al. 2004, VISALBERGHI et al. 2007). O transporte destas pedras e alimentos é algumas vezes realizado com os animais se deslocando bipedalmente ou, mais freqüentemente, por deslocamento quadrúpede (observação pessoal).

Mais evidências deste complexo morfológico em macacos-prego são fornecidas por Roque et al. (2003). Estes notaram que o músculo semi-tendinoso na espécie é dominado por fibras musculares que fisiologicamente suportam a freqüente transição entre postura

pronograda para ortograda e estabilizam o quadril e os joelhos durante os comportamentos posturais envolvendo os membros posteriores e posturas bípedes. Os autores também perceberam que a predominância deste tipo de fibra muscular faz com que o macaco-prego fique sujeito à fadiga muscular mais rapidamente ao percorrer longas distâncias, corroborando os padrões locomotores descobertos por Wright (2007), quando comparou aspectos locomotores de macacos-prego com *C. olivaceus* em uma mesma região. Os resultados mostraram que macacos-prego andam mais, enquanto *C. olivaceus* correm e saltam mais ao se deslocarem de um fragmento a outro. Estas informações sugerem que um padrão mais lento de deslocamento deu origem a um fenótipo típico das espécies de macacos-prego. Possivelmente estas espécies movem-se relativamente de maneira mais lenta por seu habitat como parte da sua estratégia de forrageio, a qual deve ser caracterizada por forrageio intenso em uma menor área. Em parte, a espécie pode explorar os recursos disponíveis no habitat devido a características crânio-dentais e pós-craniais, que permitem o engajamento em um intenso forrageio (WRIGHT 2005a, WRIGHT 2007).

1.4 Comportamento posicional e ontogenia

Como citado, o texto inicial desta introdução sugere que o comportamento de Clarissa se enquadrava no comportamento de um ser humano de determinada faixa etária. Esta conclusão é baseada no fato de que o crescimento envolve mudanças morfológicas, regulando e gerando o comportamento motor e o uso do substrato. Enfatiza-se que a morfologia, o comportamento e o uso do substrato estão integrados (HUROV 1991). Mudanças biológicas e comportamentais que acompanham o indivíduo em crescimento provavelmente influenciam a estratégia de forrageamento, o status e interação social, a dieta, as estratégias de evitação de predadores, e, assim sendo, o comportamento posicional (BEZANSON 2009).

Há muitos desafios encarados por animais em desenvolvimento no que diz respeito ao comportamento posicional e à habilidade de usar porções disponíveis do ambiente. Animais mais jovens são menores do que seus co-específicos mais velhos. Isto pode influenciar na frequência de comportamentos locomotores executados durante certos contextos, assim como na escolha dos tamanhos dos substratos selecionados para a locomoção (PREUSCHOFT et al. 1996, FLEAGLE e MITTERMEIER 1980, BEZANSON 2009). Animais menores percebem o mesmo ambiente arbóreo de uma maneira diferente que os animais maiores. Além disso, um animal menor pode gastar mais energia por unidade de distância percorrida, pois isto exige mais passos (CARRIER 1996, PREUSCHOFT et al. 1996). Mudanças relacionadas ao

crescimento nas propriedades físicas do sistema músculo-esquelético, como dimensões, proporções, e composições, devem interferir na performance motora. Alterações nos padrões locomotores devem servir como uma maneira de escapar das limitações físicas que surgem durante o crescimento músculo-esquelético (HUROV 1991). Por exemplo, aumento no comprimento relativo dos membros pode permitir a um animal menor agarrar substratos relativamente maiores durante comportamentos como escalar (GRAND 1977). Mudanças no centro de gravidade e na propriocepção, as quais estão associadas ao crescimento geral e a mudanças no comprimento dos membros durante o desenvolvimento, podem afetar a maneira como um animal usa certos substratos, ou como executa efetivamente certos comportamentos locomotores (CARRIER 1996, GRAND 1977). Por exemplo, macacos-prego adultos raramente se suspendem somente pela cauda, porém os jovens normalmente o fazem (FRAGASZY et al. 2004a).

Na Guiana Francesa, Wright (2005b) notou que juvenis de *C. apella* apresentam comportamentos locomotores mais variados do que os adultos, usando diferentes substratos disponíveis no ambiente. Os juvenis normalmente utilizam as partes mais baixas do dossel e, embora não se restrinjam aos substratos de menor tamanho, os usam frequentemente.

De acordo com Hurov (1991), enquanto as demandas funcionais mudam durante a ontogenia, a flexibilidade das respostas permite a geração de movimentos apropriados a determinadas tarefas. Porém, tais estratégias relacionadas aos movimentos não são necessariamente iguais em todos os indivíduos, mesmo estando diante de objetivos semelhantes. Isto implicaria que é a variabilidade da resposta que tem sido selecionada, permitindo que os indivíduos moldem a resposta motora em relação às demandas funcionais. Tem sido sugerido que características morfológicas de animais adultos poderiam ser o resultado da seleção agindo na ontogenia. Por exemplo, enquanto um animal cresce no habitat natural, há períodos em que seu desenvolvimento proporciona maiores riscos (como predação e quedas) do que outros. Assim, é possível que haja uma seleção para um melhor desempenho locomotor nestes estágios ontogenéticos particularmente arriscados. Esta seleção seria refletida no fenótipo adulto, já que este é o juvenil que se mostrou bem sucedido durante o desenvolvimento (CARRIER 1996).

Jungers e Fleagle (1980) e Lawler (2006) constataram que o padrão de crescimento de certos primatas (*Cebus* incluído) acontece mais lentamente nas mãos e pés do que do resto da estrutura pós-craniana e, assim, jovens teriam pés e mãos relativamente grandes em comparação com os adultos, o que poderia minimizar diferenças no comportamento

posicional entre indivíduos mais jovens e animais mais velhos, já que todos estão expostos ao mesmo ambiente.

A brincadeira é uma atividade que reflete bem a mudança de faixas etárias dos animais, cuja função sempre foi alvo de discussões entre, por exemplo, ser um treino motor para atividades adultas ou ser imediatamente vantajosa (BYERS e WALKER 1995). Tal atividade é normalmente mais registrada em indivíduos jovens (FAGEN 1981, 2002; FLEAGLE 1988). Estudos sobre ontogenia mostram consistentemente que, na maioria dos primatas, *Cebus* entre eles, as atividades de brincadeira começam na infância e atingem maior frequência durante o período juvenil, tendo sua incidência reduzida na puberdade e fase adulta (FLEAGLE 1988, PELLIS e IWANIUK 2000, FRAGASZY et al. 2004a, PAUKNER e SUOMI 2008). Wright (2005b) constatou que indivíduos jovens do gênero *Cebus* utilizam um leque amplo de comportamentos posicionais enquanto envolvidos em brincadeiras. Parte deste leque vem em decorrência dos tipos específicos de brincadeiras, que podem ser divididos, de maneira geral, em brincadeiras sociais, locomotoras e com objetos (FRAGASZY et al. 2004a, PAUKNER e SUOMI 2008), que exigem comportamentos posicionais muito diferentes uns dos outros.

No entanto, estudos ontogenéticos sobre comportamento posicional de macacos-prego em campo são extremamente raros (e.g. WRIGHT 2005b, BEZANSON 2009) e informações mais detalhadas muito escassas.

2 OBJETIVO

Como exposto na literatura sobre comportamento posicional de populações selvagens do gênero *Cebus*, este é um táxon arbóreo e quadrúpede, cujo principal modo locomotor é o deslocamento quadrúpede e o principal modo postural é sentado (GEBO 1992, BERGENSON 1996, YOULATOS 1998a, JOHNSON e SHAPIRO 1998, WRIGHT 2001, 2003, 2005a, 2007, BEZANSON 2009). No entanto, todos os estudos revistos foram feitos em ambientes de floresta tropical onde os animais raramente, ou nunca, vão ao chão, além de não utilizarem ferramentas (FLEAGLE e MITTERMEIER 1980, GEBO 1992, BERGENSON 1996, YOULATOS 1998a, JOHNSON e SHAPIRO 1998, WRIGHT 2001, 2003, 2005a, 2007, BEZANSON 2009). Portanto, as descrições posicionais do gênero até agora são descrições de um animal de floresta tropical, habitat ao qual o gênero não está restrito (EMMONS 1997). Além disso, não encontrei nenhuma pesquisa realizada sobre comportamento posicional de *Cebus libidinosus*.

O primeiro objetivo do presente estudo, portanto, é descrever o comportamento de uma população de *Cebus libidinosus* que usa exclusivamente uma área de ecótono Cerrado-Caatinga. Tal região é, em parte, caracterizada por menor cobertura vegetal e menos conectividade no dossel em relação a ambientes de floresta tropical. Assim, descrevi os posicionamentos e uso de substratos dos animais aqui estudados. A pesquisa se justifica, uma vez que diversos estudos sugerem diferentes estruturas ambientais exigiriam alterações posicionais por parte dos animais (GEBO e CHAPMAN 1995a, DAGOSTO 1992, YOULATOS 1998a). Desta forma, esperava encontrar diferenças no comportamento posicional de uma espécie de macaco-prego que ocorre em ambiente semi-árido, em relação às populações de floresta anteriormente estudadas.

Como segundo objetivo, verifiquei diferentes classes de gênero e de idade dos indivíduos dos grupos diferem em comportamento posicional. A morfologia, o comportamento e o uso do substrato estão integrados (HUROV 1991). Diferenças biológicas e comportamentais que acompanham os indivíduos em crescimento influenciam a estratégia de forrageamento, o status e interação social, a dieta, as estratégias de evitação de predadores, e, assim sendo, o comportamento posicional (BEZANSON 2009). Há diferenças marcantes no tamanho e nas proporções corpóreas entre diferentes faixas etárias, as quais fazem com que os animais percebam e utilizem o meio de diferentes formas (CARRIER 1996, HUROV 1991, PREUSCHOFT et al. 1996). Wright (2005b) notou que juvenis de *C. apella* na Guiana Francesa apresentam comportamentos locomotores mais variados do que os adultos, usando

diferentes substratos disponíveis no ambiente. Com base nestas informações, espera-se encontrar diferenças significativas no comportamento posicional e no uso de substrato entre estas faixas.

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Local: Fazenda Boa Vista

O local de estudo é a fazenda Boa Vista, ao sul da bacia do Parnaíba ($9^{\circ} 39' S$, $45^{\circ} 25' W$) no estado do Piauí, Brasil (figura 1). A Boa Vista é uma planície de ecótono Cerrado-Caatinga (a 420 metros acima do nível do mar) pontuada por formações íngremes como montes, picos e mesas de arenito se erguendo de 20 a 100 metros acima da planície (DNPM 1973) (Figura 2). Os montes de arenito são fortemente erodidos e as porções mais baixas são cortadas por cursos de água que se formam apenas após o período de chuva (VISALBERGHI et al. 2007).

Ilustração 1: Local do estudo. A imagem 1 mostra a localização do estado do Piauí e a imagem 2 a localização do município de Gilbués/PI (fonte: <http://ethocebus.net/> e EMBRAPA).

As áreas de planícies apresentam dois tipos de paisagens: as chapadas, que cobrem a maior parte das áreas planas, caracterizadas por predomínio de árvores de pequeno porte, esparsamente distribuídas, e abundância de palmeiras dos gêneros *Astrocaryum*, *Attalea* e *Orbignya* (VISALBERGHI et al. 2008), e os brejos, caracterizados pela presença de pequenas lagoas e cursos d'água, perenes a maior parte do ano, árvores de médio porte e formação de buritizal (*Mauritia* sp). Em regiões de morros observam-se as encostas, cuja vegetação é caracterizada pelo predomínio de árvores de médio porte e baixa densidade de palmeiras; os paredões de arenito (Figuras 2 e 3), com pouca densidade de vegetação; e os topos,

caracterizados pela presença de vegetação arbustiva e algumas espécies de bromeliáceas e cactáceas.

Ilustração 2: Vista de parte da fazenda Boa Vista. É possível observar regiões de chapada, na planície, e morro (encosta, paredão e topo).

Ilustração 3: Paredão de arenito nos morros da Fazenda Boa Vista, Gilbués/PI (Foto: Luciano Candisani).

O clima é sazonalmente seco (precipitação anual de 1156,00 mm, sendo que de abril a setembro, estação seca, a precipitação é de 230,00 mm, dados de 1971 a 1990, fonte: Embrapa).

Dados a respeito da disponibilidade de alimentos (frutos – figura 4, flores – figura 5 e artrópodes – figura 6), temperatura e pluviosidade (figura 7) são coletados há alguns anos e auxiliam na caracterização precisa do sítio de estudo.

Ilustração 4: Biomassa (kg/ha) estimada de frutos no período de dezembro de 2006 a novembro de 2009 para a Fazenda Boa Vista, Gilbués/PI.

Ilustração 5: Biomassa (kg/ha) estimada de flores no período de dezembro de 2006 a novembro de 2009 para a Fazenda Boa Vista, Gilbués/PI.

Ilustração 6: Biomassa (kg/ha) estimada de artrópodes no período de dezembro de 2006 a novembro de 2009 para a Fazenda Boa Vista, Gilbués/PI.

Ilustração 7: Temperatura (em °C, a esquerda do gráfico) e pluviosidade (em mm de chuva, a direita do gráfico) no período de janeiro de 2008 a novembro de 2009 para a Fazenda Boa Vista, Gilbués/PI (há ausência de coletas entre julho/2008 e setembro/2008).

3.2 Sujeitos

Dois grupos selvagens de *Cebus libidinosus* foram observados. Um dos grupos (CH) é provisionado esporadicamente (Tabela 1) há mais de cinco anos com bananas, milho, frutos de algumas palmeiras da região e água. Vinte indivíduos fizeram parte deste grupo ao longo da coleta do presente trabalho. No entanto, durante os meses deste estudo, esses animais só foram provisionados muito esporadicamente, nos últimos três meses de coleta de dados.

Tabela 1: Composição do Grupo CH provisionado.

INDIVÍDUO	SEXO/IDADE	OBSERVAÇÃO
Mansinho	MA	Macho alfa
Dengoso	MA	
Teimoso	MA	
Jatobá	MA	
Piaçava	FA	
Chiquinha	FA	
Teninha	FA	
Dita	FA	
Chuchu	FA	
Amarelinha	FJ	
Tucum	MJ	Filho de Teninha
Tomate	MJ	Filho de Teninha
Caboclo	MJ	Filho de Chiquinha
Cangaceiro	MJ	Filho de Chiquinha
Catu	MJ	Filho de Chuchu
Doree	FI	Filha de Dita
Pati	MI	Filho de Piaçava
Pamonha	FI	Filha de Piaçava
Paçoca	FI	Filha de Piaçava
Coco	MI	Filho(a) de Chuchu

MA: Macho adulto; FA: Fêmea adulta; MS: Macho subadulto; MJ: Macho juvenil; FJ: Fêmea juvenil; MI: Macho infante; FI: Fêmea Infante.

O outro grupo, ZA, não é provisionado com alimentos (Tabela 2) e 17 indivíduos fizeram parte das coletas neste grupo.

Os sujeitos foram separados em faixas etárias, sendo que os infantes foram considerados os indivíduos de até um ano e meio de idade, os juvenis machos entre um ano e

meio e cinco anos, as fêmeas juvenis de um ano e meio até a primeira, fêmeas adultas a partir da primeira concepção, e machos adultos os indivíduos com mais de cinco anos (VERDERANE 2010). Para sete machos adultos (quatro do grupo CH e três do grupo ZA), a classificação foi realizada com base no tamanho corporal e desenvolvimento do topete destes (VERDERANE 2010).

Ambos os grupos usam ferramentas para abrir os frutos das palmeiras da região (tucum, *Astrocaryum campestre*; catulé, *Attalea barreirensis*; piaçava, *Orbignya sp.*; e catuli, *Attalea sp.* - VISALBERGHI et al. 2008).

Tabela 2: Composição do grupo ZA, não provisionado.

INDIVÍDUO	SEXO/IDADE	OBSERVAÇÃO
Zangado	MA	Macho alfa
Luiz	MA	Migrou para o grupo em 10/2008
Júnior	MA	
Moça Branca	FA	
Moça Chita	FA	
Dunga	FA	
Emília	FA	
Ervilha	FJ	Filha de Emília - Desaparecida em 12/2008
Elisa	FJ	Filha de Emília
Catuaba	FJ	
Kiko	MJ	
Café	MJ	Filho de Moça Chita
Márcio	MI	Filho de Moça Branca
Darvin	MI	Filho de Dunga - Morto em 03/2009
Cascão	MI	Filho de Moça Chita
Cascudo	MI	Filho de Moça Chita
Evolução	FI	Filha de Emília

MA: Macho adulto; FA: Fêmea adulta; MS: Macho subadulto; MJ: Macho juvenil; FJ: Fêmea juvenil; MI: Macho infante; FI: Fêmea Infante.

3.3 Método

3.3.1 Comportamento posicional

A coleta de dados foi realizada durante dez dias por mês (cinco dias para cada grupo), ao longo de um período de doze meses, com início em outubro de 2009. Cada animal do grupo seguido teve suas atividades registradas pelo método de varredura focal (ALTMAN 1974) de dois minutos, com registros a cada quinze segundos, fornecendo uma frequência de oito comportamentos por amostra focal, anotando-se a atividade, substrato e comportamento posicional. Procurei manter uma quantidade de amostras semelhante por indivíduo e coletei, no máximo, três vezes por indivíduo por dia. De acordo com Dagosto et al. (1998), a melhor forma de estudar o comportamento posicional e uso de substrato é manter o controle de algumas variáveis importantes, como a composição etária e de gênero dos grupos e o horário do dia em que o estudo foi realizado. Assim, a coleta foi feita de forma a se obter o registro comportamental dos sujeitos em diferentes horas do dia, em diferentes épocas do ano. Para evitar que os animais tivessem seus comportamentos mais registrados em momentos em que estavam em situações mais propícias à visualização, o dia de coleta foi dividido em três partes (manhã, meio do dia, e tarde). Fragaszy et al. (2004a) relatam que nas horas mais quentes do dia (normalmente meio-dia), os indivíduos costumam intercalar curtos momentos de descanso com momentos de forrageio. Os juvenis podem brincar mais intensamente neste horário e os adultos podem se aproximar para realizar catação. A fase da manhã se estendeu das 6h até 10h, o meio do dia de 10h01min até 14h, e a fase da tarde de 14h01min até 18h.

Como descrito em Izar e Resende (2007), um sorteio diário da ordem dos animais a serem seguidos foi realizado, porém, a dispersão dos indivíduos do grupo em certos momentos impossibilitou que tal procedimento fosse utilizado na maioria dos dias e a coleta foi realizada em ordem aleatória quando não era possível seguir a ordem pré-determinada. Porém, procurei manter um número semelhante de amostras por indivíduo e não coletar dados de um único indivíduo por mais de uma vez durante cada fase do dia.

Apesar do etograma utilizado (baseado e adaptado a partir de HUNT et al 1996, BERGESON 1996 e CUNHA 2000) já ter sido testado (BIONDI et al. 2008), uma expedição anterior ao início das coletas foi destinada à verificação da adequação e complementação do mesmo para os propósitos aqui apresentados. O modo locomotor *ponte* (HUNT et al. 1996), por exemplo, aqui foi inserido em *escalada*, por ocorrer em poucas ocasiões neste e em outros

estudos (FLEAGLE e MITTERMEIER 1980, GEBO e CHAPMAN 1995, YOULATOS 1998a) e, conceitualmente, ser compatível com a descrição do modo *escalada*.

As atividades e comportamentos posicionais utilizados no presente estudo se encontram descritas a seguir.

Atividade:

- **ALIMENTAÇÃO:** ingestão, procura, processamento e captura de alimento.
 - Ingestão: o indivíduo está mastigando ou engolindo alimento ou água.
 - Forrageamento: o animal está ativamente procurando por comida, olhando e manuseando o substrato, rochas, folhas e galhos.
 - Quebra: tipo específico de forrageamento. Uso de um “martelo” (geralmente uma rocha) para golpear item alimentar (geralmente frutos de palmeiras da região) posicionado sobre uma “bigorna” (normalmente uma rocha, raiz exposta ou tronco caído) (Figura 8).

Ilustração 8: Fêmea adulta usa uma rocha como martelo para quebrar um coco de uma das espécies de palmeiras da região com um infante agarrado as suas costas (Foto: Noemi Spagnoletti).

- Transporte: tipo específico de forrageamento. O animal se desloca enquanto carrega ferramentas para o processamento dos alimentos em um sítio adequado a tal processamento (como rochas utilizadas como martelos para a quebra de cocos realizada em cima de outras rochas, raízes expostas ou troncos caídos, que servem como bigornas) ou itens

alimentares para o local escolhido para a ingestão ou processamento deste (Figuras 9, 10 e 11).

Ilustração 9: Macho adulto transportando coco (na mão esquerda) em deslocamento quadrúpede.

Ilustração 10: Macho juvenil transportando rocha (a ser utilizada como martelo na atividade quebra) e coco, em deslocamento bípede.

Ilustração 11: Macho adulto, transportando uma ave recém capturada, durante escalada.

- DESCANSO: período de inatividade (Figura 12).

Ilustração 12: Fêmea adulta descansando pronada próxima a juvenil supinado.

- BRINCADEIRA: saltos, pulos, corridas, suspensão, manipulação de objetos ou partes do substrato sem um objetivo evidente

- Brincadeira solitária: sem um parceiro participando da atividade (Figura 16).
- Brincadeira social: com algum parceiro participando da atividade (Figura 13).

Ilustração 13: Dois machos juvenis em brincadeira social nas posturas supinado e deitado de lado.

- DESLOCAMENTO: o animal se locomove sem executar outra atividade aparente.
- OUTRO: outras atividades não descritas anteriormente.

Comportamento posicional:

- QUADRÚPEDE: postura na qual o corpo se encontra sustentado sobre os quatro membros.
- BÍPEDE: postura na qual o corpo se encontra apoiado somente sobre os membros posteriores, com o tronco em um ângulo maior do que 45° em relação ao substrato.
- AGACHADO: apoiado sobre os dois pés, porém com o tronco em um ângulo menor do que 45° em relação ao substrato. Os joelhos estão bem flexionados (Figura 14).

Ilustração 14: Macho adulto agachado, posicionando um coco na bigorna (tronco de árvore caída) antes de executar atividade de quebra com uma rocha (martelo) (Foto: Elisabetta Visalberghi).

- **AGARRADO:** postura normalmente utilizada em substratos verticais na qual as articulações dos membros posteriores estão flexionadas, com os pés apoiados ou agarrando o substrato e os anteriores flexionados ou ligeiramente estendidos (mãos apoiadas ou agarrando o substrato). Os membros anteriores podem eventualmente perder contato com o substrato (Figura 8).
- **SENTADO:** normalmente o animal está com os membros posteriores extremamente flexionados enquanto se encontra em uma posição ortograda (tronco do corpo razoavelmente perpendicular a um eixo horizontal imaginário). Nem sempre a região do ísquio (osso da cintura pélvica) toca no substrato. No caso dos membros posteriores não estarem extremamente flexionados a região do ísquio normalmente está em contato com o substrato horizontal ou oblíquo, sobre este (Figura 15).

Ilustração 15: Fêmea forrageando sentada no chão.

- **DEITADO**
 - Supinado: animal deitado com a porção dorsal do tronco voltada para o substrato (Figura 13).
 - Pronado: animal deitado com a porção ventral do tronco voltada para o substrato (Figura 12).
 - Deitado de lado: animal deitado com a porção lateral do tronco voltada para o substrato (Figura 13).
- **SUSPENSÃO**: corpo suspenso e fixado somente pelos membros ou cauda ou por uma combinação destes, abaixo de um substrato (Figura 16).

Ilustração 16: Macho juvenil suspenso enquanto brinca solitariamente (Foto: Barth Wright).

- **DESLOCAMENTO QUADRÚPEDE**: modo locomotor que se caracteriza por movimentos em direção paralela ao eixo longitudinal de suportes horizontais ou oblíquos com um passo simétrico (Figura 9).
- **DESLOCAMENTO BÍPEDE**: locomoção sobre os membros posteriores (Figura 10).

- **ESCALADA:** caracteriza-se por deslocamento em direção paralela ao eixo longitudinal de suportes verticais ou muito oblíquos únicos e pela utilização de um passo simétrico ou movimento sobre suportes geralmente pequenos e de orientações variadas em uma seqüência irregular de posições e excursões (figura 11).
- **SALTO:** modo locomotor utilizado para atravessar espaços entre substratos, que envolve uma fase aérea onde o animal está sem nenhum contato com o substrato.

Substrato

- **ARBÓREO:** árvores (troncos e galhos).
- **TERRESTRE:** chão, rochas, cavernas.

Substrato específico

- **GALHO GRANDE:** galhos com mais de cinco centímetros de diâmetro.
- **GALHO PEQUENO:** galhos com menos de cinco centímetros de diâmetro.
- **GALHOS MÚLTIPLOS:** galhos de várias orientações e diâmetros usados ao mesmo tempo.

A atividade *deslocamento* é caracterizada neste estudo como a utilização de modos locomotores enquanto o indivíduo não está participando de nenhuma outra atividade evidente. Atividades como *forrageamento* ou *brincadeira* também podem envolver deslocamento do corpo do animal, mas nesses casos há outras atividades bastante claras no contexto. Animais que forrageiam observam e/ou manipulam substratos (ou elementos que estão sobre estes) ou olham, de maneira bastante dinâmica, para insetos voadores antes de tentar capturá-los. Durante a *brincadeira* os indivíduos saltam, correm e andam também de uma maneira muito característica, que evidencia a atividade.

O posicionamento é mais estudado em atividades bastante gerais de alimentação e viagem, devido a problemas enfrentados na coleta e análise de dados, ou seja, a quantidade de posicionamentos possíveis, a divisão do comportamento posicional por atividade, e, no caso deste estudo, a divisão de comportamentos por indivíduo (que permitiu estabelecer a variação individual de comportamentos posicionais por atividade de classes de gênero e idade, o que raramente acontece em estudos de comportamento posicional), fazem com que o número de registros por unidade (gênero, idade) caia bastante e implique em limitações estatísticas. Há diversas formas de deitar e sentar, por exemplo, mas, devido aos problemas citados, muitos

comportamentos posicionais tiveram que ser agrupados em comportamentos mais gerais (como deitado e sentado). Assim foi possível fazer uma caracterização da população aqui estudada, mas foi impossível entrar em maiores detalhes, que devem ser estudados em pesquisas focadas sobre determinada faixa de indivíduos ou sobre determinada atividade específica.

3.3.2 Análise

Todas as análises foram realizadas por modelos de regressão de Poisson com matriz de correlação de trabalho (FAHRMEIR e TUTZ 2010) por meio do programa SAS, versão 9.2. Em estatística, a distribuição de Poisson é uma distribuição de probabilidade discreta. Esta distribuição representa um modelo probabilístico adequado para o estudo de um número de fenômenos observáveis que têm lugar durante um intervalo de tempo de determinado comprimento. A matriz de correlação de trabalho foi utilizada pois os dados dos mesmos indivíduos obtidos sobre diferentes condições devem ser correlacionados. Na presença de interação, quando foi necessário comparar efeitos que tinham mais de dois níveis (há três faixas de idade), usei o método de comparações múltiplas de Bonferroni.

Os gêneros e as faixas etárias foram estabelecidos como variáveis independentes e as atividades gerais, atividades específicas, comportamentos posicionais, substratos gerais e substratos específicos (descritos nos métodos deste trabalho), como variáveis dependentes.

Foi feita uma análise para gênero e outra para idade a fim de se pesquisar se houve diferenças no orçamento de atividades de cada faixa etária e de cada sexo. Com relação às atividades específicas, comportamento posicional, uso de substrato e uso de substrato arbóreo específico, foram feitas uma análise para gênero e uma para idade para cada uma dessas três categorias de variáveis dependentes citadas dentro de cada atividade (*Alimentação, brincadeira, deslocamento e descanso*). As diferenças foram consideradas significativas quando o valor de p era menor do que 0,005.

A unidade utilizada para quantificar as variáveis dependentes foi “registro/minuto”. As frequências absolutas dos dados apresentados nos RESULTADOS se encontram no APÊNDICE-A.

Como a divisão dos indivíduos em classes de gênero+idade resultaria em poucos indivíduos em algumas classes, as análises foram feitas separadamente apenas para gênero e idade, a fim do resultado não ser distorcido pela pequena quantidade de indivíduos em cada classe de gênero+idade.

Os gráficos que apresentam os resultados foram feitos em desenhos esquemáticos (*Boxplots*) no software MINITAB 14. A linha horizontal representa a mediana, a caixa cinzenta limita o primeiro e o terceiro quartil (ou seja, 50% dos indivíduos apresentaram registros dentro daquela área, 25% acima da mediana e 25% abaixo), as linhas verticais em cima e abaixo dos limites dos primeiro e terceiro quartis representam os 50% restantes (25% na linha vertical de cima e 25% na linha vertical de baixo).

4 RESULTADOS

4.1 Atividade, comportamento posicional e uso de substrato

4.1.1 Esforço de campo, dados coletados e tabulação

Os dados foram coletados em arquivos de áudio. Um total de 1030 horas com os animais foi atingido. Todos os dados foram tabulados, resultando em 20942 pontos de varredura focal: 12058 pontos referentes ao grupo provisionado e 8884 ao grupo não provisionado. Desses pontos, 12906 foram coletados na estação chuvosa (outubro a março) e 8036 na estação seca (abril a setembro).

Nos meses de fevereiro de 2009, março de 2009 e setembro de 2009 o grupo provisionado não foi encontrado. Constatei, através de indícios indiretos (como rastros dos indivíduos do grupo e informações de habitantes locais a respeito de vocalizações), que este se dirigiu para uma região onde o acompanhamento dos animais é impossível, devido a morros muito altos com paredões íngremes, sem pontos possíveis de subida para a observação dos animais. O mesmo aconteceu nos meses de julho de 2009, agosto de 2009 e setembro de 2009 para o grupo não provisionado. Devido a isto não há dados para estes grupos nestes meses. Mesmo assim, monitorei a área dia a dia para uma eventual volta dos grupos, que não aconteceu nos períodos em que estive em campo nestes meses.

4.1.2 Orçamento de atividades

A *alimentação* foi a atividade mais registrada por minuto no orçamento de atividades dos animais ($p < 0,0001$). Além de *alimentação*, pesquisei diferenças entre os gêneros e entre as faixas etárias das atividades *deslocamento*, *descanso* e *brincadeira*. As atividades que não se encaixavam nas citadas foram enquadradas como *outros*.

Gênero

Os dados descritivos da ocorrência das atividades por gênero se encontram na figura 17. As análises mostraram que houve evidência de efeito de interação entre gêneros na

ocorrência das atividades dos macacos da Fazenda Boa Vista ($p=0,0052$). As diferenças entre os gêneros foram detectadas para as atividades *deslocamento* e *brincadeira*. Machos participam de *brincadeira* mais do que fêmeas ($p=0,0036$) e fêmeas participaram mais de *deslocamento* do que machos ($0,0358$).

Ilustração 17: Registros por minuto da ocorrência das atividades nas quais os gêneros dos macacos estudados na Fazenda Boa Vista se envolveram.

Idade

Os dados descritivos da ocorrência de atividades por faixa etária se encontram na figura 18. As análises de regressão de Poisson mostraram que houve evidência de interação entre as faixas etárias dos macacos da Boa Vista na ocorrência das atividades nas quais estes se envolveram ($p<0,0001$). Juvenis participaram mais da atividade *alimentação* do que

infantes ($p < 0,0001$), juvenis e infantes participaram mais de brincadeiras do que adultos ($p < 0,0001$), adultos descansaram mais do que infantes e juvenis ($p = 0,0004$), infantes apresentaram um taxa de ocorrência de outros comportamentos significativamente mais alta do que adultos e juvenis ($p < 0,0001$).

Ilustração 18: Registros por minuto da ocorrência das atividades nas quais as faixas etárias dos macacos estudados na Fazenda Boa Vista se envolveram. Idades: 1 – adulto, 2 – juvenil, 3 – infante.

4.1.3 Comportamento posicional – Alimentação

Sentado foi o comportamento posicional mais registrado durante a atividade *alimentação* ($p < 0,0001$), seguido por *agachado* e *deslocamento quadrúpede*, *quadrúpede*, *escalada*, *agarrado+suspensão* e *bípede*. Outras posturas foram registradas para a atividade *alimentação* em quantidades muito pequenas e foram agrupadas em *outros*.

Gênero

Os dados descritivos da ocorrência de comportamentos posicionais por gênero para a atividade *alimentação* se encontram na figura 19. Não foram registradas diferenças significativas ($p = 0,101$) e nem interação ($p = 0,0943$) entre os gêneros para o comportamento posicional durante a atividade *alimentação* após as análises estatísticas serem aplicadas.

Idade

Os dados descritivos da ocorrência de comportamentos posicionais por faixa etária para a atividade *alimentação* se encontram na figura 20. As análises de regressão de Poisson mostraram que houve evidências de efeito de interação entre idades ($p < 0,0001$) para a ocorrência de comportamentos posicionais durante a atividade *alimentação*. Juvenis adotaram as posturas *agachado* significativamente mais do que infantes ($p = 0,0412$), juvenis e adultos assumiram a postura bípede mais do que infantes ($p < 0,0001$), adultos participaram mais de *deslocamento quadrúpede* do que juvenis ($p = 0,0042$) e infantes ($p = 0,0002$), adultos participaram menos de *escalada* do que infantes ($p = 0,0201$), infantes e juvenis participaram mais de *suspensão + agarrado* do que adultos ($p < 0,0001$).

Ilustração 19: Registros por minuto da ocorrência dos comportamentos posicionais nos quais os gêneros dos macacos estudados na Fazenda Boa Vista se envolveram durante a atividade alimentação.

Ilustração 20: Registros por minuto da ocorrência dos comportamentos posicionais nos quais as faixas etárias dos macacos estudados na Fazenda Boa Vista se envolveram durante a atividade alimentação. Idades: 1 – adulto, 2 – juvenil, 3 – infante.

4.1.4 Uso de substrato – Alimentação

Houve diferenças entre a ocorrência de uso de diferentes tipos de substratos ($p < 0,0001$) quando analisados independente de gênero e idade. Substratos arbóreos apresentaram uma frequência maior de uso, em relação a substratos terrestres, pelos macacos da Fazenda Boa Vista.

Gênero

Os dados descritivos da ocorrência de uso de substrato por gênero para a atividade *alimentação* se encontram na figura 21. Não foram registradas diferenças significativas ($p = 0,4679$) e nem efeito de interação ($p = 0,4669$) entre gêneros para os substratos utilizados durante a atividade *alimentação*.

Ilustração 21: Registros por minuto da ocorrência dos substratos nos quais os gêneros dos macacos estudados na Fazenda Boa Vista se envolveram durante a atividade alimentação.

Idade

Os dados descritivos da ocorrência de substratos por faixa etária para a atividade *alimentação* se encontram na figura 22. Não foram registradas diferenças significativas ($p = 0,3843$) e nem efeito de interação ($p = 0,3673$) entre as faixas etárias para os substratos utilizados durante a atividade *alimentação*.

Ilustração 22: Registros por minuto da ocorrência dos substratos nos quais as faixas etárias dos macacos estudados na Fazenda Boa Vista se envolveram durante a atividade alimentação. Idades: 1 – adulto, 2 – juvenil, 3 – infante.

4.1.5 Uso de substrato específico – Alimentação

Houve diferenças entre a ocorrência de substratos arbóreos específicos independentemente de gênero e idade ($p < 0,0001$). Galhos múltiplos foram mais utilizados pelos macacos estudados, seguidos por galhos pequenos e galhos grandes.

Gênero

Os dados descritivos da ocorrência de uso de substratos arbóreos específicos por gênero para a atividade *alimentação* se encontram na figura 23. Não foram registradas diferenças significativas ($p = 0,0942$) e nem efeito de interação ($p = 0,1740$) entre os gêneros para o uso de substratos arbóreos específicos durante a atividade *alimentação*.

Idade

Os dados descritivos da ocorrência de uso de substratos arbóreos específicos por idade para a atividade *alimentação* se encontram na figura 24. Não foram registradas diferenças significativas ($p = 0,0923$) e nem efeito de interação ($p = 0,1762$) entre as faixas etárias para o uso de substratos arbóreos específicos durante a atividade *alimentação*.

Ilustração 23: Registros por minuto da ocorrência dos substratos arbóreos específicos nos quais os gêneros dos macacos estudados na Fazenda Boa Vista se envolveram durante a atividade alimentação.

Ilustração 24: Registros por minuto da ocorrência dos substratos arbóreos específicos nos quais as faixas etárias dos macacos estudados na Fazenda Boa Vista se envolveram durante a atividade alimentação. Idades: 1 – adulto, 2 – juvenil, 3 – infante.

4.1.6 Orçamento de atividades específicas – Alimentação

Pesquisei diferenças entre as atividades específicas que compõem a atividade de alimentação. Houve diferenças entre a ocorrência de atividades específicas ($p < 0,0001$) independentemente de gênero e idade. *Forrageamento* foi mais frequente do que ingestão.

Gênero

Os dados descritivos da ocorrência de atividades específicas por gênero para a atividade *alimentação* se encontram na figura 25. Não foram registradas diferenças significativas ($p = 0,3882$) e nem efeito de interação ($p = 0,3873$) entre os gêneros para a ocorrência de atividades específicas durante a atividade *alimentação*.

Ilustração 25: Registros por minuto da ocorrência das atividades específicas nas quais os gêneros dos macacos estudados na Fazenda Boa Vista se envolveram durante a atividade alimentação.

Idade

Os dados descritivos da ocorrência de atividades específicas para idade para a atividade *alimentação* se encontram na figura 26. Não foram registradas diferenças significativas ($p = 0,7415$) e nem efeito de interação ($p = 0,7477$) entre os gêneros para a ocorrência de atividades específicas durante a atividade *alimentação*.

Ilustração 26: Registros por minuto da ocorrência das atividades específicas nas quais as faixas etárias dos macacos estudados na Fazenda Boa Vista se envolveram durante a atividade alimentação. Idades: 1 – adulto, 2 – juvenil, 3 – infante.

4.1.7 Comportamento posicional – Forrageamento

Sete comportamentos posicionais (*agachado*, *sentado*, *quadrúpede*, *bípede*, *escalada*, *deslocamento quadrúpede* e *agarrado+suspensão*) foram descritos e analisados enquanto os macacos da fazenda Boa Vista estavam envolvidos em *forrageamento*. Outros comportamentos ocorreram em frequências muito baixas e foram agrupados em *outros*.

Gênero

Os dados da ocorrência de comportamentos posicionais por gênero para a atividade *forrageamento* se encontram na figura 27. Não houve diferenças significativas ($p=0,3580$) e nem efeito de interação ($p=0,1273$) entre os gêneros dos indivíduos estudados para a ocorrência de comportamentos posicionais durante a atividade *forrageamento*.

Idade

Os dados de ocorrência de comportamentos posicionais por idade na atividade *forrageamento* estão na figura 28. Há efeito de interação entre as idades ($p<0,0001$) na ocorrência de posicionamentos durante esta atividade. Juvenis participaram mais de *agachado* do que adultos e infantes ($p=0,0166$ e $p<0,0001$). Infantes e juvenis utilizaram mais *suspensão+agarrado* do que adultos ($p<0,0001$ e $p=0,0016$). Adultos usaram mais *deslocamento quadrúpede* do que juvenis ($p=0,0003$) e juvenis participaram significativamente mais deste comportamento do que infantes ($p<0,0001$). Adultos e juvenis

participaram menos de *escalada* do que infantes ($p < 0,0001$). Infantes e juvenis participaram menos de *quadrúpede* do que adultos ($p = 0,0074$). Infantes assumiram a postura *sentado* mais do que adultos e juvenis ($p = 0,033$).

Ilustração 27: Registros por minuto da ocorrência dos comportamentos posicionais nos quais os gêneros dos macacos estudados na Fazenda Boa Vista se envolveram durante a atividade forrageamento.

Ilustração 28: Registros por minuto da ocorrência dos comportamentos posicionais nos quais as faixas etárias dos macacos estudados na Fazenda Boa Vista se envolveram durante a atividade forrageamento. Idades: 1 – adulto, 2 – juvenil, 3 – infante.

4.1.8 Uso de substrato – Forrageamento

Houve diferenças entre a ocorrência de uso de diferentes tipos de substratos ($p < 0,0001$) independentemente de gênero e idade. De modo geral *substratos arbóreos* foram mais utilizados do que *substratos terrestres* durante o *forrageamento*.

Gênero

Os dados descritivos da ocorrência de uso de substrato por gênero para a atividade *forrageamento* se encontram na figura 29. Não houve diferenças significativas ($p = 0,8997$) e nem efeito de interação ($p = 0,8996$) entre os gêneros dos indivíduos estudados para a ocorrência de substratos durante a atividade *forrageamento*.

Ilustração 29: Registros por minuto da ocorrência dos substratos nos quais os gêneros dos macacos estudados na Fazenda Boa Vista se envolveram durante a atividade *forrageamento*.

Idade

Os dados descritivos da ocorrência de uso de substrato por idade para a atividade *forrageamento* se encontram na figura 30. Não foram registradas diferenças significativas ($p = 0,0785$) e nem efeito de interação ($p = 0,0643$) entre as faixas etárias dos indivíduos estudados para a ocorrência de substratos durante a atividade *forrageamento*.

Ilustração 30: Registros por minuto da ocorrência dos substratos nos quais as faixas etárias dos macacos estudados na Fazenda Boa Vista se envolveram durante a atividade forrageamento. Idades: 1 – adulto, 2 – juvenil, 3 – infante.

4.1.9 Uso de substrato específico – Forrageamento

Houve diferenças entre a ocorrência do uso de substratos arbóreos específicos ($p < 0,0001$) independentemente de gênero e idade. Galhos múltiplos foram os mais utilizados pelos indivíduos estudados, seguidos por galhos pequenos e galhos grandes.

Gênero

Os dados descritivos da ocorrência de substratos arbóreos específicos por gênero para a atividade *forrageamento* se encontram na figura 31. Não foram registradas diferenças significativas ($p = 0,0722$) e nem efeito de interação ($p = 0,1797$) entre os gêneros dos indivíduos estudados para a ocorrência de substratos específicos durante a atividade *forrageamento*.

Idade

Os dados descritivos da ocorrência de substratos arbóreos específicos para a atividade *forrageamento* se encontram na figura 32. Não foram registradas diferenças significativas ($p = 0,0767$) e nem efeito de interação ($p = 0,2041$) entre as faixas etárias dos indivíduos estudados para a ocorrência de substratos arbóreos específicos durante a atividade *forrageamento*.

Ilustração 31: Registros por minuto da ocorrência dos substratos arbóreos específicos nos quais os gêneros dos macacos estudados na Fazenda Boa Vista se envolveram durante a atividade forrageamento.

Ilustração 32: Registros por minuto da ocorrência dos substratos arbóreos específicos nos quais as faixas etárias dos macacos estudados na Fazenda Boa Vista se envolveram durante a atividade forrageamento. Idades: 1 – adulto, 2 – juvenil, 3 – infante.

4.1.10 Comportamento posicional – Ingestão

Houve diferenças entre a ocorrência de comportamentos posicionais ($p < 0,0001$) independentemente de gênero e idade. Os animais observados se posicionavam *sentados* na grande maioria das vezes enquanto ingeriam alimentos. Outros comportamentos foram registrados, mas em frequências tão baixas que foram agrupados em *outros*.

Gênero

Os dados descritivos da ocorrência de comportamentos posicionais por gênero para a atividade *ingestão* se encontram na figura 33. Não foram registradas diferenças significativas ($p = 0,9571$) e nem efeito de interação ($p = 0,9571$) entre os gêneros dos indivíduos estudados para a ocorrência de comportamentos posicionais durante a atividade *ingestão*.

Ilustração 33: Registros por minuto da ocorrência dos comportamentos posicionais nos quais as faixas etárias dos macacos estudados na Fazenda Boa Vista se envolveram durante a atividade ingestão.

Idade

Os dados descritivos da ocorrência de comportamentos posicionais por idade para a atividade *ingestão* se encontram na figura 34. Não foram registradas diferenças significativas ($p = 0,371$) e nem efeito de interação ($p = 0,364$) entre as faixas etárias dos indivíduos estudados para a ocorrência de comportamentos posicionais durante a atividade *ingestão*.

Ilustração 34: Registros por minuto da ocorrência dos comportamentos posicionais nos quais as faixas etárias dos macacos estudados na Fazenda Boa Vista se envolveram durante a atividade ingestão. Idades: 1 – adulto, 2 – juvenil, 3 – infante.

4.1.11 Uso de substrato – Ingestão

Houve diferenças entre a ocorrência de substratos ($p < 0,0001$) independentemente de gênero e idade. Na grande maioria das vezes os macacos da fazenda Boa Vista ingeriam alimentos em *substratos arbóreos*. *Substratos terrestres* foram utilizados bem menos freqüentemente.

Gênero

Os dados descritivos da ocorrência de uso de substrato por gênero para a atividade *ingestão* se encontram na figura 35. Não foram registradas diferenças significativas ($p = 0,7732$) e nem efeito de interação ($p = 0,7725$) entre os gêneros dos indivíduos estudados para a ocorrência de substratos durante a atividade *ingestão*.

Ilustração 35: Registros por minuto da ocorrência dos substratos nos quais os gêneros dos macacos estudados na Fazenda Boa Vista se envolveram durante a atividade ingestão.

Idade

Os dados descritivos da ocorrência de substratos por faixa etária para a atividade *alimentação* se encontram na figura 36. Não foram registradas diferenças significativas ($p=0,5417$) e nem efeito de interação ($p=0,5494$) entre as faixas etárias dos indivíduos estudados para a ocorrência de substratos durante a atividade *ingestão*.

Ilustração 36: Registros por minuto da ocorrência dos substratos nos quais as faixas etárias dos macacos estudados na Fazenda Boa Vista se envolveram durante a atividade ingestão. Idades: 1 – adulto, 2 – juvenil, 3 – infante.

4.1.12 Uso de substrato específico – Ingestão

Houve diferenças entre a ocorrência de uso de substratos específicos ($p<0,0001$) independentemente de gênero e idade. Durante a *ingestão* os galhos múltiplos foram os mais utilizados, seguidos por *galhos pequenos* e *galhos grandes*.

Gênero

Os dados descritivos da ocorrência de uso de substratos arbóreos específicos por gênero para a atividade *alimentação* se encontram na figura 37. Não foram registradas diferenças significativas ($p=0,3577$) e nem efeito de interação ($p=0,4883$) entre os gêneros dos indivíduos estudados para a ocorrência de substratos arbóreos específicos durante a atividade *ingestão*.

Ilustração 37: Registros por minuto da ocorrência dos substratos arbóreos específicos nos quais os gêneros dos macacos estudados na Fazenda Boa Vista se envolveram durante a atividade ingestão.

Idade

Os dados descritivos da ocorrência de uso de substratos arbóreos específicos por idade para a atividade *alimentação* se encontram na figura 38. Não foram registradas diferenças significativas ($p=0,3580$) e nem efeito de interação ($p=0,1273$) entre as faixas etárias dos indivíduos estudados para a ocorrência de substratos arbóreos específicos durante a atividade *ingestão*.

Ilustração 38: Registros por minuto da ocorrência dos substratos arbóreos específicos nos quais as faixas etárias dos macacos estudados na Fazenda Boa Vista se envolveram durante a atividade ingestão. Idades: 1 – adulto, 2 – juvenil, 3 – infante.

4.1.13 Quebra

A quebra é um tipo específico de *forrageamento* (ver descrição nos métodos deste trabalho). Esta atividade específica ocorreu poucas vezes para que fosse possível a utilização de análises estatísticas. Assim, a figura 39 mostra os posicionamentos utilizados pelos indivíduos que foram registrados enquanto estavam envolvidos nesta atividade. O substrato utilizado foi sempre o terrestre. Apenas três posturas foram registradas durante este tipo especial de forrageamento: agachado, bípede e sentado.

Ilustração 39: Registros por minuto da ocorrência dos comportamentos posicionais nos quais os macacos estudados na Fazenda Boa Vista se envolveram durante a quebra.

4.1.14 Transporte

Assim como a quebra, o transporte também é uma atividade específica que se encaixa na descrição de *forrageamento* (ver descrição nos métodos deste trabalho). Este tipo particular de *forrageamento* também foi registrado poucas vezes para que fosse possível a utilização de análises estatísticas. Assim, as figuras a seguir mostram os modos locomotores (figura 40) e os substratos utilizados (figura 41) pelos indivíduos que foram registrados enquanto estavam envolvidos nesta atividade.

Ilustração 40: Registros por minuto da ocorrência dos comportamentos posicionais nos quais os macacos estudados na Fazenda Boa Vista se envolveram durante o transporte.

Ilustração 41: Registros por minuto da ocorrência dos tipos de substratos nos quais os macacos estudados na Fazenda Boa Vista se envolveram durante o transporte.

4.1.15 Comportamento posicional – Brincadeira

As análises do comportamento de brincadeira foram complexas devido a diferenças individuais na frequência e tipos específicos de brincadeira. No entanto, seis comportamentos posicionais foram descritos e analisados (*deslocamento quadrúpede, quadrúpede, sentado, agarrado+suspenso, deitado e escalada*). Outros comportamentos posicionais foram registrados, porém em frequências muito baixas, sendo assim agrupados em *outros*.

Gênero

Os dados descritivos da ocorrência de comportamentos posicionais por gênero para a atividade *brincadeira* se encontram na figura 42. Não foram registradas diferenças significativas ($p=0,1296$) e nem efeito de interação ($p=0,7624$) entre os gêneros dos indivíduos estudados para a ocorrência de comportamentos posicionais durante a atividade *brincadeira*.

Idade

Os dados descritivos da ocorrência de comportamentos posicionais por faixa etária para a atividade *brincadeira* se encontram na figura 43. Houve efeito de interação entre idades durante a atividade *brincadeira* para os comportamentos posicionais ($p=0,0002$). Infantes se diferenciaram significativamente de juvenis ao se deslocarem menos quadrupedalmente ($p=0,0291$), a mesma faixa etária se diferenciou de juvenis ($p=0,0028$) e de adultos ($p<0,0001$) ao usar mais o modo locomotor *escalada*. Adultos brincaram mais sentados do que juvenis ($p=0,0017$) e menos *agarrados+suspensos* do que a mesma faixa etária ($p=0,0186$). Infantes apresentaram uma leve tendência não significativa a se postarem *deitados* menos do que juvenis ($0,0646$).

Ilustração 42: Registros por minuto da ocorrência dos comportamentos posicionais nos quais os gêneros dos macacos estudados na Fazenda Boa Vista se envolveram durante a atividade brincadeira.

Ilustração 43: Registros por minuto da ocorrência dos comportamentos posicionais nos quais as faixas etárias dos macacos estudados na Fazenda Boa Vista se envolveram durante a atividade brincadeira. Idades: 1 – adulto, 2 – juvenil, 3 – infante.

4.1.16 Uso de substrato – Brincadeira

Houve diferenças entre a ocorrência de uso de substratos ($p < 0,0001$) independentemente de gênero e idade. A maioria dos eventos de brincadeira foi registrada em substratos arbóreos e algumas vezes esta atividade acontecia em substratos terrestres.

Gênero

Os dados descritivos da ocorrência de uso de substrato por gênero para a atividade *brincadeira* se encontram na figura 44. Não foram registradas diferenças significativas ($p = 0,0908$) e nem efeito de interação ($p = 0,0745$) entre os gêneros dos indivíduos estudados para a ocorrência de uso de substratos durante a atividade *brincadeira*.

Ilustração 44: Registros por minuto da ocorrência dos substratos nos quais os gêneros dos macacos estudados na Fazenda Boa Vista se envolveram durante a atividade brincadeira.

Idade

Os dados descritivos da ocorrência de uso de substrato por idade para a atividade *brincadeira* se encontram na figura 45. Houve efeito de interação entre as idades na ocorrência de uso de substratos durante a atividade *brincadeira* ($p = 0,0078$). Adultos utilizaram menos substratos arbóreos do que os juvenis ($p = 0,0458$) e juvenis menos do que infantes ($p = 0,0251$). Adultos brincaram mais em substratos terrestres do que infantes ($p = 0,0023$).

Ilustração 45: Registros por minuto da ocorrência dos substratos nos quais as faixas etárias dos macacos estudados na Fazenda Boa Vista se envolveram durante a atividade brincadeira. Idades: 1 – adulto, 2 – juvenil, 3 – infante.

4.1.17 Uso de substrato específico – Brincadeira

Houve diferenças entre a ocorrência de uso de substratos específicos ($p < 0,0001$) independentemente de gênero e idade. Novamente os galhos múltiplos foram mais utilizados, seguidos por galhos pequenos e grandes.

Gênero

Os dados descritivos da ocorrência de uso de substratos específicos por gênero para a atividade *brincadeira* se encontram na figura 46. Não foram registradas diferenças significativas ($p = 0,7751$) e nem efeito de interação ($p = 0,9041$) entre os gêneros dos indivíduos estudados para a ocorrência de substratos arbóreos específicos durante a atividade *brincadeira*.

Idade

Os dados descritivos da ocorrência de uso de substratos arbóreos específicos por idade para a atividade *alimentação* se encontram na figura 47. Não foram registradas diferenças significativas ($p = 0,2027$) e nem efeito de interação ($p = 0,3758$) entre as faixas etárias dos indivíduos estudados para a ocorrência de substratos arbóreos específicos durante a atividade *brincadeira*.

Ilustração 46: Registros por minuto da ocorrência dos substratos arbóreos específicos nos quais os gêneros dos macacos estudados na Fazenda Boa Vista se envolveram durante a atividade brincadeira.

Ilustração 47: Registros por minuto da ocorrência dos substratos arbóreos específicos nos quais as faixas etárias dos macacos estudados na Fazenda Boa Vista se envolveram durante a atividade brincadeira. Idades: 1 – adulto, 2 – juvenil, 3 – infante.

4.1.18 Atividade específica – Brincadeira

A atividade de brincadeira pode ser dividida em brincadeira solitária e brincadeira social. Houve diferença significativa entre os tipo de brincadeira ($p=0,0005$), brincadeira social ocorreu mais do que a solitária na população estudada de macacos da Fazenda Boa Vista.

Gênero

Os dados descritivos da ocorrência de atividade específica por gênero para a atividade *brincadeira* se encontram na figura 48. Não foram registradas diferenças significativas ($p=0,1747$) e nem efeito de interação ($p=0,1421$) entre os gêneros dos indivíduos estudados para a ocorrência de brincadeiras específicas durante a atividade *brincadeira*.

Ilustração 48: Registros por minuto da ocorrência das atividades específicas nas quais os gêneros dos macacos estudados na Fazenda Boa Vista se envolveram durante a atividade brincadeira.

Idade

Os dados descritivos da ocorrência de atividades específicas por idade para a atividade *brincadeira* se encontram na figura 49. Houve efeito de interação entre as idades durante a atividade *brincadeira* para a ocorrência de atividades específicas ($p<0,0001$). Adultos e juvenis brincam menos solitariamente do que infantes ($p<0,0001$). Adultos brincaram mais socialmente do que juvenis ($p<0,0001$) e juvenis brincaram mais socialmente do que infantes ($p<0,0001$).

Ilustração 49: Registros por minuto da ocorrência das atividades específicas nas quais as faixas etárias dos macacos estudados na Fazenda Boa Vista se envolveram durante a atividade brincadeira. Idades: 1 – adulto, 2 – juvenil, 3 – infante.

4.1.19 Comportamento posicional – Deslocamento

Houve diferenças entre a ocorrência comportamentos posicionais ($p < 0,0001$) independentemente de gênero e idade. Três modos locomotores foram registrados durante a atividade *deslocamento*. O modo locomotor *deslocamento quadrúpede* ocorreu mais freqüentemente e foi seguido por *escalada* e *salto*.

Gênero

Os dados descritivos da ocorrência de comportamentos posicionais por gênero para a atividade *deslocamento* se encontram na figura 50. Não foram registradas evidências de diferenças significativas ($p = 0,4306$) e nem efeito de interação ($p = 0,4818$) entre os gêneros dos indivíduos estudados para a ocorrência de comportamentos posicionais durante a atividade *deslocamento*.

Idade

Os dados descritivos da ocorrência de comportamentos posicionais por idade para a atividade *deslocamento* se encontram na figura 51. Houve efeito de interação entre as idades para os comportamentos posicionais durante a atividade *deslocamento* ($p < 0,0001$). Adultos adotaram o modo locomotor *deslocamento quadrúpede* mais do que juvenis ($p = 0,024$), e estes últimos mais do que infantes ($p = 0,016$). Infantes escalaram mais do que adultos ($p < 0,0001$) e juvenis ($p < 0,0001$). Infantes e juvenis se deslocaram através de *saltos* mais do que os adultos ($p = 0,033$).

Ilustração 50: Registros por minuto da ocorrência dos comportamentos posicionais nos quais os gêneros dos macacos estudados na Fazenda Boa Vista se envolveram durante a atividade deslocamento. Idades: 1 – adulto, 2 – juvenil, 3 – infante.

Ilustração 51: Registros por minuto da ocorrência dos comportamentos posicionais nos quais as faixas etárias dos macacos estudados na Fazenda Boa Vista se envolveram durante a atividade deslocamento. Idades: 1 – adulto, 2 – juvenil, 3 – infante.

4.1.20 Uso de substrato – Deslocamento

Houve diferenças entre a ocorrência de uso de substratos ($p < 0,0001$) independentemente de gênero e idade. Substratos arbóreos foram mais utilizados do que os terrestres.

Gênero

Os dados descritivos da ocorrência de uso de substratos por gênero para a atividade *alimentação* se encontram na figura 52. Não foram registradas diferenças significativas ($p = 0,4911$) e nem efeito de interação ($p = 0,4899$) entre os gêneros dos indivíduos estudados para a ocorrência de utilização substratos durante a atividade *deslocamento*.

Ilustração 52: Registros por minuto da ocorrência dos substratos nos quais os gêneros dos macacos estudados na Fazenda Boa Vista se envolveram durante a atividade deslocamento.

Idade

Os dados descritivos da ocorrência de uso de substrato por idade para a atividade *deslocamento* se encontram na figura 53. Houve efeito de interação entre as idades para a ocorrência de uso de substrato durante a atividade *deslocamento* ($p = 0,0153$). Adultos utilizam menos substratos arbóreos do que infantes ($p = 0,0042$) e mais substratos terrestres do que infantes ($p = 0,0042$).

Ilustração 53: Registros por minuto da ocorrência dos substratos nos quais as faixas etárias dos macacos estudados na Fazenda Boa Vista se envolveram durante a atividade deslocamento. Idades: 1 – adulto, 2 – juvenil, 3 – infante.

4.1.21 Uso de substrato específico – Deslocamento

Houve diferenças entre a ocorrência de uso de substratos específicos ($p < 0,0001$) independentemente de gênero e idade. Galhos múltiplos foram usados mais do que galhos pequenos, e estes mais do que galhos grandes.

Gênero

Os dados descritivos da ocorrência de uso de substratos arbóreos específicos por gênero para a atividade *deslocamento* se encontram na figura 54. Não foram registradas diferenças significativas ($p = 0,2135$) e nem efeito de interação ($p = 0,0913$) entre os gêneros dos indivíduos estudados para a ocorrência de utilização de tipos de substratos arbóreos específicos durante a atividade *deslocamento*.

Idade

Os dados descritivos da ocorrência de uso de substratos arbóreos específicos por faixa etária para a atividade *deslocamento* se encontram na figura 55. Houve efeito de interação entre as idades para a ocorrência de uso de substratos arbóreos específicos durante a atividade *deslocamento* ($p < 0,0001$). Adultos utilizaram galhos grandes mais do que juvenis ($p < 0,0001$) e infantes ($p < 0,0001$). Infantes utilizaram galhos múltiplos mais do que juvenis ($p = 0,0472$) e mais do que adultos ($p < 0,0001$).

Ilustração 54: Registros por minuto da ocorrência dos substratos arbóreos específicos nos quais os gêneros dos macacos estudados na Fazenda Boa Vista se envolveram durante a atividade deslocamento.

Ilustração 55: Registros por minuto da ocorrência dos substratos arbóreos específicos nos quais as faixas etárias dos macacos estudados na Fazenda Boa Vista se envolveram durante a atividade deslocamento. Idades: 1 – adulto, 2 – juvenil, 3 – infante.

4.1.22 Comportamento posicional – Descanso

Apenas dois comportamentos posicionais foram registrados para a atividade *descanso*, *sentado* e *deitado*. Ambos foram utilizados em frequências de ocorrência diferentes pela população ($p < 0,0001$), sendo o posicionamento deitado mais utilizado. As análises para comportamento posicional, substrato e substrato arbóreo específico para idade foi realizada apenas para adultos e juvenis, uma vez que infantes foram registrados em pouquíssimas vezes nessa atividade.

Gênero

Os dados descritivos das frequências de ocorrência de comportamentos posicionais por gênero estão na figura 56. Não foram registradas diferenças significativas ($p = 0,7024$) e nem efeito de interação ($p = 0,7008$) entre os gêneros dos indivíduos estudados para a ocorrência de comportamentos posicionais durante a atividade *descanso*.

Ilustração 56: Registros por minuto da ocorrência dos comportamentos posicionais nos quais os gêneros dos macacos estudados na Fazenda Boa Vista se envolveram durante a atividade *descanso*.

Idade

Os dados descritivos da ocorrência de comportamentos posicionais por faixa etária para a atividade *descanso* se encontram na figura 57. Não foram registradas diferenças significativas ($p = 0,8739$) e nem efeito de interação ($p = 0,8739$) entre as faixas etárias dos indivíduos estudados para a ocorrência de comportamentos posicionais durante a atividade *descanso*.

Ilustração 57: Registros por minuto da ocorrência dos comportamentos posicionais nos quais as faixas etárias dos macacos estudados na Fazenda Boa Vista se envolveram durante a atividade descanso. Idades: 1 – adulto, 2 – juvenil.

4.1.23 Uso de substrato – Descanso

Todos os registros durante a atividade *descanso* ocorreram em substratos arbóreos e por isso não há análises.

4.1.24 Uso de substrato específico – Descanso

Ao contrário das outras análises para a frequência de uso de substratos arbóreos específicos, a frequência de ocorrência destes na atividade *descanso* não apresentou diferenças significativas, ou seja, os três tipos de substratos arbóreos foram utilizados de maneira semelhante ($p=0,5483$).

Gênero

Os dados descritivos das frequências de ocorrência de uso de substratos arbóreos específicos por gênero estão na figura 58. Não foram registradas diferenças significativas ($p=0,2745$) e nem efeito de interação ($p=0,1011$) entre os gêneros dos indivíduos estudados para a ocorrência de utilização de tipos de substrato arbóreo específico durante a atividade *descanso*.

Idade

Os dados descritivos das frequências de ocorrência de uso de substratos arbóreos específicos por faixa etária estão na figura 59. Não foram registradas diferenças significativas ($p=0,5272$) e nem efeito de interação ($p=0,1179$) entre as faixas etárias dos indivíduos estudados para a ocorrência de uso de substratos arbóreos específicos durante a atividade *descanso*.

Ilustração 58: Registros por minuto da ocorrência dos substratos arbóreos específicos nos quais os gêneros dos macacos estudados na Fazenda Boa Vista se envolveram durante a atividade descanso.

Ilustração 59: Registros por minuto da ocorrência dos substratos arbóreos específicos nos quais as faixas etárias dos macacos estudados na Fazenda Boa Vista se envolveram durante a atividade descanso. Idades: 1 – adulto, 2 – juvenil.

5 DISCUSSÃO

Em macacos do Novo e do Velho Mundo, movimento e postura diferem de acordo com a atividade (FLEAGLE e MITTERMEIER, 1980; GEBO, 1992; GEBO e CHAPMAN, 1995a, 1995b; DAGOSTO e YAMASHITA, 1998; YOULATOS, 1998a, 1998b; WRIGHT 2001, 2003, 2005b, 2007). Assim, variações na ontogênese foram analisadas e discutidas aqui por atividade.

Os resultados encontrados para o orçamento de atividades de *C. libidinosus* na Boa Vista foram bastante similares a outros estudos de grupos de macacos-prego selvagens (*Cebus olivaceus*: ROBINSON 1986; *C. capucinus*: ROSE 1994; *C. libidinosus*: VERDERANE 2010) e de semi-liberdade (*C. apella*: FERREIRA et al 2008).

Como já constatado em estudos anteriores na fazenda Boa Vista (VERDERANE 2010) e em outras publicações a respeito de populações do gênero *Cebus* (FRAGASZY et al 2004a, ROBINSON 1986, ROSE 1994, FERREIRA et al 2008), a atividade na qual os animais mais se engajaram foi *alimentação*. Infantes participaram desta atividade significativamente menos do que juvenis. A diferença observada entre infantes e outros estaria relacionada ao aleitamento, que supre grande parte das demandas energéticas dos infantes e aqui não foi incluído como *alimentação* (e sim como *outros*, já que muitas vezes era impossível observar se os infantes estavam de fato sendo amamentados enquanto eram transportados).

Existem explicações não exclusivas para que haja diferenças significativas entre as faixas de gênero e etárias: diferenças na eficiência de forrageamento; diferenças na demanda energética entre classes de sexo e idade e; efeito de dominância no acesso a fontes alimentares de alta qualidade. A dieta dos macacos da Boa Vista é constituída, em parte, por alimentos encapsulados, que exigem a aplicação de técnicas elaboradas de captura e processamento (VERDERANE 2010).

Um trabalho realizado por Fragaszy e Boinski (1995), com um grupo de *C. olivaceus* selvagens, revelou que classes de sexo e idade diferiram significativamente em relação à eficiência de forrageamento. Desta forma, espera-se que adultos e jovens da Boa Vista também apresentem algum grau de diferença em suas habilidades de *forrageamento*, com os indivíduos mais velhos levando menos tempo para acessar determinados alimentos. De acordo com Verderane (2010), que realizou estudos na mesma área e com os mesmos grupos de *Cebus libidinosus* um ano antes do presente estudo, parte das variações observadas na dieta de adultos e juvenis parece refletir tais diferenças. A mesma autora sugere que o maior consumo

de frutos por adultos do grupo não provisionado e o maior consumo de invertebrados por juvenis de ambos os grupos, aliados à grande proporção de ameaças recebidas por juvenis em ambos os grupos, indicam que esses indivíduos foram ativamente excluídos de fontes alimentares de alta qualidade na ocasião do estudo, o que contribuiria para o maior tempo dedicado ao *forrageamento* por parte dos juvenis. Ou seja, indivíduos mais jovens precisariam de mais tempo para processar alimentos e indivíduos dominantes teriam acesso mais imediato às fontes alimentares de maior qualidade. Ainda, há diferenças na demanda energética, maior para fêmeas em função da gestação e lactação (VERDERANE 2010), o que faria com que machos precisassem de menos tempo para suprir suas necessidades.

As análises aqui realizadas não apontaram quaisquer diferenças significativas além daquela que apresenta os infantes (em relação aos juvenis) como indivíduos que participam menos de atividades de alimentação. O fato de os infantes não se diferenciarem dos adultos, mas sim dos juvenis (infantes forrageando menos), é um indício na direção apontada por Verderane (2010). É necessária também a observação de que infantes apresentam uma variação individual enorme na frequência de ocorrência por minuto da atividade *alimentação*, devido às mudanças comportamentais repentinas pelas quais os infantes passam durante um ano e meio de desenvolvimento (infantes foram considerados os sujeitos com até um ano e meio neste trabalho – ver a descrição dos sujeitos estudados neste trabalho), um animal com uma semana de vida, totalmente dependente da mãe, se comporta de maneira diferente de um com um ano de idade, daí a enorme variação sobre a participação da atividade *alimentação*.

O comportamento posicional mais utilizado durante a *alimentação* foi *sentado*, como também já tinha sido observado em outros estudos com primatas do Novo e Velho Mundo (MENDEL, 1976; MITTERMEIER, 1978; FONTAINE, 1985; CANT, 1986, 1988; GEBO, 1992; YOULATOS, 1998a, 1998b; WRIGHT, 2001). Youlatos (1998a), ao comparar *Cebus apella* e *Cebus olivaceus* na Guiana Francesa, observou que *C. apella* adotava a postura *sentado* muito mais do que qualquer outro posicionamento durante as atividades de alimentação, enquanto que *C. olivaceus* mostrava proporção igual de *sentado* e *quadrúpede* nas mesmas atividades. É possível que o processamento dos alimentos por *C. apella* tome mais tempo dos animais, já que estes se alimentam de certos itens que exigem manipulação especial (YOULATOS 1998a), assim como os *C. libidinosus* do presente estudo. Os macacos da Boa Vista quebram cocos com rochas encontradas no ambiente, e a alimentação destes depende da remoção do endosperma dos cocos (VISALBERGHI et al. 2009), uma tarefa delicada que pode levar tempo e ser responsável por longos períodos de manuseio, enquanto os animais estão sentados. Há, também, períodos em que os animais deste estudo se

alimentam de mangas, cajus e outros frutos grandes, que são consumidos normalmente durante longos períodos, enquanto os indivíduos estão sentados. Além disso, o trabalho de Youlatos (1998a) foi realizado em uma fase do ano em que há escassez de frutos carnosos, fazendo com que os *C. olivaceus* precisassem se alimentar, em grande parte, de artrópodes, de uma maneira mais extensiva, enquanto que os *C. apella* são forrageadores mais intensivos, e costumam percorrer uma área menor do que *C. olivaceus* (IZAWA 1979, ROBINSON 1986, ROBINSON e JANSON 1987).

A postura *sentado* permite que o animal poupe energia e aumente a superfície de contato com o substrato, baixando, simultaneamente, seu centro de gravidade (GRAND 1977) enquanto mantém as mãos livres para o processamento do alimento. *Deslocamento quadrúpede* e *quadrúpede* são, respectivamente, comportamentos locomotor e postural comuns a um animal classificado como quadrúpede e arborícola (FRAGASZY et al 2004a e FLEAGLE 1988), e são comportamentos esperados enquanto os indivíduos se deslocam ou tentam visualizar constituintes do ambiente no qual estão inseridos. Os animais do gênero *Cebus* se locomovem através de *deslocamento quadrúpede* sobre substratos arbóreos na grande maioria das vezes e estudos confirmam que o mesmo se repete durante a *alimentação* (FLEAGLE e MITTERMEIER 1980, FONTAINE 1985, GEBO 1992, YOULATOS 1998a, WRIGHT 2007). *Agachado* é outro comportamento freqüentemente utilizado durante a *alimentação*. Esta postura na verdade é um tipo de postura bípede (que foi considerada aqui conceitualmente distinta de bípede devido a diferenças na angulação do tronco dos animais – ver etograma em materiais e métodos) utilizada como meio termo entre posicionamentos ortogrados e pronogrados. Assim como a postura *sentado* ou *bípede*, o agachamento permite que o indivíduo libere as mãos para o processamento e apreensão do alimento. No entanto, esta postura apresenta, sobre o posicionamento *sentado*, as vantagens de possibilitar maior alcance espacial por parte das mãos do animal e de permitir maior estabilidade quando sobre galhos flexíveis (devido à ação de articulações dos membros posteriores). Sobre a postura bípede, além de o agachamento proporcionar um alcance horizontal maior (necessário quando há forrageamento, por exemplo, por frutos carnosos que se encontram em extremidades de galhos terminais), o mesmo exige menos anatomicamente dos indivíduos, já que a conformação de alguns músculos dos membros posteriores dificulta a extensão completa de tais membros, evitando que estes se posicionem a 90° em relação ao substrato, como é o caso do ser humano quando se encontra parado bípede (STERN et al 1971, MARZKE et al 1988 e LIU et al 2009).

A faixa dos infantes é, como esperado, a que mais se diferencia das demais. Diferenças significativas durante a alimentação refletem estratégias comportamentais de indivíduos que ainda não são totalmente independentes das mães e de outros cuidadores. Infantes se agacharam menos do que juvenis, se postaram bipedalmente menos do que juvenis e adultos, se deslocaram quadrupedalmente menos do que juvenis e adultos, se agarraram e se suspenderam mais do que adultos e escalaram mais do que os adultos.

O amadurecimento fisiológico/muscular que proporciona a manutenção postural é responsável por parte dessas diferenças (WRIGHT 2005b) assim como as diferenças de tamanho e proporções corpóreas das faixas etárias (HUROV 1991). O menor uso do modo locomotor *deslocamento quadrúpede* e o maior uso do modo locomotor *escalada* são melhores abordados na discussão da atividade *deslocamento* (mais adiante nesta discussão), quando as diferenças foram mais evidentes. Apesar da *quebra*, atividade específica de *forrageamento*, ocorrer muito pouco, a menor taxa de agachamento e postura bípede estão, em parte, relacionadas ao fato de infantes não quebrarem (mais detalhes na discussão sobre *quebra*, mais adiante neste texto), que por sua vez está relacionado ao amadurecimento muscular e cognitivo (WRIGHT 2005b, FRAGASZY 2004a, HUROV 1991).

Adultos e juvenis se distinguiram nos posicionamentos *deslocamento quadrúpede*, e *agarrado+suspense*. A literatura sobre o assunto relata que de fato indivíduos mais jovens se suspendem mais do que indivíduos mais velhos devido ao tamanho e peso corpóreo (FRAGASZY et al 2004a, FAGEN 2002). Já sobre *deslocamento quadrúpede*, as diferenças encontradas nas faixas etárias fazem parte de um contínuo que ocorreu nas atividades *alimentação*, *brincadeira* e *deslocamento*, e serão melhores explicadas na discussão sobre *deslocamento*, quando estas diferenças foram mais evidentes.

A vegetação da Boa Vista, constituída por arbustos e árvores de pequeno e médio porte, e o extensivo uso das encostas dos morros de arenito para forrageamento, descanso e abrigo contra intempéries (VERDERANE 2010), estariam diretamente relacionados ao elevado grau de terrestrialidade desses macacos. Fragazy et al (2004a) e Fleagle (1988) descrevem o gênero *Cebus* como um gênero arborícola, que pode utilizar outros substratos, que não os arbóreos. Os *Cebus libidinosus* do presente estudo seguem o mesmo padrão, porém, de maneira geral, utilizam substratos terrestres mais do que qualquer espécie de *Cebus* de vida livre já estudada posicionalmente (GEBO 1992, BERGENSON 1996, YOULATOS 1998a, JOHNSON e SHAPIRO 1998, WRIGHT 2001, 2003, 2005a, 2007, BEZANSON 2009), inclusive na atividade de alimentação, já que esses animais forrageiam por raízes, cavando o solo para encontrá-las, caçam pequenos mamíferos, répteis, aves e ovos em rochas

e em tocas em barrancos e adquirem cocos e outros itens alimentares e rochas a serem usadas como ferramentas (quebra dos itens alimentares, principalmente cocos da região, usando uma rocha como martelo e uma rocha, tronco caído ou uma raiz exposta como bigorna, atividade que ocorre no chão). WRIGHT (2005b), por exemplo, registrou 8% de terrestrialidade para indivíduos adultos de uma população de *C. apella* durante *alimentação*. A presente pesquisa trabalhou com observações por minuto e a mediana dos registros de terrestrialidade do grupo dos adultos foi um pouco maior do que 1,2 observações por minuto (em um total de quatro observações por minuto) em substratos terrestres enquanto participavam de *alimentação*, o que resultaria em mais de 30% de terrestrialidade. Os outros estudos não passam da frequência descrita por WRIGHT (2005b).

Resultados semelhantes foram encontrados para uma população de *C. libidinosus* que utiliza ferramentas no Parque Nacional Serra da Capivara (MOURA 2004, MANNU e OTTONI 2008), que possui vegetação e morros similares aos da Fazenda Boa Vista. De acordo com Visalberghi et al (2005), a frequente utilização do solo para *forrageamento*, associada à disponibilidade de cocos e bigornas, é fator chave para a emergência do uso de ferramentas para abertura de cocos em macacos-prego. As correlações positivas entre o tempo de permanência no solo e o de uso de ferramentas e consumo de endosperma por *C. libidinosus* na Boa Vista fornecem subsídios favoráveis a essa hipótese.

A utilização de diferentes tipos de substratos arbóreos apresentou o mesmo padrão de frequência de uso para todos os indivíduos. Os galhos múltiplos foram sempre os mais frequentes, seguidos por galhos pequenos, galhos médios e galhos grandes. As razões pelas quais os galhos múltiplos foram mais utilizados podem envolver tanto a preferência por este tipo de suporte, ao proporcionar uma maior área de apoio e, conseqüentemente, melhor manutenção do equilíbrio (DUNBAR e BADAM 2000), quanto simplesmente por haver maior disponibilidade desse tipo de substrato no ambiente (DAGOSTO e YAMASHITA 1998). Maiores detalhes precisariam ser pesquisados em estudos da estrutura de vegetação da Fazenda Boa Vista, no entanto, diversos estudos de comparação interespecífica sugerem que primatas não utilizam seus habitats aleatoriamente, já que espécies simpátricas selecionam microhabitats distinguíveis estruturalmente e floristicamente (HARCOURT e NASH 1986, GANZHORN 1989, RODMAN 1991, MCGRAW 1996, DAGOSTO e YAMASHITA 1998).

As análises sobre a ocorrência de *forrageamento* (forrageamento propriamente dito, *quebra* e *transporte* incluídos) e *ingestão* (subatividades da atividade *alimentação*) mostraram que *forrageamento* ocorre mais frequentemente do que *ingestão*, mas não houve nenhuma diferença significativa na ocorrência destas atividades entre faixa etária ou gênero. Quanto ao

forrageamento, esta foi a subatividade mais registrada dentre aquelas relacionadas com a *alimentação*. *Sentado*, *deslocamento quadrúpede*, *quadrúpede* e *agachado* foram os comportamentos posicionais mais adotados. Em relação às diferenças encontradas entre adultos e infantes e juvenis em *agarrado+suspensão*, *deslocamento quadrúpede* e *escalada*, a discussão feita sobre esse comportamento postural nas considerações sobre a atividade *alimentação* cabe igualmente aqui. O uso de substrato e de substrato arbóreo específico também foi muito semelhante ao encontrado e discutido em *alimentação*.

Ingestão, segunda subatividade mais registrada entre aquelas pertencentes à atividade *alimentação*, apresentou a utilização da postura *sentado* muito mais do que qualquer outra, as razões para isso também foram consideradas na discussão geral da atividade *alimentação*. Os substratos arbóreos foram amplamente mais utilizados para esta atividade, assim como encontrado por Biondi (2009), ao estudar parte da mesma população pesquisada neste estudo, e discutido por Schmitt (2010), quando diz que a maioria dos primatas, mesmo aqueles com hábitos terrestres, se deslocam para árvores para descansar e fugir de predadores. Como alguns itens alimentares exigem concentração dos indivíduos para serem processados e ingeridos, a escolha de um substrato que exponha menos os sujeitos a possíveis riscos ambientais faz com que os mesmos se desloquem para ambientes arbóreos, mesmo que o alimento tenha sido coletado em ambientes terrestres. Diferenças significativas não foram registradas entre faixas de gênero e etárias para posicionamentos ou uso de substratos nesta subatividade.

A ocorrência de *quebra*, um tipo particular de *forrageamento*, foi muito rara e a discussão é baseada em dados descritivos. De acordo com Ramos da Silva (2008), ao estudar a mesma população pesquisada neste trabalho, machos adultos quebram mais do que outras faixas sexo/etárias. Neste trabalho, apesar da baixa frequência de uso de ferramentas impossibilitar análises estatísticas, observei que infantes e fêmeas juvenis nunca quebraram, machos adultos eram mais frequentemente visualizados envolvidos com esta atividade e fêmeas adultas e machos juvenis eram ocasionalmente avistados durante a *quebra*. O resultado do trabalho de Ramos da Silva (2008), quanto à diferença de idade, já era esperado, uma vez que a atividade de *quebra* é considerada uma das formas mais complexas de uso de ferramenta por envolver duas relações espaciais em sequência (FRAGASZY et al. 2004a). Um estudo sobre ontogênese da *quebra* com macacos-prego em semi-liberdade em São Paulo, no Parque Ecológico do Tietê (RESENDE 2004), mostrou que a emergência da *quebra* proficiente (com sucesso) ocorre por volta de 2,5 a 3 anos de idade (ou seja, quando o indivíduo já atingiu a fase de juvenil, de acordo com a classificação utilizada neste estudo).

Além disso, a dureza dos cocos da Boa Vista é significativamente maior do que a dos cocos explorados pelo grupo de Resende (VISALBERGHI et al., em elaboração) e os martelos utilizados no processo chegam a pesar em média 1kg, o equivalente a 20-45% do peso de machos adultos (FRAGASZY et al. 2004b; VISALBERGHI et al. 2007). Contudo, machos adultos utilizam mais ferramentas do que fêmeas da mesma idade (RAMOS DA SILVA 2008). Esses resultados sugerem que, na população de *C. libidinosus* da Boa Vista, a *quebra* é uma atividade típica de machos e que, além do seu caráter alimentar, ela pode estar relacionada a estratégias de machos para estabelecimento e manutenção de dominância e/ou competição por fêmeas (RAMOS DA SILVA 2008). Já Visalberghi et al. (2009) e Fragaszy et al. (2010) sugerem que diferenças entre a massa corpórea e força do indivíduo, e o peso das ferramentas, podem ser determinantes na frequência de uso destas. Por este estudo não ter sido moldado especificamente para pesquisar a atividade de *quebra*, os resultados encontrados aqui são puramente descritivos devido à baixa ocorrência da atividade. Apenas três posturas foram utilizadas nesta atividade, *agachado* foi a mais freqüente, seguido de *bípede* e *sentado*, posturas que permitem a utilização de ambos os membros anteriores para o manuseio da pedra (martelo). Liu et al. (2009) registraram a postura semi-vertical em todos os eventos de *quebra* de cocos ao estudarem aspectos biomecânicos em um dos grupos de macacos prego também estudados aqui neste trabalho. A postura semi-vertical relatada pelos mesmos pesquisadores se refere ao que chamo na presente pesquisa de *agachado* e *bípede* (dependendo das angulações do tronco), tendo em vista que, de acordo com Liu et al. (2009), para o animal estar completamente vertical ele deve estabelecer um ângulo de 180° nas articulações dos joelhos e da cintura pélvica, e 90° entre o tronco e um plano horizontal, o que nunca aconteceu com os indivíduos estudados devido às limitações morfológicas associadas ao hábito quadrúpede. Além da postura semi-vertical (*agachado* e *bípede*), registrei, em proporção menor, a postura *sentado* durante a *quebra*. Liu et al. (2009) realizaram filmagens em apenas um local específico usado para as *quebras* de coco pelos macacos do grupo provisionado, em um período de tempo curto (em junho de 2005 e em julho de 2006) e registraram apenas o uso da postura semi-vertical. No presente trabalho segui dois grupos de macacos por quase todas suas áreas de uso, durante um ano. Apesar de não ter abordado nenhum aspecto da biomecânica dos movimentos, é evidente que a postura *sentado* é uma diferença entre os dois estudos e é uma estratégia distinta em decorrência de diferentes características ambientais como o substrato ocupado ou qualidade das rochas (martelos e bigornas) e itens alimentares a serem quebrados. Quanto mais alto é erguido o martelo, maior é a força potencial a ser aplicada no item alimentar a ser quebrado (LIU et al. 2009), o que

explicaria, em parte, a vantagem das posturas semi-verticais ao se quebrar um item alimentar resistente como os cocos das palmeiras da região da Fazenda Boa Vista (tucum, *Astrocaryum campestre*; catulé, *Attalea barreirensis*; piaçava, *Orbignya* sp.; e catuli, *Attalea* sp. - VISALBERGHI et al. 2008). Nagy-Reis e Resende (em elaboração) estudaram a atividade de *quebra* em uma população de *Cebus* sp em situação de semi liberdade no Parque Ecológico do Tietê, na cidade de São Paulo. Os animais desse estudo também utilizam rochas como martelos e bigornas para quebrarem cocos do local e as autoras registraram uma proporção bem maior (em relação ao trabalho aqui apresentado) da postura *sentado* nesta atividade. No entanto, os animais alvo no estudo de Nagy-Reis e Resende executavam tarefas diferentes na quebra em relação aos animais da Fazenda Boa Vista, uma vez que os cocos eram de uma espécie diferente (*Syagrus romanzoffiana* – OTTONI e MANNU 2001), sendo menores e menos duros do que os cocos das palmeiras da Fazenda Boa Vista (VISALBERGHI et al., em elaboração). Além disso, apesar da quebra estar mais relacionada com os frutos das palmeiras da região para os macacos da Fazenda Boa Vista, ela também ocorre, em menor frequência, como processamento de outros itens alimentares menos resistentes (sementes da fruta d’anta, família Icacinaceae; fruto do caju, família Anacardiaceae; sementes de caroba, família Bignoniaceae; sementes e frutos de mandioca brava, família Euphorbiaceae – VISALBERGHI et al. 2009), o que possibilitaria a adoção da postura *sentado*, tendo em vista que a força potencial usada para a quebra não necessitaria da otimização provocada pelo maior deslocamento vertical do martelo (quando o indivíduo ergue o martelo mais alto ao se postar bipedamente) e os pesos dos martelos para essa atividade não precisariam ser tão grandes quanto os que são usados para a quebra dos cocos da Fazenda Boa Vista.

Visalberghi et al. (2009) relataram o transporte seletivo de ferramentas para a quebra desses outros itens e algumas das ferramentas transportadas tinham menos de 100g. É de se esperar que os indivíduos adotem posturas diferenciadas quando utilizam uma ferramenta de 30g e quando utilizam uma com mais de 1kg, já que a manutenção do equilíbrio e do centro de gravidade do animal são afetados pelas pedras utilizados e pela tarefa a ser cumprida. Assim, adaptações posturais precisariam ser reguladas.

O transporte de alimentos e ferramentas também ocorreu raramente em comparação com outras atividades e também será discutido com base em dados descritivos. A quebra de cocos exige muitas vezes o transporte de ferramentas (normalmente uma pedra a ser utilizada como “martelo”) e itens alimentares para o local onde estes itens são processados (substrato apropriado a ser utilizado como bigorna) (VISALBERGHI et al. 2004, 2007). Além disso, como já observado por Biondi et al. (2008), muitas vezes os alimentos eram coletados no chão

e transportados para substratos arbóreos, onde eram ingeridos, de forma a minimizar o risco de predação (VAN NOODWIJK et al. 2002, FRAGASZY et al. 2004a) e agonismo de coespecíficos mais velhos e maiores, que freqüentemente os excluía de fontes discretas de alimento (VERDERANE 2010). O transporte foi efetuado na maioria das vezes por *deslocamento quadrúpede*, mas também houve registros de *deslocamento bípede*, *escalada* e *salto*. O *deslocamento bípede* ocorreu quando a utilização dos dois membros anteriores é estritamente necessária, como ao carregar uma ferramenta muito pesada, no transporte de dois itens alimentares simultaneamente, ou ao carregar uma ferramenta e um item alimentar. Quando o item alimentar era pequeno e leve o suficiente, o que ocorreu na maioria das vezes, o *transporte* acontecia através do *deslocamento quadrúpede*, *escalada*, ou *salto*, com uma das mãos ocupadas apoiada no substrato para sustentação ou impulsão (observação pessoal).

Como já comentado, tanto o *transporte* quanto a *quebra* ocorreram em freqüências muito baixas quando comparados a outras atividades do orçamento dos indivíduos. O transporte de ferramentas, por exemplo, é energeticamente custoso e apresenta desafios físicos (por exemplo, na questão de como carregar os itens) e desafios cognitivos (por exemplo, ao antecipar necessidades futuras, representando mentalmente elementos que estão fora do campo de visão, e ao planejar os passos da ação) (VISALBERGHI et al. 2009). De acordo com Boesch e Boesch-Achermann (1984, 2000), que trabalharam com chimpanzés em Tã National Park, na África, e Visalberghi et al. (2007), ao estudar a mesma população de macacos-prego pesquisada neste projeto, martelos e bigornas apropriados parecem ser mais raros em Tã do que na Fazenda Boa Vista, obrigando os chimpanzés a transportarem estes itens por, em média, 120m, enquanto que o transporte de ferramentas nunca foi registrado por distâncias tão longas na Fazenda Boa Vista (observação pessoal). A baixa freqüência de *deslocamento bípede* em relação a outros comportamentos posicionais constatada aqui se deve, em parte, à densidade maior de bigornas e martelos disponíveis na região da Fazenda Boa Vista (VISALBERGHI et al. 2009) e aos conseqüentes eventos curtos deste modo locomotor. É importante considerar também que, comparativamente, o transporte de ferramentas é mais custoso energeticamente para os macacos-prego do que para os chimpanzés, pois estes utilizam rochas muito mais leves, proporcionalmente ao peso corporal, do que as utilizadas pelos macacos-prego (LIU et al. 2009). Ainda, conforme discutido por Visalberghi et al. (2007, 2009), macacos-prego e chimpanzés, ao utilizarem rochas como martelos, as deixam sobre ou próximas às bigornas, que são freqüentemente reutilizadas, fazendo com que o *transporte* de ferramentas não ocorra tão freqüentemente por quebradores futuros.

Em relação à atividade *brincadeira*, machos brincaram mais do que fêmeas, e juvenis e infantes mais do que adultos, como já descrito em outros (BIONDI 2008, FRAGASZY et al. 2004a, VISALBERGHI e GUIDI 1998). Os dados apontam uma variação individual grande entre os machos e entre os adultos (que apresentaram alguns *outliers*). A atividade *brincadeira* envolve algumas variáveis importantes que não foram levadas em consideração neste estudo, como a situação social do indivíduo, peso, tamanho e idade exata na qual o animal se encontra dentro da faixa etária. Por exemplo, machos adultos mais jovens brincam muito mais do que machos adultos mais velhos, enquanto que fêmeas adultas praticamente não brincam e fêmeas juvenis costumam brincar menos do que machos jovens (informações adquiridas em um dos grupos da mesma população do presente estudo em BIONDI et al. 2009, e em revisões de diversas espécies em PELLIS e IWANIUK 2000, FAGEN 2002). Essas diferenças tornaram muitas análises complicadas, tendo em vista que os dados a serem analisados eram poucos para determinadas faixas etárias e muitos para outras. Quanto menor a amostra maior é a chance da variação individual dentro de um mesmo grupo ser grande. Assim, os resultados devem ser encarados com cautela.

Na grande maioria das vezes, adultos se postavam *sentados* enquanto brincavam. Para esta postura diferenças significativas só foram encontradas entre juvenis e adultos (adultos se postavam sentados mais do que juvenis). Quanto às posturas *agarrado+suspense*, adultos a executaram menos do que infantes e juvenis. Porém, a variação individual entre os adultos é grande e tal variação se dá pelo fato de haver adultos jovens que brincaram muito mais do que adultos mais velhos (observação pessoal). Esses adultos jovens se postaram agarrados ou suspensos ao mesmo tempo em que adultos mais velhos brincaram pouco e geralmente quando estavam sentados (observação pessoal). No entanto, apesar desses problemas metodológicos, a literatura sobre o assunto relata que de fato indivíduos mais jovens se suspendem mais do que indivíduos mais velhos devido ao tamanho e peso corpóreo (FRAGASZY et al. 2004a, FAGEN 2002). Em juvenis, *suspense+agarrado* teve frequência parecida à frequência de *sentado*, e *deslocamento quadrúpede* e *deitado* tiveram frequências altas de registros se comparados a diversos outros comportamentos mais raros.

O comportamento de *deslocamento quadrúpede* mostrou diferença significativa entre juvenis e infantes (infantes usam este modo locomotor menos que juvenis) e *escalada* apresentou diferenças entre as três faixas (adultos e juvenis usaram *escalada* menos do que infantes). Os gráficos desses dois comportamentos, se colocados um ao lado do outro formam quase que uma imagem espelhada (apesar da variação da ocorrência de *deslocamento quadrúpede* para machos ser tão grande que impede a detecção de diferenças significativas

entre infantes ou juvenis e adultos). Essas diferenças podem refletir efeitos da ontogênese nos indivíduos. Um desses efeitos diz respeito à anatomia e fisiologia dos animais, pois enquanto os juvenis e adultos, maiores, brincam por substratos irregulares utilizando o *deslocamento quadrúpede*, modo locomotor mais regular quanto à sua dinâmica, indivíduos menores, como os infantes, necessitariam de outras estratégias locomotoras, como a *escalada*, para suplantar esses obstáculos, justamente por não terem tamanho suficiente para cruzar tais substratos de uma maneira dinamicamente regular, como já previsto por outros autores (GRAND 1977, FLEAGLE e MITTERMEIER 1980, HUROV 1991, CARRIER 1996, PREUSCHOFT et al. 1996, BEZANSON 2009). Outra idéia diz respeito a características comportamentais que refletem um uso maior de substratos terrestres por parte de adultos em relação a infantes e juvenis durante a *brincadeira*. Substratos arbóreos implicam em mais utilização de *escalada* (que praticamente só ocorre em substrato arbóreo) por parte dos animais, simplesmente por serem menos regulares do que os substratos terrestres.

Os infantes mostraram tendência (não significativa) para menor ocorrência da postura *deitado*. A postura *deitado* é característica de brincadeiras sociais de luta, e infantes mostraram uma proporção maior de brincadeiras solitárias do que de brincadeiras sociais (adultos praticamente só brincaram socialmente e juvenis brincam socialmente em proporção bem maior do que brincaram solitariamente). É possível que determinadas posturas estejam associadas com aspectos sociais relacionados à hierarquia do grupo, ao controle de força e habilidades direcionadas a indivíduos menores e mais jovens e a solicitação (convite) para a participação em tal atividade (FAGEN 2002). A postura *supinado* (subdivisão da postura *deitado*), por exemplo, foi utilizada por machos juvenis mais do que por outras faixas de animais mais velhos na mesma população estudada aqui (BIONDI et al. 2008), é comum a observação dessa postura antes das, e durante as, brincadeiras “de luta” (observação pessoal). A postura *supinado* nunca foi observada em fêmeas adultas e raros foram os momentos em que machos adultos adotaram esta posição.

A fase de transição etária na qual machos adultos mais jovens se encontram é a responsável pela variação individual de adultos encontrada em muitos gráficos aqui apresentados, já que estes indivíduos se envolvem em mais brincadeiras do que os machos adultos mais velhos e menos do que os machos juvenis (BIONDI et al. 2009). Segundo FAGEN (2002), certos indivíduos, que o autor chamou de adolescentes, frequentemente parecem ignorar convites para brincar, ou brincam durante períodos mais curtos do que indivíduos mais jovens. LEVY (1979), ao estudar brincadeiras em macacos rhesus, argumenta que os juvenis mais velhos monopolizam as oportunidades de desempenhar determinados

papéis e a executar movimentos em particular, como o ataque simulado (*mock attack*), durante as brincadeiras. Como resultado, é mais difícil atrair e manter parceiros nestes eventos de brincadeira à medida que se envelhece. Ao mesmo tempo, a maturação sexual e as reversões de ranking subsequentes interferem nas oportunidades para brincar. Apesar disso, a motivação social permanece alta enquanto a tendência para brincar diminui. Um fator subsidiário é a evitação de brincadeiras devido à falta de habilidade de aceitar ataques simulados por parte de subordinados ou da aparente ansiedade em relação a parceiros que insistem em brincar somente sob o papel de atacante. Embora Levy (1979) não tenha encontrado nenhum sinal de que as brincadeiras se tornam mais brutas à medida que os animais envelhecem, Fagen (2002) defende que alguns aspectos das brincadeiras de luta se tornam mais semelhantes a uma luta agressiva de fato. Além disso, Fagen (2002) também diz que macacos mais velhos parecem mais tensos e temerosos, ou simplesmente desinteressados, quando um parceiro da mesma idade se aproxima solicitando brincadeira. O mesmo autor ainda sugere que os animais mais jovens favorecem o contato, estes brincam de lutar em contato físico próximo, ou perseguem uns aos outros, enquanto animais mais velhos parecem integrar brincadeiras com e sem contato a cada momento de uma interação contínua, alterando rapidamente esses comportamentos, o que favoreceria a ocorrência mais freqüente da postura *sentado* nessa faixa etária.

A ocorrência da brincadeira e de suas posturas parece ser muito dinâmicas em relação à ontogênese. Suas ocorrências parecem aumentar até certo ponto da fase juvenil e decrescer a partir daí, pelas razões aqui discutidas. Quanto ao comportamento posicional, este é extremamente abrangente, devido aos diferentes tipos de brincadeiras que vão além de simples designações de “social” ou “solitária”. Brincadeiras sociais e solitárias podem ocorrer de diversas formas e exigir diversos posicionamentos e usos de substratos. Além da postura *agarrado+suspense*, por exemplo, ocorrer naturalmente mais em infantes e juvenis, em diversos momentos, que não só os de brincadeira, essa postura é característica de determinados tipos de brincadeira que acontecem, pelo menos parcialmente, em ambientes arbóreos. Pega-pegas (*chase*), luta (*rough and tumble*), e tantas outras, inúmeras para serem descritas aqui, fazem com que juvenis e infantes utilizem os mais diversos comportamentos posicionais, algumas vezes difíceis de serem enquadrados em alguma classificação, o que pediria um estudo mais detalhado da atividade.

Deslocamento foi a segunda atividade mais registrada no geral, depois de *alimentação*. Machos participaram significativamente menos de *deslocamento* do que fêmeas. No entanto, é preciso lembrar que a atividade *deslocamento* engloba os modos locomotores que ocorreram

sem mais nenhuma outra atividade envolvida no contexto. Machos se envolveram em brincadeiras (atividade que também envolve modos locomotores) significativamente mais do que fêmeas. O fato de fêmeas participarem mais da atividade *deslocamento* não significa necessariamente que estas se deslocaram mais do que os machos, mas sim que estas estiveram envolvidas em outras atividades (por exemplo, se deslocando entre fontes de alimento sem que fosse possível inferir a elas a atividade *forrageamento*) enquanto muitos machos passavam boa parte do tempo brincando.

Durante o *deslocamento*, os padrões de comportamento posicional se repetiram pelas faixas etárias e de gênero, o *deslocamento quadrúpede* foi o comportamento mais utilizado, seguido por *escalada* e *salto*. Wright (2007 – com *Cebus olivaceus* e *C. apella*), Youlatos (1998a – com *Cebus olivaceus* e *C. apella*), Fountaine (1985 – com *C. capucinus*), Gebo (1992 – com *C. capucinus*) e Fleagle e Mittermeier (1980 – com *C. apella*) trabalharam somente com adultos e também registraram o *deslocamento quadrúpede* como a principal forma de deslocamento, mas, todos esses (menos Youlatos 1998a, que, assim como eu, também registrou *escalada* como segundo modo locomotor mais freqüente durante *deslocamento*) contabilizaram *salto* como o segundo modo locomotor que mais ocorreu. É possível que o método de coleta tenha influenciado os resultados, uma vez que o presente estudo e o de Youlatos (1998a) utilizaram focal instantâneo como método de coleta de dados, enquanto que os estudos de Wright (2007), Fountaine (1985), Fleagle e Mittermeier (1980) e Gebo (1992) utilizaram focal contínuo, e este último método seria mais sensível a detecção de comportamentos e posturas que ocorrem por momentos muito breves. Como Cunha (2000) discute no seu estudo de comportamento posicional de bugios (*Alouatta fusca*), o método focal instantâneo traz a possibilidade da perda do registro de certos eventos locomotores raros e breves. No entanto, comparações mais detalhadas entre esses estudos são difíceis devido a diferenças nas definições das atividades e dos comportamentos posicionais, a padronização do comportamento posicional de primatas de Hunt et al. (1996) é tão extensa, além de ser nitidamente focada em primatas do Velho Mundo, que diferentes pesquisadores acabam englobando categorias diferentes nos etogramas e adotando definições distintas para seus propósitos específicos. Youlatos (1998a), por exemplo, dividiu o que considero aqui como *deslocamento quadrúpede* e *escalada* em tantas outras categorias que é difícil definir comparações precisas.

No presente estudo parece haver uma tendência para que a *escalada* dê espaço para o *deslocamento quadrúpede* à medida que o animal se desenvolve. Diferenças estatísticas significativas foram detectadas entre adultos e infantes para *escalada* (adultos escalam menos

do que infantes na atividade *alimentação*), e entre adultos, juvenis e infantes para *deslocamento quadrúpede* (adultos se deslocam quadrupedalmente mais do que juvenis, e estes mais do que infantes), de modo que ambos os gráficos (ilustração 51) desses resultados pareçam uma imagem espelhada um do outro (mesmo que juvenis não sejam estatisticamente diferentes de adultos no comportamento *escalada*). Estas diferenças talvez se devam ao fato de animais mais jovens utilizarem diferentes estratégias locomotoras em relação aos mais velhos, ao cruzarem o mesmo substrato, por conta das diferenças de tamanho e proporção dos animais, como já relatado na discussão sobre as diferenças de comportamento posicional entre juvenis e infantes durante a atividade *brincadeira*. Enquanto adultos, maiores, se deslocariam por certos substratos irregulares utilizando o *deslocamento quadrúpede*, modo locomotor mais regular quanto à sua dinâmica, animais mais jovens necessitariam de outras estratégias locomotoras, como a *escalada*, para suplantar esses obstáculos, justamente por não terem tamanho suficiente para cruzarem tais substratos de uma maneira dinamicamente regular (CARRIER 1996, GRAND 1977, PREUSCHOFT et al 1996, FLEAGLE e MITTERMEIER 1980, HUROV 1991, BEZANSON 2009). Wright (2005) observou que as maiores diferenças no deslocamento entre adultos e juvenis de *Cebus apella* se dão mais em relação ao padrão de velocidade (corrida quadrúpede versus caminhada quadrúpede), variável não incluída neste trabalho.

No entanto, como visto anteriormente, a transição de comportamentos locomotores parece ocorrer de maneira gradual. Lawler (2006), ao estudar lêmures (*Propithecus verreauxi verreauxi*), não detectou diferenças significativas nos padrões locomotores de animais em diferentes fases da ontogenia ao comparar indivíduos recém independentes das mães com adultos. O mesmo autor sugere que o padrão de crescimento das porções distais dos membros pode ser em parte, responsável por essa ausência de diferença comportamental. Na maioria das espécies de primatas estudadas (incluindo *Cebus albifrons* e *C. apella* – JUNGERS e FLEAGLE 1980), o crescimento das mãos e pés acontece mais lentamente do que do resto da estrutura pós-craniana, ou seja, jovens têm pés e mãos relativamente grandes em comparação com os adultos desde cedo. Isso ajudaria os lêmures do estudo de Lawler (2006) e, teoricamente, todos os primatas que obedecem este padrão de crescimento, a utilizar substratos e comportamentos locomotores parecidos com os que os adultos utilizam. Isto explicaria as diferenças sensíveis em alguns comportamentos posicionais na atividade *deslocamento* e em qualquer outra que exija modos locomotores.

Apesar do tamanho menor e do controle neuromuscular ainda em desenvolvimento, animais imaturos estão sujeitos aos mesmos desafios que animais adultos (evitar predadores,

encontrar alimento, acompanhar o grupo - CARRIER 1996). Por outro lado, animais mais jovens têm menos vigor e agilidade devido a menores reservas energéticas aliadas a alto metabolismo basal, devido ao crescimento (HUROV 1991, CARRIER 1996). A falta de agilidade se deve à relação entre o sistema nervoso central e a coordenação muscular. Embora a infra-estrutura neurológica para movimentos coordenados esteja pronta cedo no desenvolvimento, animais jovens precisam desenvolver familiaridade com o controle neuromuscular (HUROV 1991, CARRIER 1996). A habilidade proprioceptiva é comprometida enquanto partes do corpo mudam de proporções ao longo do desenvolvimento, mudando as respostas motoras. Essas respostas diferenciadas geram um conflito entre o processo de desenvolvimento e a integração efetiva da percepção sensorial, controle neuromuscular e resposta motora (CARRIER 1996). Mais ainda, juvenis devem adaptar as mudanças do desenvolvimento em relação à massa e composição óssea *versus* força muscular (HUROV 1991).

Os substratos arbóreos foram os mais utilizados, apesar de os animais se deslocarem também em substratos terrestres. De acordo com os testes estatísticos utilizados, os adultos utilizaram substratos arbóreos menos e substratos terrestres mais do que infantes. van Noordwijk et al (2002) sugerem que o menor uso de substratos terrestres ocorre como uma estratégia para minimizar o risco de predação, e como infantes estão normalmente mais sujeitos à predação, em parte pelas mesmas razões discutidas sobre amadurecimento motor e proprioceptivo, e pelo tamanho corporal, o menor uso do chão como substrato utilizado por infantes para o deslocamento é justificado.

O fato dos infantes acessarem menos o chão do que os adultos também contribui para a adoção de posicionamentos distintos. Contando que o modo locomotor *escalada* é um meio de deslocamento quadrúpede utilizado quase que exclusivamente em substratos arbóreos, e que infantes utilizam o chão menos e substratos arbóreos mais do que adultos, o *deslocamento quadrúpede* (modo locomotor mais regular) ocorreria mais comumente em indivíduos mais velhos, como registrado aqui.

O gênero *Cebus* é um grupo taxonômico que agrupa espécies arborícolas que podem utilizar substratos terrestres ocasionalmente (STEVENS 2008, FRAGASZY et al. 2004a, FLEAGLE 1988). Os *Cebus libidinosus* do presente estudo seguem o mesmo padrão, porém, de maneira geral, utilizam substratos terrestres muito mais do que qualquer espécie de *Cebus* de vida livre já estudada posicionalmente (GEBO 1992, BERGENSON 1996, YOULATOS 1998a, JOHNSON e SHAPIRO 1998, WRIGHT 2001, 2003, 2005a, 2007, BEZANSON 2009). Alguns destes trabalhos sequer registraram o uso de substratos terrestres durante o

deslocamento dos animais. WRIGHT (2005b), por exemplo, registrou 3% de terrestrialidade para indivíduos adultos de *C. apella* durante *deslocamento*. A presente pesquisa trabalhou com observações por minuto e a mediana dos registros de terrestrialidade do grupo dos adultos foi um pouco maior de 0,8 observações por minuto (em um total de quatro observações por minuto) em substratos terrestres enquanto participavam de *deslocamento*, o que resultaria em mais de 20% de terrestrialidade. Os outros estudos não passam da frequência descrita por WRIGHT (2005b).

Dagosto e Yamashita (1998), ao trabalharem com três espécies de lêmures (dois grupos vivendo em habitats com diferenças de impacto antropogênico para cada espécie), chegaram à conclusão de que o comportamento posicional e uso de substrato dos lêmures é flexível o bastante para responder à diferenças na arquitetura do habitat, especialmente quando as diferenças estão relacionadas com fontes de alimento, na sua distribuição espaço temporal. Gebo e Chapman (1995a) chegaram a resultados semelhantes ao trabalharem com colobus vermelho (*Piliocolubus sp.*). Porém, Garber e Preutz (1995), trabalhando com sagüi-de-boca-branca (*Saguinus mystax*) e McGraw (1996), ao trabalhar com cinco espécies de cercopitecídeos, encontraram pouca variação. Há algumas explicações para responder a esta discrepância. É possível que haja variação na capacidade de certas espécies em responder às alterações, algumas podem ser mais limitadas do que outras, e podem haver diferenças no grau de alteração da resposta. Por exemplo, no trabalho de Dagosto e Yamashita (1998) os pares de grupos de cada uma das três espécies estavam sujeitos a habitats com diferentes graus de impacto antropogênico e responderam a essas diferenças em frequências diferentes de *salto* e *deslocamento quadrúpede*. O mesmo vale para as outras espécies nos outros estudos citados, ou seja, embora haja, normalmente, alguma diferença, o grau da distinção entre os habitats e o grau de flexibilidade da resposta da espécie em questão são refletidos no comportamento posicional e escolha de substrato. Além disso, não se sabe exatamente quais características específicas da estrutura do habitat provoca estas modificações comportamentais, todos os trabalhos citados relatam diferenças estruturais da vegetação de maneira geral, sem quantificar certas características como diâmetro de substrato disponível.

Os tipos de substratos arbóreos específicos utilizados seguiram o mesmo padrão que foi encontrado para a atividade *alimentação* (galhos múltiplos foram mais utilizados, seguidos por galhos pequenos e grandes). As razões já foram discutidas naquele momento e cabem igualmente para este caso. Wright (2005) observou o mesmo padrão, tanto para juvenis quanto para adultos de *Cebus apella* e *Cebus olivaceus*. Porém, os adultos deste estudo utilizaram galhos grandes em proporção maior do que juvenis e infantes, enquanto que

infantes utilizaram galhos múltiplos mais do que juvenis, e juvenis mais do que adultos. Galhos múltiplos incluem quaisquer galhos utilizados simultaneamente, de tamanhos e orientações distintas ou não. Sempre que os animais se dirigiam para a periferia das copas das árvores os galhos terminais eram usados como substrato. Galhos terminais são galhos múltiplos de diâmetro muito pequeno. Indivíduos adultos e mais pesados tendem a evitar tais substratos, principalmente enquanto se deslocam, pois são pequenos e flexíveis demais para suportarem muito peso, minimizando assim a propulsão de um indivíduo mais pesado e fazendo com que estes precisem diminuir a velocidade (STEVENS 2008). A estabilidade em galhos de pequeno diâmetro é inversamente proporcional ao tamanho do animal (NAPIER e NAPIER 1967, CARTMILL 1985), animais de pequeno e grande tamanho podem se diferenciar nas respostas biomecânicas dependendo do tamanho do substrato (SHAPIRO e YOUNG 2010).

Adultos descansaram significativamente mais do que todos os outros indivíduos das outras faixas etárias. O fato dos infantes participarem menos de descanso é, em parte, devido ao mesmo problema encontrado durante a atividade de *alimentação*, ou seja, enquanto estavam sendo transportados estes animais podiam descansar e até mesmo dormir sobre o corpo das mães ou de outros cuidadores (FAGEN 2002, FRAGASZY et al. 2004a), assim, grande proporção do *descanso* de infantes está registrada na atividade *outros*, atividade que mais aparece nos registros da faixa etária. Isso se deve, como já explicado anteriormente, ao fato da visualização das atividades serem difíceis em muitos momentos em que os infantes eram transportados. Os adultos, ao contrário dos juvenis, não participaram de atividades de *alimentação* significativamente mais do que os infantes. Como discutido naquele momento, é possível que, por terem acesso mais direto às fontes discretas de alimentos de alta qualidade, adultos supririam suas demandas energéticas mais rapidamente, fazendo com que tivessem mais tempo para *descanso* enquanto outros indivíduos forrageavam ou brincavam (FRAGASZY et al. 2004a).

Dois foram os comportamentos posicionais adotados para *descanso*, *deitado* e *sentado*, ocorrendo nessa ordem em relação à frequência para todas as faixas etárias e de gênero, sem que houvesse diferenças significativas entre os grupos de idade ou de faixa etária. Os comportamentos *sentado* e *deitado* permitem que o animal poupe energia e aumente a superfície de contato com o substrato, baixando, simultaneamente, seu centro de gravidade (GRAND 1977). Além disso, a contração e tensão muscular necessárias para a manutenção da postura diminuem em grandes agrupamentos musculares quando o corpo do animal está totalmente sustentado e apoiado pelo substrato, fazendo com que o animal relaxe e economize

energia (KOLB 1987). O fato de o comportamento *deitado* ter significativamente registros do que o comportamento *sentado* pode ser explicado por essa explicação, sendo que quando o animal está deitado uma porção maior da sua musculatura está em relaxamento. No entanto, adultos mostram uma variação grande de posturas e mais uma vez isso ocorre por esta faixa etária apresentar indivíduos que possuem diferenças sociais que afetam os seus comportamentos posicionais. Machos adultos jovens eram normalmente indivíduos de ranking aparentemente mais baixo e a maioria era emigrante, vinda de outros grupos, muitas vezes hostilizados por parte de outros indivíduos do grupo, o que faria, teoricamente, com que esta faixa de indivíduos descansasse por breves períodos, enquanto os indivíduos estavam sentados, como se precisassem interromper a atividade para se posicionarem de forma que a vigilância sobre os outros indivíduos fosse favorecida.

Como apontado nos métodos deste trabalho, há diversas formas de deitar e sentar, mas, devido aos problemas de tamanho da amostra citados naquele momento, muitos comportamentos posicionais tiveram que ser agrupados em comportamentos mais gerais (como deitado e sentado). Assim foi possível fazer uma caracterização da população aqui estudada, mas foi impossível entrar em maiores detalhes, que devem ser estudados em pesquisas focadas sobre determinada faixa de indivíduos ou sobre determinada atividade específica. Poucos trabalhos remetem ao comportamento posicional de *Cebus* enquanto estes animais descansam (FRAGASZY et al. 2004a, ANDERSON 1998), mas sempre apresentam variações de *deitado* (pronado ou deitado de lado) e *sentado* (variações que incluem a extensão dos membros posteriores, flexão da coluna espinhal e posicionamento da cauda), como detectado aqui.

O substrato arbóreo foi o único substrato registrado em *descanso*. Segundo Schmitt (2010) praticamente todos os primatas, mesmo que passem grande parte dos seus tempos em substratos terrestres, se deslocam para árvores para dormir e para escapar de predadores. Quanto à atividade *descanso* as duas razões devem ser consideradas, tendo em vista que, quando os indivíduos descansam, estão expostos a predadores por estarem com a atenção comprometida, assim, substratos arbóreos proporcionariam mais proteção em relação a predadores terrestres. É interessante comentar que, em raras ocasiões, substratos terrestres foram utilizados para a atividade *descanso* (observação pessoal). Algumas vezes, durante a fase de seca do ano, certos animais se deitavam pronados na areia seca de certos cursos de água de brejos que só existiam na época chuvosa. O fato de esses locais se encontrarem embaixo de cobertura vegetal fechada fazia com que a areia se encontrasse em temperaturas mais baixas do que as de locais expostos ao sol.

Quanto aos substratos arbóreos específicos utilizados, a atividade *descanso* foi a única atividade que não apresentou diferenças significativas entre a frequência de substratos utilizados pelos indivíduos. Partindo do princípio que em todas as outras atividades analisadas e discutidas aqui os galhos múltiplos eram sempre os mais frequentemente utilizados, seguidos por galhos pequenos e então galhos grandes, é razoável supor que os indivíduos estudados escolheram ativamente os locais onde descansaram, como fizeram indivíduos do gênero *Cebus* de outros estudos ao escolherem locais para dormir (DEFLER 1979, FREESE e OPPENHEIMER 1981, BUCKLEY 1983, DI BITETTI e JANSON 2000). Pode-se supor que os galhos maiores foram mais procurados para suportar o peso dos animais enquanto descansavam já que em outras atividades os galhos múltiplos e pequenos eram sempre mais utilizados do que galhos grandes, seja por disponibilidade destes no ambiente, por escolha, ou pelas duas razões (DAGOSTO e YAMASHITA 1998, DUNBAR e BADAM 2000). De acordo com Fragaszy et al. (2004a) e Anderson (1998), há muitos fatores que influenciam na escolha dos substratos que serão utilizados para o descanso, segurança em relação a predadores, conforto e estabilidade (minimizando assim a possibilidade de quedas enquanto o animal se apresenta com a musculatura mais relaxada). Galhos grandes atenderiam a pelo menos os dois últimos pontos citados por esses autores.

Infante foi a única faixa etária que não teve alimentação como atividade mais frequente. Grande parte do orçamento de atividades dos infantes ocorre enquanto estes indivíduos estão sendo transportados pelas suas mães e por outros cuidadores para que se desloquem e supostamente fiquem menos expostos a riscos ambientais (predação e quedas) e sociais (agressão de coespecíficos) (FRAGASZY et al. 2004a). No entanto, a partir do momento que um indivíduo nasce ele pode alterar seu comportamento posicional dentro de um período curto de tempo. Por exemplo, enquanto recém nascido (um mês de idade), o indivíduo não é visto em outras situações além de serem transportados, porém, com um ano de idade o mesmo indivíduo já se locomove grande parte do seu tempo por conta própria (FRAGASZY et al. 2004a), e, neste estudo, ambas as idades estão dentro da faixa etária infante. Além disso, após determinado período, com relativa variação, dependendo do comportamento materno, a própria mãe estimula a exploração do infante fora do contato desta (FRAGASZY et al. 2004a). A capacidade e habilidade relacionadas com o comportamento posicional devem ser estudadas mais especificamente nesta fase, já que há nítidas alterações ao longo do período da infância desses animais (BERGENSON 1996, YOULATOS 1999).

6 CONCLUSÕES

- Os resultados encontrados para o orçamento de atividades de *C. libidinosus* na Boa Vista foram bastante similares a outros estudos de grupos de macacos-prego selvagens (*Cebus olivaceus*: Robinson 1986; *C. capucinus*: Rose 1994; *C. libidinosus*: Verderane 2010) e em semi-liberdade (*C. apella*: Ferreira *et al.* 2008). O que indica que não há diferenças tão drásticas no orçamento de atividades entre *Cebus* que habitam diferentes ambientes.
- Houve diferenças no orçamento de atividades de acordo com as faixas etárias. Juvenis participaram de *alimentação* mais do que infantes, juvenis e infantes brincaram mais do que adultos, adultos descansaram mais do que juvenis e infantes participaram mais de *outros* do que juvenis e adultos. Como descrito em outros trabalhos, há diferenças no orçamento de atividades entre as faixas etárias de acordo com vários efeitos que a ontogênese exerce sobre os indivíduos (HUROV 1991).
- As diferenças entre os gêneros dos animais foco deste estudo foram poucas. Fêmeas se envolveram mais na atividade *deslocamento* e menos na *brincadeira*. Quanto ao comportamento posicional e uso de substrato os gêneros não apresentaram diferenças significativas. A ontogênese parece ser mais significativa no que diz respeito a diferenças no comportamento posicional do que as distinções oferecidas pela diferença de sexo.
- Durante a atividade *alimentação*, a atividade *brincadeira* e a atividade *deslocamento*, uma série de diferenças posicionais foi registrada entre os sujeitos de idades diferentes. O amadurecimento fisiológico/muscular que proporciona a manutenção postural é responsável por parte dessas diferenças (WRIGHT 2005b) assim como as diferenças de tamanho e proporções corpóreas das faixas etárias (HUROV 1991).
- Durante a atividade específica *ingestão* nenhuma diferença significativa no comportamento posicional ou no uso de substrato foi encontrada entre as idades. A postura *sentado* foi amplamente mais utilizada do que qualquer outra assim como os substratos arbóreos, teoricamente por fornecerem mais estabilidade, proporcionando maior contato com o substrato, e facilidade de manipulação, livrando os membros anteriores para a preensão do alimento (sentado), e maior segurança em relação a predadores terrestres e a agressão de coespecíficos (substratos arbóreos) (GRANT 1977).

- A *quebra*, modo específico de *forrageamento*, ocorreu em uma frequência muito baixa, evitando assim que fosse possível a utilização de testes estatísticos. As posturas mais utilizadas (de acordo com dados meramente descritivos) foram *agachado* e *bípede* (posturas semi-verticais, de acordo com LIU *et al.* 2009). Neste estudo registrei ainda quebras durante a postura *sentado*, fato que não havia sido registrado no estudo de Liu e colegas (2009), sugerindo que os animais regulam suas posturas de acordo com características que envolvem a tarefa. Todas as três posturas possibilitam o uso de ambos os membros anteriores para que o martelo fosse erguido de maneira adequada antes de ser usado para golpear o item alimentar a se quebrado. Todos os registros da atividade ocorreram em substratos terrestres devido à estabilidade que este substrato proporciona em relação a substratos arbóreos.
- O *transporte* foi efetuado na maioria das vezes por *deslocamento quadrúpede*, mas também houve registros de *deslocamento bípede*, *escalada* e *salto*. O *deslocamento bípede* ocorreu quando a utilização dos dois membros anteriores é estritamente necessária, como ao carregar uma ferramenta muito pesada, no transporte de dois itens alimentares simultaneamente, ou ao carregar uma ferramenta e um item alimentar. Quando o item alimentar era pequeno e leve o suficiente, o que ocorreu na maioria das vezes, o *transporte* acontecia através do *deslocamento quadrúpede*, *escalada*, ou *salto*, com uma das mãos ocupadas apoiada no substrato para sustentação ou impulso.
- A atividade *brincadeira* apresentou uma grande variedade de comportamentos posicionais. Machos e animais mais jovens brincaram mais do que os outros gênero e idades e isso foi um problema nas análises estatísticas, já que precisei comparar animais que tiveram muitos registros com outros que tiveram muito pouco. No entanto há diferenças posicionais relacionadas com os tipos de brincadeiras. Pesquisas mais detalhadas sobre o comportamento posicional desta atividade devem ser executados no futuro, levando em consideração outras variáveis que não só a idade e sexo dos indivíduos. Posição social, tamanho, peso, tipo de brincadeira (mais específicas do que apenas solitária ou social) são de grande importância na adoção de comportamentos posicionais e substratos.
- Quanto ao comportamento posicional, *deslocamento quadrúpede*, *escalada* e *salto* foram os modos locomotores mais utilizados em todos os trabalhos. *Salto* e *escalada* às vezes eram mais ou menos frequentes entre outros trabalhos, em parte devido a questões metodológicas de coletas de dados e de definições das variáveis

(YOULATOS 1998a, WRIGHT 2007, FLEAGLE e MITTERMEIER 1980, GEBO 1992, FOUNTAINE 1985).

- *Deslocamento, brincadeira e alimentação* apresentaram um efeito marcante de interação quanto ao comportamento posicional nas diferentes idades. *Deslocamento quadrúpede* foi mais utilizado por indivíduos mais velhos do que *escalada*, e o inverso ocorreu para este último modo locomotor. Ao longo do desenvolvimento os animais tendem a experimentar transformações que fazem com que estes percebam o ambiente de forma diferente e lidem com ele de forma distinta à medida que mudanças proprioceptivas, anatômicas e cognitivas ocorrem. Essas transformações são refletidas no comportamento posicional.
- Durante a atividade *descanso* nenhuma diferença significativa foi encontrada. A postura *deitado* foi amplamente mais utilizada do que a postura *sentado*, as duas únicas registradas para a atividade, já que são as posturas que proporcionam maior contato com o substrato e assim maior possibilidade de relaxamento muscular. Os substratos arbóreos foram os únicos registrados. Descanso foi a única atividade em que os tipos de substratos arbóreos específicos não se diferenciaram entre eles quanto ao uso, significando que os substratos maiores, que eram sempre os menos utilizados em outras atividades, foram mais procurados devido ao fato de proporcionarem maior área de contato para ser utilizada enquanto os animais apresentavam relaxamento muscular, fazendo com que o risco de queda nesses momentos fosse minimizado.
- Comparações mais detalhadas entre estudos posicionais são difíceis devido a diferenças nas definições das atividades e dos comportamentos, a padronização do comportamento posicional de primatas de Hunt et al. (1996) é tão extensa, além de ser nitidamente focada em primatas do velho mundo, que diferentes pesquisadores acabam englobando categorias diferentes nos etogramas e adotando definições distintas para seus propósitos específicos.
- Apesar da afirmação anterior, foi possível notar que os macacos estudados na fazenda Boa Vista apresentam terestrialidade mais freqüentemente do que outros animais do mesmo gênero que foram estudados posicionalmente (GEBO 1992, BERGENSON 1996, YOULATOS 1998, JOHNSON e SHAPIRO 1998, WRIGHT 2001, 2003, 2005a, 2007, BEZANSON 2009). A vegetação da Fazenda Boa Vista, constituída por arbustos e árvores de pequeno e médio porte, e o extensivo uso das encostas dos morros de arenito para forrageamento, descanso e abrigo contra intempéries

(VERDERANE 2010), estariam diretamente relacionados ao elevado grau de terrestrialidade desses macacos.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALTMAN, J. Observational study of behaviour: sampling methods. *Behavior*. 49, 223-265. 1974.
- ANDERSON, J. R. Use of objects as hammers to open nuts by capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Folia Primatologica*, v. 54, p.138-145, 1990.
- ANDERSON, J. Sleep, sleeping sites, and sleep-related activities: awakening to their significance. *American Journal of Primatology*, 46:63-75. 1998.
- BERGENSON, D. The positional behavior and prehensile tail use of *Alouatta palliata*, *Ateles geoffroyi*, and *Cebus capucinus*. Dissertação de doutorado, Washington University, St. Louis. 1996.
- BEZANSON, M. Life history and locomotion in *Cebus capucinus* and *Alouatta palliata*. *American Journal of Physical Anthropology*, 140:508-517. 2009.
- BIONDI, L.; FRAGASZY, D. M.; WRIGHT, K.; IZAR, P.; RESENDE, B. ; SILVA, G. A. Comportamento posicional e uso de substrato de jovens macacos-prego (*Cebus libidinosus*) de diferentes estados ontogenéticos e capacidades físicas. *Anais do XXVI Encontro Anual de Etologia*. Poços de Caldas/MG-Brasil. 2008.
- BIONDI, L.; WRIGHT, K.; FRAGASZY, D. M.; SILVA, G. A.; IZAR, P. Positional behavior and substrate use in *Cebus libidinosus*. *Anais do Animal Behavior Society Meeting*, Pirenópolis/GO-Brasil. 2009.
- BOESCH, C.; BOESCH-ACHERMANN, H. Mental map in wild chimpanzees: an analysis of hammer transports for nut cracking. *Primates* 25:160-170. 1984.
- BOESCH, C.; BOESCH-ACHERMANN, H. The chimpanzees of the Tãï Forest. Oxford: Oxford University Press. 2000.
- BUCKLEY, J. S. The feeding behavior, social behavior, and ecology of the white faced monkey, *Cebus capucinus*, at Trujillo, Northern Honduras. Doctoral dissertation, university of Texas at Austin. 1983.
- BYERS, J. A.; WALKER, C. Refining the motor training hypothesis of play. *Am. Nat.* 146:25-40. 1995.
- BYRON, C. D.; COVERT, H. H. Unexpected locomotor behaviour: brachiation by an Old World monkey (*Pygathrix nemaeus*) from Vietnam. *Zoology (Jena, Germany)* 263:101–106. 2004.
- CANT, J. H. G. Locomotion and feeding postures of spiders and howling monkeys: field study and evolutionary interpretation. *Folia Primatologica*. 46:1-14. 1986.
- CANT, J. H. G. Positional behavior of long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*) in northern Sumatra. *American Journal of Physical Anthropology*. 76:29-37. 1988.

CARRIER, D. R. Ontogenetic limits on locomotor performance. *Physiological Zoology*, 69 (3):467-488. 1996.

CARTMILL, M. The orbits of arboreal mammals: a reassessment of the arboreal theory of primate evolution. Dissertação de doutorado, Chicago, University of Chicago. 1970.

CARTMILL, M. Climbing. In: Hildebrand, M., Bramble, D.M., Liem, K.F., Wake, D.B. (Eds.), *Functional Vertebrate Morphology*. Harvard University Press, Cambridge, pp. 73–88. 1985.

CARTMILL, M.; LEMELIN, P.; SCHMITT, D. Support polygons and symmetrical gaits in mammals. *Zoological Journal of the Linnean Society*. 136:401-420. 2002.

CUNHA, R. G. T. Comportamento posicional e uso de substrato de um grupo de bugios (*Alouatta fusca* Geoffroy, 1812 – Primates: Atelidae) no Parque Estadual da Cantareira, SP. Dissertação de mestrado – Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. Departamento de Biologia. 2000.

DAGOSTO, M. Effect of habitat structure on positional behavior and substrate use in Malagasy lemurs. *American Journal of Physical Anthropology supplement*, 14:67. 1992.

DAGOSTO, M. Seasonal variation in positional behavior of Malagasy lemurs. *International Journal of Primatology*, 16:807-833. 1995.

DAGOSTO, M.; YAMASHITA, N. Effect of habitat structure on positional behavior and support use in three species of lemurs. *Primates*, 39(4):459-472. 1998.

DEFLER, T. R. On the ecology and behavior of *Cebus albifrons* in Eastern Colombia: I. Ecology. *Primates* 20, 475-490. 1979.

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

DNPM. Parte das folhas SC. 23 Rio São Francisco e SC. 24 Aracajú; geologia, geomorfologia, solos, vegetação e uso potencial da terra (mapa geológico 1: 1.000.000). Depto. Nacional de Produção Mineral, Projeto Radam, Rio de Janeiro, Brasil. 1973.

DUNBAR, D. C.; BADAM, G. L. Locomotion and posture during terminal branch feeding. *International Journal of Primatology*, 21:649-669. 2000.

DUTRILLAUX, B. Chromosome evolution in primates. *Folia Primatologica*, 50:134-135. 1988.

ENSTAM, K. L.; ISBELL, L. A. Microhabitat preference and vertical use of space by Patas Monkey (*Erythrocebus patas*) in relation to predation risk and habitat structure. *Folia Primatologica* 75:70-84.

EMMONS, L. H.; FEER, F. Neotropical Rainforest Mammals: a field guide. University of Chicago Press. 1997.

FAGEN, R. Animal play behavior. Oxford University Press, New York. 1981.

FAGEN, R. Primate juveniles and primate play. In *Juvenile Primates – Life history, development, and behavior*, ed. Pereira, M. E.; Fairbanks, L. A., pp. 182-196. Chicago: University of Chicago Press. 2002.

FAHRMEIR, L.; TUTZ, G. Multivariate Statistical Modelling Based on Generalized Linear Models. Springer Series. 2010.

FALÓTICO, T. 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. 2006.

FERREIRA, R. G.; LEE, P. C.; IZAR, P. Food competition in a semi-free-ranging *Cebus apella* group. *Folia Primatologica*. 79: 463-475. 2008.

FLEAGLE, J. G. Locomotor behavior and skeletal anatomy of sympatric malaysian leaf monkeys (*Presbytis obscura* and *Presbytis melalophos*). *Yearbook of Physical Anthropology*. 20:440-453. 1977a.

FLEAGLE, J. G. Locomotor behavior and muscular anatomy of sympatric malaysian leaf monkeys (*Presbytis obscura* and *Presbytis melalophos*). *Yearbook of Physical Anthropology*. 46:297-308. 1977b.

FLEAGLE, J. G. Primate adaptation and evolution. Academic, San Diego. 1988.

FLEAGLE, J. G.; MITTERMEIER, R. A. Locomotor behavior, body size, and comparative ecology of seven Surinam monkeys. *American Journal of Physical Anthropology*, 52:301-314. 1980.

FOUNTAIN, R. P. Positional behavior in six cebid species. Tese de doutorado. University of Georgia. 1985.

FRAGASZY, D.; BOINSKI, S. Patterns of individual diet choice and efficiency of foraging in wedge-capped capuchin monkeys (*Cebus olivaceus*). *Journal of Comparative Psychology*, 109(4): 339-348. 1995.

FRAGASZY, D. M.; VISALBERGHI, E.; FEDIGAN, L. M. The complete capuchin: the biology of the genus *Cebus*. Cambridge University Press. 2004a.

FRAGASZY, D. M.; IZAR, P.; VISALBERGHI, E.; OTTONI, E. B.; DE OLIVEIRA, M. G. Wild capuchin monkeys (*Cebus libidinosus*) use anvils and stone pounding tools. *American Journal of Primatology*, 64:359-366. 2004b.

FRAGASZY, D. M.; PICKERING, T.; LIU, Q.; IZAR, P.; OTTONI, E.; VISALBERGHI, E. Bearded capuchin monkeys' and a human's efficiency at cracking palm nuts with stone tools: field experiments. *Animal Behavior* 79:321-332. 2010.

FREESE, C. H.; OPPENHEIMER, J. R. The capuchin monkey, genus *Cebus*. In *Ecology and behavior of neotropical primates, vol. 1*, ed. Coimbra-Filho, A. F.; Mittermeier, R. A., pp. 331-390. Rio de Janeiro: Academia Brasileira de Ciências. 1981.

GANZHORN, J. U. Niche separation of seven lemur species in the eastern rainforest of Madagascar. *Oecologia*, 79:279-286. 1989.

GARBER, P. A.; PREUTZ, J. D. Positional behavior in moustached tamarins monkeys: effects of habitat on locomotor variability and locomotor stability. *Journal of Human Evolution*, 28:411-426. 1995.

GARBER, P. A.; REHG, J. A. The ecological role of the prehensile tail in white-faced capuchin monkeys (*Cebus capucinus*). *American Journal of Physical Anthropology*, 110:325-339. 1999.

GEBO, D. L. Locomotor and postural behavior in *Alouatta palliata* and *Cebus capucinus*. *American Journal of Primatology*, 26 (4):277-290. 1992.

GEBO, D. L.; CHAPMAN, C. A. Habitat, annual and seasonal effects on positional behavior in red colobus monkeys. *American Journal of Physical Anthropology*, 96:73-82. 1995a.

GEBO, D. L.; CHAPMAN, C. A. Positional behavior in five sympatric Old World Monkeys. *American Journal of Physical Anthropology*. 96:73-82. 1995b.

GRAND, T. I. Body weight: its relation to tissue composition, segment distribution, and motor function. I. Interspecific comparisons. *American Journal of Physical Anthropology*. 47:211-240. 1977.

GROVES, C. P. Primate taxonomy. Washington, DC. Smithsonian Institution Press. 2001.

HARTCOURT, C. S.; NASH, L. T. Species differences in substrate use and diet between sympatric galagos in two Kenyan coastal forests. *Primates*, 24:41-52. 1986.

HUNT, K. D.; CANT, J. G. H.; GEBO, D. L.; ROSE, M. D.; WALKER, S. E. Standardized descriptions of primate locomotor and postural modes. *Primates*, 37 (4):363-387. 1996.

HUROV, J. R. Rethinking primate locomotion: what can we learn from development? *Journal of Motor Behavior*, 23(3): 211-218. 1991.

IZAR, P. REZENDE, B. D. Métodos para o estudo do comportamento de primatas em vida livre. In: Lógicas metodológicas: trajetos de pesquisas em psicologia. Ed. Vitória. Programa de Pós Graduação em Psicologia da UFES e Editora GM. V.1. p. 272. 2007.

IZAWA, K. Foods and feeding behavior of wild Black-capped capuchins. *Primates* :773-792. 1979.

JENKINS, F. A. Tree shrew locomotion and the origins of primate arborealism. In *Primate locomotion*, Ed. F. A. Jenkins, pp. 85-115. New York: Academic Press. 1974.

JOHNSON, S. E.; SHAPIRO, L. J. Positional behavior and vertebral morphology in Atelines and Cenines. *American Journal of Physical Anthropology* 105:333-354. 1998.

JONES, F. W. Arboreal man. London: Edwad Arnold. 1916.

JUNGERS, W. L.; FLEAGLE, J. G. Postnatal growth allometry of the extremities in *Cebus albifrons* and *Cebus apella*: a longitudinal and comparative study. *American Journal of Physical Anthropology* 53:471-478. 1980.

KIMURA, T.; OKADA, M.; ISHIDA, H. Kinesiological characteristics of primate walking: its significance in human walking. In *Environment, behavior, and morphology: dynamic interactions in primates*. Eds.: M. Morbeck; H. Preuschoft; N. Gomberg. Pp. 297-312. New York: Gustav Fischer. 1979.

KOLB, E. Fisiologia Veterinária. Ed Acribia Espanha. 1987.

LAWLER, R. R. Sifaka positional behavior: ontogenetic and quantitative genetic approaches. *American Journal of Physical Anthropology*, 131:261-271. 2006.

LEMELIN, P. Morphological correlates of substrate use in didelphid marsupials: implications for primate origins. *Journal of Zoology*. 247:165-175. 1999.

LEVY, J. Play behavior and its decline during development in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). Ph.D. dissertation, University of Chicago. 1979.

LIU, Q.; SIMPSON, K.; IZAR, P.; OTTONI, E.; VISALBERGHI, E. FRAGASZY, D. Kinematics and energetics of nut-cracking in wild capuchin monkey (*Cebus libidinosus*) in Piauí, Brazil. *American Journal of Physical Anthropology*. 138:210-220. 2009.

MANNU, M. O uso espontâneo de ferramentas por macaco-prego (*Cebus apella*) em condições de semi-liberdade: descrição e demografia. Dissertação de mestrado. Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo. 2002.

MANNU, M.; OTTONI, E. B. 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*, v. 70, p. 1-10, 2008.

MARZKE, M. W.; LONGHILL, J. M.; RASMUSSEN, S. A. Gluteus maximus muscle function and the origin of hominid bipedality. *American Journal of Physical Anthropology*, 77:519-528. 1988.

MCGRAW, W. S. Cercopithecid locomotion, support use and support availability in the Tai forest, Ivory Coast. *American Journal of Physical Anthropology*, 100:507-522. 1996.

MENDEL, F. C. Postural and locomotor behavior of *Alouatta palliata* on various substrates. *Folia Primatologica*. 26:36-53. 1976.

MITTERMEIER, R. A. Locomotion and posture in *Ateles geoffroyi* and *Ateles paniscus*. *Folia Primatologica*. 30:161-193. 1978.

MOREIRA, M. A. M. SRY evolution in Cebidae (Platyrrhini, Primates). *Journal of Molecular Evolution*, 55:92-103. 2002.

MOURA, A.C. The capuchin monkey and the caatinga dry forest: a hard life in a harsh habitat. Tese de Doutorado. University of Cambridge, Cambridge (UK). 2004.

NAKATSUKASA, M.; OGIHARA, N.; GOTO, Y.; YAMADA, M.; HIRAKAWA, T.; HAMADA, Y.; HIRASAKI, E. Energetic costs of bipedal and quadrupedal walking in Japanese macaques. *American Journal of Physical Anthropology*, 124:248-256. 2004.

NAPIER, J. R.; Napier, P. A handbook of living primates. London: Academic Press. 1967.

OTTONI, E.; MANNU, M. Semifree-ranging tufted capuchins (*Cebus apella*) spontaneously use of tools to crack open nuts. *International Journal of Primatology*, 22:347-358. 2001.

OTTONI, E.B.; DE REZENDE, B.D.; IZAR, P. Watching the best nutcrackers: what capuchin monkeys (*Cebus apella*) know about others' tool using-skills. *Animal Cognition*, 8 (4):215-219. 2005.

OTTONI, E.B.; IZAR, P. Capuchin monkey tool use: overview and implications. *Evol Anthropol*, 17: 171-178. 2008.

PAUKNER, A.; SUOMI, S. J. Sex differences in play behavior in juvenile tufted capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Primates*, 49:288-291. 2008.

PELLIS, S. M.; IWANIUK, A. N. Adult-adult play in primates: comparative analyses of its origin, distribution and evolution. *Ethology*, 106:1083-1104. 2000.

PREUSCHOTT, H; WITTE, H. Sizes influences on primate locomotion and body shape, with special emphasis on the locomotion of small mammals. *Folia Primatologica*, 66: 93-112. 1996.

PROST, J. H. A definitional system for the classification of primate locomotion. *American Anthropol*. 67:1199-1214. 1965.

RAMOS DA SILVA, E. D. Escolha de alvos coespecíficos na observação do uso de ferramentas por macacos-prego (*Cebus libidinosus*) selvagens. Dissertação de Mestrado. Departamento de Psicologia Experimental, Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo. 2008.

RESENDE, B. D. Ontogenia dos comportamentos manipulativos em um grupo de macacos-prego (*Cebus apella*) em situação de semi-liberdade. Tese de doutorado. Departamento de Psicologia Experimental, Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo. 2004.

REYNOLDS T. R. Stresses on the limbs of quadrupedal primates. *American Journal of Physical Anthropology* 67:351-362. 1985.

RICHMOND, B. G.; BEGUN, D. R.; STRAIT, D. S. Origin of human bipedalism: the knuckle walking hypothesis revisited. *Yearbook of Physical Anthropology*, Suppl. 33:70-105. 2002.

ROBINSON, J. G. Seasonal variation in use of time and space by the wedge-capped capuchin monkeys, *Cebus olivaceus*: Implications for foraging theory. *Smithsonian Contribution to Zoology* 431. Washington, Smithsonian Institution Press. 1986.

ROBINSON, J. G.; JANSON, C. H. Capuchins, squirrel monkeys and atelines: socioecological convergence with old world primates. In *Primates societies*, Ed. Smutts, B. B.; Cheney, D. L.;

Seyfarth, R. M.; Wrangham, R. W.; Struhsaker, T. T. Chicago: University of Chicago Press. P 69-82. 1987.

ROCHA, V.; SANCHEZ-VASQUEZ, J. Tool use in *Cebus apella* to get Coleoptera larvae that parasites seeds of *Syagrus romanzoffianum* (Cham.) Glassm. Arecaceae. Revista Brasileira de Zoologia, 15(4). 1998.

RODMAN, P. S. Structural differentiation of microhabitats of sympatric *Macaca fascicularis* and *M. nemestrina* in East Kalimantan, Indonesia. International Journal of Primatology, 12:357-375. 1991.

ROQUE, D. D.; ANDREO, J. C.; DE OLIVEIRA, J. A.; ROQUE, J. S.; BUCHAIM, R. L.; RODRIGUES, A. C. Morphometry and histochemistry of the semitendinosus muscle of tufted capuchin monkeys (*Cebus apella* Linnaeus, 1758). Anat. Histol. Embryol. 32:207-211. 2003.

ROSE, M. D. Quadrupedalism in primates. Primates. 14:337-358. 1973.

ROSE, L. M. Sex differences in diet and foraging behavior in white-faced capuchins (*Cebus capucinus*). International Journal Primatology, 15: 95-114. 1994.

RYLANDS, A. B.; SCHNEIDER, H.; MITTERMEIER, R. A.; GROVES, C. P.; RODRIGUEZ-LUNA, E. An assessment of the diversity of New World primates. Neotropical Primates 8, 61-93. 2000.

SCHMITT, D. Compliant walking in primates. Journal of Zoology. 247:149-160. 1999.

SCHMITT, D. Primate locomotor evolution: biomechanical studies of primate locomotion and their implications for understanding primate neuroethology. In *Primate Neuroethology*, ed. Platt, L. M.; Ghazanfar, A. A., pp. 31-63. New York: Oxford University Press. 2010.

SCHMITT, D.; LEMELIN, P. The origins of primate locomotion: gait mechanics of the woolly opossum. American Journal of Physical Anthropology. 118:231-238. 2002.

SHAPIRO, L. J.; YOUNG, J. W. Is primate-like quadrupedalism necessary for a fine-branch locomotion? A test using sugar gliders (*Petaurus breviceps*). Journal of Human Evolution 58: 309:319. 2010.

SMITH, G. E. The evolution of man. Smithsonian Institution Annual Reports. 1912:553-572. 1912.

STERN, J. T. Functional myology of the hip and thigh of cebid monkeys and its implications for the evolution of erect posture. Bibl Primatol, 14:1-318. 1971.

STERN, J. T. J. Before Bipedality. Yearbook of Physical Anthropology, 19: 59-68. 1975.

STEUDEL, K. The physiology and energetics of movement: effects on individuals and groups. In *On the move: How and why animals travel in groups*, ed. Boinski, S; Garber, P., pp. 9-23. Chicago: University of Chicago Press. 2000.

STEVENS, N. J. The effect of branch diameter on primate gait sequence pattern. *American Journal of Primatology* 70:356-362. 2008.

SUSSMAN, R. W. Primate origins and the evolution of angiosperms. *American Journal of Primatology*. 23:209-223. 1991.

TERBORGH, J. Five New World monkeys. Princeton University Press, Princeton. 1983.

VAN NOODWIJK, M. A.; HEMELRIJK, C. K. HERREMANS, L. A. M.; STERCK, E. H. M. Spatial position and behavioral sex differences in juvenile long tailed macaques. In *Juvenile Primates – Life history, development, and behavior*, ed. Pereira, M. E.; Fairbanks, L. A., pp. 77-85. Chicago: University of Chicago Press. 2002.

VERDERANE, M. P. Socioecologia de macacos-prego (*Cebus libidinosus*) em área de ecótono cerrado/caatinga. Tese de doutorado. Departamento de Psicologia Experimental, Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo. 2010.

VISALBERGHI, E.; GUIDI, C. Play behavior in Young tufted capuchin monkeys. *Folia Primatologica* 69:419-422. 1998.

VISALBERGHI, E.; FRAGASZY, D. M.; E.; OTTONI, E. B.; IZAR, P.; DE OLIVEIRA, M. G.; ANDRADE, F. R. D. Wild capuchins monkeys use anvils and pounding stone tools. *International Journal of Primatology*, 2004 Annual meeting issue. Turin, Italy. P. 348. 2004.

VISALBERGHI, E., FRAGASZY, D. M., IZAR, P., OTTONI, E. B. Terrestriality and tool use. *Science* 308: 951-952. 2005.

VISALBERGHI, E.; FRAGASZY, D. M.; E.; OTTONI, E. B.; IZAR, P.; DE OLIVEIRA, M. G.; ANDRADE, F. R. D. 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. 2007.

VISALBERGHI, E.; SABBATINI, G.; SPAGNOLETTI, N.; ANDRADE, F. R. D.; OTTONI, E.; IZAR, P.; FRAGASZY, D. Physical properties of palm fruits processed with tools by wild bearded capuchins (*Cebus libidinosus*). *American Journal of Primatology* 70:1-8. 2008.

VISALBERGHI, E.; SPAGNOLETTI, N.; DA SILVA, E. D. R.; ANDRADE, F. R. D.; OTTONI, E.; IZAR, P.; FRAGASZY, D. Distribution of potencial suitable hammers and transport of hammer tools and nuts by wild capuchin monkeys. *Primates* 50:95-104. 2009.

WESTERGAARD, G. C.; FRAGASZY, D. M. The manufacture and use of tools by capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Journal of Comparative Psychology*, v. 101, n.2, p.159–168, 1987.

WRIGHT, B. W. Craniodental biomechanics and dietary toughness in the genus *Cebus*. *Journal of Human Evolution*, 48:473-492. 2005a.

WRIGHT, K. A. A comparison of the locomotor behavior and habitat use of *Cebus apella* and *Cebus olivaceus* in central Guyana. *American Journal of Physical Anthropology Suppl* 32:167. 2001.

WRIGHT, K. A. Patterns of locomotor behavior and habitat use in adult and juvenile brown (*Cebus apella*) and weeper (*Cebus olivaceus*) capuchins. *American Journal of Physical Anthropology Suppl* 36:28. 2003.

WRIGHT, K. A. Interspecific and ontogenetic variation in locomotor behavior, habitat use, and postcranial morphology in *Cebus apella* and *Cebus olivaceus*. Dissertação de doutorado. Northwestern University. Evanstone, Illinois. 2005b.

WRIGHT, K. A. The relationship between locomotor behavior and limb morphology in brown (*Cebus apella*) and weeper (*Cebus olivaceus*) capuchins. *American Journal of Primatology*, 69:1-21. 2007.

YOULATOS, D. Positional behavior of two sympatric guianan capuchin monkeys, the brown capuchin (*Cebus apella*) and the wedge-capped capuchin (*Cebus olivaceus*). *Mammalia* 62 (3):351-365. 1998a.

YOULATOS, D. Seasonal variation in the positional behavior of red howling monkeys (*Alouatta seniculus*). *Primates*, 39(4):449-457. 1998b.

YOULATOS, D. Comparative locomotion of six sympatric primates in Ecuador. *Annales des Sciences Naturelles-Zoologie et Biologie Animale*. 20:161-168. 1999.

APÊNDICE A – Tabelas das frequências absolutas de ocorrência de atividades, atividades específicas, comportamentos posicionais, uso de substratos e uso de substratos específicos por gênero e por idade.

Número de pontos coletados de atividades/gênero

	Alimentação	Brincadeira	Deslocamento	Descanso	Outros
Macho	5332	202	1427	727	1264
Fêmea	6201	1081	1494	1077	2056

Número de pontos coletados de atividades/idade

	Alimentação	Brincadeira	Deslocamento	Descanso	Outros
Adulto	5858	160	1668	1393	1144
Juvenil	4483	810	685	336	403
Infante	1192	313	568	75	1813

Número de pontos coletados de comportamento posicional durante a atividade alimentação/gênero

	Agachado	Bípede	Deslocamento Quadrúpede	Escalada	Quadrúpede	Sentado	Agarrado/suspenso	Outros
Macho	791	299	837	392	704	2791	255	122
Fêmea	729	223	836	387	597	2320	132	93

Número de pontos coletados de comportamento posicional durante a atividade alimentação/idade

	Agachado	Bípede	Deslocamento Quadrúpede	Escalada	Quadrúpede	Sentado	Agarrado/suspenso	Outros
Adulto	753	261	971	361	730	2574	94	100
Juvenil	657	222	583	306	469	1937	211	91
Infante	110	39	119	112	102	600	82	24

Número de pontos coletados de substrato utilizado para a atividade alimentação/gênero

	Arbóreo	Terrestre
Macho	4034	2081
Fêmea	3598	1661

Número de pontos coletados de substrato utilizado para a atividade alimentação/idade

	Arbóreo	Terrestre
Adulto	3775	2011
Juvenil	2994	1412
Infante	863	319

Número de pontos coletados de substrato arbóreo específico utilizado para a atividade alimentação/gênero

	Galho grande	Galho pequeno	Galhos múltiplos
Macho	890	1218	1915
Fêmea	642	1069	1871

Número de pontos coletados de substrato arbóreo específico utilizado para a atividade alimentação/idade

	Galho grande	Galho pequeno	Galhos múltiplos
Adulto	823	1103	1840
Juvenil	590	935	1456
Infante	119	249	490

Número de pontos coletados de atividades específicas durante a atividade alimentação/gênero

	Forrageamento	Ingestão
Macho	4083	2118
Fêmea	3442	1890

Número de pontos coletados de atividades específicas durante a atividade alimentação/idade

	Forrageamento	Ingestão
Adulto	3812	2046
Juvenil	2951	1532
Infante	762	430

Número de pontos coletados de comportamento posicional durante a atividade forrageamento/gênero

	Agachado	Sentado	Quadrúpede	Bípede	Escalada	Deslocamento quadrúpede	Agarrado/suspenso	Outros
Macho	591	898	641	229	357	745	206	84
Fêmea	574	645	542	198	360	768	116	70

Número de pontos coletados de comportamento posicional durante a atividade forrageamento/idade

	Agachado	Sentado	Quadrúpede	Bípede	Escalada	Deslocamento quadrúpede	Agarrado/suspenso	Outros
Adulto	521	717	670	205	338	863	88	73
Juvenil	546	605	418	187	275	541	173	58
Infante	98	221	95	35	104	109	61	23

Número de pontos coletados de substrato utilizado durante a atividade forrageamento/gênero

	Arbóreo	Terrestre
Macho	2435	1257
Fêmea	2138	1083

Número de pontos coletados de substrato utilizado durante a atividade forrageamento/idade

	Arbóreo	Terrestre
Adulto	2169	1256
Juvenil	1840	906
Infante	564	118

Número de pontos coletados de substrato arbóreo específico utilizado durante a atividade forrageamento/gênero

	Galho grande	Galho pequeno	Galhos múltiplos
Macho	471	709	1248
Fêmea	336	604	1193

Número de pontos coletados de substrato arbóreo específico utilizado durante a atividade forrageamento/idade

	Galho grande	Galho pequeno	Galhos múltiplos
Adulto	430	619	1117
Juvenil	306	540	985
Infante	71	154	339

Número de pontos coletados de comportamento posicional durante a atividade ingestão/gênero

	Sentado	Outros
Macho	1865	250
Fêmea	1666	221

Número de pontos coletados de comportamento posicional durante a atividade ingestão/idade

	Sentado	Outros
Adulto	1830	213
Juvenil	1322	207
Infante	379	51

Número de pontos coletados de substrato utilizado durante a atividade ingestão/gênero

	Arbóreo	Terrestre
Macho	1530	569
Fêmea	1398	485

Número de pontos coletados de substrato utilizado durante a atividade ingestão/idade

	Arbóreo	Terrestre
Adulto	1536	500
Juvenil	1103	413
Infante	289	141

Número de pontos coletados de substrato arbóreo específico utilizado durante a atividade ingestão/gênero

	Galho grande	Galho pequeno	Galhos múltiplos
Macho	392	490	644
Fêmea	289	451	647

Número de pontos coletados de substrato arbóreo específico utilizado durante a atividade ingestão/idade

	Galho grande	Galho pequeno	Galhos múltiplos
Adulto	371	470	689
Juvenil	260	379	454
Infante	44	92	148

Número de pontos coletados de comportamento posicional durante a atividade quebra

Bípede	Agachado	Sentado
57	144	37

Número de pontos coletados de comportamento posicional durante a atividade transporte

Salto	Escalada	Deslocamento quadrúpede	Deslocamento bípede
14	56	146	28

Número de pontos coletados de substrato utilizado durante a atividade transporte

Arbóreo	Terrestre
125	116

Número de pontos coletados de comportamento posicional durante a atividade brincadeira/gênero

	Deslocamento quadrúpede	Quadrúpede	Sentado	Agarrado/suspenso	Deitado	Escalada	Outros
Macho	137	73	324	201	171	66	100
Fêmea	20	18	55	48	16	28	16

Número de pontos coletados de comportamento posicional durante a atividade brincadeira/idade

	Deslocamento quadrúpede	Quadrúpede	Sentado	Agarrado/suspenso	Deitado	Escalada	Outros
Adulto	27	8	78	10	7	4	12
Juvenil	108	49	199	178	99	49	83
Infante	22	34	102	61	29	41	21

Número de pontos coletados de substrato utilizado durante a atividade brincadeira/gênero

	Arbóreo	Terrestre
Macho	717	321
Fêmea	169	30

Número de pontos coletados de substrato utilizado durante a atividade brincadeira/idade

	Arbóreo	Terrestre
Adulto	83	76
Juvenil	545	231
Infante	258	44

Número de pontos coletados de substrato arbóreo específico utilizado durante a atividade brincadeira/gênero

	Galho grande	Galho pequeno	Galhos múltiplos
Macho	132	204	379
Fêmea	30	44	95

Número de pontos coletados de substrato arbóreo específico utilizado durante a atividade brincadeira/idade

	Galho grande	Galho pequeno	Galhos múltiplos
Adulto	12	17	54
Juvenil	118	161	264
Infante	32	70	156

Número de pontos coletados de atividade específica durante a atividade brincadeira/gênero

	Brincadeira social	Brincadeira solitária
Macho	829	252
Fêmea	111	91

Número de pontos coletados de atividade específica durante a atividade brincadeira/idade

	Brincadeira social	Brincadeira solitária
Adulto	157	3
Juvenil	672	138
Infante	111	202

Número de pontos coletados de comportamento posicional durante a atividade deslocamento/gênero

	Deslocamento quadrúpede	Escalada	Salto
Macho	929	426	135
Fêmea	954	350	120

Número de pontos coletados de comportamento posicional durante a atividade deslocamento/idade

	Deslocamento quadrúpede	Escalada	Salto
Adulto	1181	369	116
Juvenil	427	181	75
Infante	275	226	64

Número de pontos coletados de substrato utilizado durante a atividade deslocamento/gênero

	Arbóreo	Terrestre
Macho	1168	286
Fêmea	1089	312

Número de pontos coletados de substrato utilizado durante a atividade deslocamento/idade

	Arbóreo	Terrestre
Adulto	1217	414
Juvenil	562	106
Infante	478	78

Número de pontos coletados de substrato arbóreo específico utilizado durante a atividade deslocamento/gênero

	Galho grande	Galho pequeno	Galhos múltiplos
Macho	256	276	644
Fêmea	412	320	543

Número de pontos coletados de substrato arbóreo específico durante a atividade deslocamento/idade

	Galho grande	Galho pequeno	Galhos múltiplos
Adulto	306	329	581
Juvenil	91	171	300
Infante	75	96	306

Número de pontos coletados de comportamento posicional durante a atividade descanso/gênero

	Deitado	Sentado
Macho	521	280
Fêmea	796	200

Número de pontos coletados de comportamento posicional durante a atividade descanso/idade

	Sentado	Deitado
Adulto	370	1016
Juvenil	84	252

Número de pontos coletados de substrato arbóreo específico utilizado durante a atividade descanso/gênero

	Galho grande	Galho pequeno	Galhos múltiplos
Macho	412	242	315
Fêmea	256	221	200

Número de pontos coletados de substrato arbóreo específico utilizado durante a atividade descanso/idade

	Galho grande	Galho pequeno	Galhos múltiplos
Adulto	564	337	377
Juvenil	85	106	124